BIO I 90,463/12

GESELLSCHAFT FÜR ÖKOLOGIE

VERHANDLUNGEN BAND XII

12. Jahrestagung Bern 1982

Im Auftrag der Gesellschaft herausgegeben von O. Hegg

Göttingen 1984

GfÖ
82

Redaktion der Verhandlungen: Hans Heller

© Gesellschaft für Ökologie Göttingen
Gesamtherstellung: Erich Goltze GmbH & Co. KG · D-3400 Göttingen
Stresemannstraße 28 · Postfach 1944

Verhandlungen Gesellschaft für Ökologie Band XII Bern 1982

Im Auftrag der Gesellschaft
herausgegeben
von Otto Hegg

BIO I 90,463/12

Inv. 1999/8371

Göttingen 1984

Die 12. Jahrestagung der GfÖ fand statt in Bern
vom 18. bis 26. September 1982

Bei der mit Band VII neueingeführten Zählung wurden gewertet die Verhandlungen der

2. Jahrestagung 1972 in Gießen als Band I,
3. Jahrestagung 1973 in Saarbrücken als Band II,
4. Jahrestagung 1974 in Erlangen als Band III,
5. Jahrestagung 1975 in Wien als Band IV,
6. Jahrestagung 1976 in Göttingen als Band V,
7. Jahrestagung 1977 in Kiel als Band VI,

Es folgten:

8. Jahrestagung 1978 in Münster (Band VII),
9. Jahrestagung 1979 in Freising (Band VIII),
10. Jahrestagung 1980 in Berlin (Band IX),
11. Jahrestagung 1981 in Mainz (Band X),
Festschrift Ellenberg (Band XI).

Die Verhandlungen der 1. Jahrestagung – damals noch der „Arbeitsgemeinschaft für Ökologie (Biologische Umweltforschung)" – 1971 in Konstanz wurden nicht gesamthaft publiziert. Einzelne Beiträge erschienen in den Zeitschriften „Oecologia" 9 (1972) und „Umschau" (1972).

INHALT

Vorwort 9

Repp G.: Umwelt – Mitwelt. Ein Denkmodell für Ökologen 11

I. Veränderungen von Gebirgsökosystemen

Gigon A.: Typologie und Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität mit Beispielen aus Gebirgsökosystemen 13

Grosjean G., Messerli B.: MAB-Schweiz – eine nationale Aufgabe in einem internationalen Rahmen 31

Grosjean G.: MAB 6 – Grindelwald. Eine Annäherung an die Belastungsproblematik in einem hochentwickelten Touristikgebiet 35

Heringer J.: Die Eigenart der Berchtesgadener Gebirgslandschaft – ihre Sicherung und Pflege aus landschaftsökologischer Sicht 43

d'Oleire-Oltmanns W.: Das Projekt MAB 6 in Berchtesgaden – Planung, Struktur, Perspektiven 53

Cernusca A.: Das MAB-6-Pilotprojekt „Alpine Ökosysteme" 59

Cernusca A., Decker P.: Respiratorische Kohlenstoffverluste und Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide 73

Wieser G., Körner C., Cernusca A.: Die Wasserbilanz von Graslandökosystemen in den österreichischen Alpen 89

Bunza G.: Oberflächenabfluß und Bodenabtrag in alpinen Graslandökosystemen 101

Siegwolf R., Cernusca A.: CO_2-Gaswechsel von *Rhododendron ferrugineum* an der alpinen Waldgrenze 111

Körner C.: Auswirkungen von Mineraldünger auf alpine Zwergsträucher . . . 123

Cernusca A.: Beurteilung der Schipistenplanierungen in Tirol aus ökologischer Sicht 137

Béguin C., Theurillat J.-P.: Landschaftsökologische Studie in der Region Aletsch (MAB 6) nach einer modifizierten symphytosoziologischen Methode 149

Hegg O.: 50jährige Dauerflächenbeobachtungen im *Nardetum* auf der Schynigen Platte ob Interlaken 159

Mosimann T.: Das Stabilitätspotential alpiner Geoökosysteme gegenüber Bodenstörungen durch Skipistenbau 167

Quillet R.: Der Einfluß des Skibetriebes auf die Vegetation in der alpinen Stufe (Poster) 177

Meurer M.: Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): I. Die klimatischen Verhältnisse 185

Kunze C.: Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): II. Bodenbiologische Aktivität 197

Kirschbaum U.: Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): III. Stoffproduktion, Stoff-, Energie- und Wasserhaushalt der Pflanzen . . 205

Petzold E., Ruwisch K., Holtmeier F.-K.: Multiregressive Abschätzung von Windsystemkomponenten am Beispiel der Colorado Front Range/USA 219

Venzke J.-F.: Die natürliche und anthropogene Bedingtheit wüstenhafter Ökotope des isländischen Hochlandes (Poster) 227

Reutimann P., Streit B., Matthey W.: Experimentelle Untersuchungen zur Ernährungsökologie einer alpinen Milbe *(Oribatida, Acari)* des Schweizerischen Nationalparks (Poster) 231

Schanz F.: Umwelteinflüsse auf Algenbiozönosen im Schweizerischen Nationalpark 235

II. Verbreitungskarten von Organismen und Ökosystemen

Landolt E.: Verbreitungsmuster in der Familie der *Lemnaceae* und ihre ökologische Deutung 241

Otte A.: Ackerwildkraut-Gesellschaften als Indikatoren für Nutzungsintensitäten im Raum Ingolstadt 255

Kunick W.: Verbreitungskarten von Wildpflanzen als Bestandteil der Stadtbiotopkartierung, dargestellt am Beispiel Köln 269

Durwen K.-J.: FLORA – ein Programmpaket zur Verarbeitung pflanzlicher Merkmale (Poster) 277

Ruville F. von, Schreiber K.-F.: Regionale und standörtliche Auswertung der Zeigerwerte von Grünlandaufnahmen mit Hilfe der EDV 279

Durwen K.-J., Berkhoff F.-W., Wittig R.: Zur Auswertung der floristischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland mit Hilfe von Zeigerwerten (Poster) 289

Durwen K.-J., Ruville F. von: Merkmalskorrelationen und -verteilungen mitteleuropäischer Gefäßpflänzen (Poster) 295

Durwen K.-J., Berkhoff F.-W., Jänsch H.: Statistischer Vergleich regionaler Inventare hinsichtlich verschiedener Merkmalsverteilungen der Gefäßpflanzen (Poster) 301

Reichel D.: Die Erfassung der Vegetation stehender Gewässer als Teil einer Biotopkartierung 309

Ellenberg H., Gast F., Dietrich J.: Elster, Krähe und Habicht – ein Beziehungsgefüge aus Territorialität, Konkurrenz und Prädation 319

Jungbluth J. H.: Zur Problematik der Durchführung faunistischer Länderkartierungen bei Wirbellosen mit Beispielen aus der malakozoologischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland 331

Jordan E.: Möglichkeiten und Grenzen der Herstellung und synchronen Auswertung biowissenschaftlicher Verbreitungskarten aus Luft- und anderen Meßbildern mit dem neuen Kartiersystem des Stereocords am Beispiel ausgewählter Vegetationsbereiche Boliviens 337

III. Limnologie und Paläolimnologie

Tamm J.: Die Flora und Fauna der jahresperiodisch trockenliegenden Überschwemmungsfluren der Edertalsperre – eine Auenbiozönose? 355

Droste M.: Charakteristik der Wirbellosenfauna flacher Gewässer in einem Niedermoor 361

Frank C.: Die rezente Chironomidenfauna eines abwasserbelasteten Sees (Tegeler See) in Berlin 367

Schakau B., Frank C.: Die Entwicklung der Chironomiden-Fauna *(Diptera)* des Tegeler Sees im Spät- und Postglazial 375

Lang G.: Spätquartäre See- und Moorentwicklung in der Schweiz 383

Michler G.: Untersuchungen an Sedimentkernen aus 25 südbayerischen Seen hinsichtlich umweltrelevanter und paläoökologischer Fragestellungen . . 391

Steinberg C., Hämmerle E., Meilhammer J.: Veränderungen im Sedimentationsgeschehen des Walchensees (Oberbayern) durch anthropogene Eingriffe in das Einzugsgebiet 402

Stabel H.-H.: Chemisch-stratigraphische Untersuchungen zur postglazialen Entwicklung des Plußsees (Holstein) 403

Noll M., Zierold K.: Rasterelektronenmikroskopische und röntgenmikroanalytische Untersuchungen an Eisenorganismen 417

Steffan A. W.: Zur Struktur und Verflechtung von Kleinlebensvereinen in Felstümpeln der Meeresküste 425

Halbach U. †, Siebert M., Westermayer M.: Ökotoxikologische Untersuchungen an Rotatorien: Subletale Effekte von ausgesuchten Referenzchemikalien (Poster) 437

IV. Modellierung von Ökosystemen

Wissel C.: Stochastische Einflüsse auf Ökosysteme mit multipler Stabilität; die vollständige Lösung der Master-Gleichung 447

Loeschcke V.: Begrenzte Ähnlichkeit und koevolutionäre Gleichgewichte unter Konkurrenz: Ein Modell 461

Seitz A.: Simulationsmodelle als Werkzeuge in der Populationsökologie . . . 471

Petzold E.: Erfassung und Bilanzierung des Wasserdargebotspotentials . . . 487

Albert G.: Probleme der Modellanwendung in der raumwirksamen Planung . . 491

Küster F., Stein W.: Ökologische, gewässerhygienische und landschaftsgestalterische Aspekte bei der Eingliederung von Straßenentwässerungsbauwerken in die Landschaft 497

Frehe C.: Eine Versuchsanlage zur Prüfung der Wirkung von Umweltchemikalien auf Organismengemeinschaften (Poster) 507

V. Didaktik der Ökologie

Probst W.: Schule in der Natur – Kriterien für den Ökologieunterricht im Gelände – aufgezeigt am Beispiel eines neuartigen Unterrichtsprogramms aus den USA 511

Noll E., Noll M.: Weiher und Teiche als Modelle für ökologisches Arbeiten . . 519

Salzmann H. C.: Über die Schwelle zum Handeln helfen: Umwelterziehung des WWF Schweiz 523

Hedewig R.: Das Freilandlabor Dönche in Kassel 531

Zucchi H.: Naturschutzprojekte als Bestandteil des Biologiestudiums 539

VI. Freie Themen

Bono R.: Regenwurmgesellschaften im Sundgau (Elsaß, Frankreich): Aspekte ihrer Struktur und Verbreitung 545

Latscha T., Streit B.: Untersuchungen zur Ernährungsökologie von *Dictyla echii (Het.: Tingidae):* Lokale Spezialisation und die Bedeutung der Behaarung für die Wirtswahl 553

Viertel B.: Filtration, eine Strategie der Nahrungsaufnahme der Larven von *Xenopus laevis, Rana temporaria* und *Bufo calamita (Amphibia, Anura)* 563

Leser H.: Geoökosysteme und ihre Erforschung 577

Wegmann K.: *Dunaliella* – Lebenskünstler der Salzseen 589

Nobel W., Arndt U.: Wildpflanzen unter Immissionsbelastung: Wirkungen von SO_2-Begasungen auf Gräser 597

Obergföll F.-J., Pfadenhauer J-, Stauss R., Wehrle M.: Trittbelastung auf Halbtrockenrasen in Schutzgebieten des Ballungsraumes Stuttgart und Möglichkeiten der Renaturierung 607

Späh H., Beisenherz W.: Beitrag zur Verbreitung und Ökologie der Groppe *(Cottus gobio* L., *Pisces)* in Ostwestfalen und im Kreis Osnabrück (Niedersachsen) (Poster) 617

Heckmann H.-J., Heineke H.-J., Thöle R., Schreiber K.-F.: Sickerwasser und Filtereigenschaften von Lockersedimenten – Ein Beitrag zur Aufarbeitung der Bodenschätzung – (Poster) 627

Schlagwortverzeichnis 632

Verzeichnis der Autoren 634

Vorwort

Der 12. Band der Verhandlungen enthält die Vorträge der Tagung der Gesellschaft für Ökologie vom 18. bis 26. September 1982 in Bern. Durch das Einschieben der außerordentlich reichhaltigen und anregenden Festschrift für Herrn Prof. Heinz Ellenberg als Band 11 stimmt nun die Numerierung von Tagung und Band überein. (Von der ersten Tagung der GfÖ von 1971 in Konstanz wurde kein Verhandlungsband publiziert.)

Der Tagungsort Bern in der Schweiz einerseits und die z.T. weit fortgeschrittenen Untersuchungen im UNESCO-initiierten MAB-Programm andererseits drängten ein Rahmenthema Veränderungen von Gebirgsökosystemen auf. Es nimmt auch einen entsprechend breiten Raum im vorliegenden Band ein und umfaßt ein breites Spektrum. Ökosystemanalysen im strengen Sinn des Wortes werden vor allem aus dem österreichischen Programm vorgelegt. Theoretische Überlegungen zur Modellierung von Ökosystemen geben wertvolle Hilfe, um über Stabilität oder zu erwartende Veränderungen von Ökosystemen zu urteilen. Detaillierte Beobachtungen an einzelnen Ökosystemen oder in ganzen Landschaftsräumen ergeben die so notwendigen Grundlagenkenntnisse für die Abschätzung von Auswirkungen menschlicher Eingriffe. Die Beurteilung einer ganzen Landschaft unter ökologischen Gesichtspunkten, aber auch als Lebensraum mit ästhetischen und damit psychischen Einflüssen für den dort wohnenden oder sich dort erholenden Menschen geben Anhaltspunkte über tolerierbare oder nichttolerierbare Eingriffe.

Ein zweites Rahmenthema über Limnologie und Paläolimnologie bringt Arbeiten über den Zustand und die Entwicklungsgeschichte verschiedener Gewässer zusammen. Auch hier kamen Untersuchungen mit sehr aktueller Fragestellung zur Diskussion.

Das dritte Rahmenthema über Verbreitungskarten von Organismen und Ökosystemen als Hilfsmittel der ökologischen Forschung brachte viele Gesichtspunkte aus aktuellen Kartierungsprojekten in Mitteleuropa.

Leider hat sich die Herausgabe des Bandes vor allem wegen der Begutachtung durch Fachreferenten verzögert. Gerade diese Begutachtung wurde aber von vielen Autoren sehr geschätzt und gelobt. Es wurden kleinere und größere Mängel festgestellt, wie sie jedem Autor unterlaufen können, deren Korrektur aber den Wert der Publikationen erhöhte. Den Beiräten und Fachreferenten, die sich der Arbeit der sorgfältigen Durchsicht der Manuskripte unterzogen haben, gebührt der wärmste Dank.

Daß auch Band 12 der Verhandlungen fachgerecht und schön publiziert werden kann, ist vor allem der sorgfältigen Arbeit des Redaktors, Herrn Dr. Hans Heller in Göttingen, zu verdanken.

Bern, im Januar 1984 Otto Hegg

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Umwelt – Mitwelt
Ein Denkmodell für Ökologen

Gertraud Repp

Bei der Tagung der Gesellschaft für Ökologie in Bern 1982 fand die Anregung, neben dem Allgemeinbegriff 'Umwelt' auch den Begriff 'Mitwelt' zu verwenden, ein so gutes Echo, daß ich meinen Vorschlag kurz näher definieren möchte:

Der so modern gewordene Begriff Umwelt setzt automatisch den Menschen in den Mittelpunkt, in gewisser Anlehnung an das griechische Wort Oikos (Haus), von dem das Wort Ökologie ja abgeleitet wurde. Umwelt ist - wie eben auch in engerem Sinn ein Haus - alles um uns herum, unser gesamter Lebensraum und dessen lebenswichtige Umweltfaktoren: Boden (in weiterem Sinn der verfügbare Platz), Wasser, Luft, Licht, um nur die wichtigsten davon zu nennen.

Dieser vorwiegend auf den Menschen zentrierte Umweltbegriff ist heute zumindest in den hochtechnisierten Ländern schon der breiten Öffentlichkeit sehr wohl vertraut, und es hat sich dadurch ein recht intensives und z.T. sogar kämpferisches Umweltbewußtsein entwickelt. Daß dies so rasch ging, ist vielleicht nicht nur dem endlichen (!) Erkennen der Gefahr einer Übertechnisierung zuzuschreiben, der immer mehr sich durchsetzenden Ansicht, daß Technik nicht zum Selbstzweck werden darf, sondern Dienerin der Menschen bleiben muß.

In vielen Naturreligionen, z.B. von Indianern, aber auch den alten Hochreligionen des Hinduismus und Buddhismus, besteht eine grundsätzlich andere Einstellung zur Natur und deren Lebewesen. Ein Hindu entschuldigt sich z.B., wenn er einen Baum schlagen muß, und im Hochzeitsspruch für junge Frauen heißt es: "sei auch Deinen vierfüßigen Hausgenossen zum Segen". Vielleicht hat zu dieser Haltung gegenüber der Natur und ihren Geschöpfen auch die Tatsache beigetragen, daß diese beiden Hochreligionen in Zonen entstanden sind, wo der Mensch eingebettet lebte in eine tropisch-üppige Umwelt. Ist es nicht mehr als nur Zufall, daß gerade die streng monotheistischen Hochreligionen Judentum, Christentum und auch der Islam alle ursprünglich aus Wüstenregionen kamen? In der Öde und Stille der Wüste - dort ist ja wirklich der Mensch der Mittelpunkt.

Ich glaube, wir sollten den heute so viel gebrauchten Begriff 'Umwelt' ergänzen durch den Begriff 'Mitwelt'. Dieser umfaßt all die vielen Lebewesen, die in Gemeinschaft mit dem Menschen seinen Lebensraum bevölkern. In erster Linie sind dies unsere Mitgeschöpfe, die Tiere, aber es gehören natürlich auch die Pflanzen dazu, die ja erst die Existenz von Mensch und Tier dank ihrer Fähigkeit zur Photosynthese ermöglichen. Das Wunder des Lebens in seiner tausendfachen vielfältigen Form verdiente es wohl, aus dem m.E. egozentrischen Begriff Umwelt herausgehoben zu werden. Auch deshalb, weil heute in der Öffentlichkeit unter 'Umwelt' vor allem deren Hygienebedingungen zweckgerichtet in bezug auf den Menschen verstanden werden. Mit gutem Grund natürlich, denn hier drohen ja tatsächlich schon sehr akute Gefahren, z.B. durch Bodenverlust, Verschmutzung von Wasser und Luft usw.

In der Leere der Wüste gibt es keine 'Mitwelt'; wer dieses "Land ohne Gnade" jemals erlebt hat, wird das verstehen. Unser Lebensraum aber ist eine bunte und grüne Welt, in der viele fein aufeinander abgestimmte Ökosysteme miteinander verwoben sind; ein Raum, der bevölkert ist von zahlreichen Arten von Mitgeschöpfen, deren Lebensrecht wir deutlicher anerkennen sollten. In dem Begriff 'Mitwelt' käme dies klar zum Ausdruck. Auch pädagogisch wäre es wichtig, jungen Menschen rechtzeitig das Verständnis dafür zu lehren, daß wir alle ein Teil einer großen globalen Gemeinschaft des Lebendigen, der untrennbaren Ganzheit unserer Mitwelt sind.

Adresse

Prof. Dr. Gertraud Repp
Prinz-Eugen-Str. 36/1/15

A-1040 Wien

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Typologie und Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität mit Beispielen aus Gebirgsökosystemen

Andreas Gigon

Ecological stability and instability should be used only as overall concepts. Thus stability is the continued existence of an ecological system and its capability to return to the original state after a change. According to the dynamic behaviour of the system and to the presence of factors not belonging to its 'normal household' one can distinguish between constancy, cyclicity, resistance and elasticity; types of instability are: change and fluctuation (endogenous or exogenous). These types can be natural or anthropogenic. Criteria important for the practical assessment of stability are described. Both stability and instability can be valuated positively or negatively by man.

Elastizität, Instabilität, Konstanz, MAB 6, Resistenz, Stabilität, Zyklizität.

1. Einführung

In den Gebirgen läuft gegenwärtig ein starker ökonomisch-ökologischer Wandel ab: In weiten Gebieten nimmt die landwirtschaftliche Nutzung ab, es tritt Verbrachung ein; Gebirgswälder werden z.T. immer weniger genutzt; weite Gebiete werden durch saure Niederschläge beeinflußt; die direkten und indirekten Einflüsse des Tourismus wie Bau von Transportanlagen, Zersiedlung, Planierung von Skipisten usw. nehmen immer noch zu. Diese Einflüsse haben Veränderungen in Gebirgsökosystemen zu Folge, die in vielen Forschungsprojekten, so auch im 'Mensch und Biosphäre'(MAB) Programm der UNESCO im Projekt 'Man's impact on mountain ecosystems' bearbeitet werden. Wie groß dürfen die Veränderungen in Gebirgsökosystemen sein, damit man noch von Stabilität sprechen kann? Wann liegt Instabilität vor? In wieweit sind forstwirtschaftlich nicht genutzte Wälder instabil? Stellt Verbrachung eine Destabilisierung der Landschaft dar? Wie steht es mit der Belastbarkeit der verschiedenen Gebirgsökosysteme bezüglich sauren Niederschlägen? Die Beantwortung dieser Fragen hängt davon ab, wie ökologische Stabilität, Instabilität und Belastbarkeit definiert und erfaßt werden. Ein Blick in die Literatur zeigt, daß dies selbst in Fachkreisen ganz verschieden geschieht. Erschwerend kommt noch hinzu, daß Stabilität, Belastbarkeit und auch Ökologie in der Öffentlichkeit zu 'emotionsbeladenen Zauberwörtern' geworden sind.

Dadurch entstehen Mißverständnisse und Verunsicherungen. Von den einen werden Urwälder als natürlich stabil bezeichnet, von den anderen als äußerst instabil bzw. labil (z.B. bezüglich großflächigem Kahlschlag). Die einen befürchten als Folge des Abhauens von Hecken den Zusammenbruch ganzer Landschaften, die anderen weisen auf das Weiterbestehen, also die Stabilität, bereits ausgeräumter Landschaften hin. Gründe für Divergenzen der Aussagen liegen darin, daß sie oft auf einer einzelnen Untersuchung beruhen, deren Ergebnisse dann zu Aussagen über *die* Stabilität verallgemeinert werden. Im Gegensatz dazu soll im folgenden von einer Vielzahl von Beispielen ausgegangen werden, um einen Gesamtüberblick über die Phänomene der ökologischen Stabilität und Instabilität zu versuchen.

Die Ziele der vorliegenden Arbeit sind:

- Definition und Diskussion der Begriffe ökologische Stabilität, Instabilität, Labilität, Gleichgewicht sowie verwandter Begriffe
- Erarbeitung einer umfassenden, systematischen und möglichst praktischen Typologie sowohl der ökologischen Stabilität wie der Instabilität
- Erarbeitung und Diskussion von Grundlagen für die konkrete Erfassung und Bewertung der ökologischen Stabilität und Instabilität.

Das Ergebnis soll ein Raster sein, in das die vielfältigen Phänomene der ökologischen Stabilität*) eingeordnet werden können. Dabei kann leider auf die wichtigen Zusammenhänge zwischen ökologischer Stabilität und Belastbarkeit nicht eingegangen werden, da dies den Rahmen der vorliegenden Arbeit bei weitem sprengen würde (siehe dazu STEUBING et al. 1972; STÖCKER 1974; BUCHWALD, ENGELHARDT 1978/1980; SCHEMEL 1978; ODZUCK 1982). Ebensowenig werden die Strukturen und Funktionen, die zu Stabilität beitragen, also ihre Ursachen, besprochen; dies bleibt einer späteren Arbeit vorbehalten (s. auch GIGON 1981).

Der Ansatz dieser Arbeit ist phänomenologisch, pragmatisch und praxisorientiert, mit Schwergewicht bei der Pflanzenökologie. Theoretisch-ökologische, systemökologische und mathematisch-statistische Ansätze zur Erfassung der Stabilität werden in einer weiteren Publikation behandelt werden. Die vorliegende Arbeit baut auf vielfältigen Quellen auf, vor allem auf den von WOODWELL u. SMITH (1969), STEUBING et al. (1972) sowie DOBBEN u. LOWE-MC CONNELL (1975) herausgegebenen Symposiumsberichten, außerdem auf Einzelarbeiten von HOLLING (1973), STÖCKER (1974), ORIANS (1975) und HABER (1979). Im weiteren ist auch auf folgende Werke zurückgegriffen worden: ODUM (1971), MAY (1973), SCHWERDTFEGER (1975), KREBS (1978) und besonders REMMERT (1980). Schließlich baut die vorliegende Arbeit auf den Publikationen des Verfassers von 1974, 1981 (dort auch weitere Literaturangaben) und 1983a auf.

Die Ausführungen der vorliegenden Arbeit beziehen sich auf ökologische Systeme aller Organisationsstufen, von der globalen bis zur organismischen (autökologischen). In der Literatur wird unter ökologischer Stabilität oft jene von Ökosystemen im engeren Sinn (= Meso-Ökosysteme nach ELLENBERG 1973) verstanden, z.B. jene des Ökosystems Bergfettwiese oder Fichtenwald. Um hier Klarheit zu schaffen, sollte dafür die Bezeichnung *ökosystemare* oder *Ökosystem-Stabilität* verwendet werden.

Ich habe mich bemüht, möglichst einfache, eindeutige, emotional neutrale (siehe Kap. 5) und aus dem allgemeinen Sprachgebrauch heraus verständliche Begriffe zu verwenden. Auf die sonst übliche Darstellung von Analogien zu Stabilitätsbegriffen in anderen Disziplinen, z.B. Physik, Chemie, Ökonomie oder Psychologie wurde verzichtet, nicht zuletzt, weil solche Analogien sich bei näherem Zusehen oft als künstlich bis unzutreffend erweisen.

2. Definition von ökologischer Stabilität, Instabilität und Labilität

2.1 Definition von ökologischer Stabilität

Eine Übersicht über die in unzähligen Publikationen verstreuten Definitionen von ökologischer Stabilität zeigt, daß diese Definitionen sowohl weit wie eng gefaßt sein können (wie z.B. bei HOLLING 1973 und REMMERT 1980) und daß zwischen ihnen grundlegende Divergenzen vorliegen. Außerdem spielen die Umgangssprache und Konzepte aus anderen Disziplinen herein. Die Divergenzen zwischen den verschiedenen Definitionen rühren teilweise daher, daß je nach Autor das unveränderte Bestehenbleiben, der Stabilitätszustand (nach STÖCKER 1974 "Stabilität an sich") oder das Rückkehrverhalten nach Veränderungen infolge des Einwirkens bestimmter Faktoren betrachtet wird, also die Stabilitätsreaktion. Je nachdem welcher Aspekt im Vordergrund steht, wird die Diskussion um die Stabilität ganz verschieden ausfallen.

Wie kann man nun zu einer sinnvollen Definition der ökologischen Stabilität gelangen? Wenn der Begriff ökologische Stabilität bereits für ganz verschiedene Phänomene gebraucht wird, so hat es meines Erachtens keinen Sinn und wohl keinen Erfolg, ihn wieder einengen zu wollen. Ökologische Stabilität soll somit für viele verschiedene Phänomene als allgemeiner Oberbegriff verwendet werden; für praktische Zwecke sollen präzisere, z.T. neue Begriffe verwendet werden, die nicht so 'verbraucht' sind wie jener der Stabilität. Damit kommen wir zu folgender Definition:

Ökologische Stabilität ist das Bestehenbleiben eines ökologischen Systems und die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren.

Bereits einer der sehr verschiedenen Aspekte dieser Definition genügt dafür, daß man von Stabilität sprechen kann: Sie ist also mindestens zweideutig! Wie die Beispiele zeigen werden (Kap. 3), bestehen Beziehungen zwischen der ökologischen Stabilität und den Konzepten Klimax-, Schluß- und Dauer-Ökosystem.

*) Um den Text nicht unnötig zu komplizieren, wird im folgenden, wo es möglich ist, nur die Stabilität genannt, auch wenn Stabilität und Instabilität gemeint sind.

2.2 Definition von ökologischer Instabilität

Als Gegenteil der Stabilität ergibt sich folgende Definition:

Ökologische Instabilität ist das Nicht-Bestehenbleiben eines ökologischen Systems und das Fehlen der Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren.

Bereits einer der sehr verschiedenen Aspekte dieser Definition genügt dafür, daß man von Instabilität sprechen kann; sie ist also mindestens zweideutig. Ein ökologisches System, das bestehenbleibt (stabil ist), aber die Fähigkeit nicht hat, nach Veränderung wieder in die Ausgangslage zurückzukehren, kann als instabil - evtl. als labil (siehe Kap. 2.3) - bezeichnet werden! Diese im allgemeinen Sprachgebrauch wie in der Wissenschaft unbefriedigende Begriffsbestimmung unterstreicht die Notwendigkeit der Einführung besserer Begriffe. Bei der oben erwähnten Fähigkeit handelt es sich um die *spontane Reversibilität*. Das Fehlen dieser Fähigkeit bedeutet nicht, daß das ökologische System überhaupt nicht mehr in die Ausgangslage zurückgeführt werden kann; der Mensch kann hier künstlich eingreifen (s. Kap. 3.5).

Nach der obigen Definition muß die zeitliche Abfolge verschiedener Ökosysteme auf einem Gletschervorfeld oder die Verbrachung eines Ackers als Instabilität bezeichnet werden. Somit bestehen Beziehungen zwischen der ökologischen Instabilität und dem Konzept der Sukzession.

Wichtig ist, festzuhalten, daß der Prozeß der ökologischen Veränderung, also die Instabilität oft nicht von langer Dauer ist; nach kürzerer oder längerer Zeit stellt sich ein neues, stabiles ökologisches System ein.

2.3 Definition von ökologischer Labilität

Ökologische Labilität ist die allgemeine und starke Neigung (Disposition) eines ökologischen Systems, verändert zu werden.

Labilität steht zwischen den oben besprochenen Konzepten; von der Stabilität hat sie das Bestehenbleiben, sofern kein fremder Faktor einwirkt, von der Instabilität das ausgeprägte Fehlen der Fähigkeit, nach bestimmten Veränderungen in die Ausgangslage zurückzukehren. Zwischen Instabilität und Labilität bestehen selbstverständlich Übergänge: Bei der Instabilität stehen mehr die tatsächlichen, irreversiblen Veränderungen im Vordergrund, bei der Labilität geht es mehr um die Disposition eines noch bestehenden Systems zu solchen Veränderungen. Das Besondere an der Labilität ist das Instabil-Werden beim geringsten Einwirken eines Fremdfaktors (s. Kap. 3.1) und das Vorhandensein des Instabil-Werdens bei sehr vielen Fremdfaktoren. Ein labiles ökologisches System ist immer im Begriff zu schwanken, auszugleiten - dies geht aus der Etymologie des Wortes 'Labilität' hervor. Beispielsweise besteht in einem gleichaltrig aufgebauten Fichtenforst im Schweizer Mittelland immer eine ausgesprochen starke Neigung zu irreversiblen Veränderungen, sei es durch Windwurf, Schädlinge oder Krankheiten. Ähnliches gilt auch für viele Acker-Ökosysteme.

3. Typologie der ökologischen Stabilität und Instabilität

Ganz allgemein ist die Typisierung ökologischer Systeme schwierig und zwar u.a. aus folgenden Gründen:

- Ökologische Systeme sind offen, dynamisch und komplex,
- es bestehen viele Übergänge zwischen verschiedenen ökologischen Systemen,
- verschiedene Typen, z.B. von Stabilität, können gleichzeitig im selben ökologischen System verwirklicht sein (s. Kap. 4),
- je nach den gewählten Einteilungskriterien kann das gleiche Phänomen verschiedenen Typen zugeordnet werden (s. Kap. 4).

Soll also auf eine Typisierung verzichtet werden? Ist eine Typisierung nur eine unnötige Zwangsjacke, in die man die Fülle der Phänomene der Natur hineinpressen will? Die Geschichte der Wissenschaften zeigt, daß die Typisierung ein unerläßliches, wenn auch unvollkommenes Instrument für das (Natur-) Verständnis ist.

Will man ökologische Phänomene (Systeme) in verschiedene Typen einteilen, so müssen zunächst Merkmale ausgewählt werden, nach denen dann typisiert wird (s. Kap. 4). Das Ergebnis, die Typologie, bezieht sich somit primär auf bestimmte Merkmale. Diese werden dann für die Typologie ganzer ökologischer Systeme herangezogen. Das Gesagte soll erklären, wieso in der nun folgenden Typologie, je nachdem was gezeigt werden soll, einmal von Merkmal und ein andermal von ökologischen Systemen gesprochen wird.

3.1 Einteilungskriterien für die Typologie

Auf Grund des dynamischen Verhaltens ökologischer Systeme kann man verschiedene Typen von Stabilität oder Instabilität unterscheiden. Außerdem interessieren natürlich die Ursachen der Dynamik. Je nachdem, ob sie endogen (autogen) sind oder von für das Ökosystem fremden Faktoren herrühren, also exogen (allogen) sind, kann man die Einteilung weiter verfeinern.

3.11 Dynamisches Verhalten des ökologischen Systems

In ökologischen Systemen können im wesentlichen folgende Kategorien von dynamischem Verhalten unterschieden werden:

I. Der Grenzfall, daß keine oder nur sehr geringe, unwesentliche Schwankungen oder Veränderungen auftreten,
II. Große, regelmäßige Schwankung(en), d.h. Zyklen,
III. Elastische Schwankungen (gedämpfte Schwingung),
IV. Große, und was die natürlichen Prozesse betrifft, irreversible Veränderung(en), d.h. Übergänge in einen neuen Zustand,
V. Große, unregelmäßige Schwankungen, also Fluktuationen.

Selbstverständlich gibt es zwischen diesen Kategorien alle Übergänge; auf das Problem der konkreten Erfassung der Schwankungen und Veränderungen wird in Kap. 4 eingegangen. Als klein sind z.B. die Schwankungen der botanischen Artenzusammensetzung in einem alpinen Rasen oder in einem Laubmischwaldbestand zu bezeichnen; groß sind die entsprechenden Schwankungen in Nadelwäldern mit Baumartenwechsel (ELLENBERG 1978) oder die Veränderungen während der Sukzession vom Rohboden zum Wald.

3.12 Fehlen oder Vorhandensein von Fremdfaktoren

Fremdfaktoren sind Faktoren, die nicht zum normalen Haushalt des betreffenden ökologischen Systems gehören. Bei den anthropogenen Fremdfaktoren kann man unterscheiden zwischen den sogenannten Belastungen (ELLENBERG 1972) oder besser Belastungsfaktoren und den Stabilisierungsfaktoren. Letztere führen zur in Kap. 3.5 dargelegten anthropogenen Stabilität. Gesichtspunkte zur konkreten Erfassung der Fremdfaktoren sind in Kap. 4 zusammengestellt. Es ist als wesentlich festzuhalten, daß ein Faktor nicht nur dann als Fremdfaktor anzusehen ist, wenn er Veränderungen im ökologischen System hervorruft. So stellt saurer Regen für eine Magerwiese auf einer Rendzina sicher einen Fremdfaktor dar, obgleich er wegen des hohen Karbonatgehaltes des Bodens wohl kaum Veränderungen hervorrufen wird. Auf der anderen Seite gibt es zahlreiche, was die natürlichen Prozesse anbelangt, irreversible Veränderungen in ökologischen Systemen, die nicht von Fremdfaktoren hervorgerufen werden, sondern zum normalen Haushalt gehören. Als Beispiel seien die Veränderungen bei der Sukzession auf einem Gletschervorfeld genannt.

Bei vielen ökologischen Systemen ist der 'normale Haushalt' nicht genau genug bekannt, als daß eindeutig entschieden werden könnte, welche Faktoren als 'normal' oder als 'fremd' anzusehen sind. Gehören z.B. die sporadischen Massenentwicklungen der Schermaus *(Arvicola terrestris* L.) mit der über fünfzigprozentigen Vernichtung der Grasnarbe zum normalen Haushalt bestimmter subalpiner Wiesen? Eine weitere Schwierigkeit ist, daß nach langem Einwirken u.U. der Fremdfaktor nicht mehr fremd ist, d.h. es können modifikative oder genetische Anpassungen an ihn stattfinden. Wie groß dürfen diese Anpassungen (Veränderungen) sein, daß sie noch in den Rahmen der Stabilität passen?

Der gleiche Faktor kann, je nach der Organisationsstufe, auf der man das ökologische System betrachtet, als 'normal' oder als 'fremd' angesehen werden; z.B. ist Ascheregen für einen Waldbestand in der weiteren Umgebung eines Vulkans ein Fremdfaktor, jedoch für die gesamte Landschaft, wenn man sie langfristig betrachtet, 'normal'. Das Konzept der Fremdfaktoren wird weiter dadurch kompliziert, daß oft verschiedene Faktoren zusammenwirken und Synergismen und Antagonismen vorliegen.

Die Bezeichnung der Fremdfaktoren als Störfaktoren, wie dies GIGON (1981) und andere Autoren vorgenommen haben, ist ungeschickt und sollte unbedingt vermieden werden. Denn einerseits impliziert das Wort Störfaktor, daß Störungen, also Veränderungen eintreten, was nach dem oben Gesagten keineswegs der Fall zu sein braucht. Andererseits gibt es viele Ökosysteme, bei denen vom Menschen als Störfaktoren angesehene Faktoren zum normalen Haushalt gehören. Für bestimmte Hartlaubgebüsche ist der sogenannte Störfaktor 'Feuer' für das Weiterbestehen, also die Stabilität unerläßlich. Wie SEIBERT (1974) festhielt, muß für Trittpflanzengesellschaften nicht der Faktor 'Tritt', sondern der Faktor 'Aufhören des Tritts' als Fremdfaktor (Belastungsfaktor) angesehen werden.

3.2 Einteilung der ökologischen Stabilität

Mit den soeben beschriebenen Einteilungskriterien läßt sich die in Abb. 1 und der Matrix der Tab. 1 dargestellte, umfassende phänomenologische Typologie der Stabilität erarbeiten. Viele von anderen Autoren verwendete Stabilitätsbegriffe lassen sich unschwer in diese Matrix einordnen (s. Kap. 3.6 sowie GIGON 1981). Bereits hier sei die in Kap. 4 besprochene Tatsache erwähnt, daß je nach dem betrachteten raumzeitlichen Rahmen und den ausgewählten Stabilitätsmerkmalen und -maßstäben verschiedene Typen von Stabilität und Instabilität gleichzeitig im selben ökologischen System vorhanden sein können. Im folgenden sollen nun die vier Haupttypen ökologischer Stabilität kurz besprochen und mit Beispielen veranschaulicht werden.

Tab. 1: Einteilung der ökologischen Stabilität und Instabilität in verschiedene Grundtypen auf Grund des dynamischen Verhaltens des betrachteten ökologischen Merkmals und des Fehlens oder Vorhandenseins von Fremdfaktor(en).
Die mit * bezeichneten Typen können in natürlich und anthropogen eingeteilt werden (s. Kap. 3.5).

	DYNAMISCHES VERHALTEN des betrachteten ökologischen Merkmals bzw. Systems innerhalb des festgelegten raumzeitlichen Rahmens	FREMDFAKTOR = Faktor, der nicht zum normalen Haushalt des betreffenden ökologischen Systems gehört (≠ Störfaktor)	
		NICHT VORHANDEN	VORHANDEN
STABILITÄT	VERÄNDERUNGEN oder SCHWANKUNGEN SEHR KLEIN oder KEINE	KONSTANZ * ökologisches System schwankt bzw. verändert sich nicht	RESISTENZ * ökologisches System läßt sich durch Fremdfaktor nicht zu Schwankungen oder Veränderungen bringen
STABILITÄT	SCHWANKUNG(EN) + GROSS und REGELMÄSSIG bzw. ELASTISCH	ZYKLIZITÄT * zyklische Stabilität: ökologisches System zeigt regelmäßige Schwankungen	ELASTIZITÄT * elastische Stabilität: ökologisches System wird von Fremdfaktor verändert und kehrt dann in Ausgangslage zurück (Schwankung)
INSTABILITÄT	IRREVERSIBLE, + GROSSE VERÄNDERUNG	ENDOGENE VERÄNDERUNG ökologisches System zeigt von selbst ± große Veränderung	EXOGENE VERÄNDERUNG * ökologisches System zeigt infolge Fremdfaktor ± große Veränderung
INSTABILITÄT	UNREGELMÄSSIGE SCHWANKUNGEN = FLUKTUATIONEN	ENDOGENE FLUKTUATION ökologisches System zeigt von selbst unregelmäßige Schwankungen	EXOGENE FLUKTUATION * ökologisches System zeigt infolge Fremdfaktor unregelmäßige Schwankungen

3.21 Konstanz

Konstanz ist das im wesentlichen unveränderte Bestehenbleiben eines ökologischen Systems, und zwar bei Fehlen von Fremdfaktoren (s. Tab. 1 u. Abb. 1). Dies bedeutet aber nicht, daß das System starr ist. Ein mitteleuropäischer Laubmischwald hat eine Konstanz-Stabilität, auch wenn immer wieder einzelne Bäume absterben und neue heranwachsen und wenn kleine Schwankungen der Populationsdichte bestimmter Insekten und Vögel auftreten. Andere Beispiele gesamthaft gesehen konstanter Ökosysteme sind Hochmoor und alpiner *Nardus*-Rasen (STÜSSI 1970). Wie die Beispiele zeigen, bestehen Zusammenhänge zwischen dem Konzept der Konstanz und jenem der Klimax (Dauer- und Schluß-Ökosystem).

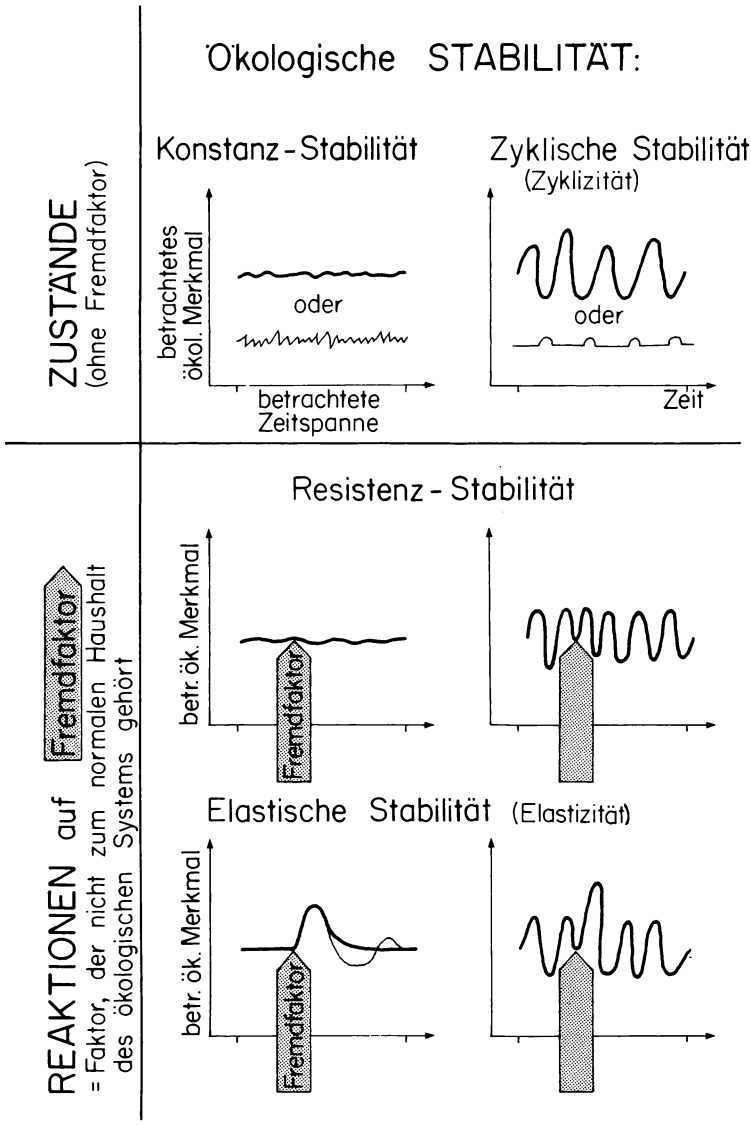


Abb. 1: Schematische Darstellung der vier Grundtypen ökologischer Stabilität in Abhängigkeit vom dynamischen Verhalten des betrachteten Merkmals und vom Fehlen oder Vorhandensein eines Fremdfaktors.

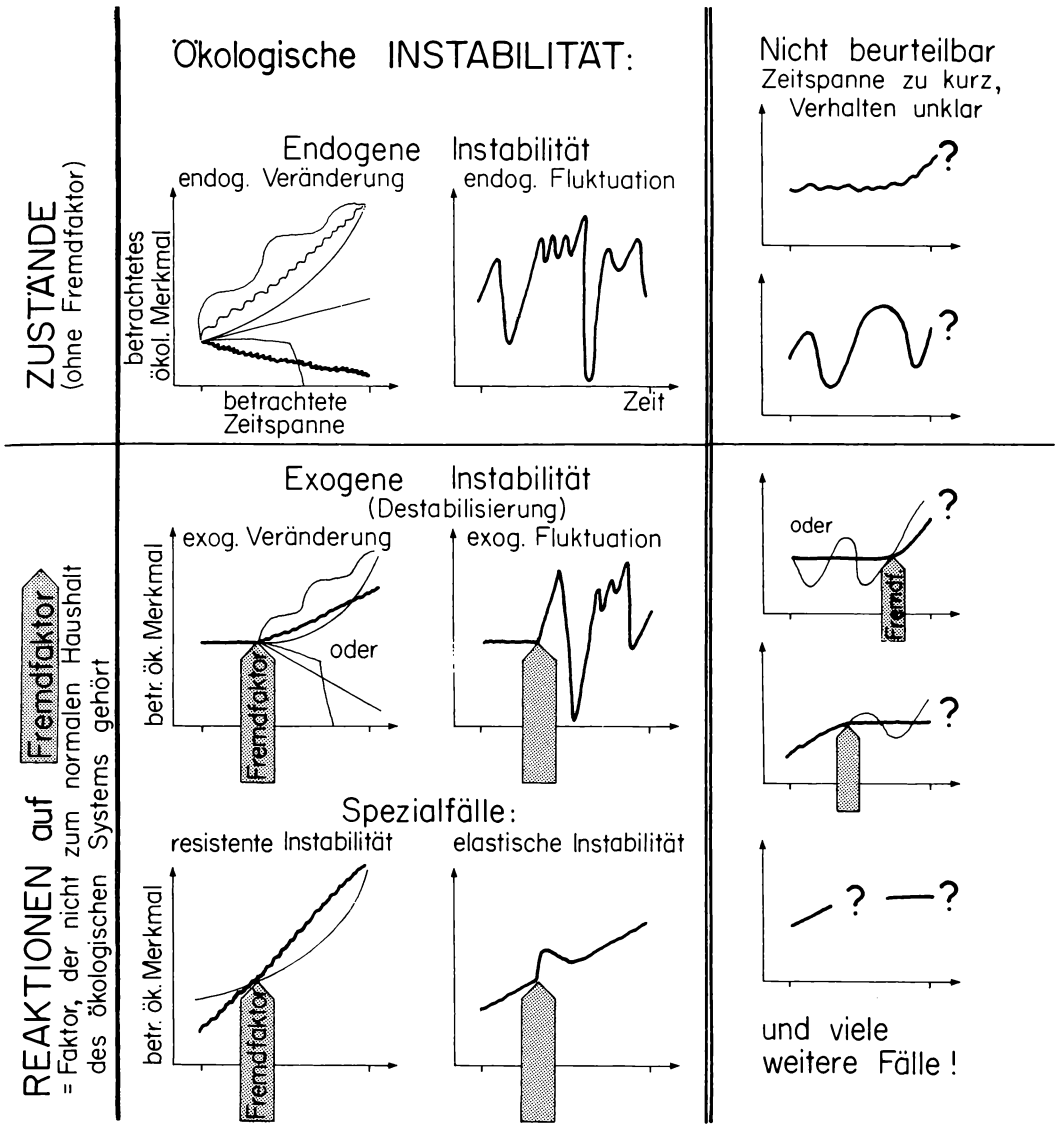


Abb. 2: Schematische Darstellung der Grundtypen ökologischer Instabilität in Abhängigkeit vom dynamischen Verhalten des betrachteten Merkmals und vom Fehlen oder Vorhandensein eines Fremdfaktors.
Rechts sind einige Fälle dargestellt, wo nicht entschieden werden kann, ob Stabilität oder Instabilität vorliegt.

3.22 Zyklizität

Zyklizität zeigen ökologische Systeme, die *regelmäßige* und große Schwankungen aufweisen, und zwar *ohne* das Einwirken von Fremdfaktoren (s. Abb. 1 u. Tab. 1). Zyklizität wird auch als zyklische Fluktuation oder als stabiler Grenzzyklus bezeichnet. Das bekannteste Beispiel unter den mitteleuropäischen Gebirgsökosystemen ist das Lärche-Lärchenwickler-System (s. dazu z.B. FISCHLIN 1982). Die Untersuchungen u.a. von GEER (1975) zeigen auf Grund von Jahrringanalysen, daß die regelmäßigen Gradationen des Lärchenwicklers *(Zeiraphera diniana* Gn.) schon seit Hunderten von Jahren auftreten und somit zum 'normalen Haushalt' des Ökosystems gehören. Weitere Beispiele von Zyklizität sind bestimmte Nadelwälder mit Baumartenwechsel (ELLENBERG 1978) sowie die Populationsschwankungen von Lemmingen und anderen Kleinsäugern samt ihren Räubern.

Es mag erstaunen, daß ökologische Systeme mit derart großen Schwankungen als zyklisch-stabil bezeichnet werden. Gründe dafür sind folgende:

- Es ist nicht einzusehen, wieso die starken regelmäßigen, durch die Jahreszeiten hervorgerufenen Schwankungen in den Ökosystemen des gemäßigten Klimas diskussionslos in den Rahmen der Stabilität fallen sollen, Schwankungen mit anderer, regelmäßiger Periode hingegen nicht.
- Gemäß unserer Definition können ökologische Systeme mit Zyklizität nicht als instabil bezeichnet werden, denn die Schwankungen werden durch für das ökologische System 'normale' Faktoren rückgängig gemacht.
- Ähnlich große Schwankungen wie bei der Zyklizität treten auch bei der Elastizität auf - und diese wird von den meisten Autoren als Grundtyp der Stabilität angesehen.
- Ökosysteme mit Zyklizität werden trotz der starken Schwankungen von vielen Autoren als Klimax-Ökosysteme angesehen (z.B. die Pyro-Klimax-Ökosysteme in den mediterranen Hartlaubgebieten).

Es sei noch darauf hingewiesen, daß zwischen Zyklizität und dem mathematisch-ökologischen Konzept der Multistabilität Beziehungen bestehen (s. z.B. WISSEL 1981).

3.23 Resistenz

Resistenz ist das im wesentlichen unveränderte Bestehenbleiben eines ökologischen Systems beim Einwirken eines Fremdfaktors (s. Abb. 1 u. Tab. 1). Z.B. wird eine Blaugrashalde auf Rendzina in ihrer Pflanzenartengarnitur durch saure Niederschläge wohl nicht wesentlich verändert und sind *Caricetum curvulae*-Bestände im Vergleich zu vielen anderen alpinen Pflanzengesellschaften bezüglich des Tritts durch Touristen relativ resistent (vgl. GRABHERR 1982).

3.24 Elastizität

Elastizität zeigt ein ökologisches System, das durch einen Fremdfaktor wesentlich verändert wird, nach Aufhören des Wirkens des Fremdfaktors jedoch wieder von selbst in die Ausgangslage zurückkehrt. Es ergibt sich eine Schwankung, die durch Amplitude und Rückkehrzeit charakterisiert werden kann (s. Abb. 1 u. Tab. 1). Als Beispiele seien erwähnt: Starker Abschuß der Rehe in einem Gebiet kann eine Veränderung der Krautschicht zur Folge haben; wird nicht mehr abgeschossen, so kann sich die Rehpopulation wieder erholen und der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt werden. Die Bekämpfung des Lärchenwicklers mit *Bacillus thuringiensis* kann die zyklische Massenentfaltung recht stark beeinflussen; einige Jahre nach Aufhören dieser biologischen Bekämpfung stellt sich der normale Zyklus jedoch wieder ein (FISCHLIN 1982).

3.3 Einteilung der ökologischen Instabilität

Mit den in Kap. 3 beschriebenen Kriterien kommt man zu den in Abb. 2 und Tab. 1 zusammengestellten Typen ökologischer Instabilität. Allerdings ist in vielen Fällen eine klare Trennung in endogene und exogene Instabilität nicht möglich (s. unten). Sind die exogenen Einflüsse durch den Menschen bedingt, so nennt man sie präziser anthropogen. Wie Abb. 2 zeigt, gibt es bei Instabilität weit mehr verschiedenes Systemverhalten als bei Stabilität. Eine präzise Typologie würde eine Vielzahl von Begriffen erfordern, was aber unpraktisch wäre. In Anlehnung an die Typologie der Stabilität wurden deshalb nur vier Typen unterschieden. (Es wäre verlockend gewesen, diese Typen mit den Antonymen (Gegenteilen) der Begriffe für die Stabilitätstypen zu bezeichnen. Diese sind aber mehrdeutig, so daß sie nicht verwendet werden können: Inkonstanz z.B. umfaßt einerseits Instabilität, aber auch Zyklizität und Elastizität.)

3.31 Endogene Veränderung
Endogene Veränderung ist die spontane Veränderung eines ökologischen Systems, also ohne das Einwirken eines Fremdfaktors. Das ökologische System liegt am Ende der betrachteten Zeitspanne eindeutig verändert vor. Das exponentielle Wachstum einer Population auf einem Pionierstandort ist ein Beispiel oder die Abfolge verschiedener Stadien bei der Bewaldung eines Gletschervorfeldes. Letzteres zeigt zugleich, daß Beziehungen zwischen der endogenen Veränderung und der autogenen Sukzession bestehen.

3.32 Exogene Veränderung
Exogene Veränderung ist die Veränderung eines ökologischen Systems infolge des Einwirkens eines Fremdfaktors. Die Fähigkeit, nach Veränderung von selbst in die Ausgangslage zurückzukehren, fehlt. Als Beispiele kann man nennen: die Zunahme der Rehwildpopulationen in bestimmten Gebieten, ausgelöst durch die Fremdfaktoren 'Ausrottung des Raubwildes', 'Winterfütterung' usw.; die Veränderungen von Ökosystemen infolge von Kahlschlag und anschließender Erosion; die Wandlungen in einem Grünlandgebiet infolge Grundwasserabsenkung. Diese Beipiele zeigen, daß Beziehungen zwischen der exogenen Veränderung und der allogenen Sukzession bestehen.

3.33 Endogene Fluktuation
Endogene Fluktuation ist das spontane, unregelmäßige, azyklische und große Schwanken eines ökologischen Systems, also ohne Einwirkung eines Fremdfaktors. Beispiele sind unregelmäßige Massenvermehrungen bestimmter Insektenarten, z.B. der Grünen Pfirsichblattlaus *(Myzodes persicae* Sulz.) oder die Unregelmäßigkeit der Samenproduktion z.B. von Alpenpflanzen. Hier erhebt sich freilich die Frage, in wieweit diese Fluktuationen direkt oder indirekt von Schwankungen der Witterung und des Nahrungsangebotes abhängen.

3.34 Exogene Fluktuation
Exogene Fluktuation ist das unregelmäßige, azyklische und große Schwanken eines ökologischen Systems infolge des Einwirkens eines Fremdfaktors, z.B. unregelmäßige Veränderungen von Weiden-Auenwald infolge Erosion, Anlandung und Überschwemmung. Instabilität der Erträge bestimmter landwirtschaftlicher Produkte (z.B. Apfelernte) infolge von Parasiten- bzw. Krankheitsbefall, Pestizidapplikation, Witterungsschwankungen usw. Unregelmäßige Veränderung der Fauna eines Gebietes infolge der Einführung einer fremden Tierart (etwa des Mungos auf Jamaika), bis dann wieder ein neuer stabiler Zustand erreicht wird.

3.35 Resistente und elastische Instabilität
Wie in Abb. 2 angedeutet, gibt es bestimmte Formen von Instabilität, die Resistenz oder Elastizität bezüglich Fremdfaktoren aufweisen. Resistente Instabilität weist z.B. eine wachsende Insektenpopulation auf, die resistent gegenüber einem Insektizid ist. Elastische Instabilität kann die Sukzession auf Brachland zeigen. Schneidet man die aufgewachsenen Büsche einmal ab, so wird der Verlauf der Sukzession für einige Zeit verändert. Langfristig wird die Sukzession jedoch so erfolgen, als ob die Büsche nie abgehauen worden wären.

3.4 Fälle, bei denen die Stabilität oder Instabilität nicht beurteilbar sind

Für die Praxis ist wichtig festzuhalten, daß es viele Fälle gibt, wo es nicht möglich ist zu sagen, ob Stabilität oder Instabilität vorliegt (s. Abb. 2). Entweder ist die betrachtete Zeitspanne zu kurz, oder es liegen zu wenige Beobachtungen vor, oder das Systemverhalten ist nicht eindeutig, oder es bestehen Überlagerungen zwischen verschiedenen Stabilitätstypen, etwa zwischen Zyklizität und Elastizität.

3.5 Natürliche und anthropogene Stabilität und Instabilität

Als *natürliche Stabilität* kann man jene bezeichnen, die ohne Eingriffe des Menschen verwirklicht ist. Sie kommt nicht nur bei natürlichen, sondern u.U. auch bei naturnahen, halbnatürlichen und anthropogenen ökologischen Systemen vor und kann je nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Fremdfaktoren und Veränderungen in die verschiedenen Typen des Kap. 3.2 eingeteilt werden (s. Tab. 1).

Beispiele natürlicher Ökosysteme mit natürlicher Konstanz-Stabilität sind alpine Urwiesen, Hochmoore, bestimmte Urwälder. Beispiele anthropogener Ökosysteme mit natürlicher Stabilität (Konstanz der Pflanzenartengarnitur) sind bestimmmte subalpine Weiden, die durch Waldrodung entstanden sind und erhalten bleiben, auch wenn der Mensch nicht eingreift, z.B. weil der Anflug von Samen von Holzgewächsen sehr gering und die Beweidung durch Wild sehr intensiv sind.

Als *anthropogene Stabilität* kann man jene bezeichnen, für die menschliche Eingriffe unerläßlich sind. Sobald diese aufhören, tritt Instabilität ein: Beispielsweise die anthropogene Konstanz der Pflanzenartengarnitur einer Düngewiese, denn für sie sind regelmäßige Mahd und Düngung unerläßlich; die großflächige Bestandesstruktur eines Wirtschaftswaldes, denn sie beruht auf vielen pflegenden Eingriffen des Menschen. Bei diesen Beispielen stellten die Eingriffe des Menschen normale, integrierende Faktoren im Haushalt des betreffenden Ökosystems dar. Aber auch anthropogene Fremdfaktoren, also solche, die nicht zum normalen Haushalt gehören, können zu anthropogener Stabilität führen, z.B. die Pestizidapplikation gegen einen selten auftretenden Schädling kann dem Bestand anthropogene Resistenz gegenüber dem Schädling verleihen.

Ähnlich wie die Stabilität kann auch die Instabilität in natürliche und anthropogene eingeteilt werden (anthropogene Veränderung und Fluktuation).

3.6 Beziehungen zwischen einigen im Zusammenhang mit der ökologischen Stabilität verwendeten Begriffen und jenen der vorliegenden Arbeit

Das biologisch-ökologische Gleichgewicht kann nach GIGON (1983a) definiert werden als der Zustand, bei dem sich Arten, Artengruppen oder andere, auch abiotische Strukturen und Funktionen in biologisch-ökologischen Systemen jeweils die Waage halten bzw. in ausgewogenem Verhältnis zueinander stehen. Je nach Organisationsstufe kann man von biozönotischem (THIENEMANN 1956), ökosystemarem oder anderen Gleichgewichten sprechen. Trotz vieler Gemeinsamkeiten sind diese Gleichgewichte nicht mit der Stabilität gleichzusetzen. Die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren sowie die Zyklizität sind im Konzept des Gleichgewichtes nicht enthalten. Stabilität umfaßt nicht nur Gleichgewichts-, sondern auch andere Stabilitätsprinzipien wie z.B. jene des Kreislaufs und der Stellvertretung. Das Konzept des Gleichgewichtes stellt also nur einen Teilaspekt der Stabilität dar und ist somit nur für jene Fälle zu verwenden, wo tatsächlich Gleichgewichte im Vordergrund stehen.

Homöostase bezieht sich primär auf die selbstregulierende Rückkoppelung (feedback) in physiologischen Systemen. In der Ökologie deckt der Begriff nicht das umfassende Phänomen der Stabilität, wie es in dieser Arbeit verstanden wird. Außerdem wird das Wort Homöostase nur selten und dann oft recht unpräzis verwendet; es besteht keine Veranlassung, es (vermehrt) in die Ökologie einzubringen.

Resilienz (resilience) ist ein Begriff, der von HOLLING (1973) eingeführt wurde: "Resilience determines the persistence of relationships within a system and is a measure of the ability of these systems to absorb changes of state variables, driving variables und parameters, and still persist. In this definition resilience is the property of the system and persistance or probability of extinction is the result." "Stability on the other hand, is the ability of a system to return to an equilibrium state after a temporary disturbance." Gemäß den Begriffen der vorliegenden Arbeit hat Resilienz somit Beziehungen zu Resistenz sowie Konstanz, und stability im Sinne HOLLINGs hat Beziehungen zu unserer Elastizität. Von der Etymologie her sollte Resilienz jedoch eher mit dem Konzept der Elastizität zu tun haben. Wegen dieser Unklarheit, da Resilienz von verschiedenen Autoren ganz verschieden verwendet wurde, und weil der Begriff nicht sehr bekannt ist, wurde er in der vorliegenden Arbeit nicht verwendet.

Bei der globalen, lokalen und Nachbarschaftsstabilität (global, local and neighbourhood stability) geht es darum, daß ein ökologisches System durch äußere Einflüsse, also Fremdfaktoren aus der sogenannten Ruhelage gebracht wird. Bei der globalen Stabilität kehrt das System aus einem weiten Bereich von Veränderungen wieder in die Ausgangslage zurück, bei der lokalen und Nachbarschaftsstabilität nur aus einem engen. Bei diesen Stabilitätstypen handelt es sich also um Elastizität mit verschieden großen Amplituden bis zum Übergang in Instabilität.

Climax-, Struktur- und Organisationsstabilität (c-, t- und o-Stabilität) nach SCHWEGLER (1981) und KREEB et al. (1981) lassen sich als Stabilität auf niedriger, mittlerer und höherer Organisationsstufe von miteinander verwandten biologischen Systemen auffassen. Es ist allerdings nichts Klares darüber ausgesagt, um welchen Grundtyp der Stabilität (Kap. 3) es sich jeweils handelt.

Beziehungen zu den Begriffen Persistenz, Trägheit, Inertia und trajectory stability sind in GIGON (1981) besprochen worden.

4. Konkrete Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität

Damit die ökologische Stabilität konkret erfaßt werden kann, muß festgelegt werden, welches ökologische System überhaupt zu betrachten ist. Dies ist in Anbetracht der Offenheit, Komplexität und Dynamik dieser Systeme keineswegs einfach. STÖCKER (1979) fordert, "das Ökosystem nach außen, gegen die relevante Umwelt oder Umgebung, und nach innen, durch die Angabe der als Elemente des Ökosystems zu betrachtenden Teile des ökologischen Objektes abzugrenzen". Und er fährt fort: "daß je nachdem, welche Elemente und Wechselwirkungen hervorgehoben werden, vom gleichen ökologischen Objekt ein anderes Ökosystem generiert wird." Außerdem bestimmen die Frage- und Zielvorstellungen sowie der Zweck der Untersuchung die Abgrenzungen und Hervorhebungen. Auf das dabei auftretende Problem der Subjektivität und Objektivität naturwissenschaftlicher Erkenntnis wird in der Diskussion kurz eingegangen.

4.1 Räumlicher und zeitlicher Rahmen für die konkrete Erfassung der ökologischen Stabilität

Sterben in einer Urwaldfläche von einigen Aren mehrere Bäume ab, so kann dies für die betreffende Fläche und den Zeitraum einiger Jahre als Instabilität angesehen werden. Denn es treten ja wesentliche Veränderungen auf: Eine Kahlschlagflur stellt sich ein, dann überwiegen Lichtholzarten, und erst nach vielen Jahrzehnten oder Jahrhunderten hat die Fläche vielleicht wieder die ursprüngliche Bestockung. Betrachtet man dieselbe Fläche als Teil eines größeren Urwaldstückes, so sieht man, daß natürlich immer wieder alte Bäume absterben und junge aufwachsen. Über das Ganze betrachtet ergibt sich ein Erhaltenbleiben des Waldstückes, also Stabilität. Die detaillierte Untersuchung bestimmter Urwälder hat ergeben, daß sich verschiedene Phasen ablösen: z.B. sog. Optimalphase, Altersphase und Regenerationsphase. Jeder Übergang von einer Phase zur nächsten kann als Instabilität angesehen werden. Gesamthaft stellen die verschiedenen Phasen jedoch ein oft regelmäßiges, zyklisches Schwanken dar, das nicht als Instabilität, sondern als zyklische Stabilität zu interpretieren ist.

Die soeben besprochenen Beispiele zeigen folgendes: Ja nach dem gewählten räumlichen und zeitlichen Rahmen kann dasselbe ökologische Phänomen einmal als Stabilität oder als Instabilität angesehen werden.

4.2 Verschiedenheit der Merkmale, die für die konkrete Erfassung der Stabilität gewählt werden können

"Die Bergfettwiese ist ein stabiles Ökosystem" - solche und ähnliche Aussagen trifft man immer wieder an. Was bedeuten sie genau? Für den einen bedeutet die Aussage über die Bergfettwiese, daß die Pflanzenartengarnitur langfristig erhalten bleibt, für den anderen, daß die Heuerträge regelmäßig etwa gleich groß sind. Wieder andere sprechen von Stabilität, wenn die Grasnarbe durch Tritt der Touristen nicht zerstört wird, oder wenn die Belastbarkeit mit Klärschlamm groß ist. Analoges gilt auch für die Instabilität. Für jeden ist verständlicherweise *sein* Merkmal das wichtigste; unverständlich ist, wenn es als *das* Merkmal für die Stabilität angesehen wird. Problematisch ist, wenn man gänzlich darüber im Unklaren gelassen wird, welches Merkmal nun stabil oder instabil ist. Die Beispiele zeigen deutlich, daß es bei den Beurteilungen der Stabilität unerläßlich ist, anzugeben, auf welche Merkmale sie sich beziehen. Daß es dabei für die betreffende Fragestellung und das betreffende ökologische System adäquatere, sogenannte Indikatormerkmale gibt, wird weiter unten besprochen.

4.3 Maßstäbe für die Beurteilung der Stabilität des gewählten ökologischen Merkmals

Im vorangegangenen Kapitel wurde erwähnt, daß die Regelmäßigkeit der Heuerträge als Merkmal für die Erfassung der Stabilität (Konstanz) einer Bergfettwiese herangezogen werden kann. Aber die Erträge unterscheiden sich stark von Jahr zu Jahr. Wie groß dürfen diese Schwankungen sein, daß man noch von Konstanz-Stabilität sprechen kann? Oder wie groß muß die Abnahme der Erträge z.B. infolge nachlässiger Bewirtschaftung sein, damit man von einer deutlichen Veränderung, also Instabilität sprechen kann? Es müssen quantitative Grenzen festgelegt werden. Man kann von einer deutlichen Veränderung sprechen, wenn die Erträge z.B. 5 Jahre lang mindestens 30% unter dem langjährigen Mittel liegen. Wählt man die Pflanzenartengarnitur als Merkmal für die Stabilitätsbeurteilung, so genügt schon das Verschwinden von nur 4-6 (also 10-15%) der insgesamt etwa 40 Arten in Beständen der Bergfettwiese *(Trisetetum)* als Indiz für eine grundlegende Veränderung, also Instabilität. Für die konkrete, quantitative Beurteilung der Stabilität muß also für jedes gewählte ökologische Merkmal ein bestimmter, adäquater und reproduzierbarer Maßstab erarbeitet und angegeben werden. Auf die in vielen Einzelarbeiten verstreuten mathematisch-statistischen Methoden zur quantitativen Erfassung der ökologischen Stabilität und, damit zusammenhängend, der Umweltverträglichkeit sowie der Belastbarkeit (s. z.B. SCHEMEL 1978) soll in einer späteren Arbeit eingegangen werden.

4.4 Konkrete Erfassung der Fremdfaktoren

Zunächst muß zwischen natürlichen und anthropogenen Fremdfaktoren unterschieden werden; letztere kann man einteilen in Belastung(sfaktoren) und Stabilisierungsfaktoren. Bei der konkreten Erfassung ist sodann wichtig, u.a. folgendes festzuhalten: Intensität, Dauer, Zeitpunkt und Ort des Einwirkens. Es gibt z.B. je nach Intensität und Dauer des Einwirkens des Fremdfaktors 'Tritt durch Touristen' auf einer Bergkuppe keine Veränderung oder eine Trittpflanzengesellschaft oder eine völlige Vernichtung der Pflanzendecke mit evtl. anschließender Erosion. Tritt im Frühling, auf feuchten Boden, ruft größere Veränderungen hervor als gleich intensiver Tritt auf trockenen Boden im Sommer oder gefrorenen Boden im Spätherbst.

Oft ist das konkrete Erfassen der Fremdfaktoren schwierig, denn es können Langfristwirkungen, Synergismen und Antagonismen auftreten. In vielen Fällen stellt man eine deutliche Veränderung eines ökologischen Systems fest und muß im Nachhinein erforschen, auf welche Fremdfaktoren sie zurückzuführen ist. Hier sei an das aktuelle Beispiel des Waldsterbens infolge saurer Niederschläge und/oder unbekannter anderer Faktoren hingewiesen.

4.5 Schlußfolgerungen für die konkrete Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität

Die Ausführungen der vorhergehenden Kapitel haben gezeigt:

- daß im selben ökologischen System gleichzeitig verschiedene Typen ökologischer Stabilität und Instabilität verwirklicht sein können
- daß dasselbe ökologische Phänomen als stabil und instabil angesehen werden kann
- daß Stabilität u.U. als Gesamtheit von Instabilitäten aufgefaßt werden kann
- daß Stabilität sich bei Betrachtung eines größeren zeitlichen Rahmens als Instabilität entpuppen kann
- daß der gleiche Fremdfaktor im gleichen ökologischen System Stabilität oder Instabilität zur Folge haben kann, je nach dem betrachteten Merkmal
- daß verschiedene Fremdfaktoren im selben ökologischen System selbstverständlich ganz verschiedene Wirkungen haben können.

Es gibt also kein ökologisches System, das gegenüber allen möglichen Fremdfaktoren stabil ist. Aus dem Obigen geht mit aller Deutlichkeit hervor, daß allgemeine Aussagen über Stabilität und Instabilität wissenschaftlich und für praktische Zwecke meist nur wenig brauchbar sind, denn sie sind unterbestimmt. Nur in seltenen Fällen ist der Sachverhalt derart klar, daß ein Konsens über die Stabilität besteht, wie z.B. darüber, daß alpine Krummseggenrasen eine ausgeprägte Konstanz-Stabilität haben oder daß Erosion Instabilität bedeutet. In den meisten Fällen ist es unerläßlich, daß die Anforderungen der Tab. 2 erfüllt werden. Ist dies der Fall, so sind die Aussagen über die Stabilität sehr wohl präzis, aber immer nur relativ! (s. auch Kap. 6). Nicht bei allen Untersuchungen ist es nötig, *alle* genannten Aspekte ausführlich zu behandeln. Auch bestehen zwischen den verschie-

Tab. 2: Zusammenstellung von Anforderungen an wissenschaftlich und praktisch brauchbare Aussagen über ökologische Stabilität und Instabilität.

Es müssen angepaßt an die Fragestellung, an den Zweck der Untersuchung und an das ökologische System, präzis und wenn möglich, reproduzierbar dargelegt werden:

1. Der zeitliche Rahmen, für den die Aussage gilt (er kann sich auch in die Zukunft erstrecken).
2. Der räumliche Rahmen, für den die Aussage gilt.
3. Das ökologische Merkmal, auf dem die Aussage beruht.
4. Der Maßstab, nach dem das dynamische Verhalten des Merkmals als stabil oder instabil gilt.
5. Der Fremdfaktor muß, falls vorhanden, präzis beschrieben werden.
6. Der Typus von Stabilität oder Instabilität, inkl. Angabe über den Einfluß des Menschen.
7. Evtl. Bewertung der Stabilität oder Instabilität durch den Menschen, inkl. Angabe über die Bewertungskriterien (s. Kap. 5).

Nicht in jedem Fall ist es nötig, Aussagen über alle genannten Aspekte zu machen.

denen Aspekten Verknüpfungen. Zum Beispiel muß für die Erfassung des Merkmals 'Phytomasseproduktion' in einem Waldökosystem der raumzeitliche Rahmen Hektar und Jahr bzw. Jahrzehnt gewählt werden und nicht Quadratmeter und Monat!

5. Bewertung der ökologischen Stabilität und Instabilität durch den Menschen

Im allgemeinen bewertet der Mensch ökologische Stabilität positiv, Instabilität hingegen negativ. Die Gründe hierfür sind nicht zuletzt auch psychischer Natur und unbewußt, worauf hier aber leider nicht näher eingegangen werden kann. Die Abb. 3 zeigt, daß dasselbe Beispiel von Stabilität bzw. Instabilität von verschiedenen Menschengruppen ganz verschieden bewertet werden kann. Allerdings bewerten die verschiedenen Gruppen kaum je dasselbe ökologische Merkmal. Einzig die Zunahme der Waldfläche wird vom Förster im allgemeinen positiv, vom Hirten im allgemeinen negativ bewertet.

Wie bei der konkreten, quantitativen Erfassung der Stabilität (Kap. 4) sind also auch bei der Bewertung ganz verschiedene Merkmale und Maßstäbe möglich. Damit man die Bewertung z.B. für Planungs- und Naturschutzaufgaben brauchen kann, ist es unerläßlich, daß der Standpunkt des Bewerters und seine Kriterien präzis und explizit dargelegt werden. Dann erweist sich, daß *Stabilität und Instabilität beide sowohl positiv wie negativ bewertet werden können.*

6. Diskussion

Es wurde ausführlich dargelegt, daß allgemeine Aussagen über *die* Stabilität eines ökologischen Systems wissenschaftlich und für praktische Zwecke oft nur wenig brauchbar sind. Es sind eindeutige Begriffe zu verwenden, und die Kriterien, nach denen die Stabilität konkret erfaßt wird, müssen präzis und explizit dargelegt werden. Aber wer wählt diese Kriterien aus? Zum Beispiel ein Wissenschafter. Die Kriterien werden dann u.a. von seiner Ausbildung, seiner Erfahrung, seinen Interessen und seinen instrumentellen und finanziellen Möglichkeiten abhängen. Bedeutet das nun nicht, daß den präzisen Aussagen über die ökologische Stabilität eine subjektive, sogenannt unwissenschaftliche Komponente anhaftet? Diese Fragestellung geht von der Hypothese aus, daß zwischen der objektiven Ebene und der subjektiven Ebene eine klare Trennung besteht. Die Erkenntnistheorie besagt aber, daß dies nicht zutrifft. Die subjektive und die objektive Ebene durchdringen einander, sie sind nicht scharf voneinander zu trennen (s. dazu z.B. HOYNINGEN-HUENE 1982). Es ist unvermeidbar, daß der Wissenschafter bestimmte Merkmale (Kriterien) auswählt, mit denen er dann z.B. die ökologische Stabilität beschreibt. Dies gilt nicht nur in der Ökologie, sondern auch in 'harten' Wissenschaften wie z.B. der Physik.

Allein schon wegen der Fülle der Merkmale ökologischer Systeme ist der Wissenschafter zu einer Auswahl gezwungen! Es ist deshalb unvermeidbar, daß Aussagen über ökologische Stabilität immer nur relativ sind. Hier sei auf das von HARPER (1982) diskutierte Trilemma zwischen Präzision, Realismus und Allgemeingültigkeit hingewiesen. Wichtig ist, daß der Forscher die Merkmale angepaßt an das ökologische Phänomen, an die Fragestellung und an den Zweck der Untersuchung wählt. Die Untersuchung selbst und ihre Ergebnisse sind wahrheitsgetreu und präzis zu beschreiben, so daß sie reproduzierbar sind. Damit kommt die objektive Ebene zum Zuge. Der Aspekt der Angepaßtheit bedeutet, daß der Wissenschafter nicht so frei in der Wahl der Kriterien ist, wie es den Anschein machen kann.

Gerade hier klafft eine Lücke in der Forschung, nämlich für die verschiedenen Ökosysteme Kriterien (Merkmale) zu erarbeiten, die als Indikatoren für bestimmte Typen von Stabilität geeignet sind. Pflanzenarten sind als solche Indikatoren sicher gut geeignet, einerseits aus praktischen Gründen, andererseits, weil die terrestrischen Ökosysteme (Meso-Ökosysteme im Sinne von ELLENBERG 1973) ja vor allem an Hand der Pflanzen definiert und benannt werden. Für Aspekte, die mit Pflanzen nicht gut erfaßt werden (Bioakkumulation von Giften, Verinselung, Störung durch Anwesenheit des Menschen) eignen sich als Indikatoren wohl vor allem die Vögel.

Was für die konkrete Erfassung der Stabilität und Instabilität gesagt wurde, gilt teilweise auch für ihre Bewertung durch den Menschen, wobei hier ethische Gesichtspunkte eine entscheidende Rolle spielen (Naturschutz, Umweltschutz).

Damit das Konzept der Stabilität in Land- und Forstwirtschaft, Natur- und Umweltschutz sowie bei der Landesplanung konkreter gebraucht werden kann, müssen die Strukturen und Funktionen, die zu Stabilität beitragen, die sogenannten Stabilitätsprinzipien, weiter erforscht werden. Informationen über diese Prinzipien sind in der Literatur weit verstreut, u.a. in den in Kap. 1 genannten Publikationen.

Abb. 3: Beispiele positiver (+), negativer (-) oder indifferenter (O) Bewertung der ökologischen Stabilität und Instabilität von Gebirgsökosystemen auf Grund verschiedener Kriterien verschiedener Gruppen von Menschen.

Bei den synökologischen Stabilitätsprinzipien, also jenen, an denen zwei oder mehr Arten unmittelbar beteiligt sind, kann man nach GIGON (1981) u.a. unterscheiden: Fließgleichgewicht; Pufferwirkungen von Bestandesklima, Boden und Lebensgemeinschaft; Trägheit und Reservefunktion; Stoffkreislauf; Stabilisierende Wechselwirkung; Stellvertretung (Risikoverteilung durch Vielfalt). Bereits ein kurzer Überblick zeigt, daß nicht alle diese Stabilitätsprinzipien bei allen Stabilitätstypen (Konstanz, Zyklizität, Resistenz und Elastizität) die gleiche Rolle spielen. Dies untermauert die Notwendigkeit der Unterteilung der Stabilität in die verschiedenen Typen - und ist eine wesentliche Ursache für die vielen Unklarheiten und Mißverständnisse im Zusammenhang mit der Stabilität. Die schwere Erfaßbarkeit der Stabilität rührt vor allem auch daher, daß sie nicht allein auf Grund der Gegenwart, sondern nur im Zusammenhang mit der Evolution der ökologischen Systeme zu verstehen ist, doch darüber ist das Wissen sehr spärlich.

Bei den Konzepten, den Begriffen, den quantitativen Methoden sowie bei den Prinzipien, die zu ökologischer Stabilität und somit zu Belastbarkeit beitragen, ist noch viel Forschungsarbeit nötig, bis unerwünschte ökologische Veränderungen nicht mehr - wie das heute meist geschieht - erst im Nachhinein möglichst genau untersucht werden, sondern vorausgesehen und hoffentlich auch vermieden werden.

7. Zusammenfassung

Mit einem phänomenologischen und praktischen Ansatz wird eine umfassende und systematische Typologie der ökologischen Stabilität und Instabilität erarbeitet, diskutiert und mit Beispielen verdeutlicht. Voraussetzungen für die konkrete Erfassung und Bewertung der Stabilität und Instabilität werden zusammengestellt und besprochen. Ergebnisse:

1. Der Begriff der ökologischen Stabilität wird von verschiedenen Autoren und in der Öffentlichkeit derart verschieden verwendet, daß man ihn nur noch als allgemeinen Oberbegriff verwenden kann. Definitionen:

   Ökologische Stabilität ist das Bestehenbleiben eines ökologischen Systems und die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren.
   Ökologische Instabilität ist das Nicht-Bestehenbleiben eines ökologischen Systems und das Fehlen der Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren.

   Da die obigen Definitionen jeweils zwei verschiedene Aspekte enthalten, sind die Begriffe Stabilität und Instabilität mindestens zweideutig!

   Ökologische Labilität ist die allgemeine starke Neigung (Disposition) eines ökologischen Systems, verändert zu werden (Kap. 2).

2. Auf Grund des dynamischen Verhaltens des betrachteten ökologischen Merkmals und des Fehlens oder Vorhandenseins sogenannter Fremdfaktoren kann die ökologische Stabilität eingeteilt werden in *Konstanz, Zyklizität, Resistenz* und *Elastizität,* die Instabilität in *endogene* und *exogene Veränderung* bzw. *Fluktuation* (s. Kap. 3 mit Abb. 1 u. 2 und Tab. 1).

   Fremdfaktoren sind nicht zum normalen Haushalt des betreffenden ökologischen Systems gehörende Faktoren. Sie können in natürliche und anthropogene eingeteilt werden, wobei letztere die Belastung(sfaktoren) und die anthropogenen Stabilisierungsfaktoren umfassen. Der Begriff Störfaktor sollte vermieden werden (Kap. 3.1).

3. Natürliche ökologische Stabilität ist jene, die ohne Eingriffe des Menschen verwirklicht ist; anthropogen ist jene, die nur durch menschliche Eingriffe zustandekommmt. Analoges gilt auch für die Instabilität (Kap. 3.5).

4. Beziehungen zwischen den dargelegten Begriffen und dem ökologischen Gleichgewicht, der Homöostase, der Resilienz und einigen weiteren Begriffen werden kurz dargelegt (Kap. 3.6).

5. Im gleichen ökologischen System können gleichzeitig verschiedene Typen von Stabilität und Instabilität realisiert sein. Je nach den gewählten Kriterien (s. unten) kann dasselbe ökologische Phänomen als stabil oder instabil angesehen werden. Eine Gesamtheit von Instabilitäten auf niedriger Organisationsstufe kann auf einer höheren Stufe Stabilität ergeben; Stabilität auf niedriger Stufe kann sich bei Betrachtung einer längeren Zeitdauer als Instabilität entpuppen (Kap. 1-4).

6. Es gibt kein ökologisches System, das gegenüber allen möglichen Fremdfaktoren stabil, also resistent oder elastisch ist (Kap. 4).

7. Aus 5. und 6. geht hervor, daß Aussagen über Stabilität wissenschaftlich und für praktische Zwecke im allgemeinen nur dann brauchbar sind, wenn sie präzise und an das ökologische System und die Fragestellung angepaßte Angaben enthalten über den raumzeitlichen Rahmen, das betrachtete Merkmal, den Maßstab für die Beurteilung der Stabilität des Merkmals und allenfalls den Fremdfaktor (Kap. 4). Aussagen bezüglich der Stabilität und Instabilität sind also immer nur relativ (Kap. 4).
8. Stabilität wie Instabilität können beide von Menschen sowohl positiv wie negativ bewertet werden. Auch hier ist die Angabe der Kriterien unerläßlich (Kap. 5).
9. Das Problem der Objektivität und Subjektivität bei der konkreten Erfassung der Stabilität wird kurz diskutiert (Kap. 6).

Literatur

BUCHWALD K., ENGELHARDT W. (Hrsg.) 1978-1980: Handbuch für Planung, Gestaltung und Schutz der Umwelt. Bd. 1-4. München/Wien/Zürich (BLV).

DOBBEN W.H. van, LOWE-MC CONNELL R.H. (Hrsg.), 1975: Unifying concepts in ecology. The Hague (Junk)/Wageningen (Pudoc): 302 pp.

ELLENBERG H., 1972: Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen. Tagungsber. Ges. f. Ökol. (Gießen 1972): 19-26.

ELLENBERG H. (Ed.), 1973: Ökosystemforschung. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 280 S.

ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 981 S.

FISCHLIN A., 1982: Analyse eines Wald-Insekten-Systems: Der subalpine Lärchen-Arvenwald und der graue Lärchenwickler Zeiraphera diniana Gn. (Lep. Tortricidae). Diss. ETH Zürich: 294 S.

GEER G.A., 1975: Einfluss des Grauen Lärchenwicklers auf den Zuwachs der Lärche im Oberengadin. Diss. ETH Zürich: 85 S.

GEERING J., 1968: Über die Ausnützung und Wirtschaftlichkeit von Handelsdüngern im Naturfutterbau. Schweiz. landw. Forsch. 7: 266-293.

GIGON A., 1974: Ökosysteme: Gleichgewichte und Störungen. In: (Ed. LEIBUNDGUT H.): Landschaftsschutz und Umweltpflege. Frauenfeld (Huber): 16-39.

GIGON A., 1981: Ökologische Stabilität; Typologie und Realisierung. Fachbeitr. Schweiz. MAB-Information 7 [Bundesamt für Umweltschutz Bern]: 42 S.

GIGON A., 1983a: Typology and principles of ecological stability and instability. Mountain Res. Development 3: 95-102.

GIGON A., 1983b: Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität. Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 50: 149-177.

GRABHERR G., 1982: The impact of trampling by tourists on a high altitudinal grassland in the Tyrolean Alps, Austria. Vegetatio 48: 209-217.

HABER W., 1979: Theoretische Anmerkungen zur "ökologischen Planung". Verh. Ges. Ökol. 7: 19-30.

HARPER J.L., 1982: After description. In (Ed. NEWMAN E.J.): The plant community as a working mechanism. Oxford (Blackwell): 11-25.

HOLLING C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. Ecology, Systematics 4: 1-23.

HOYNINGEN-HUENE P., 1982: Zur Konstitution des Gegenstandsbereiches der Geographie bei Hans Carol. Geogr. Helv. 34: 23-28.

KREBS Ch.J., 1978: Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 2. Aufl. New York/Hagerstown/San Francisco/London (Harper & Row): 678 pp.

KREEB K.H., SCHWEGLER H., MÜLLER J., SCHIELE S., SCHNEIDER K., WEINMANN R., 1981: Zur Anwendung der "Katastrophentheorie" für die Modellbildung im Bereich der Bioindikation: Vergleich der Organisationsebenen "Vegetation" und "Chloroplasten". Angew. Botanik 55: 149-167.

MAY R.M., 1973: Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Monographs in Population Biology 6. Princeton, N.J. (Princeton Univ. Press): 235 pp.

ODUM E.P., 1971: Fundamentals of ecology. 3rd ed. Philadelphia (Saunders): 574 pp.

ODZUCK W., 1982: Umweltbelastungen. Stuttgart (Ulmer UTB 1182): 341 S.

ORIANS G.H., 1975: Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In (DOBBEN W.H. van, LOWE-MC CONNELL): Unifying concepts in ecology. The Hague (Junk)/Wageningen (Pudoc): 139-150.

REMMERT H., 1980: Ökologie. 2. Aufl. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 304 S.

SCHEMEL H.-J., 1978: Methodische Ansätze und Verfahren zur Analyse von Belastungen. Landschaft Stadt 10: 61-72.

SCHWEGLER H., 1981: Stabilitätsbegriffe für biologische Systeme. Angew. Botanik 55: 192-137.

SCHWERDTFEGER F., 1975: Synökologie. Hanburg/Berlin (Parey): 451 S.

SEIBERT P., 1974: Die Belastung der Pflanzendecke durch den Erholungsverkehr. Forstw. Cbl. 93: 35-43.

STEUBING L., KUNZE Chr., JÄGER J. (Ed.), 1972: Belastung und Belastbarkeit von Ökosystmen. Tagungsber. Ges. f. Ökol. (Gießen 1972): 246 S.

STÖCKER G., 1974: Zur Stabilität und Belastbarkeit von Ökosystemen. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 14: 237-261.

STÖCKER G., 1979: Ökosystem - Begriff und Konzeption. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 19: 157-176.

STREIT B., 1980: Ökologie. Stuttgart/New York (Thieme): 235 S.

STÜSSI B., 1970: Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatperiode 1939-1965. Ergeb. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark 61: 385 S.

THIENEMANN A.F., 1956: Leben und Umwelt. Hamburg (Rowohlt): 153 S.

WALTER H., 1979: Vegetation und Klimazonen. 4. Aufl. Stuttgart (Ulmer UTB 14): 342 S.

WISSEL C., 1981: Lassen sich ökologische Instabilitäten vorhersagen? Verh. Ges. f. Ökol. 9: 143-152.

WOODWELL G.M., SMITH H.H. (Ed.), 1969: Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven Symposia in Biology 22: 264 pp.

Adresse

PD Dr. Andreas Gigon
Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel
Eidg. Technische Hochschule
Zürichbergstr. 38

CH-8044 Zürich 7

MAB-Schweiz – eine nationale Aufgabe in einem internationalen Rahmen

Georges Grosjean und Bruno Messerli

The goals of the four national MAB-programs in Switzerland are presented: to find the parameters of greatest importance to keep the alpine area in good conditions for life, for work and for recreation.

That means: Preservation of nature with flora and fauna
Preservation of natural productivity
Preservation of an active population
Preservation of a good quality of the natural, social and cultural environment.

MAB6, Schweiz.

Die UNESCO hat vor einigen Jahren ihre Mitglieder aufgefordert, systematisch die Beziehungen zwischen dem Menschen und seiner Umwelt zu untersuchen (Man and Biosphere = MAB). Ausgangspunkt war und ist die Besorgnis über die immer größere, weltweit festzustellende Störung des Gleichgewichts zwischen der wirtschaftenden Menschheit und ihrer natürlichen Umwelt - ein Vorgang, der sich nicht nur in hochentwickelten Industrieländern, sondern weltweit, insbesondere auch in Tourisikgebieten vollzieht, die der Erholung dienen sollten. Die Schweiz hat sich mit vier Projekten dem Programm 6 'Gebirgsräume' (Impact of human activities on mountain ecosystem) angeschlossen. Hier steht vor allem das Dreieck Natur - Berglandschaft - Tourismus im Vordergrund. Die Untersuchungen sollten aber bald zeigen, daß auch die Bauwirtschaft eine wichtige Rolle spielt.

Gewählt wurden als Testgebiete (Abb. 1):

I. Das Pays-D'Enhaut in den westschweizerischen Nordalpen, Kanton Waadt. (Dr. C. Darbellay, E. Stucki, Inst. d'économie rurale EPF Lausanne; Bureau d'économie régionale Château d'Oex).

II. Grindelwald in den Nordalpen des Kantons Bern. (Koordinator: Prof. G. Grosjean, U. Wiesmann, Geographisches Institut Universität Bern).

III. Das Aletschgebiet, Grindelwald benachbart jenseits des Nordalpenkamms im inneralpinen Hochalpenraum, Kanton Wallis. (Koordinator: Dr. P. Messerli, Geographisches Institut Universität Bern).

IV. Davos, Hochtal in den zentralen Alpen des Kantons Graubünden. (Dr. O. Wildi, Eidg. Anstalt für das Forstliche Versuchswesen, Birmensdorf).

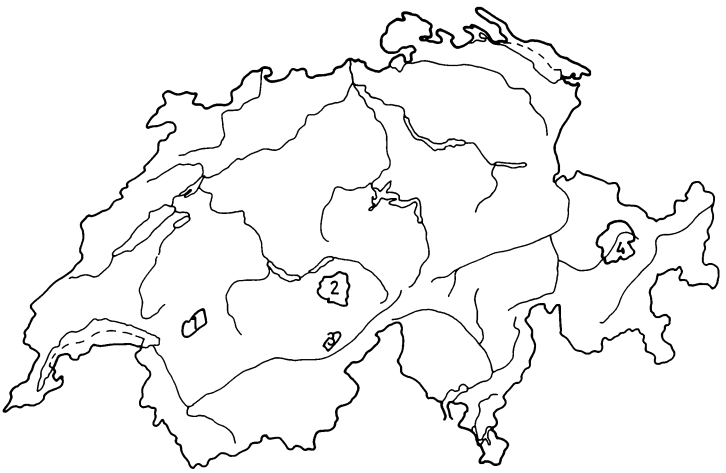


Abb. 1: Lage der vier MAB-Testgebiete in der Schweiz.

Die Wahl der Testgebiete ergab sich im wesentlichen aus bereits bestehenden Arbeitsgebieten der am MAB-Programm interessierten Wissenschaftler. Die Testgebiete sind aber auch einigermaßen gut über das schweizerische Alpengebiet verteilt und weisen in ihrer Naturausstattung, wie auch in ihrer kulturräumlichen Entwicklung beträchtliche Unterschiede auf, so daß sich die Untersuchungen gegenseitig ergänzen und besser repräsentative Aussagen erlauben. Auch hat man bewußt den Arbeitsgruppen gewisse Freiheiten im Forschungsansatz, in der Methodenwahl und im Setzen der Schwergewichte gelassen, so daß sich auch hier die vier Projekte gegenseitig ergänzen. Die Absicht war, eine möglichst breite Problematik zu decken, was in einem einzigen Testgebiet zum Teil gar nicht möglich war. Über diese Unterschiede hinweg aber sorgt die Programmleitung (Prof. B. Messerli, Dr. P. Messerli, Geographisches Institut Universität Bern) und über ihr die Expertenkommission (Präsident: Prof. L. Hottinger, Geologisches Institut Universität Basel) für ständige Kontakte und Koordination in gemeinsamen Arbeitssitzungen und Feldbegehungen, so daß die Resultate vergleichbar sind und, wie erwartet wird, aus den Resultaten der vier Testgebiete übergeordnete Schlüsse gezogen werden können. Darüber hinaus strebt eine Regionalorganisation der Alpenländer eine Koordination der Testgebiete, Austausch von Informationen sowie Förderung auf dem Gebiete der Methodik, der Modellierung und Systematik über die Staatsgrenzen hinweg an.

In der Schweiz ist das MAB-Programm organisatorisch und zur Finanzierung der Abteilung 4 'Nationale Programme' des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (SNF) zugewiesen worden. Während die übrigen Nationalfondsprojekte von den Forschern selbst bestimmt werden, sind die Nationalen Programme solche, die im nationalen und allgemeinen Interesse vom Bundesrat ausgeschrieben und in Auftrag gegeben werden. Sie haben mehr den Charakter angewandter, praxisbezogener Forschung. Man erwartet konkrete, in Politik umsetzbare Resultate.

Innerhalb der Nationalen Programme steht das MAB-Programm in einer gewissen Ergänzungsfunktion zum Regionalismus-Programm, welches durch die Bundesgesetzgebung zur Förderung wirtschaftlich benachteiligter Regionen ausgelöst worden ist. Es ist Aufgabe des Bundes, den durch die Konzentration von Bevölkerung und Wirtschaft in Ballungsräumen immer größer werdenden Disparitäten entgegenzuwirken. Daß dabei besonders bei der touristischen Entwicklung von Berggebieten irreversible Schädigungen an einzelnen Elementen des Naturraumes, vielleicht aber auch am gesamten ökologischen und am sozio-kulturellen System eingeleitet werden können, ist zu befürchten. Das MAB-Programm sollte hier rechtzeitig die nötigen Kenntnisse vermitteln und Warntafeln aufstellen.

Der bundesrätliche Auftrag an die Programmleitung des MAB 6-Schweiz lautet demnach:

> Langfristige Sicherung unserer Berggebiete
> als Lebens-, Wirtschafts- und Erholungsraum.

Das heißt:

- Erhaltung des Naturraumes mit Flora und Fauna
- Erhaltung des natürlichen Produktionspotentials und der Ressourcen (Landschaft, Landwirtschaft, Wald, Wasser usw.)
- Erhaltung der aktiven Bevölkerung
- Erhaltung einer angemessenen Umweltqualität (natürliche, soziale und kulturelle Umwelt).

Als methodische Zielsetzungen ergeben sich im regionalen ökologisch-ökonomischen System:

- Erkennen der Funktionsweise
- Erkennen der Belastbarkeit bzw. Tragfähigkeit und des Gleichgewichts
- Erkennen der Steuerbarkeit ((Entscheidungsgrundlagen und Entscheidungsprozesse).

Dieser umfassende Forschungsanspruch und integrale Ansatz erfordert einen konkreten räumlichen Bezugsrahmen, in welchem die verschiedenen Systemvariablen eine genügende räumliche und zeitliche Informationsdichte aufweisen. Eine umfassende Datenbasis zur Charakterisierung der raum-zeitlichen Variabilität der ökologischen und sozio-ökonomischen Größen ist die wesentliche Voraussetzung zum Aufzeigen von Entwicklungsabläufen, Aufdecken von Wechselwirkungen und zur Überprüfung hypothetischer Systemzusammenhänge. Diese Voraussetzungen sind in den vier ausgewählten Testgebieten erfüllt. Die Gebiete sind klein genug, um eine sehr eingehende Datenbeschaffung zu ermöglichen, aber doch groß genug und in ihrer gegenseitigen Ergänzungsfunktion ausreichend, um für größere Teile des schweizerischen Alpenraumes repräsentative Aussagen machen zu können.

Adresse

Prof. Dr. Georges Grosjean
Ordinarius für Kultur- u. Wirtschaftsgeographie, Raumplanung u. Kartographie
Geographisches Institut Univ.
Hallerstr. 12

CH-3012 Bern

Prof. Dr. Bruno Messerli
Ordinarius f. physikalische Geographie u. Teile der Regionalgeographie
Geographisches Institut Univ.
Hallerstr. 12

CH-3012 Bern

Anhang: Die bisherigen Publikationen von MAB-Schweiz

Bezug: MAB-Sekretariat, Geogr. Inst., Hallerstr. 12, CH-3012 Bern.

1. Reihe: Fachbeiträge zur schweiz. MAB-Information

Nr. 1 MESSERLI B., MESSERLI P., 1979: Wirtschaftliche Entwicklung und ökologische Belastbarkeit im Berggebiet.

Nr. 2 MESSERLI P., MATTIG F., 1979: Touristische Entwicklung im inneralpinen Raum, Konsequenzen, Probleme, Alternativen.

Nr. 3 MATTIG F., MESSERLI P., ZEITER H.P., 1980: Zwischenbilanz nach einem Jahr MAB-Forschung im Testgebiet Aletsch (Hypothesenkatalog).

Nr. 4 BRIDEL L., COSINSCHI E., COSINSCHI-MEUNIER M., 1980: Division régionale des Alpes Suisses et représentativité des aires-tests du programme MAB-6.

Nr. 5 DARBELLAY C., 1980: Typologie des communes de montagne.

Nr. 6 LIEBERHERR F., 1980: La dimension socio-culturelle cachée.

Nr. 7 GIGON A., 1981: Ökologische Stabilität, Typologie und Realisierung.

Nr. 8 LIEBERHERR B., 1981: Système écologique et conflits d'affectations dans les régions de montagne; recherche méthodologique.

Nr. 9 AEGERTER S., MESSERLI P., 1981: The impact of hydroelectric power plants on a mountainous environment: A technique for assessing environmental impacts.

Nr. 10 LESER H., MEISTERHANS E., MOSIMANN T., WYL A. von, 1982: Ökologische Auswirkungen von Skipisten (Ertragsverminderung, Vegetationszerstörung, Erosionsgefährdung).

Nr. 11 BEGUIN C., THEURILLAT J.P., 1982: Analyse de la végétation et du paysage de la région d'Aletsch.

Nr. 12 LUDER R., 1982: Zur ökologischen Bewertung von Landschaftsteilen auf der Grundlage von ornithologischen Daten.

Nr. 13 APEL H., 1982: Dynamische Simulation eines Bergökosystems (Testgebiet Grindelwald). Theoretischer Ansatz und Modellentwurf.

Nr. 14 MESSERLI B., MESSERLI P., DARBELLAY C., STUCKI E., CHAPALAY A., 1983: Contribution Suisse à la conférence sur l'exposition internationale "l'écologie en action" à Paris, 22-29 septembre 1981.

Nr. 15 LANGENEGGER H., GRÜNIGEN C. von, 1983: Tiefschneeskifahren und Waldverjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze. Ergebnisse einer Untersuchung im Testgebiet Grindelwald.

Nr. 16 KÜCHLI C., GUGGENBUEHL R., MESSERLI P., 1983: Öffentlichkeitsarbeit im MAB-Programm. Ergebnisse eines Seminars mit Medienvertretern vom 26.1./16.2.1983.

Nr. 17 WANNER H., 1983: Aspekte sozialen Wandels in peripheren Agrarräumen eines Industrielandes (Kurzbericht einer sozialgeographischen Untersuchung im schweizerischen Berggebiet).

Nr. 18 ELSASSER H., MESSERLI P. (Ed.), 1983: Ökologie und Ökonomie im Berggebiet. Referate anläßlich der Jahresversammmlung der Schweiz. Ges. f. angew. Geographie vom 25./26. Juni 1983 im Naturschutzzentrum Aletschwald.

2. Reihe: Schlußberichte zum schweiz. MAB-Programm

Nr. 1 SCHWARZE M., HENZ H., REINHARDT E., SCHLAEPFER H., 1983: Tourismus und Erholung in Beziehung zur Land- und Forstwirtschaft. 150 S.

Nr. 2 MEYRAT-SCHLEE E., 1983: Werte und Verhalten. Bedeutung und Wirkungsweise von Wertsystemen im Entwicklungsprozeß einer Berggemeinde, aufgezeigt am Beispiel von Grindelwald. 178 S.

Nr. 3 AUCHLIN P., VIETTI-VIOLI P., 1983: Perception du Pays-d'Enhaut par ses touristes (1980-1981). 134 pp.

Nr. 4 KYBURZ R., SCHMID B., 1983: Ein Gesamtmodell für die Region Pays-d'Enhaut. Demonstrationsbeispiel. 71 S.

Nr. 5 APEL H., 1983: Dynamische Simulation eines Bergökosystems (Testgebiet Grindelwald). 104 S.

3. Sonstige Veröffentlichungen

KNEUBUEHL U., KELLER P., 1982: Die Entwicklungssteuerung in einem Tourismusort. Untersuchung am Beispiel Davos für den Zeitraum 1930-1980. Bern: 421 S.

KRIPPENDORF J., MESSERLI P., HAENNI H., 1982: Tourismus und regionale Entwicklung. Themaband NFP "Regionalprobleme" und "MAB". Diessenhofen (Rüegger): 387 S.

REINHARDT E., 1982: Entwicklung von Ferienorten. Die Beteiligung von Ortsansässigen. Schriftenf. Schweiz. Ver. Landespl. 34: 137 S.

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

MAB 6 – Grindelwald
Eine Annäherung an die Belastungsproblematik in einem hochentwickelten Touristikgebiet

Georges Grosjean

The MAB-Program in Grindelwald is presented in short. The cooperating institutes are shown. Of all the methods used, only one is presented shortly, the one for an evaluation of the potential for man and nature:

- physiological potentials (air, water, sun radiation etc.)
- scientific potentials (geological profiles, bogs for palynology etc.)
- economic potentials for land use by farmers, foresters and tourists
- esthetic potentials.

A more or less objective method for the evaluation of esthetic potentials is presented.

Ästhetisches Potential, Belastung, Bewertung, Datenbank, Landschaftsbild, MAB6, Naturschutz, Schweiz, Tourismus.

1. Das Gebiet

Grindelwald, in einem Hochtal unmittelbar zu Füßen der vergletscherten Viertausender der Berner Hochalpen, gehört zu den ältesten Fremdenverkehrsgebieten der Schweiz. Hier stand Goethe staunend vor den bläulichen Eisströmen der Gletscher, hierher kamen die Fremden im Wagen, seit die Alphirtenfeste von Unspunnen in den Jahren 1805 und 1808 die weite Welt auf die Schönheit der "Eisthäler" aufmerksam gemacht hatten. Mit der Erstbesteigung des Wetterhorns 1843 begann die große Zeit des Bergsteigens, später die Entwicklung zum Wintersportgebiet. Der Fremdenverkehr ist langsam gewachsen, das Kapital hat sich im Tal selbst entwickelt, die Landwirtschaft ist gleichzeitig mit dem Fremdenverkehr erstarkt, konservative Organisationsstrukturen haben das Überborden des Fremdenverkehrs bis vor ganz kurzem verhindert und somit auch mehr als in andern, rasch gewachsenen oder aus dem Boden gestampften Touristikorten das Naturpotential erhalten. Grindelwald bot sich daher als Testgebiet zur Untersuchung der MAB-Problematik geradezu an. Man konnte von der Hypothese ausgehen, daß sich das Tal von Grindelwald irgendwie um den gesuchten Gleichgewichtspunkt bewegt und daß man hier die Voraussetzungen und Steuerfaktoren erkennen könne, die zu diesem Gleichgewicht führen.

Das Tal von Grindelwald liegt mit seiner Sohle auf knapp 1000 m Meereshöhe und erstreckt sich bis zu den Gipfeln über 3000 m Höhendifferenz. Die Größe des Gemeindeareals beträgt 171 km², wovon fast die Hälfte vergletschertes Hochgebirge ist.

2. Die Arbeitsgruppe

Die Arbeitsgruppe umfaßt mehrere Institute der Universitäten Bern und Zürich sowie der Eidgenössischen Technischen Hochschule (ETH) Zürich , insbesondere Biologen verschiedener Richtungen und Geographen aus verschiedenen Teilgebieten der physikalischen sowie Kultur- und Wirtschaftsgeographie, ferner Forstfachleute, eidgenössische und kantonale Amtsstellen und Forschungsanstalten des Landwirtschafts- und Forstwesens sowie auf den Gebieten der Wirtschaft und Soziologie auch private und von auswärts zugezogene Büros und Experten (vgl. Tab. 1). Die Universitätsinstitute arbeiteten vor allem mit einem großen Potential an Assistenten und Doktoranden, teils durch den Nationalfonds, teils durch die Institute selbst besoldet und entschädigt, unter Leitung der betreffenden Dozenten. Auch Praktikumsgruppen wurden in der Feldarbeit eingesetzt; zweimal wurde ein zweiwöchiges Feldstudienlager für fortgeschrittene Studenten der Geographie durchgeführt. Von allem Anfang an wurde auf einen möglichst umfassenden, systemaren Forschungsansatz hingearbeitet. Es geht uns also nicht darum, Einzelaspekte aufzuzeigen, wie etwa die durch Skipisten verursachten Schäden oder Veränderung im Artenbestand durch Straßenbau, Lärmimmissionen, Beeinträchtigung des Erholungspotentials durch Luftverschmutzung usw. Das

alles gehört auch dazu; das Ziel aber ist, die Funktionsweise des ganzen räumlichen Systems zu erkennen, daraus die Belastbarkeit bzw. Tragfähigkeit abzuleiten und die maßgeblichen Steuerungsfaktoren zu erkennen. Dies erfordert die Erfassung möglichst aller rauminternen wie auch raumexternen Einflußgrößen. Im Vordergrund stand das Dreieck Tourismus - Berglandwirtschaft - Natur. Selbst in diesem ausgesprochen touristisch orientierten Wirtschaftsraum erwies sich jedoch auch der Sekundärsektor, insbesondere durch die Bauwirtschaft, als eine sehr wichtige Systemkomponente.

Tab. 1: Mitarbeiter der Projektgruppe MAB-Grindelwald

Mitarbeiter	Institution	Forschungsthemen
Prof. G. Grosjean, U. Wiesmann, R. Naegeli u. Mitarbeiter	Geogr. Inst. Univ. Bern	Koordination, Wirtschaft, Fremdenverkehr, Berglandwirtschaft, Raumnutzungsgeschichte, Landschaftsaesthetik
Prof. D. Steiner, Dr. F. Zamani	Geogr. Inst. ETH Zürich	Datenbankentwicklung und -betreuung
Dr. M. Boerlin	Barbe AG Zürich	Regionalwirtschaft, Input-Output-Modell
Dr. H. Apel	Univ. Frankfurt a.M.	Dynamisches Simulationsmodell
Frau E. Meyrat	Metron AG Brugg-Windisch	Soziologie, Werte und Normen
U. Roth	Sigmaplan Bern	Raumplanung
Prof. M. Rotach, F. Hoppler	Inst. f. Verkehrsplanung u. Transporttechnik, ETH Zürich	Verkehrsplanung, Verkehrsmodell
Prof. E. Frei, T. Scheurer	Eidg. Forschungsanst. f. landw. Pflanzenbau Zürich-Reckenholz	Pedologie
Dr. C. Leibundgut, Dr. H.U. Felber	Geogr. Inst. Univ. Bern	Hydroökologie
Dr. H. Wanner u. Mitarbeiter	Geogr. Inst. Univ. Bern	Klima, Lufthygiene
H. Langenegger u. Mitarbeiter	Forstinspektion Oberland Spiez	Waldvegetation, Waldzustand und -wirtschaft
Dr. O. Hegg, R. Schneiter u. Mitarbeiter	Geobot. Inst. Univ. Bern	Vegetation und Naturschutz
Dr. K. Grossenbacher	Naturhist. Museum Bern	Naßstandorte
Dr. W. Dietl, H. Pfister	Eidg. Forschungsanst. f. landw. Pflanzenbau Zürich-Reckenholz	Futterbau und natürlicher Pflanzenstandort
Dr. B. Nievergelt, H. Schiess	Abt. f. Ethologie u. Wildforschung Univ. Zürich	Fauna (Großsäuger, Vögel, Insekten), faunistische Landschaftsbewertung
Dr. C. Claude	Zoologisches Museum Zürich	Fauna (Kleinsäuger)

Das ganze Projekt ist durch den Auftraggeber auf 5 Jahre befristet. Es begann mit der Feldarbeit im Sommer 1979, und im Sommer 1984 sollen die Resultate vorliegen - Resultate, von denen erwartet wird, daß sie in praktische Politik umgesetzt werden können. Wir haben jetzt zwei Jahre Feldarbeit und Datenerhebung in den zahlreichen einzelnen Teilbereichen hinter uns und ein Jahr, in welchem die Verknüpfung zu Teilsynthesen vorangetrieben, Hypothesen für die Gesamtsynthese formuliert, Modelle erarbeitet und evaluiert wurden. Die Daten sind, soweit das sinnvoll und möglich war, alle nach einem System von über 5600 Einheitsflächen aufgenommen worden und nun in einer Datenbank gespeichert, so daß alle Daten mit allen anderen beliebig korreliert werden können. Auf diese Weise wollen wir uns, vor allem im Jahre 1983, an die Problematik der Belastbarkeit heranarbeiten.

3. Das Beziehungsgefüge zwischen Mensch und Umwelt

Das Beziehungsgefüge zwischen Mensch und Umwelt läßt sich beinahe unendlich gliedern und verfeinern. Schon während der Arbeit hat es sich gezeigt, daß man im einzelnen Bereich sehr grobe Vereinfachungen machen muß, wenn man überhaupt noch zu einer Synthese gelangen will. Diese muß gesehen werden vor dem Hintergrund des allgemeinen Auftrages der "langfristigen Sicherung unseres Berggebietes als Lebens-, Wirtschafts-, Erholungs- und Naturraum". (Wir fügen den drei im Auftrag effektiv formulierten Zielgrößen "Lebens-, Wirtschafts- und Erholungsraum" noch eine vierte bei: den "Naturraum", um damit zu dokumentieren, daß wir den "Lebensraum" nicht nur für den Menschen beanspruchen wollen, sondern grundsätzlich für jedes Lebewesen). Auch uns stellt sich das Problem der 'Objektivität' oder 'Subjektivität', das auch im Beitrag von A. Gigon aufgezeigt worden ist.

Hat man in der Raumplanung noch vor zwei Jahrzehnten Prognosen gestellt, in denen eine gewisse Erfüllungswahrscheinlichkeit lag, so müssen wir uns heute damit begnügen, den Verantwortlichen, Behörden und Bevölkerung, ausgehend von übergeordneten nationalen oder internationalen Szenarien und vom Potential des zu untersuchenden Raumes, für diesen Raum einigermaßen mögliche und konsistente Entwicklungsvarianten aufzuzeigen. Diese können dann der Politik als Entscheidungsgrundlagen dienen.

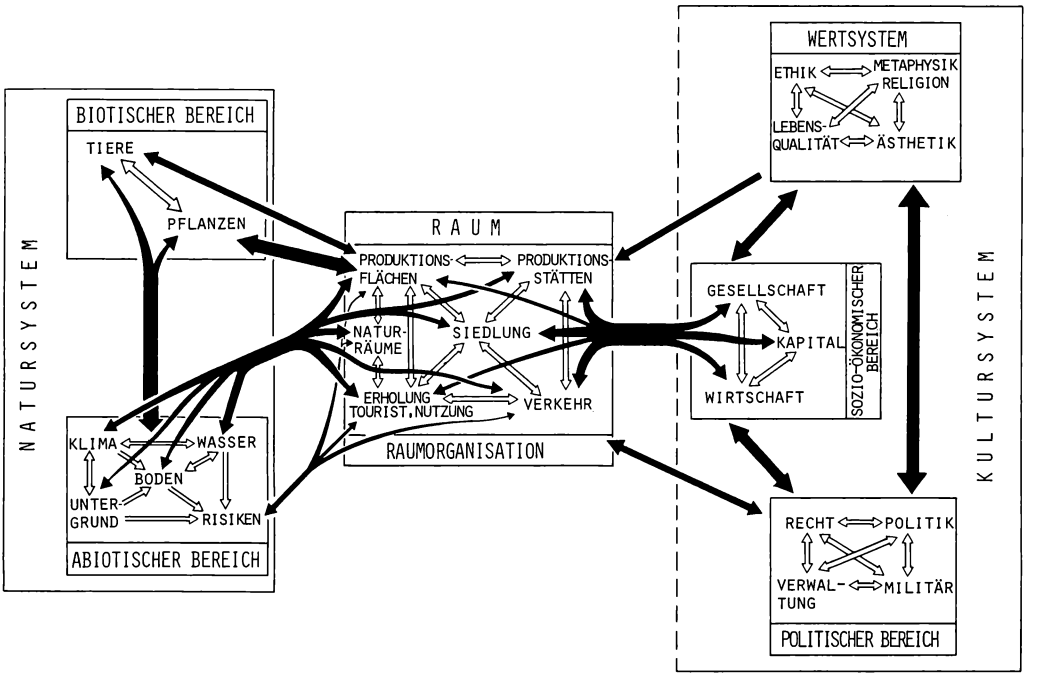


Abb. 1: Stark vereinfachte Darstellung des Beziehungsgefüges zwischen Mensch und Umwelt.
Viele mögliche Beziehungen sind weggelassen oder nur durch einen einzigen Pfeil global angedeutet.

4. Nutzungspotential und Zielvorstellungen

Auf einen konkreten Raum bezogen - in unserem Fall auf den ganzen Raum und jede der über 5600 Einheitsflächen - müßte sich die Belastung als Verminderung des natürlichen Nutzungspotentials darstellen. Dieses natürliche Nutzungspotential muß an verschiedenen Zielvorstellungen oder Wertvorstellungen gemessen werden:

4.1 Naturbezogenes Potential (Selbstwert der Natur)

Wir legen Wert darauf, dies immer wieder zu erwähnen, da es sonst leicht vergessen wird und jede Bewertung nur unter dem Aspekt des Menschen geschieht. Hier muß bereits ethisch Stellung bezogen werden: Der Mensch anerkennt, daß jede andere Art ebenfalls ein Daseinsrecht hat. Billigt man mit den Menschenrechten mindestens in der Theorie beim Menschen jedem Individuum das Recht auf Leben zu, so soll dies Recht bei den übrigen Lebewesen mindestens für die Art bestehen. Eine Belastbarkeitsgrenze ließe sich daher einigermaßen objektiv da ziehen, wo innerhalb des Raumes eine bisher vorhandene Art oder Lebensgemeinschaft nicht mehr existieren würde, weil ihre natürlichen Lebensgrundlagen zerstört worden sind.

4.2 Menschbezogenes Potential (Lebens-, Wirtschafts- und Erholungsraum des Menschen)

4.21 Physiologisches Potential (insbes. Luft, Wasser, Strahlung)

Hier läßt sich die Verminderung einigermaßen objektiv messen (Verschmutzung, Schatten durch Bauten usw.), und es lassen sich empirisch (Auftreten von Erkrankungserscheinungen) Belastungsgrenzen festlegen.

4.22 Wissenschaftliches Potential

Es sind Teile des Raumes, die besondere wissenschaftliche Informationen enthalten, z.B. geologische Aufschlüsse, fossile Böden, Moore mit Pollen oder Holz zu Datierungszwecken, Moränen im Vorfeld eines Gletschers, über längere Zeit hinweg beobachtete Pflanzengesellschaften, aber auch Bodendenkmäler, fossile Ackerterrassen, Wegspuren, Baudenkmäler u.a.

4.23 Wirtschaftliches Potential

Es ist das Potential für land-, alp- oder forstwirtschaftliche, aber auch bergmännische und energiewirtschaftliche Nutzung, für Verkehrsnutzung oder Nutzung zum Wohnen und Arbeiten sowie zu touristischen Aktivitäten. Es ist das, woran man beim Begriff 'Nutzung' schlechthin denkt. Aber auch diese Nutzungen können sich gegenseitig beeinträchtigen; so vermindern Siedlungs- und Verkehrsnutzung das Potential für landwirtschaftliche Nutzung, gelegentlich auch für touristische Aktivitäten, z.B. Verbauen von Skipisten, so daß auch hier Belastbarkeitsgrenzen entstehen.

4.24 Ästhetisches Potential

Es wird auch als 'formale Umweltqualität' bezeichnet oder einfach die 'landschaftliche Schönheit'. Sie umfaßt primär das, was gesehen werden kann, die visuellen Eindrücke. Zur ästhetischen Gesamtsituation gehören aber auch akustische Wahrnehmungen, etwa der Ruf von Vögeln, das Murmeln von Bächen und Rauschen von Wasserfällen, das Herdengeläute, ferner in gewissem Maße auch Geruchswahrnehmungen, wie der Duft von Harz, Heu oder Blüten. Andererseits kann die Stalldüngung einer Wiese oder Weide die ästhetische Gesamtsituation wesentlich vermindern. Schließlich gehören auch Wahrnehmungen wie Hitze, Kälte, Wind zur Gesamtsituation. Dies zeigt, daß es sehr schwierig ist, das ästhetische Potential eines Raumes absolut zu ermitteln. Zwar ist es an bestimmte, objektiv feststellbare, teilweise sogar meßbare Gegebenheiten gebunden, andererseits aber sehr stark zeitgebunden (Wetter, Jahreszeiten, Düngung), und schließlich ist das Erlebnis abhängig von der persönlichen, subjektiven Einstellung und auch von kollektiven gesellschaftlichen Normen, Wertvorstellungen und Erwartungshaltungen der Menschen.

4.25 Psychologisches Potential

Aus der Begegnung des Subjekts (Mensch) mit dem sinnlich wahrnehmbaren Potential des Raumes entstehen verschiedene Arten von psychologischem Erlebnispotential.

5. Ergebnisse

Die bisherigen Untersuchungen im Raum Grindelwald haben als vorläufige Resultate folgendes gezeigt:

5.1 Naturbezogenes Potential

Hier ist die Belastungsgrenze schwer zu definieren. Denn seit der Mensch zu wirtschaften begann, sind unzählige Arten für immer verschwunden. In diesem Sinne ist die Belastbarkeitsgrenze längst überschritten. Man kann daraus den Schluß ziehen, daß unbedingt Halt geboten werden müsse.

5.2 Physiologisches Potential

Bei ihm haben sich Grenzen gezeigt. So überschritt die Luftverunreinigung in den Straßen von Grindelwald bei Spitzenbelastung bisweilen die Toleranzgrenze, und die tiefsten Werte des Trinkwasserdargebots im Winter liegen unter dem Spitzenbedarf der Wintersaison, so daß es bei einem Zusammentreffen der Verbrauchsspitze mit dem minimalen Dargebot zu Trinkwasserknappheit kommen könnte. Beide Grenzen sind durch Technologie theoretisch fast beliebig hinausschiebbar, etwa durch Umfahrungsstraßen, Parkplätze am Dorfrand oder Abgasverminderung bei Motorfahrzeugen bzw. durch Beschaffung neuer Trinkwasserreserven, im Extremfall durch Pumpen aus tieferliegenden Gewässern, Fremdwasserzufuhr oder Anlage von großen Reservoirs. Eine nennenswerte Luftverschmutzung durch Raumbeheizung konnte, wohl dank der guten Zirkulationsverhältnisse im Tal, nicht festgestellt werden. Hier dürften also keine echten ökologischen Belastungsgrenzen erreicht sein.

5.3 Wissenschaftliches Potential

Eine wesentliche Verminderung des wissenschaftlichen Informationspotentials ist nicht festgestellt worden bzw. wahrscheinlich, anscheinend nicht einmal bei der derzeitigen Kiesausbeutung vor dem Unteren Gletscher.

5.4 Wirtschaftliches Potential

Die Verminderung oder Beeinträchtigungen der land- und alpwirtschaftlichen Nutzflächen durch Sport, insbesondere Skipisten, sind bisher gering und dürften auch bei weiterer Vermehrung der Zahl der Touristen nicht entscheidend ins Gewicht fallen, sofern man die bisherige Art der Skipistenherrichtung nicht wesentlich ändert und den Gegebenheiten anpaßt. An der Tschuggenabfahrt ist allerdings die Belastbarkeitsgrenze überschritten (vgl. QUILLET 1984). Im Alpbereich sind die Schäden etwas größer, im Talbereich sind geringe Verminderungen des Futterertrages feststellbar. Generell hat man beobachtet, daß auch sogenannter 'sanfter Tourismus' Schäden verursachen kann; so zeigen vielbegangene Wanderwege da und dort viel größere Erosionsschäden als Skipisten, und die neben den Pisten ausschweifenden 'Variantenfahrer' verursachen Schäden am Jungwuchs und am Wild. Wenn auch das letzte Wort noch nicht gesprochen, das Material noch nicht voll ausgewertet ist, neigt die Arbeitsgruppe Grindelwald aus ihren Beobachtungen zur Auffassung, daß eine räumliche Konzentration der touristischen Aktivitäten unter steter Kontrolle und Behebung von Schäden einem diffusen, über den ganzen Raum sich ausdehnenden 'sanften Tourismus' vorzuziehen wäre.

Sicher ist, daß die Dinge nicht einfach liegen. Die Schäden sind latent, ergeben sich im Laufe der Zeit indirekt über die Landwirtschaft, in dem diese entweder unter äußerem Druck zu extremer Rationalisierung und damit Aufgabe weniger wirtschaftlicher Flächen gezwungen wird oder angesichts der Konkurrenz des Fremdenverkehrs auf dem Arbeitsmarkt überhaupt aufgibt, was dann zu landschaftlichen und ökologischen Schäden in großem Ausmaße führt. Solche Schäden sind in Grindelwald noch nicht aufgetreten, aber es gibt Anhaltspunkte, daß der Gleichgewichtszustand unter dem Druck vorwiegend außerräumlicher Faktoren, wie Touristiknachfrage und Kapitalinvestitionsbedürfnis oder innerräumlicher Faktoren, wie überdimensioniertes Baugewerbe, sich verändern könnte.

5.5 Ästhetisches Potential und seine Erfassung

Entscheidende Grenzen der Belastbarkeit treten bei den ästhetischen Werten, besonders in der visuellen Raumbelastung, und in den psychologischen Werten auf.

Die Problematik der Erfassung des ästhetischen Potentials und damit des psychologischen Erlebnispotentials haben wir bereits angedeutet. Da dieses sehr stark von den subjektiven Werthaltungen abhängig ist, läßt es sich nicht objektiv erfassen und schon gar nicht quantifizieren und bilanzieren, da man Unvergleichbares vergleichbar machen müßte. Da diesen Aspekten aber bei der Ermittlung der Belastbarkeitsgrenzen eine große Bedeutung zukommt, haben wir mit einer besonderen Arbeitsgruppe in Grindelwald - mit Überprüfung in anderen Gebieten der Schweiz - eine Methode entwickelt, die uns, wenn auch nicht im wissenschaftlichen Sinne 'richtig', so doch brauchbar und zweckdienlich erscheint.

Das Wesen dieser Methode ist, daß sie im Gegensatz zu anderen Methoden die einigermaßen objektive Bewertung und die subjektive Gewichtung voneinander trennt. Der Raum wird nach im wesentlichen visuellen, physiognomischen Gesichtspunkten in Einheitsflächen eingeteilt, deren Größe vom Maßstab und Generalisierungsgrad der Kartierung abhängt. Für den Maßstab 1 : 25 000 wählten wir Einheitsflächen in der Größenordnung von 64 bis über 100 ha. Jede Einheitsfläche wird in den Kategorien Oberfläche, Relief, Gletscher und Gewässer, Vegetation, Tierwelt, gebaute Umwelt und psychologische Erlebniswerte beurteilt. Die gebaute Umwelt wird in historischen, neueren angepaßten, neueren kontrastierenden Baubestand, Mischbebauungen, Industrie, Elemente der Kulturtechnik und des Verkehrs gegliedert. Insgesamt sind im Erhebungsformular an die 60 Kriterien vorgesehen, davon rund die Hälfte naturräumliche, die Hälfte kulturräumliche. In einer Fläche sind jeweils nur eine kleine Zahl von Kriterien erfüllt. Für jede dieser Positionen werden in der Felderhebung, ergänzt durch Spezialuntersuchungen, Bewertungen von 4 (Maximum) bis 1 (Minimum) und Null (nicht vorhanden) vorgenommen, vorläufig ohne jede positive oder negative Gewichtung. Dabei werden sowohl die Eigenwerte, wie auch die Einflußwerte aus naher, mittlerer und ferner Umgebung beurteilt. Bei den Eigenwerten werden nicht nur die Werte der Objekte an sich (z.B. Häuser, Bäume), sondern auch deren gegenseitige Stellung und Beziehung berücksichtigt. Nachdem empirisch festgestellt wurde, daß die totale (ungewichtete) Punktzahl in einer Fläche in der Regel 64 nicht übersteigt, wählten wir für die kartographische Darstellung Zählflächen von 64 Feldern zu 4 mm Seitenlänge (entsprechend 1 ha in Natur). In diese Zählflächen werden je nach Wert 1 bis 4 Signaturen verschiedener Farbe und Form für die erteilten Werte eingetragen. Weitere Signaturen werden entsprechend auf die Restflächen der Einheitsflächen verteilt. Dadurch entsteht ein buntes Mosaikbild, das die unterschiedlichen Werte und Wertkategorien bzw. Mischungen von Wertkategorien erkennen läßt.

Zur Bilanzierung muß ein beliebig variierbarer Menschentyp vorgegeben werden. Jede Position der Bewertung wird mit einem dem jeweiligen spezifischen Anforderungsprofil angemessenen Gewichtungsfaktor versehen. Wir stellen uns z.B. drei verschiedene Menschentypen vor: einen 'Naturalisten', der sehr empfindlich ist für Natur und Naturschönheiten, der auch beträchtliche Kenntnisse hat und deshalb auch Feinheiten zu schätzen weiß, der den Werten der Kulturlandschaft eher indifferent gegenübersteht und jeden technischen Eingriff als störend empfindet; ferner einen 'Kulturisten', der Naturschönheiten und ungestörte Natur ebenfalls sehr zu schätzen weiß, aber vielleicht doch als weniger Kundiger nicht mit derselben Differenziertheit, der aber sensibilisiert ist für die Werte der traditionellen Kulturlandschaft und der technischen Annehmlichkeiten, wie Seilbahnen, im geringen Maß nicht ablehnend gegenübersteht, sondern erst von einer bestimmten Reizschwelle an reagiert, mit zunehmender Technisierung dann aber ebenfalls stark; drittens einen 'Modernisten' oder 'Aktivisten', der vor allem ein großes Feld sportlicher Aktivität schätzt und der technischer Erschließung und Herrichtung positiv gegenübersteht, doch dabei auch landschaftliche Schönheit, aber nur in großen Zügen, durchaus zu schätzen weiß. Durch Vorgabe solcher und auch noch vieler anderer denkbarer Typen lassen sich aus dem Computer leicht die bilanzierten Punktezahlen für die einzelnen Einheitsflächen gewinnen und daraus zur Visualisierung Serien von Karten in kleineren Maßstäben (z.B. 1 : 100 000) entwerfen, nicht nur für verschiedene Typen, sondern auch prospektiv unter Annahme verschiedener künftiger Entwicklungs- bzw. Nutzungsvarianten. Damit werden zwar nicht absolute Belastbarkeitsgrenzen aufgezeigt, wohl aber Belastbarkeitsgrenzen für verschiedene Menschentypen, und es ist dann Sache der Entwicklungspolitik, die Prioritäten zu setzen. Allgemein dürfte man sagen, daß das Optimum sicher überschritten ist, wenn die Punktzahlen für einen bestimmten wichtigen Typ stark abnehmen oder innerhalb des Touristikraumes keine ausreichenden Teilräume mehr vorhanden sind, welche gewissen Anforderungsprofilen genügen.

5.6 Das psychologische Erlebnispotential

Mit diesen zusätzlichen Bewertungen wollen wir dem Umstand Rechnung tragen, daß das Ganze eines Landschaftserlebnisses mehr ist als die Summe der einzelnen Elemente. Es kann Einheitsflächen geben, die recht wenige Punkte totalisieren und doch gefühlsmäßig als wertvoll einzustufen sind; so zum Beispiel eine sehr ausgedehnte, an sich einförmige Waldlandschaft, eine Wüstenlandschaft oder Meeresküste, wo das Überwältigende gerade in der Monotonie liegt. In solchen Fällen sind psychologische Erlebnispunkte für gewisse Menschentypen mit sehr hohen Gewichtungsfaktoren zu geben.

Wir haben die folgenden psychologischen Erlebnisarten unterschieden:

I. Das romantische Naturerlebnis:
Der kleine Mensch gegenüber einer gewaltigen Natur, Gegensätze, tote wilde Natur von Fels und Eis, die in das saftige Grün des lebendigen Wiesenteppichs und der Wälder hinunterstößt, düstere Tiefen, Lichteinfall von oben, Herausforderung an den Menschen zum Trotzen, zur Selbstbestätigung, bisweilen auch morbides Todesahnen.

II. Das Erlebnis von Licht und Weite:
Das neuere Gipfelerlebnis, der Mensch als Sieger über den Berg, die Bergwelt liegt ihm im Lichte zu Füßen, er blickt in die Weite, die Landschaft hat nichts Schreckhaftes mehr. Licht und Weite bieten auch offene Seelandschaften.

III. Das Erlebnis der Geborgenheit:
Es findet sich in kleinen, intimen geschlossenen Geländekammern, Tälchen, Buchtungen, Wiesen; auch Blumen, ein Bach, ein in die Natur eingeschmiegtes Haus oder Dorf gehören dazu.

IV. Das Erlebnis der Monotonie:
Es ist bereits angedeutet worden und teilweise dem romantischen Naturerlebnis verwandt.

V. Kulturell geistiges Erleben:
Auch das Wissen um historische oder kulturelle Beziehungen steigert das Naturerlebnis für kundige Personen. Man denke etwa an die Wertsteigerung der Vierwaldstättersee-Landschaften durch die Befreiungsüberlieferung und insbesondere Schillers "Tell", an die St. Petersinsel vor dem Hintergrunde Rousseaus oder der Staubbach von Lauterbrunnen beim Gedanken an Goethes "Gesang der Geister über den Wassern".

VI. Urbane Amibance:
Sie ist auch ein Wert, der Touristen anspricht - sicher mehr in Paris oder Florenz als in Grindelwald, aber viele Touristen sind fasziniert vom Antreffen einer urbanen Amibance im Kontrast mit See oder Gebirge. Hier werden die Gewichtungen für verschiedene Menschentypen am stärksten auseinandergehen. Erholung kann auch bald Geselligkeit, bald Einsamkeit und Stille erfordern. Diese wenigen Andeutungen mögen zeigen, wie ungeheuer weitgespannt die Problematik ist. Es wäre der Sache aber nicht gedient, wenn wir den Blick einfach einengen und nur auf das richten wollen, was mit wissenschaftlichen und besonders quantitativen Methoden erfaßbar ist. Vielmehr müssen wir uns bei der Beurteilung der landschaftlichen Werte auch an der Sicht des Künstlers, des Malers und Dichters orientieren. "Der Dinge Wert ist das, was wir davon empfinden" (der Naturforscher und Dichter Albrecht von Haller, 1729, in: "Die Alpen").

6. Schluß

Ökosysteme sind extrem komplex. Die äußerlich und kurzfristig feststellbaren unmittelbaren Wirkungen sind oft untergeordneter Natur. Die mittelbaren Wirkungen über mehrere Glieder einer Wirkungskette sind bedeutungsvoller, vollziehen sich aber langsamer und sind schwerer zu erkennen. In diesen Wirkungsketten spielt das Teilsystem der Berglandwirtschaft zwischen Tourismus und Natur eine wichtige Rolle. Ein Bergökosystem kann auch bei verhältnismäßig kleinem Raum und großem Einsatz von Mitteln quantitativ nur sehr unvollständig erfaßt werden. Man darf keine Hemmungen haben, zur Ergänzung auch nur geschätzte oder intuitiv erfühlte Größen einzusetzen. Steuergrößen sind als solche erkennbar. Es gibt rauminterne und raumexterne. Durch raumexterne Steuergrößen wird die Entscheidungsfreiheit der rauminternen Entscheidungsträger eingeschränkt. Prozesse können an sich gesteuert werden. Aber sie werden häufig erst dann erkannt oder ernst genommen, wenn sie irreversibel geworden sind. Die Grenzen der Belastbarkeit werden zum Teil durch meßbare Größen gegeben, hängen zu einem anderen, großen Teil aber auch von vorgegebenen Normen und Wertvorstellungen ab. Es bleibt die Frage, ob ein umfassendes räumliches Ökosystem auf einem optimalen Gleichgewichtszustand im Sinne der Konstanz stabilisiert werden kann. Oder ist das, was uns als Gleichgewicht erscheint, nur ein Übergangsstadium von einem Zustand in einen anderen?

Literatur

QUILLET R., 1984: Auswirkungen der Skipisten auf die Vegetation im Alpbereich. In: MAB Grindelwald: Grindelwald im Spiegel der Einzeluntersuchungen des MAB-Projektes. 1. Fassung (vervielfältigt in beschr. Aufl.) Bern.

Adresse

Prof. Dr. Georges Grosjean
Ordinarius f. Kultur- u. Wirtschaftsgeographie, Raumplanung u. Kartographie
Geographisches Institut Univ.
Hallerstr. 12

CH-3012 Bern

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Die Eigenart der Berchtesgadener Gebirgslandschaft – ihre Sicherung und Pflege aus landschaftsökologischer Sicht

Josef Heringer

By the "specific character of a landscape" one understands the particular way the living and lifeless elements of a region commingle and how under the influence of the intellectually dependent creative activity of man they have adopted and acquired the appearance of a totality. As a rule, the character of a landscape signifies pictorially the dynamic conformation of the labour of man with the given environment. This does not exclude, of course, as a dialectical contrast, the possibility of a disharmonic interrelationship between the landscape and man. It must be noted, however, that a balance always exists between a given natural order and the achievable cultural conditions. Furthermore, one can attempt to differentiate the in-roads man makes on a landscape into decisive formative steps. These will be studied according to their overall material, energetic, and implicative interdependent effects. Whatever tends in the direction of an ecological system close to nature encourages the development of specific characteristics, whatever leads to an unnatural ecological system inhibits their appearance. As an outcome of this study, a generally applicable evaluation schema can be proposed.

Ästhetisches Potential, Bayern, Bewertung, Deutschland, Landschaftsbild, Landschaftsmanagement, Landschaftsökologie, MAB 6.

1. Einführung

Was ist Landschaft, deren Eigenart hier verdeutlicht werden soll? "Natur im Gestrüpp der Endlichkeit und der Mißgestalt des Zufalls" (HEGEL 1977, S. 117), eine mehr oder weniger mechanisch-chemisch funktionierende 'Lebensmaschine', deren Wirkungsweise und Aussehen exakt gemessen werden kann, oder nur ein Sinnending, das beim Betrachter Lust oder Unlust hervorruft? Ist sie gar Urbild oder Abbild einer höheren Ordnung? Mit dieser Frage beschäftigen sich die Philosophen spätestens seit Plato in Intervallen, die zeitlich eng mit epochialem Wechsel in der Menschheitsgeschichte verbunden waren (vgl. WÖBSE 1981). Die Frage nach dem Wert des Erscheinungsbildes der Landschaft schwankte dabei vom stark Objektiven bis entschieden Subjektiven. Je nach Betrachtungsstandpunkt wurde dem Bild der Landschaft Harmonie, Ebenmaß, Schönheit, Eigenart in sich zugebilligt (Plato) oder nur das subjektive Wahrnehmen und Werten des Menschen (Kant) als bestimmend angesehen. Nach einer Phase der fast ausschließlichen Subjektbezogenheit (Anthropozentrismus) scheint neuerdings eine objektivere Einstellung gegenüber der Natur an Boden zu gewinnen. Die Landschaftsökologie leistet hierzu einen notwendigen Beitrag, und ihr angewandter Teil, die Landschaftspflege, versucht mit der Fragestellung nach dem Wert landschaftlicher Eigenart über die 'Landschaftsbildpflege' zur 'Systempflege' vorzustoßen.

2. Arbeitsweise

Was EIGEN u. WINKLER (1975, S. 345-346) über die "Theorie der ästhetischen Information" und deren Sinn und Grenzen schreiben, kann getrost auch auf das nahe verwandte Thema der Ermittlung landschaftlicher Eigenart bezogen werden. Es wird hier angesprochen "... die Sinnlosigkeit des Versuchs, die auf verschiedene Ursachen zurückführbare vielparametrige und subtile Aussage auf eine 'Kennzahl' zu reduzieren ... Durch eine solche Mittelwertbildung wird nicht Information zusammengefaßt, sondern einfach zerstört. Warum mitteln, wenn Einzelheiten wahrgenommen werden können. Allein diese sind für ein Kunstwerk maßgebend."

Für das Herausarbeiten des Eigenartsträchtigen in der Landschaft ist demnach das beschreibende Untersuchen und Werten wohl die angemessenste Arbeitsweise. Das "erzählerische Element" soll das "scharfe Bad der Analyse" indes nicht aus-, sondern einschließen (vgl. MANN 1973, S. 44). "Der Mannigfaltigkeit der Ökologie kommt man am nächsten, wenn auch eine Mannigfaltigkeit an Darstellung zur Verfügung steht" (REMMERT 1978, S. 1).

3. Bedeutung landschaftlicher Eigenart

Das deutsche Wort Eigenart findet in besonderen Kultursprachen zahlreiche sinnhaft-entsprechende Gegenstücke. Es besitzt semantische Ähnlichkeit mit Individualität, Partikularität, Personalität, Charakteristik, ist auch verwandt mit Originalität und Identität. Eigenart bedeutet Gestalt, So-sein, Unverwechselbarkeit, unterscheidet Dinge sich gleichender Art. Mit der Hinzufügung eines Eigenschaftswortes wird das Besondere der Eigenart näher umrissen, wird angegeben, ob sie dem, der ihr begegnet, subjektiv liebenswert oder unangenehm erscheint. Als reines Substantiv gebraucht, grenzt sich Eigenart deutlich von Abart, Fremdart, Gleichart und Unart ab. Eigenart scheint begrifflich Wert in sich selbst zu verkörpern, in Verbindung mit raumbedeutsamen Gesetzen wird Eigenart mehrfach als gesetzlich geschütztes Gut genannt. Das BAYERISCHE LANDESPLANUNGSGESETZ (Art. 12, Abs. 12) schreibt in diesem Zusammenhang "Gebiete von besonderer Schönheit oder Eigenart und Naturdenkmale sind möglichst unberührt zu erhalten und zu schützen". Das BAYERISCHE NATURSCHUTZGESETZ führt in seinem Art. 1, der sich mit Zielen und Grundsätzen des Naturschutzes und der Landespflege befaßt, an: "Natur und Landschaft sind im besiedelten und unbesiedelten Bereich so zu schützen, zu pflegen und zu entwickeln, daß (4) die Vielfalt, Eigenart und Schönheit von Natur und Landschaft als Lebensgrundlagen des Menschen und als Voraussetzung für seine Erholung in Natur und Landschaft nachhaltig gesichert sind" (auch § 1 des Bundesnaturschutzgesetzes). Weiter wird unter Art. 1, Abs. 2, gefordert: Landschaftsteile, die für einen ausgewogenen Naturhaushalt erforderlich sind oder sich durch ihre Schönheit, Eigenart, Seltenheit oder ihren Erholungswert auszeichnen, sollen von einer Bebauung freigehalten werden. Weiter wird verlangt: "Die Bebauung soll sich Natur und Landschaft anpassen". Zweifelsfrei wird also der landschaftlichen Eigenart neben der Schönheit ein besonderer Wert zugebilligt. Es fehlt indes weitgehend an der Definition dessen, was dieser Begriff beinhaltet. Was Wunder, wenn er als Rechtsgut faktisch uneinklagbar und dem beliebigen Herumdeuteln Tür und Tor geöffnet ist. Indessen - Eigenart als räumliche Wertkategorie scheint nun in dem Maße in den Vordergrund zu rücken, in dem sie abnimmt und durch Gleichart und Unart ersetzt wird.

John A. Wheeler ist (zit. bei EIGEN u. WINKLER 1975, S. 174) zuzustimmen, wenn er sagt: "Wir können davon ausgehen, daß wir erst dann verstehen werden, wie einfach das Universum ist, wenn wir zur Kenntnis genommen haben, wie eigenartig es ist." Die Eigenart ist demzufolge ein Seinsprinzip der belebten Welt, das sich nicht beliebig unterteilen und auf einen voll einsichtbaren und somit verfügbaren substantiellen Kern reduzieren läßt. Sie wird bereits in der wohl ältesten metapherhaften Schilderung eines naturbezogenen Sachverhaltes, dem alttestamentarischen Bericht des Buches Genesis angesprochen. Schon dort wird dem Geschaffenen die Fähigkeit zuerkannt, sich jeweils "nach seine Art" (Gen. 1, 11) zu entfalten und zu entwickeln (vgl. auch DREIER, KÜMMEL 1977).

4. Definition und Stellung landschaftlicher Eigenart

'Landschaftliche Eigenart' kann vorwiegend der Gestaltebene zugeordnet werden, doch wird deutlich auch die benachbarte Symbolebene angerührt (s. Abb. 1). Nach EIGEN u. WINKLER (1975, S. 88-89) beruht Gestalt auf Ordnung in Raum und Zeit und drückt sich das Wesen des Gestaltbegriffs in seiner "'Übersummenhaftigkeit', wie auch in seiner 'Transponierbarkeit' aus. Gestalt wird in unserem Denkorgan als Ganzes reflektiert ... Gestalt ist somit alles, was sich in unserer, der Wahrnehmung zugänglichen Raum-Zeit-Welt von einer statistisch unkorrelierten 'Rauschkulisse' abhebt."

In Anbetracht all dessen läßt sich nach Ansicht des Verfassers landschaftliche Eigenart wie folgt definieren:

> "Unter 'landschaftlicher Eigenart' wird diejenige Art und Weise verstanden, wie sie unter Einfluß des geistbestimmten, schöpferisch gestaltenden Wirkens des Menschen in der Zeit zu einem Erscheinungsganzen bestimmter Gestalt geprägt und überformt worden sind. Sie deutet in ihrem Symbolwert in der Regel auf die spielerische Übereinstimmung menschlichen Handelns mit den landschaftlichen Vorgaben hin. Da sie objektiv gesehen Wert in sich beinhaltet, schließt sie jedoch im dialektischen Gegensatz hierzu Ergebnisse disharmonischer Landschafts-Mensch-Beziehungen nicht prinzipiell aus" (HERINGER 1981, S. 10).

Die Einschränkung, daß Eigenart der Landschaft nicht nur 'ökologische Stimmigkeit', sondern bisweilen auch Disharmonien nicht ausschließt, wird deutlich bei einer so berühmten wie eigenartigen Landschaft, am Beispiel Berchtesgadens. Die vom Bergwanderer so geschätzten und gerne begangenen Hochflächen der Plateaugebirge dieses Naturraumes wären wesentlich matten- und waldreicher und weniger "Steinernes Meer", wenn man dort nicht jahrhundertelang Almwirtschaft getrieben hätte. Ohne die Hochlagennutzung bzw. -übernutzung wäre jedoch nicht die Almwirtschaft, mithin deren unbestrittener Beitrag zur liebenswerten Eigenart dieses Landes entstanden. "Wo gehobelt wird, fallen Späne", nur muß darauf geachtet werden, daß das Verhältnis von 'Spänen' zu 'Werkstück', von Aufwand zu Ertrag, von preisgegebener natürlicher Ordnung zu dadurch ermöglichter menschlich geprägter kultureller Ordnung verhältnismäßig ist.

Die graphische Erläuterung in Abb. 1 soll über die rein verbale Definition hinaus Aufschluß geben über Inhalt sowie seins- und betrachtungsmäßige Stellung landschaftlicher Eigenart.

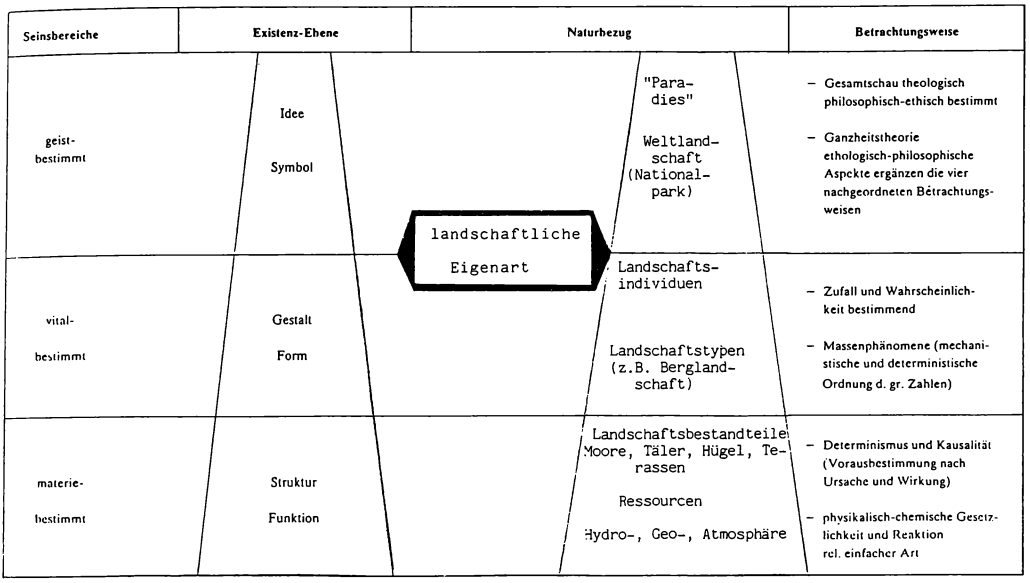
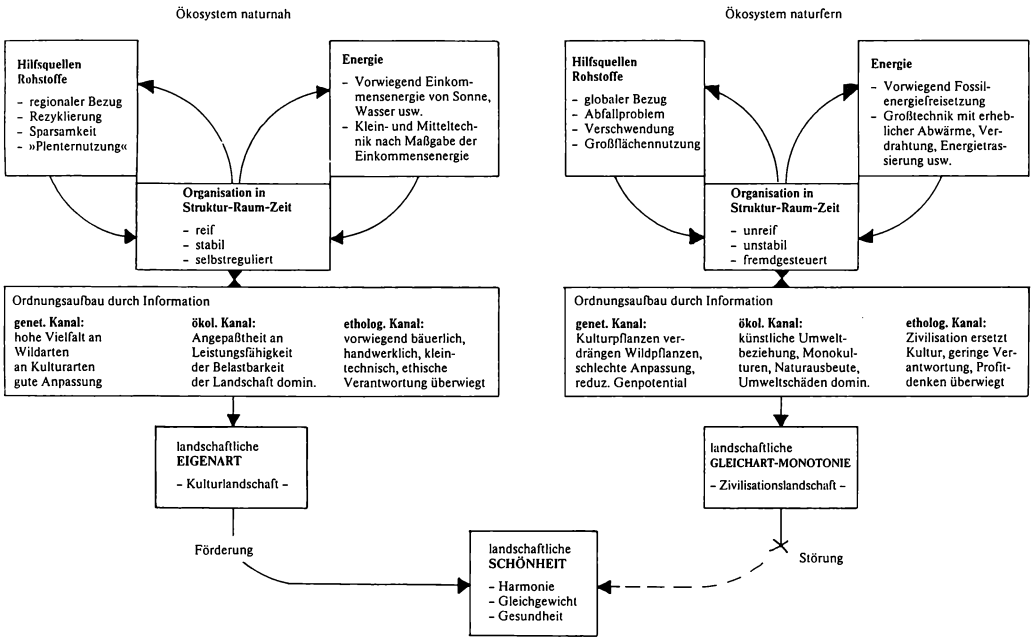


Abb. 1: Hierarchie der Landschaft (vgl. hierzu auch BERNINGER 1973 und HABER 1977).



Literatur:
MARGALEF Ramon, 1968: Perspectivs in ecological theory - Chicago - Uni-Press
TOMASEK W., HABER W., 1974: Raumplanung, Umweltplanung, Ökosystemplanung. In - Innere Kolonisat. Heft 3/74

Abb. 2: Landschaftliche Eigenart und Schönheit - Beurteilungshilfen.

5. Beurteilungsrahmen für landschaftliche Eigenart

Die landschaftliche Eigenart, größtenteils auf der Gestaltebene angesiedelt, fußt vom Aufbau der Landschaft her auf den Landschaftselementen und ihrem Haushalt, der aus einem vernetzten System von Rohstoff-Energie-Organisationsbezügen besteht. Die Organisation in Struktur, Raum und Zeit steht schlechthin für die bewegende und steuernde Information, ohne die Rohstoff und Energie ungenutzt blieben. Das Organisationsgefüge wird vorwiegend getragen vom

- genetischen Kanal (genetisches Potential der Arten)
- ökologischen Kanal (Formen der Angepaßtheit des Lebens an die Umwelt, Beziehung der Lebewesen untereinander)
- ethologischen Kanal (Art und Weise des menschlichen Verhaltens in und zur Natur im Sinne der Kulturethologie).

Landschaft als Ökosystem verstanden läßt sich vereinfacht auch darin unterscheiden, ob sie 'naturnah' oder 'naturfern' organisiert ist. Auf feine graduelle Unterschiede braucht in diesem Zusammenhang nicht Rücksicht genommen zu werden, weil es dabei lediglich um das Aufzeigen von Tendenzen geht (s. Abb. 2).

Landschaftliche Eigenart kann herausgearbeitet werden, wenn im konkreten Fall die Art und Weise der landschaftlichen Inanspruchnahme durch den Menschen in Eingriffskomponenten zerlegt und die am leichtesten überprüfbaren Rohstoff- und Energiebeziehungen im Sinne der Abb. 2 untersucht werden. Auf eine exakte quantitative Ermittlung von Beziehungsgrößen wird zunächst verzichtet. Es geht darum, daß erst einmal mit einem Ideenansatz ein auf Eigenartsermittlung bezogenes Denken angeboten und gepflogen wird - gewissermaßen als Sofortmaßnahme gegen den beängstigenden Eigenartschwund aller Orten.

Wenn es neue Wissensbereiche zu erobern gilt, deren Bearbeitung von elementarem Interesse zu sein scheint, so ist es notwendig, rasch zu handeln und 'Nischen' mit Grobkonzepten zu besetzen. Auf diese Weise kann Zeit gewonnen und mancher Schaden verhindert werden (vgl. TOMASEK 1976). Die 'Wissenssukzession' verfeinert ohnehin durch Differenzierung und Komplexitätszunahme das Begonnene und korrigiert dergestalt die Unvollkommenheit der 'Erstbesiedlung'.

6. Anwendungsbeispiel - Berchtesgadener Landwirtschaft

Die Landwirtschaft gehört zu den Landnutzungsformen, die von der Flächenausdehnung und -verteilung her gesehen den gewichtigsten Anteil an der Ausprägung landschaftlicher Eigenart haben. Stellvertretend für andere Nutzungsbereiche soll im folgenden das Eigenartsbeeinträchtigende und -fördernde gemäß dem Beurteilungshilfsschema aufgezeigt werden.

6.1 Landwirtschaft - zusammenfassende Beurteilung

6.11 Vorwiegender Bezug: Ressourcen - Rohstoffe

- Die Knappheit an Landschaftsgütern, wie Acker- und Grünland, übertraf im Berchtesgadener Land alle anderen vergleichbaren Gebiete der bayerischen Alpen.

  Folge: Die Landwirtschaft entwickelte sich als spätmittelalterliches Kolonisationsbauerntum in einer dem unterschiedlichen Gelände angepaßten Streulage auf kollin-montaner Höhenstufe (Berglandwirtschaft). Die Entwicklung einer typisch Berchtesgadener landwirtschaftlichen Nutzungsvielfalt, die die Hochlagen der Plateaugebirge wie den Reichtum der Wälder geschickt in Anspruch zu nehmen wußte, kann als besondere kulturelle Leistung der Landwirtschaft gewertet werden.

- Die aktuelle Landwirtschaft hat die traditionell regionale Begrenztheit ihrer Stoffkreisläufe verlassen. Das gilt sowohl für Erzeugung wie für Verbrauch.

  Folge: Durch zunehmende Mineraldüngerzuführung wird der Nährstoffkreislauf in seiner Gesamtheit vergrößert und vergröbert. Die Verunkrautung und Artenverarmung der Grünlandflächen als Folge von Nährstoffstauen wird zum Problem. Gleichzeitig ist ein Schwund jener Flächen festzustellen, die vormals Zulieferfunktion für die Ehgartflächen hatten, so die Laubrechflächen der Freien, Tratten, Ötzen und die Gschnoader*).

*) Freien: Laubrechfläche im Staatswald,
Tratten: Öffentliche Viehtrift- und Weidefläche,
Ötzen: Hofeigene Tal-Viehweide,
Gschnoad: Einmähder-Magerwiesen (Halbtrockenrasen).

- Die Landwirtschaft ist heutzutage nicht mehr existentiell auf ihre verschiedenartigen Flächen und Nutzungssysteme angewiesen.

  Folge: Der Tendenz und Versuchung der aktuell höherwertigen Nutzung folgend wird Grund und Boden häufig von den Bauern dem Baulandkonsum übereignet. Die stillen Reserven der Landschaft, die Ötzen, Tratten, Almen kommen unter verstärkten Meliorationsdruck.

- Wo Landschaftsteile traditioneller Holz-Laub-Weide-Nutzung nicht dem Meliorationsdruck in Richtung Maschinenbearbeitbarkeit zum Opfer gefallen sind, drohen sie aufgeforstet oder der Wiederbewaldung überlassen zu werden.

  Folge: Zweifellos ist eine Buckelwiesen-Aufforstung immer noch einer Buckelwiesenplanierung vorzuziehen. Ließe man eine Wiederbewaldung in Richtung der potentiell natürlichen Vegetation gewähren, die im Berchtesgadener Land meist zu artenreichen Laubholzwaldungen führte, so könnte man aus rein ökologischer Sicht wenig dagegen einwenden. In der Realität bedeutet Wiederbewaldung jedoch mit geringen Ausnahmen Fichtenbestandsgründung.

5.2 Landwirtschaft - Vorschläge zur Eigenartspflege

Hauptziel:

- Hinführung der Landwirtschaft auf eine Landnutzungsbasis, die wieder stärker auf die natürlichen Wuchskräfte des Berchtesgadener Raumes bezogen ist. Dies bietet die beste Gewähr für Sicherung und Entwicklung von landschaftlicher Eigenart.

Abb. 3: Viehtriebflächen (Tratten) prägen Berchtesgadens Talraum.
Ein weit verzweigtes Netz von Viehtriebwegen mit begleitendem extensivem Weideland gliedert Berchtesgadens Talräume auf höchst eigenartige Weise. Diese Tratten (-treiben) besitzen allmendeähnlichen Status, die Bauern besitzen Weiderechte, der Staatsforst Besitzrechte. Baumgruppen, Felsköpfe, malerische Zäune verleihen diesen Landschaftsteilen ein hoch attraktives parkähnliches Aussehen. Pflanzensoziologisch reicht ihre Variationsbreite von enzianreichen Blaugras-Horstseggenrasen bis zum lichten Schneeheide-Kiefernwald mit Schneerose und Alpenveilchen.

Teilziele und Maßnahmen:

- Aufrechterhaltung der sachgerechten und eigenartigen Bewirtschaftung von ausgewählten Tratten, Ötzen, Freien und Buckelwiesen-Gschnoader durch Landschaftspflegeprämien nach dem Bayer. Landwirtschaftsförderungsgesetz und anderen zu veranlassenden Vorschriften (s. Abb. 3).
- Verzicht auf weitere Veräußerung von Landwirtschaftsfläche in Staats-Forst-Besitz, insbesondere von Tratten für Wohnbau-, Gewerbe- und Straßenbedarf. Der Staat selbst hat einen wichtigen Schlüssel zur Eigenartssicherung mit diesen Flächen in der Hand.

- Die Trennung von Wald und Weide sollte nur da durchgeführt werden, wo Erosion und Waldvergreisung sie in den Hochlagen der Almen partiell erforderlich machen. Dabei muß sichergestellt werden, daß nicht Schalenwildschaden an die Stelle von Weideschäden tritt. In den Tallagen sind die Freien, Ötzen und Tratten in ihrer Nutzungsmischung zu belassen.
- Änderung der Forstpolitik, die noch etwas zu sehr auf die Mehrung des Waldes ausgerichtet ist, die Schwendung von Weiderechtsflächen eher behindert als fördert.
- Gezielte Überführung von Brachflächen der Landwirtschaft in Stadien naturnaher Wälder. Nicht alle Buckelfluren, Steilwiesen usw. müssen aus Gründen des Landschaftsbildes in ihrer bisherigen Bewirtschaftung bleiben. Genauso wie es 'unverzichtbare' Kulturlandschaftsteile gibt, gibt es solche, für die eine Rückführung in Wald vertretbar ist.
- Auf eine almwirtschaftliche Ertragssteigerung mit Hilfe von Mineraldünger und Herbiziden sollte verzichtet werden, ebenso auf Planierung und Flächendrainage.
- Auf die Sicherung landwirtschaftlicher Vorrangflächen im Tal gegen Inanspruchnahme für Bebauung, Straßenbau, Infrastruktur sollte verstärkte Aufmerksamkeit gerichtet werden (z.B. im Kernbereich von Bischofswiesen). Die ständigen Flächeneinbußen gefährden nicht nur die Landwirtschaft, sondern auf Dauer auch den Fremdenverkehr.
- Züchterische Förderung und Arterhaltung leichter und robuster Rinderrassen, vom Typ der 'Berchtesgadener Katzen'. Das dominierende Zuchtziel von Milch- und Fleischleistung ließ andere Qualitäten wie Futtergenügsamkeit, Beweglichkeit und Widerstandskraft, wichtige Eigenschaften für Weidevieh in schwierigen Berglagen, zu sehr zurücktreten.
- "Alle Maßnahmen sind daher darauf auszurichten, daß weiterhin möglichst viele Nebenerwerbsbetriebe bewirtschaftet werden. Die Beweidung extremer Hangflächen ist im Untersuchungsgebiet durch Kühe nicht möglich. Diese Steilhangflächen sind Mähflächen und in der Regel zur Beweidung mit Jungvieh ungeeignet. Daher ist aus der Sicht der Landschaftspflege die Kuhhaltung der Jungviehaufzucht überlegen. Die Koppelschafhaltung ist zu prüfen" (MEISTER 1974, S. 47-48).
- Der Anbau von geeigneten Spezialkulturen, wie etwa des Gelben oder Pannonischen Enzians, der versuchsweise am Hochschwarzeck kultiviert wird, verdient verstärkte Beachtung. Heilkräuter erfreuen sich zunehmender Wertschätzung, während gerade die natürlichen Sammelgründe derselben stark im Schwinden begriffen sind.

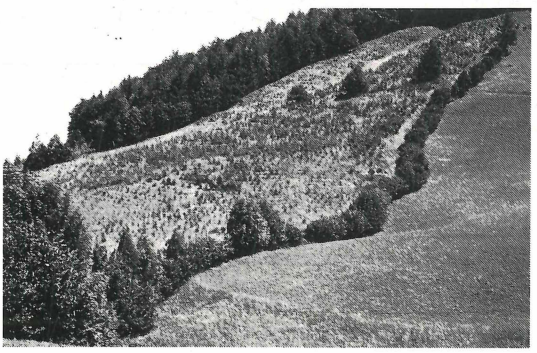


Abb. 4: Gschnoader (einschürige Magerrasen) werden aufgeforstet.
Die einschürigen Mähwiesen, vielfach als Buckelfluren ausgebildet, sind von außerordentlicher floristischer Vielfalt und bringen mit ihrem hohen dealpinen Pflanzenanteil die Alpenflora quasi ins Tal. Bei Aufforstung dieser bewirtschaftungserschwerten Flächen schwindet der strukturelle Reichtum der Talschaften enorm. Das Mikrorelief, die Hecken, die durchsonnten Hänge, mithin die Eigenart der Berchtesgadener Landschaft, verschwindet unter monotonem Fichtengrün.

6.12 Vorwiegender Bezug: Energie

- Die kulturlandschaftlichen Feinstrukturen, die gemäß Klima- und Lagegunst den Raum mit Ehgartflächen Gschnoad-Wiesen, Tratten, Ötzen und Freien überziehen und ihm ein unverwechselbares Aussehen verleihen, sind ausschließlich Ergebnisse menschlich-tierischer Arbeitsleistung.

  Folge: Enerige, definiert als Veränderungspotential, war bis zum Beginn der industriellen Ära, die mit dem Abbau fossiler Energievorräte in Form von Kohle begann, fast ausschließlich durch die in einer Landschaft aufwachsende Pflanzenmasse, die Mensch und Tier als Nahrung diente, bedingt. Dies hatte einen geringen Energieverbrauch mit geringer entropischer Wirkung zur Folge. Nach ZIEGLER (mdl.) war eine Energiestromdichte zwischen 40 und 60 kwh/km² über Jahrhunderte hinweg diejenige Energiemenge, die sowohl gotische Dome, Stadtkunstwerke, Barockschlösser wie auch Kulturlandschaften klassischer Prägung als reife Leistung zeitigte.

- Maschinenarbeit verdrängt mehr und mehr jede Handarbeit. Im Maße des Fremdenergieeinsatzes vergröbern sich die Nutzungssysteme und verändern sich die Landschaftsteile am stärksten, die am meisten von der Handarbeit abhängen.

- Folge: Die Berchtesgandener Landschaft wird auf ihre Grobstrukturen reduziert. Die Konturen der landschaftlichen Individualität bleiben, doch der fein differenzierte Inhalt des Landschaftsbildes wird durch Energieüberschwang und überzogenen Maschineneinsatz zusehends herausretouchiert.

- Die unecht billigen Preise für Energie fördern eine übermäßige Wegeerschließung und einen höchst fragwürdigen Maschineneinsatz selbst noch in Extremlagen der Almen und steilen Talgewände.

  Folge: Die Entfernung zum Gehöft, die geländemäßige Gestalt, der Höhenunterschied, als die natürlichen Ursachen für unterschiedliche Bewirtschaftungsweise und -intensität, entfallen.

Abb. 5: Durch die einschürigen Mähwiesen wurde das bewegte Feinrelief der Berchtesgadener Landschaft in hervorragender Weise offengelegt und gepflegt.
Die Sense, die Handarbeit, kann sich 'hautnah' an die Bodenunebenheiten anpassen, die Maschine weit weniger. So werden Buckelfluren eingeebnet, Geländewellen abgetragen - die Landschaft maschinengerecht aufbereitet. Die Formensprache des Reliefs wird einsilbiger, ihre Eigenart schwindet wie der Dialekt.

6.13 Vorwiegender Bezug: Organisation in Struktur, Raum, Zeit

- Der Bevölkerungsdruck, die abgeschlossene Lage im Gebirge mit der Folge erschwerter Handelsbeziehungen, die schlechte Kontrollierbarkeit der Bergbauernhöfe in klassischer Streusiedlungslage sowie leere Staatskassen veranlaßte die fürstpröpstlichen Landesherren schon sehr frühzeitig zur Privatisierung der staatseigenen Landwirtschaftsflächen.

  Folge: Der käufliche Erwerb der Lehen, das Recht, den Besitz zu teilen, führte zu Existenzvermehrung, aber auch zu Hofteilung und Betriebsgrößenverringerung und in der weiteren Konsequenz zu einem ungemein intensiven, feinverästelten Landnutzungssystem, das als Holzhandwerks-Salinenarbeiter-Bauerntum bezeichnet werden kann und im oberbayerischen Alpenraum nicht seinesgleichen findet.

- Die Kultivationswelle erreichte im 17.-18. Jh. ihre äußerste Spitze im Hochgebirge und wurde infolge der raschen Degradierung dieser Lagen nach und nach zurückgeworfen.

  Folge: Der Rückzug aus der Fläche - von etwa 143 Almen zur Blütezeit der Almwirtschaft sind heute noch ca. 40 regelmäßig bestoßen - brachte zweifellos eine Druckverstärkung auf die verbliebenen Almen. Diese sind als Ausleseergebnis eines Jahrhunderte währenden Kampfes um die Ausdehnung der Kulturfläche anzusehen und bis auf Ausnahmen wohl dauernd für den Almbetrieb geeignet.

- Rationalisierung und Funktionalisierung, Schlagworte aus einer längst überholten geistesgeschichtlichen Phase, sind zum Schaden der Landwirtschaft und Landschaft noch immer programmatisch wirksam.

  Folge: Die Entmischung von Wald und Weide, die Funktionalisierung der Flur (ein Ratio-Bezug, der nur auf die Einsparung menschlicher Arbeitskraft abzielt), ist für die landschaftliche Eigenart verhängnisvoll.

- Die Berglandwirtschaft mit ihrer ungleich höheren landeskulturellen Wertschöpfung hat ihre Sonderstellung noch nicht ausreichend erkannt und zur Geltung gebracht.

  Folge: Die landwirtschaftlichen Handlungsmaximen gehen - wenn auch unausgesprochen - noch immer von der vorwiegend quantitativen Leistungsbemessung und -vergütung aus. Dieses Bestreben geht ganz klar zu Lasten der Eigenart, die vielfach als Traditionsballast und Fortschrittshindernis abgetan wird.

- Gesetzliche Schutzvorkehrungen nach Art. 7, 9, 12 (BAYER. NATURSCHUTZGESETZ) werden auf wesentlich mehr Verständnis stoßen, wenn sie mit einer öffentlichen Förderung der Nutzungsfestlegung verbunden sind. Neben einer materiellen Vergütung ist eine zusätzliche angemessene öffentliche Würdigung und Wertschätzung der Leistung der betreffenden Bauern notwendig.

- Förderung von Sonderformen der Landwirtschaft zur Erzeugung agrarischer Spitzenprodukte. Die besonderen landschaftlichen Erzeugungsbedingungen des Berchtesgadener Landes begünstigen die Herstellung entsprechend qualifizierter Agrargüter z.B. auf dem Milch- und Fleischsektor (Direkt- bzw. Spezialvermarktung).

- Verzicht auf weitere Buckelflurennivellierungen, Feldsteinsprengungen, Muldenverfüllungen, Feuchtstellenentwässerungen, die Feinrelief und Vegetation des Grünlandes nachteilig verändern, desgleichen kein weiteres Aufdüngen der blumenreichen Mager- bzw. Halbtrockenrasen, wie sie auf Gschnoadflächen typisch sind.

Abb. 6: Die freistehenden Baumhaine aus Ahorn bedingen in hohem Maße Berchtesgadener Eigenart.
Sie dienten der Schnitzholz- und Laubstreugewinnung. Beide Nutzungen verloren an Bedeutung, und mit der Generation der Alten wird auch das 'Laaben', das Laubrechen, verschwinden. Dann werden die Laubholzhaine entweder als lästige Feldgehölze abgeholzt oder in Fichtenbestände umgewandelt. Die großen Konturen Berchtesgadens, wie der Watzmann im Hintergrund, sichern wohl einen Rest von Eigenart und Unverwechselbarkeit, indes die Fülle des Besonderen fällt der Gleichmacherei zum Opfer.

- Die Gewinnung von Heublumen aus dem artenreichen Mähgut von Ehgart- und vor allem Gschnoadflächen kann für manchen Bergbauern ein einträgliches Nebengeschäft werden und der Bewirtschaftung dieser Mähder neuen Impuls verleihen. Für Raseneinsaaten in Extremlagen bei Pistenbau, Böschungseingrünung, Erosionsherdfestlegung erweist sich Heublumeneinsaat als unübertroffen (vgl. SCHIECHTL 1978).

7. Schlußbetrachtung

Gefährdet ist meist nicht die bestimmende, berggetürmte anorganisch-mineralische Eigenart einer Landschaft. Niemand hegt wohl Pläne, ihr Makrorelief zu verändern - etwa den Watzmann-Berg abzusprengen und damit den Königssee aufzufüllen, oder aus dem Tertiärhügelland eine Tertiärebene zu machen. Gefährdet ist jedoch das feine, Grobstrukturen mildernde und überziehende Nutzungs- und Formengeflecht, das Kulturelle in der Landschaft, das in der Auseinandersetzung mit der Natur, aber auch im Spiel mit ihr entstandene eigen- und einzigartige Landschaftskunstwerk. Die Pflege dieses Erbes als Basis für eine erstrebenswerte Zukunft erfordert nicht nur 'Naturschutz' herkömmlicher Art, der sich auf die Erhaltung einiger seltener Pflanzen konzentriert; weiterführend hat er überdies auch das Feld der Landbewirtschaftung, der Materialverwendung und der Handwerkstechniken, der Ortsgestaltung, des Wege- und Straßenwesens einzubeziehen.

Solcherart schließt er an die etwas in Vergessenheit geratene Tradition der Bayerischen Landesverschönerungsbewegung an, die im ersten Drittel des 19. Jh. als Folge richtig verstandener Aufklärung die Devise ausgab "ganz Bayern ein Garten!" (DÄUMEL 1961).

Eigenart ist ein schwer zu sicherndes Gut, ihre Erhaltung fordert von uns als Einzelperson wie als Gesellschaft erhebliche Umstellung in bezug auf unser Tun und Lassen. Zudem ist wieder einmal in unserer Geschichte eine Wertbestimmung notwendig, die vieles von dem in Frage stellt, was unser sogenanntes modernes Leben ausmacht. Zunehmend hegt man Zweifel, ob der Fortschritt die Zukunft kosten darf, Zukunft verstanden auch als Lebensraum, der infolge Eigenartigkeit die Möglichkeit zu Identifikation, Stimulanz und Sicherheit bietet und uns hilft, die Selbstentfremdung als soziales Massenphänomen der gegenwärtigen Zivilisationsphase zu überwinden (vgl. ARDEY 1968).

Literatur

ARDEY R., 1968: Adam und sein Revier. Wien.

BAYERISCHES LANDESPLANUNGSGESETZ vom 1.1.1982.

BAYERISCHES NATURSCHUTZGESETZ vom 1. Sept. 1982.

BERNINGER D., 1973: Die Landschaft und ihre Gliederung. (Ed. BUCHWALD H., ENGELHARDT W.): Landschaftspflege und ihre Praxis. München (BLV): 13-19.

DÄUMEL G., 1961: Über die Landesverschönerung. Geisenheim (Debus).

DREIER W., KÜMMEL R., 1977: Zukunft durch kontrolliertes Wachstum. Münster (Regensburg).

EIGEN M., WINKLER R., 1975: Das Spiel. München (Piper).

HABER W., 1977: Einführung in die Landschaftsökologie. In: (Ed. BAYER. STAATSMIN. f. ERN., LANDW. u. FORSTEN): Ber. Flurber. 29: 115-122.

HEGEL G.W.F., 1977: Vorlesungen über die Ästhetik I-III. Frankfurt (Suhrkamp).

HERINGER J., 1981: Die Eigenart der Berchtesgadener Landschaft - ihre Sicherung und Pflege aus landschaftsökologischer Sicht, unter besonderer Berücksichtigung des Siedlungswesens und Fremdenverkehrs. Diss. TU München (Fakultät f. Landwirtschaft u. Gartenbau, Weihenstephan).

MANN G., 1973: Gegenstand und Stil in der Historie. In: Information und Imagination. München (Piper).

MEISTER G., 1974: Landeskultur im Alpenpark. München (Bayer. Staatsmin. Ern., Landw., Forsten).

REMMERT H., 1978: Ökologie. Berlin (Springer).

SCHIECHTL M., 1978: Begrünungsmaßnahmen im Gebirge. Akad. Naturschutz u. Landschaftspflege. Seminarber. 2.

TOMÁSEK W., HABER W., 1974: Raumplanung, Umweltplanung, Ökosystemplanung. Innere Kolonisation 3: 67-70.

TOMÁSEK W., 1976: Über Beziehungen zwischen Landschaftsplanung und Ökologie. Natur Landschaft 51: 309-311.

WÖBSE H., 1981: Landschaftsästhetik - Gedanken zu einem einseitig verwendeten Begriff. Landschaft Stadt 13: 152-160.

Adresse

Dipl.-Gärtner Dr. Josef Heringer
Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
Postfach 1261

D-8229 Laufen

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Das Projekt MAB 6 in Berchtesgaden – Planung, Struktur, Perspektiven

Werner d'Oleire-Oltmanns

1981 it was decided to bring a MAB 6 project to Berchtesgaden. Planning history and steps are recorded. The area is at the north slope of the alpes in the limestone parts. Part one looks at questions, methods and informations already obtained. The whole of information so found will be answered in part two of the project. There also will be a continuous checking of the models and other methods. Part three will aggregate the knowledge and simulate different possibilities. The gradient of different forms of landuse will be of greater importance.

Bayern, Datenbank, Deutschland, MAB 6, Nationalpark, Projektplanung, Regionalplanung, Richtplanung, Tourismus.

1. Einführung

Im Dezember 1981 fiel nach einer umfangreichen Planungsphase die Entscheidung, ein Projekt MAB 6 in Berchtesgaden durchzuführen. Der Beitrag soll versuchen, ökologische und sozioökonomische Fragestellungen im Bereich der nördlichen Kalkalpen zu beantworten. Andere Gebiete in den Alpen werden durch einige z.T. sehr umfangreiche Projekte bereits bearbeitet, oder die Arbeiten sind schon abgeschlossen. Der Berchtesgadener Beitrag dient somit als Erweiterung und Ergänzung der anderen Projekte. Ferner besteht durch den zeitverzögerten Beginn die Möglichkeit, Erfahrungen anderer Projekte einzubeziehen, aber auch Schwerpunkte zu verschieben oder neue zu schaffen. Der Aufbau des angesprochenen MAB 6-Projektes ist auf Grund einer Vielzahl von Kontakten und Beratungen, auch mit anderen MAB-Gruppen, erstellt worden (AULIG 1978; BACHFISCHER 1978; BACHHUBER et al. 1983).

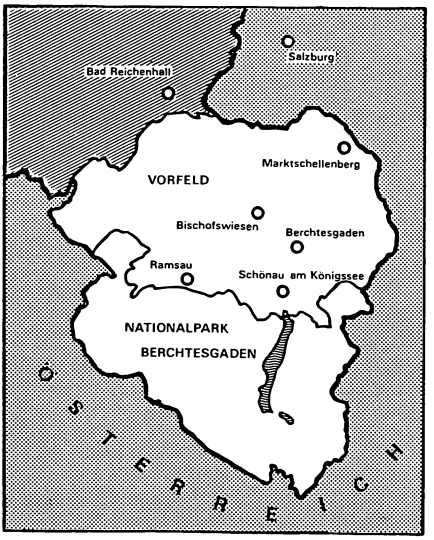


Abb. 1: Alpenpark Berchtesgaden.

2. Projektaufbau

2.1 Der Planungsablauf

Die Planungsgeschichte eines deutschen MAB 6-Beitrages reicht bis in den Beginn der siebziger Jahre zurück. Durch die in Aussicht gestellte Errichtung des Alpenparks Berchtesgaden, der sich aus einem besiedelten Vorfeld und einem Nationalpark zusammensetzen sollte (siehe Abb. 1), kam bereits 1977 und 1978 (Dt. Nationalkomitee MAB 1979) der Gebietsvorschlag Berchtesgaden. Daß Nationalparke neben der Aufgabe, die Natur zu schützen, auch die haben, zu forschen, war sicher von Bedeutung. Der Gebietsvorschlag führte zu der Vergabe einer Durchführbarkeitsstudie (vulgo Seibert-Studie) durch das Umweltbundesamt. Darin wurden eine ganze Reihe von Beiträgen verschiedenster Fachrichtungen zusammengetragen und einer Analyse zugeführt. Der Schwerpunkt lag im naturwissenschaftlichen Bereich. Zur weiteren Integration der einzelnen Beiträge und zum Aufbau einer Projektstruktur erhielt die Firma ESRI (München) den Auftrag für die Erstellung eines Bearbeitungsvorschlages (1980).

Das Ergebnis dieser Studie wurde vom Lehrstuhl für Landschaftsökologie (Weihenstephan), der Nationalparkverwaltung und besagter Firma in einen Durchführungsvorschlag eingearbeitet und an Hand einiger Teststudien in einem Teilgebiet des Untersuchungsraums erprobt (Dt. Nationalkomitee MAB 1982b). Bei diesen ersten Untersuchungen ging es neben der Anwendung der zur Verfügung gestellten Methoden auch darum, bereits im Vorstadium eine Integration zwischen der bereits einige Jahre laufenden Nationalparkforschung und den neu zu beginnenden MAB-Fragestellungen zu erzielen.

2.2 Methodischer Ansatz

Unabhängig von der thematischen Zielsetzung und der Wahl der Lösungswege zeigen Projekte, die sich komplexe Systeme zur Analyse vorgenommen haben, eine grundsätzlich ähnliche Methodik. Die Fragestellungen und die dazu notwendigen Datenerhebungen werden auf Teilgebieten durchgeführt. Dadurch ist eine Verfeinerung der Aussagen für die Teilgebiete möglich. Außerdem wird versucht, bei solch umfassenden Ansätzen, wie sie die MAB-Fragestellung beinhaltet, die Datenerhebung zu reduzieren. Dabei ist besonders der Rückgriff auf z.T. umfangreiches Datenmaterial von Bedeutung. Die Vielzahl der Erhebungen, die von unterschiedlichen Organisationen oftmals regelmäßig oder kontinuierlich durchgeführt werden, sind dabei von Nutzen. Da die Beantwortung der Fragestellung sowohl für die Teilgebiete wie auch das Gesamtgebiet erfolgen soll, ist für die Transformation der Information eine Indikatorenbildung notwendig. Dabei hängt die Genauigkeit der Aussage sowohl von der Qualität und Vielschichtigkeit der Eingangsdaten ab, als auch von der Art des Bewertungsverfahrens und der Aggregationsvorschrift, die für die zwangsläufig durchzuführende Datenreduktion notwendig ist. Für die Rechenläufe in den Modellen können somit nur in gewissem Umfang originäre Daten verwendet werden. Es zeigt sich auch, daß meistens die Aufbereitung der vorhandenen Daten hinreichend genaue Bewertungsgrundlagen liefert, um Lücken aufzuzeigen. Dies muß dann zu einer gezielten Datenerhebung in den Lücken führen.

2.3 Modellbildung

Der zu der Methodik gehörende systemtheoretische Ansatz beinhaltet die Gedankenstruktur, die durch den ersten Hauptsatz der Thermodynamik (Energieerhaltungssatz) umschrieben ist. Die allgemein gültigen Ansätze für die Beschreibung von regionalen ökonomisch-ökologischen Systemen finden dabei Berücksichtigung (MESSERLI, MESSERLI 1978). Die Wechselwirkungen zwischen belebter und unbelebter Natur können in einem ersten Ansatz auf der Ebene von Energietransfers behandelt werden. Erst die Verfeinerung der Betrachtung von Ökosystemen läßt es zu, sich für gewisse Fragestellungen vom Energiekonzept zu lösen und auch andere Werte zu behandeln, wobei letztendlich die Frage nach der Bedeutung und dem Einfluß dieser Werte auf das System zu stellen ist. Bezieht man die sozioökonomische und somit irgendwann politische Komponente mit ein, so sind auch wieder die Energietransfers von hoher Bedeutung. Qualitative Werte wie etwa die Ästhetik der Gegend erhalten jedoch höheren 'Stellenwert' und sind für die Beantwortung der MAB-Fragestellungen einzubeziehen.

2.4 Das Untersuchungsgebiet

Der Alpenpark Berchtesgaden liegt im Übergangsbereich des eher maritimen Alpennordrandes und der kontinentaleren klimatischen Bedingungen weiter östlich davon. Dies führt zum einen zu sehr hohen Niederschlägen, zum anderen zu speziellen Florenelementen. Die Tallagen sind sehr tief eingeschnitten und liegen etwa bei 500-600 m Seehöhe. Der Watzmann als höchster Gipfel ist 2714 m hoch. Daraus ergibt sich eine sehr starke Vertikalzonierung. Der Alpenpark umfaßt ca. 44 000 ha. Das Salz war in früher Zeit dominanter Wirtschaftsfaktor mit allen sich daraus ergebenden Folgen für den Wald. Seit etwa hundert Jahren spielt der Sommertourismus eine immer stärkere Rolle und ist heute die führende Wirtschaftskraft in diesem Raum. Die Höhenlage und die räumliche Ausgestaltung des Gebietes überhaupt haben trotz vieler Anstrengungen zu keinem deutlichen Ansteigen des Wintertourismus geführt, wenn man von einzelnen Großveranstaltungen absieht. An Gesteinen

herrschen Kalke und Dolomite vor. Die z.T. schwere Zugänglichkeit des Gebietes und der Rückzug der Almwirtschaft auf ertragreiche und hofnähere Almen haben in großen Gebieten über der Waldgrenze naturnahe Biotope erhalten. Dazu hat auch die frühe Unterschutzstellung größerer Teile des heutigen Nationalparks (21 000 ha) beigetragen.

2.5 Die Teilgebiete

Im Alpenpark wurden für die differenzierte Betrachtung vier Teilgebiete ausgewählt, wo möglichst umfassende Datenbasen nach Abschluß der Arbeiten vorhanden sein sollen. Die Auswahl erfolgte nach dem Kriterium, möglichst alle wesentlichen landschaftlichen Elemente und die damit verbundenen Lebensgemeinschaften zu erfassen. Die bereits vorhandenen Daten (z.B. Walddaten, Tourismuszahlen) sollten möglichst umfangreich sein. Die Teilgebiete müssen zudem verschiedenste menschliche Nutzungen beinhalten, um eine Transformation auf das Gesamtgebiet zu ermöglichen. Diese Forderungen führen zu einem Gebiet, in dem der Tourismus seinen Schwerpunkt hat mit allen möglichen Erscheinungen wie Parkraumnot oder Störung der Tierwelt. In einem weiteren Gebiet werden Fragen des Waldes, die auf Grund intensiver Salinenforstwirtschaft entstanden sind, und ihre Auswirkungen auf Tier und Mensch behandelt. In einem anderen nord- und südexponierten Bereich werden Fragen der Landwirtschaft sowie Struktur und Funktion von Streusiedlungen behandelt. Die übrigen Teilgebiete dienen der Beantwortung der Nutzungsänderung durch Rückzug der Landwirtschaft und der Beantwortung von Zusammenhängen in naturnahen Bereichen.

3. Projektdurchführung

3.1 Die zentralen Fragen des Projekts

Für die Behandlung dieser Gebiete wurde ein Katalog der grundsätzlich wesentlichen Fragen erstellt. Je nach Ausprägung der Gebiete werden in Abhängigkeit von der Nutzung - aber auch anderer Parameter - die Schwerpunktfragen formuliert, die dort zu beantworten sind. Die Fragestellungen für das Gesamtprojekt sind folgende:

I. Welche Wechselbeziehungen bestehen zwischen den abiotischen und biotischen Zustandsparametern des natürlichen Systems?

II. Wie reagiert das natürliche System auf Nutzungen und Nutzungsänderungen?

III. Welche Rückwirkungen haben Veränderungen im natürlichen System auf die menschlichen Lebensbedingungen?

IV. Wie beeinflußt die sozioökonomische Entwicklung die Landnutzung oder deren Änderung?

V. Welche Rückwirkung haben Nutzungsänderungen auf Bevölkerung, Wirtschaft und Gesellschaft?

VI. Welche externen Einflußgrößen wirken auf die sozioökonomischen Verhältnisse im sozioökonomischen System? (Dt. Nationalkomitee MAB 1982a).

Es muß hierbei auf die spezielle Situation des Berchtesgadener Gebietes hingewiesen werden. Während in anderen Untersuchungsgebieten sich der Einfluß des Menschen durch vorwiegend expansive Tätigkeiten auszeichnet, ist zumindest für den Nationalpark eine andere Nutzungsänderung festzustellen. Durch die Grundsätze, die Nationalparke auszeichnen, ist nach einer Übergangsphase mit Ausnahmen keine wirtschaftsbedingte Nutzung mehr durchzuführen. Hier gewinnt die Landnutzungsform Naturschutz immer mehr Raum. Dadurch kommt es zu einem Nutzungsgefälle mit dem Vorfeld. Es ist Aufgabe des Projektes, diesen Gradienten aufzuzeigen. Deshalb wurden auch die Teilgebiete stets als Gradienten verschiedener Parameter ausgewählt.

3.2 Projektstruktur - zeitlicher Ablauf

3.21 Phase 1

Der Umfang des Projektes und die notwendigen Vorarbeiten zur Infrastruktur haben zu einer Dreiteilung im Vorgehen geführt. Das Jahr 1982 diente als Phase 1 dem Aufbau des Fragenkatalogs und aller sich anhängenden Arbeiten, die zur Auswahl der Teilgebiete geführt haben. Außerdem wurden alle zu findenden Informationen katalogisiert und aufbereitet. Parallel dazu wurde in einem Gebiet mit der schwerpunktmäßigen Bearbeitung von Fragen des Tourismus-Einflusses begonnen. Hier wurde sowohl im botanischen und zoologischen Bereich als auch mit geographischen Methoden (v.a. Touristenzählungen und -befragungen) gearbeitet. Diese zweigleisige Vorgehensweise dient dazu, in der Vorphase des Projektes die vorhandene Datenbasis zu analysieren und - gemessen an dem Fragenkatalog - Lücken aufzuzeigen. Überdies soll mit einer bereits verfeinerten Datenbasis die Methode der flächenhaften Bearbeitung weiter erprobt werden. Die erzielten Ergebnisse sind somit auch als Test des Ansatzes zu werten.

3.22 Phase 2

Die Kernphase dient der gezielten Geländearbeit zur Schließung der aufgezeigten Lücken. Der Schwerpunkt der Datenerhebung wird dabei auf die Bereiche gelegt, die sich im Laufe der Auswertung von Phase 1 als Kriterium für die Modellansätze erwiesen haben. Neben der Datenaufnahme liegt die Aufgabe von Phase 2 in der Sensitivierung der Modelle. Für die Teilgebiete wird die Datenbasis im Maßstab 1 : 10 000 erfaßt und verarbeitet, für das Gesamtgebiet ein Grobmodell im Maßstab 1 : 25 000 erstellt. Diese Arbeit wird stets ein Vergleichen zwischen gewähltem Modellansatz und Fragestellung sein. Hierbei ist zu prüfen, ob der Modellansatz weiter zu verwenden ist oder abgeändert werden muß und ob für die Teilgebiete zusätzliche Fragen zu behandeln sind. Damit die Anforderungen, die das Projekt an das Projektmanagement wie an die Bearbeiter stellt, erfüllt werden können, wurde eine differenzierte Aufgabenverteilung für die Durchführung ausgearbeitet.

Der in Aussicht gestellte Projektmanager soll die Weiterentwicklung des Projektes, vor allem aber auch die Koordination durchführen. Die synthetische Ökologie wird durch den Lehrstuhl für Landschaftsökologie (München-Weihenstephan) vertreten, die Firma ESRI liefert die Software und die nötigen Anpassungen für die jeweilige Fragestellung. Die Nationalparkverwaltung ist mit der Durchführung des Projektes betraut.

Die Datenerhebung wird zum einen durch die Vergabe von Forschungsvorhaben meist an Universitätsinstitute, aber auch im Rahmen sehr großer Beiträge durch verschiedene Verwaltungen (z.B. Forstverwaltung, Wasserwirtschaftsverwaltung) durchgeführt. Mit Abschluß der Phase 1 soll ein Zeitablaufschema erstellt sein, in dem die zeitliche Eingliederung der verschiedenen Fragestellungen festgehalten ist. Die 66 Einzelbeiträge aus der Durchführbarkeitsstudie sind dabei zu berücksichtigen und mit den Antragstellern zu besprechen.

Den Bearbeitern wird zur besseren Integration ein Projektinformationssystem zur Verfügung gestellt, dessen Aufbau auch in Phase 1 vorangetrieben wurde. Dieses Informationssystem erscheint als wesentlicher Drehpunkt zwischen den verschiedenen Teildisziplinen. Hierbei ist die Bereitstellung von Informationen aus anderen Bereichen, aber auch die notwendige Anwendung der vorhandenen Software von Bedeutung. Das Informationssystem beinhaltet Vorschläge zur Datenhaltung, graphische und statistische Software bis hin zu mathematischen Modellen, die zur Anwendung kommen können.

3.23 Phase 3

In der letzten Phase des Projektes soll die dann vorhandene Information dahingehend aggregiert werden, daß es möglich wird, zu verschiedenen Problemkreisen Aussagen zu machen. Ferner soll an Hand einiger Szenarien versucht werden, Fallstudien für das Gebiet durchzuführen. Gedacht wird etwa daran, zu simulieren, welche Auswirkungen verschiedene Änderungen der Wirtschaftsfaktoren des Gebietes auf die natürlichen Ressourcen haben.

Das Ergebnis des Projektes sollte für die Region eine Möglichkeit bieten, gemäß den politischen Prämissen die Folgen des Geplanten abzuschätzen. Überregional wurde dem Projekt eine Bedeutung in der weiteren Entwicklung der Umweltpolitik eingeräumt. Es ist zu hoffen, daß möglichst viel der wissenschaftlichen Grundlagen in allgemeines Handeln umzusetzen sein wird.

Literatur

AULIG G., 1978: Der Beitrag der ökologischen Risikoanalyse zum Konzept der Vorranggebiete. Diss. TU München (Lehrst. f. Landschaftsökol.).

BACHFISCHER R., 1978: Die ökologische Risikoanalyse - eine Methode zur Integration natürlicher Umweltfaktoren in die Raumplanung. Diss. TU München (Lehrst. f. Raumforschung, Raumordnung u. Landespl.).

BACHHUBER R., GERTBERG W., HABER W., KAULE G., KERNER H., SCHALLER J., SITTARD M., 1983: Landschaftsökologische Modelluntersuchung Ingolstadt: Abschlußbericht A 0.1, Forschungsbericht 81-104 01 101, i.A. des Umweltbundesamtes u. des Bayer. LA f. Umweltschutz. Freising-Weihenstephan (Lehrst. f. Landschaftsökol., TU München).

ESRI (Gesellschaft f. Systemforschung und Umweltplanung mbH), 1980: Der Einfluß des Menschen auf Hochgebirgsökosysteme. Systemforschungsstudie zur Durchführbarkeit des MAB-Projektes 6, München.

DT. NATIONALKOMITEE MAB (Ed.), 1979: Internationales Seminar "Schutz und Erforschung alpiner Ökosysteme" in Berchtesgaden vom 28.11. - 1.12.1978. MAB-Mitt. 4.

DT. NATIONALKOMITEE MAB (Ed.), 1982a: Der Einfluß des Menschen auf Hochgebirgsökosysteme im Alpen- und Nationalpark Berchtesgaden. MAB-Projekt 6. Ökosystemforschung Berchtesgaden. MAB-Mitt. 9.

DT. NATIONALKOMITEE MAB (Ed.), 1982b: Bericht über das internationale MAB 6-Seminar: "Der Einfluß des Menschen auf Hochgebirgsökosysteme im Alpen- und Nationalpark Berchtesgaden" vom 2.12. - 4.12.1981. MAB-Mitt. 11.

MESSERLI B., MESSERLI P., 1978: Wirtschaftliche Entwicklung und ökologische Belastbarkeit im Berggebiet (MAB-Schweiz). Geogr. Helv. (4): 203-210.

Adresse

Dr. Werner d'Oleire-Oltmanns
Nationalparkverwaltung
Doktorberg 6

D-8240 Berchtesgaden

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Das MAB-6-Pilotprojekt „Alpine Ökosysteme“
Der Beitrag der Arbeitsgruppe Innsbruck zum österreichischen MAB-Hochgebirgsprogramm

Alexander Cernusca

This paper describes the aim, the conception and the practical realization of the Austrian MAB-6-pilot project 'Alpine Ecosystems'. Based on the experiences acquired during the IBP-project 'Alpine dwarf shrub heath Mt. Patscherkofel' a number of natural and man-made ecosystems were analyzed in the Austrian Alps. The following MAB-relevant problems have been investigated with particular emphasis:

- the ecological implication of the construction and use of ski slopes,
- the ecological consequences of the abandonment of traditional alpine pasture land,
- the influence of sheep grazing on alpine ecosystems,
- the spatial variability of the structure and function of grassland ecosystems in the Alps; the purpose of these latter studies was to establish ecologically based criteria for the rating of current impact and estimation of potential tolerance of these ecosystems to human management.

Seven project studies have been conducted in different ecosystems of the silicatic central ranges ('Hohe Tauern') and the northern limestone ranges between 1975 and 1982. In addition, one study was conducted in the central Caucasus (a cooperation between Georgian and Austrian MAB-research groups). The following disciplins have made contributions to these interdisciplinary studies: meteorology, geology and soil mechanics, hydrology, soil science, botany and ecological plant physiology, terrestrical zoology, microbiology, environmental health science, and applied agricultural and forest science. 15 to 20 academics cooperated in each of these project studies. Also a number of students and PhD-candidates as well as several governmental research institutions participated in parts of the project. The public relevance and the application of the results of these investigations in the juristiction of the high court and in decisions of regional planning are illustrated by the project 'Ski Slope Achenkirch'. The list of publications is a complete catalogue of all contributions to this project. In addition omnibus volumes published by the Austrian and Georgian Academy of Science express the integrative approach to the understanding of alpine ecosystems. These volumes are marked specially in the list of publications.

Alpweide, Beweidung, MAB 6, Ökosystemanalyse, Österreich, Skipisten.

1. Einführung

Das von der UNESCO in den sechziger Jahren durchgeführte Internationale Biologische Programm (IBP) hat sich weltweit mit der Analyse der Struktur und Funktion von Ökosystemen aller Klimazonen befaßt, wobei in erster Linie Kenngrößen zur Energie- und Stoffbilanz naturnaher Ökosysteme erarbeitet wurden. An der Universität Innsbruck hat sich das Institut für Allgemeine Botanik unter der Leitung von Walter Larcher mit den beiden Hochgebirgsprojekten 'Hoher Nebelkogel' (Laufzeit 1966-1970) und 'Zwergstrauchheide Patscherkofel' (Laufzeit 1970-1974) am Tundra-Biome des IBP beteiligt. Im Rahmen des Projektes 'Zwergstrauchheide Patscherkofel' konnten dabei grundlegende Erfahrungen sowohl auf dem Gebiet der ökologischen Systemanalyse im Gebirge (ökologische Meßmethodik und Datenauswertung) als auch in der Organisation integrierter Forschungsvorhaben gesammelt werden (LARCHER 1977a, b).

Seit 1974 werden in Österreich im Anschluß an das Internationale Biologische Programm umfangreiche Ökosystemanalysen im Rahmen des MAB-6-Hochgebirgsprogrammes durchgeführt. Ziel dieser Untersuchungen ist es, den Einfluß des Menschen auf alpine Ökosysteme zu analysieren und so Entscheidungsgrundlagen für eine ökologisch vertretbare Umweltgestaltung zu erarbeiten. Diese Untersuchungen wurden 1974 unter der Leitung von Herbert Franz vor allem in zwei Untersuchungsgebieten begonnen, nämlich im Gebiet der Hohen Tauern, wo schon damals der Plan bestand,

einen Nationalpark zu errichten, und im Raum Obergurgl (Tirol). Ziel des MAB-6-Projektes 'Obergurgl' war es, für eine Tiroler Fremdenverkehrsgemeinde neben einigen ökologischen Parametern vor allem die sozio-ökonomischen Einflußgrößen zu erheben und zu analysieren und schließlich ein mathematisches Systemmodell für diesen Ort auszuarbeiten. Dieses Projekt wurde von Walter Moser in den Jahren 1974 bis 1978 koordiniert. 1974 und 1975 wurden mit Unterstützung durch das Internationale Institut für Angewandte Systemanalyse in Laxenburg zwei Computermodelle ausgearbeitet (BUNNELL et al. 1974). Diese Modelle sind schwerpunktmäßig ökonomisch ausgerichtet und berücksichtigen die ökologischen Folgen der touristischen Erschließungen, insbesondere der Schipistenplanierungen nur ungenügend (vgl. dazu CERNUSCA 1984). Ein abschließendes drittes Modell 'Obergurgl', das die im Rahmen des MAB-Programmes gewonnenen Meßdaten zusammenfassend berücksichtigen soll, ist noch in Ausarbeitung begriffen.

Zielsetzung des MAB-6-Projektes 'Hohe Tauern' war es, aufbauend auf den Erfahrungen des IBP, für verschiedene alpine Lebensräume die Beeinflussung und Belastung durch Tourismus, Verkehrserschließung, Wasserkraftnutzung, Industrie, Bergbau, Veränderungen in der Bodennutzung usw. durch möglichst umfassende, experimentalökologische Untersuchungen zu erheben. Diese Untersuchungen wurden in Form eines interdisziplinären Langzeitprogrammes im Zeitraum 1973 bis 1980 schwerpunktmäßig im Bereich der alpinen Grasheide an der Großglockner Hochalpen-

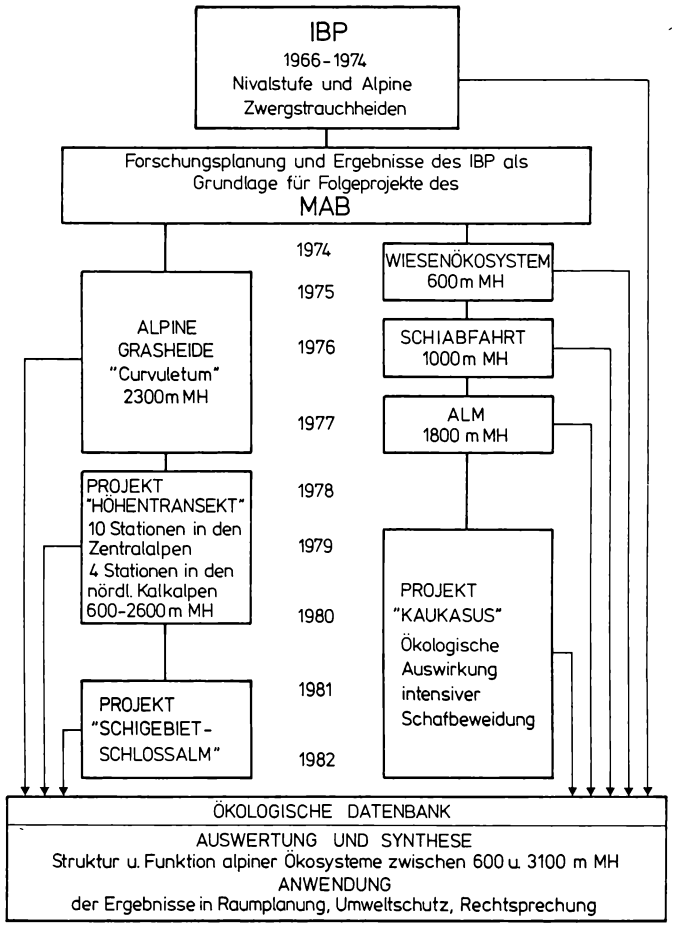


Abb. 1: Zeitlicher Ablauf der Ökosystemforschung im Rahmen des MAB-6-Pilotprojektes 'Alpine Ökosysteme'.
Seit 1975 wurden sieben integrierte Ökosystemstudien abgeschlossen (Wiesenökosystem Baumkirchen, Schiabfahrt Achenkirch, Aufgelassene Alm, Alpine Grasheide Hohe Tauern, Höhentransekt an der Großglockner-Hochalpenstraße, Schigebiet Schloßalm und MAB-Kooperationsprojekt Kaukasus).

straße, im Gasteiner Tal, im Tennengebirge und in der Kreuzeckgruppe durchgeführt (FRANZ 1975).

An der Universität Innsbruck hat sich eine interdisziplinäre Arbeitsgruppe unter der Leitung von Alexander Cernusca mit dem MAB-6-Pilotprojekt 'Alpine Ökosysteme' am Hochgebirgsprogramm 'Hohe Tauern' beteiligt. Seit 1975 wurden sieben Ökosystemstudien durchgeführt, wobei folgende aktuelle Fragen der MAB-Hochgebirgsforschung im Vordergrund standen:

- Ökologische Auswirkungen des Baues und Betriebes von Schipisten
- Ökologische Auswirkungen von Bewirtschaftungseinschränkungen im Almbereich
- Ökologische Auswirkungen intensiver Schafbeweidung auf alpine Ökosysteme
- Standörtliche Variablität (Exposition, Bodenparameter, Höhenzonierung) von Struktur und Funktion alpiner Graslandökosysteme als Basis für die Beurteilung des Landschaftspotentials und der anthropogenen Belastung und Belastbarkeit.

An Hand des in Abb. 1 dargestellten Ablaufdiagrammes soll zunächst ein Überblick über die durchgeführten Ökosystemstudien gegeben werden. Anschließend wird der Umfang der durchgeführten Einzeluntersuchungen, einige neuentwickelte Meßmethoden sowie der Arbeitsbereich der Mitarbeiter kurz dargestellt. Am Beispiel der Schipistenstudien wird dann die Anwendung der Untersuchungsergebnisse in Raumplanung, Umweltschutz und Rechtsprechung erläutert. Im Literaturverzeichnis wird neben den in diesem Bericht zitierten Arbeiten auch ein vollständiges Verzeichnis aller Publikationen des MAB-6-Pilotprojektes gegeben.

2. Durchgeführte Ökosystemstudien

1976 wurde mit dem Projekt 'Schiabfahrt Achenkirch' begonnen, die ökologischen Auswirkungen des modernen Schipistenbaues und -betriebes einer eingehenden Ökosystemanalyse zu unterziehen. Diese Untersuchungen in Achenkirch wurden inzwischen durch weitere Studien in verschiedenen Schigebieten in den Bundesländern Tirol und Salzburg ergänzt. Derzeit wird im Rahmen des Projektes 'Schigebiet Schloßalm' eine umfangreiche Schipistenstudie im Bereich der Schloßalm im Gasteiner Tal durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Schipistenstudien wurden außer in zahlreichen Einzelpublikationen vor allem auch in einem vom Fonds für Umweltstudien in Bonn herausgegebenen Sammelband geschlossen publiziert (CERNUSCA 1977i).

1977 wurde im Gasteiner Tal im Bundesland Salzburg die Ökosystemstudie 'Aufgelassene Alm' durchgeführt. Ziel dieser Untersuchungen war es, die ökologischen Auswirkungen zu analysieren, die durch Bewirtschaftungseinschränkungen im Almbereich hervorgerufen werden. Dazu wurden unterschiedlich stark bestoßene und aufgelassene Almen untersucht und insbesondere die einzelnen Sukzessionsstadien, die nach Auflassen von Almen im Gasteiner Tal auftreten, hinsichtlich ihrer Belastbarkeit und Stabilität analysiert. Auch die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden bereits 1978 als Band II in den 'Veröffentlichungen des Österreichischen MAB-Programmes' von der Österreichischen Akademie der Wissenschaften geschlossen publiziert (CERNUSCA 1978b).

Seit 1979 wird gemeinsam mit der Georgischen Akademie der Wissenschaften und dem Georgischen MAB-Programm das Kooperationsprojekt 'Kaukasus' durchgeführt. Ziel dieses Projektes ist es, die ökologischen Auswirkungen einer intensiven Schafbeweidung auf Gebirgsökosysteme zu untersuchen. Diese Frage hat in der letzten Zeit im Zusammenhang mit dem Auflassen von Almen und der Extensivierung der alpinen Landwirtschaft zunehmend an Bedeutung gewonnen. Zur Klärung dieser Frage wurden seit 1979 im Zentralkaukasus unterschiedlich stark beweidete Ökosysteme gemeinsam mit Wissenschaftlern der Georgischen Akademie einer eingehenden Ökosystemanalyse unterzogen (CERNUSCA, NACHUZRISVILI 1983a). Die Forschungsergebnisse der Jahre 1979 und 1980 wurden in einem ersten Sammelband von der Georgischen Akademie der Wissenschaften veröffentlicht (CERNUSCA et al. 1983e). In den nächsten Jahren sollen die Untersuchungen im Zentralkaukasus durch entsprechende Schafbeweidungsexperimente in den österreichischen Alpen ergänzt werden.

Einen Schwerpunkt das MAB-6-Pilotprojektes 'Alpine Ökosysteme' bildeten die beiden Ökosystemstudien 'Alpine Grasheide Hohe Tauern' und 'Höhentransekt', die von 1975 bis 1980 in der alpinen Grasheide an der Großglockner-Hochalpenstraße in den Hohen Tauern (Versuchsfläche "*Caricetum curvulae* 2300 m MH") sowie verschiedenen Graslandökosystemen zwischen 1000 und 2600 m Meereshöhe an der Südrampe der Hohen Tauern entlang der Großglockner-Hochalpenstraße durchgeführt wurden. Im vorliegenden Band werden einige Ergebnisse dieser Ökosystemanalysen dargestellt (CERNUSCA, DECKER 1984: Kohlenstoffbilanz der alpinen Grasheide; BUNZA 1984: Oberflächenabfluß und Erosion in der alpinen Grasheide; WIESER et al. 1984: Wasserhaushalt verschiedener Graslandökosysteme zwischen 1000 und 2600 m MH).

Die Ergebnisse der Projektstudie 'Alpine Grasheide' wurden bereits als Band I der Veröffentlichungen des Österreichischen MAB-Programmes geschlossen publiziert. Ein Sammelband der Ergebnisse des Projektes 'Höhentransekt' wird derzeit vorbereitet.

3. Umfang der Einzeluntersuchungen und Mitarbeiter des MAB-6-Pilotprojektes 'Alpine Ökosysteme'

Die angeführten Ökosystemstudien wurden zum Großteil als interdisziplinäre Ökosystemforschung unter der Beteiligung von Meteorologen, Bodenkundlern, Geologen, Hydrologen, Botanikern, Zoologen, Mikrobiologen, Hygienikern und Praktikern aus dem Bereich der Land- und Forstwirtschaft durchgeführt, wobei an den einzelnen Studien neben Diplomanden und Doktoranden der Universität Innsbruck jeweils 15 bis 20 Fachleute mitwirkten: In Abb. 2 ist eine Liste der untersuchten Ökosystemparameter dargestellt.

Makrometeorologie	Epigäische Arthropoden als Bioindikatoren
Mikrometeorologie und Energiehaushalt	
Bodenparameter	Bestandes- und Bodenwasserhaushalt
	Oberflächenabfluß und Bodenabtrag
Bestandesstruktur	
Phytomasse, Primärproduktion	Schwermetalle und organische Abfälle
Futterwert, Verdaulichkeit	
Energiegehalt, Mineralstoffe	Streßökologie der Vegetation
Streuproduktion und Streuabbau	(Schipisten, Trampelpfade)
Photosynthese, Bestandesatmung	
Bodenatmung	Ökologische Datenbank
	mathematische Systemmodelle
Bodenmikrobiologische Untersuchungen	
	Entwicklung von Meßmethoden der
	Ökosystemforschung

Abb. 2: Liste der bei den einzelnen Ökosystemstudien untersuchten Ökosystemparameter.

Die makrometeorologischen Messungen stützen sich auf insgesamt 14 Meßstationen im Bereich der Hohen Tauern, die von Emmerich Weiß (Österr. Ak. Wiss.) für das MAB-Programm in Betrieb genommen und laufend betreut wurden (WEISS 1975). Die Überprüfung und Auswertung der Makroklimadaten übernahmen Mitarbeiter der Österr. Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik in Wien. Derzeit liegen rund 1.5 Millionen Stundenmittelwerte der Makroklimadaten auf Magnetplatte gespeichert vor und stehen in der ökologischen Datenbank des Pilotprojektes am Rechenzentrum der Universität Innsbruck für weitere Berechnungen zur Verfügung.

Das Mikroklima der einzelnen Ökosysteme und die Beeinflussung des Mikroklimas durch den Bestandesaufbau untersuchten Alexander Cernusca, Marion Seeber und Ulrike Tappeiner durch detaillierte Mikroklimamessungen. Nach der sogenannten Energiebilanz-Bowen-Ratio-Methode wurden außerdem der Bodenwärmestrom, die Konvektion fühlbarer Wärme und die Evapotranspiration gemessen. Für diese Untersuchungen wurden im MAB-6-Pilotprojekt eine Reihe von neuen Mikroklimameßgeräten entwickelt. Hinzuweisen ist auf die Entwicklung eines automatischen Wasserstandsmelders für die elektrische Registrierung des Wasserstandes in einer Verdunstungswanne, auf die Entwicklung eines über einen Taschencomputer gesteuerten Meßfühlersystems, das es gestattet, in verschiedenen Bestandesschichten automatisch die Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und CO_2-Konzentration zu erfassen und auf die Entwicklung verschiedener batteriebetriebener automatischer Mikroklimastationen. Bei der letzten Entwicklungsgeneration dieser Mikroklimastationen, die mit einem Sharp-PC-1500 BASIC-Taschencomputer arbeitet, können unter expeditionsmäßigen Bedingungen sämtliche Datenauswertungen einschließlich Energiehaushaltsberechnungen und mathematische Simulationsmodellberechnungen bereits im Gelände durchgeführt und außerdem die Meßergebnisse auch gleich graphisch über einen kleinen eingebauten Plotter dargestellt werden.

Detaillierte bodenphysikalische und bodenchemische Untersuchungen wurden für jeden untersuchten Standort von Hans Guggenberger, Irmentraud Neuwinger (Forstliche Bundesversuchsanstalt) und von Gerhard Wieser durchgeführt.

Ein wichtiger Projektbereich betraf Primärproduktionsanalysen nach der Erntemethode, so z.B. Messungen der Biomasse und der Nekromasse im Jahresgang, Messungen der Bestandesstruktur (Blattflächenschichtung, Blattneigung), Messungen des Energiegehaltes der Pflanzenproben und Streuabbauuntersuchungen, die von Brigitte Klug-Pümpel, Ulrike Jussel, Ursula Haid, Marion Seeber und Ulrike Tappeiner durchgeführt wurden. Messungen der Mineralstoffzusammensetzung des Futterwertes der geernteten Pflanzen erfolgten durch Günther Spatz und seine Mitarbeiter von der Techn. Univ. in München-Weihenstephan. Zur Analyse des Kohlenstoffhaushaltes der einzelnen Ökosysteme wurden von Frieda Huber, Christian Körner, Pierre Decker und Rolf Siegwolf in situ detaillierte Photosynthese- und Atmungsmessungen durchgeführt. Dabei gestattete der Einsatz einer vollklimatisierten Küvette (Siemens-Kammer) mit künstlicher Beleuchtung die rasche Aufnahme von Faktorenabhängigkeitskurven des CO_2-Gaswechsels. Für die Photosynthesemessungen an *Carex curvula* wurde eine kleine Glasküvette entwickelt und sehr erfolgreich eingesetzt.

Von Kurt Haselwandter und Franz Schinner (beide Institut für Mikrobiologie Univ. Innsbruck) wurden eingehende bodenmikrobiologische Analysen wie z.B. Mykorrhiza-Untersuchungen und bodenenzymatische Messungen durchgeführt, um so die Abbauprozesse im Ökosystem und die Bereitstellung von abgebauten Mineralstoffen an die Pflanzen zu erfassen.

Zoologische Untersuchungen (vor allem Abundanz- und Aktivitätsanalysen epigäischer Makroarthropoden) wurden von Konrad Thaler, Erwin Meyer, Rudolf Hofer, Irene de Zordo, Heinrich Schatz und Hans Troger durchgeführt (alle Institut für Zoologie Univ. Innsbruck). Im Rahmen der Schipistenstudie in Achenkirch erfolgten außerdem wildbiologische Untersuchungen durch Herbert Scheiring und Herbert Kuen (beide Fonds für Umweltstudien in Bonn).

Ein weiterer besonders wichtiger Bereich der Ökosystemstudien war der Untersuchung des Wasserhaushalts einzelner Pflanzen und des gesamten Ökosystems gewidmet. An diesen Untersuchungen waren vor allem Christian Körner, Hans Guggenberger, Rainer Mayr, Gerhard Wieser und Irmentraud Neuwinger beteiligt, wobei mit Diffusionsporometern die Spaltöffnungsweite der Pflanzen, mit der Scholander-Druckapparatur die Pflanzensaugspannung, mit Tensiometern die Bodensaugspannung und mit Lysimetern die Evapotranspiration im Tages- und Jahresgang gemessen wurden. Auch in diesem Bereich wurden eine Reihe neuer Meßverfahren entwickelt und erfolgreich angewandt. Hinzuweisen ist auf ein neuentwickeltes Diffusionsporometer, auf die Entwicklung einer elektrischen Registrierung für Tensiometer und auf ein automatisches, elektrisch registrierendes Lysimeter. Diese Geräte gestatten eine kontinuierliche elektrische Registrierung der Bodensaugspannung und der Evapotranspiration und liefern so die notwendige Meßgrundlage für die Ausarbeitung von mathematischen Modellen zum Wasserhaushalt. Einen wichtigen Beitrag hat auch das Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft in München zu allen Ökosystemstudien geleistet. Unter der Leitung von Regierungsdirektor Johann Karl wurden gemeinsam mit Günther Bunza mit einer mobilen Beregnungsmaschine Oberflächenabfluß- und Erosionsexperimente durchgeführt, die eine wertvolle Ergänzung zu den stationären Oberflächenabflußmessungen darstellen. Insbesondere konnte durch diese Beregnungsexperimente der Bodenabtrag bei simulierten Katastrophenniederschlagsereignissen für zahlreiche Standortsbedingungen eingehend analysiert werden.

Die Belastung einzelner Standorte durch Schwermetalle und organische Abfälle (vor allem auf den Almflächen im Bereich der Kurgemeinde Badgastein und entlang der Großglockner-Hochalpenstraße) untersuchten Ilse Jenwein und Maria Schinner (beide Institut für Hygiene Univ. Innsbruck).

Große Bedeutung wurde der computergerechten Speicherung aller Meßdaten in einer ökologischen Datenbank beigemessen. Derzeit sind in der ökologischen Datenbank (inkl. der IBP-Daten) 6 Millionen Meßdaten gespeichert. Neben den Meßdaten enthält das Datenbanksystem auch eine Reihe von Auswerteprogrammen und Simulationsprogrammen, die es schließlich gestatten werden, die gesamten Meßdaten nicht nur erschöpfend auszuwerten, sondern vor allem auch zu mathematischen Ökosystemmodellen zusammenzufassen. Modelle zur Bodentemperatur und Bodenfeuchtigkeit sowie zur Verteilung der Strahlung im Pflanzenbestand und zur Blattemperatur liegen bereits vor. Derzeit wird an Produktionsmodellen gearbeitet. Mit den Arbeiten an der Datenbank und mathematischen Modellen sind Alexander Cernusca, Rainer Mayr, Marion Seeber, Rolf Siegwolf, Ulrike Tappeiner und Gerhard Wieser befaßt.

4. Anwendung von Forschungsergebnissen in Raumplanung, Umweltschutz und Rechtsprechung

Die Ergebnisse des MAB-6-Pilotprojektes 'Alpine Ökosysteme' liegen weitgehend veröffentlicht vor (siehe Literaturverzeichnis im Anhang). Im Hinblick auf eine integrierte Darstellung der zahlreichen Einzeluntersuchungen wurde besonderer Wert auf die Veröffentlichung von Sammelbänden gelegt. Bisher wurden vier Sammelbände herausgegeben. Damit konnte, entsprechend den Empfehlungen der 'Konzeption für Ökosystemforschung' des Österr. Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung (1976), eine rasche und erschöpfende Auswertung der durchgeführten Untersuchungen sichergestellt werden. Derzeit wird auch intensiv daran gearbeitet, die neu entwickelten Meßverfahren und Instrumente einer breiten Anwendung in der Umweltüberwachung zugänglich zu machen.

Im Hinblick auf die Zielsetzungen des MAB-Programms ist darauf hinzuweisen, daß die Ergebnisse der Ökosystemstudie 'Schiabfahrt Achenkirch' auch praktische Anwendung in Raumplanung, Umweltschutz und Rechtsprechung fanden. So wurden die Untersuchungsergebnisse in den 'Richtlinien für Planung, Bau, Erhaltung und Pflege von Schiabfahrten und Loipen' der Konferenz der beamteten Naturschutzreferenten Österreichs (1980) weitgehend berücksichtigt. Sie bildeten auch die Grundlage für eine von CERNUSCA (1980) im Auftrag des Amtes der Tiroler Landesregierung ausgearbeitete Studie über die ökologischen Auswirkungen der Schipistenplanierungen in Tirol. Wichtig für eine breite Anwendung der Untersuchungsergebnisse ist auch eine von CERNUSCA (1983b) im Auftrag des Europarates ausgearbeitete Studie über die 'Ökologischen Auswirkungen von Schipisten und Richtlinien für den Bau und die Pflege von Schipisten'.

Besonders wichtig ist ferner, daß es auf Grund der Schipistenstudie 'Achenkirch' zu einer grundlegenden Änderung in der Rechtsprechung des Obersten Gerichtshofes (OGH) in Wien im Zusammenhang mit dem Sachverhalt 'Ersitzen von Schiabfahrten' kam. Bisher erblickte der OGH den Tatbestand der unzulässigen Erweiterung der Dienstbarkeit einer Schiabfahrt lediglich in einer "ausgedehnteren räumlichen Beanspruchung" des dienenden Grundstückes (durch Schifahrer), für eine "Steigerung der Zahl der Schifahrer" (z.B. nach dem Bau einer Liftanlage) lehnte der OGH dagegen bisher eine solche Qualifizierung ab (siehe Entscheidung des OGH vom 14.4.1977, Jur. Bl. 1978, S. 144 f.; mit einer ablehnenden Glosse von B. KÖNIG). Auf Grund der Ergebnisse der oben angeführten Ökosystemstudie hat der OGH seine ursprüngliche Rechtsauffassung nun grundsätzlich geändert (Entscheidung vom 25.4.1978, Österr. Juristenzeitung 1978, Nr. 165). Nunmehr gilt neben einer "ausgedehnteren räumlichen Beanspruchung" auch "ein intensiveres Befahren der Strecke durch erhebliche Zunahme der Schifahrer" (wegen der erhöhten ökologischen Schäden als Folge der Schifahrersteigerung) als eine Erweiterung der auf diesem Grundstück lastenden Servitut. Das bedeutet: Eine allfällige Ersitzungszeit beginnt mit dieser Zunahme für das Benutzungs-Plus (z.B. nach Bau einer Liftanlage) jeweils neu zu laufen. Moderne Schipisten mit ihren hohen Besucherzahlen können nicht auf Grund eines wesentlich geringeren Schibetriebes vor 30 Jahren "ersessen" werden. Diese Entscheidung des OGH hatte weitreichende Folgen für die Entschädigungspraxis bei Wintersporterschließungen. Dadurch wird das Recht der Land-, Forst- und Jagdwirtschaft auf Entschädigungszahlungen auch bei bereits bestehenden Schipisten rechtsverbindlich sichergestellt, wobei die Einführung neuer Präparierungstechniken (z.B. Erzeugung von künstlichem Schnee, chemische Schipistenpräparierung) die Festsetzung neuer Ausgleichszahlungen ermöglicht.

Die vorliegenden Forschungsergebnisse können schließlich auch die Basis für die Entwicklung verbesserter sozio-ökonomischer Planungsmodelle der Fremdenverkehrswirtschaft mit ausreichender Berücksichtigung der Kosten und Folgekosten von Landschaftsbelastungen durch Aufstiegshilfen, Wanderwege, Schipisten und Langlaufloipen bilden (CERNUSCA 1984, in diesem Band).

5. Finanzierung des MAB-6-Pilotprojektes

Das MAB-6-Pilotprojekt wurde im Rahmen des Österr. MAB-Programmes durch das Österr. Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung, das Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz, das Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft und das Amt der Kärntner Landesregierung im Ausmaß von jährlich ca. 500 000 öS (entspricht ca. 67 000 DM oder 29 000 US $) gefördert.

Das Kooperationsprojekt 'Kaukasus' wurde im Rahmen des wissenschaftlichen Kooperationsabkommens zwischen Österreich und der UdSSR durch die Präsidialabteilung des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung und durch die Österr. Akademie der Wissenschaften (Wissenschafteraustauschprogramm) finanziert. Die oben angeführten Beträge dienten ausschließlich für Sachaufwendungen und kleinere

Werkverträge und reichten nicht für Personalkosten. Sämtliche wissenschaftlichen Mitarbeiter arbeiteten unentgeltlich (zum Großteil sogar in ihrer Freizeit), wofür ihnen an dieser Stelle herzlichst gedankt sei.

6. Schlußfolgerung: Notwendigkeit einer verstärkten Förderung der Umweltforschung im alpinen Bereich

Im Zusammenhang mit der rapiden Erschließung des alpinen Raumes für den Massentourismus ist besonders problematisch, daß gerade für die alpinen Ökosysteme noch eine Fülle von wissenschaftlichen Erkenntnissen fehlt. So fehlen derzeit noch weitgehend Untersuchungen über die ökologischen Auswirkungen der Erschließung der Gletscherregionen für den Sommerschilauf, die Wirkung von künstlichem Schnee auf die Vegetation, die Möglichkeiten der Rekultivierung von Planierungsflächen im Hochgebirge u.dgl. Vorhandene Wissenslücken können dabei keinesfalls durch Spekulationen, sondern nur durch geduldige wissenschaftliche Forschungsarbeit geschlossen werden. Hier kommt den österr. Forschungsvorhaben im Rahmen des internationalen UNESCO-Forschungsprogrammes 'Mensch und Biosphäre' zentrale Bedeutung zu. Zur rechtzeitigen Lösung der vom modernen Massentourismus im Gebirge hervorgerufenen Probleme wird in Zukunft eine wesentliche Intensivierung von solchen MAB-Forschungsprojekten notwendig sein, die der Lösung der oben erwähnten Probleme dienen, wie Schipistenstudien, Analysen der Wechselwirkungen Landwirtschaft/Wintersport, ökologische Untersuchungen über den Gletscherschilauf usw. Derzeit wird das MAB-Programm zur Gänze von Bundesministerien unter Beteiligung einiger Bundesländer finanziert. Die oben geforderte Ausweitung und Intensivierung der Umweltforschung im Gebirge kann nicht allein von der öffentlichen Hand getragen werden. Zielführend wäre in diesem Zusammenhang die Anwendung eines erweiterten Verursacherprinzips, z.B. dadurch, daß ein gewisser Prozentsatz der Mittel, die für den Seilbahn- und Schipistenbau aufgewandt werden, für die Durchführung (natürlich entsprechend begutachteter) ökologischer Forschungsprojekte bereitgestellt wird.

7. Publikationen über das MAB-6-Pilotprojekt "Alpine Ökosysteme"

(* Sammelbände)

ANIBAS I., HOFER R., 1978: Enzymatische Untersuchungen an Bodentieren. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

BUNZA G., 1978: Vergleichende Messungen von Abfluß und Bodenabtrag auf Almflächen des Stubnerkogels im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

BUNZA G., 1984: Oberflächenabfluß und Bodenabtrag in alpinen Grasland-Ökosystemen Verh. Ges. Ökol. 12:

CERNUSCA A., 1975a: MaB-6-Projekt "Pilotprojekt Alpine Ökosysteme". Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 184(6/7): 133-141.

CERNUSCA A., 1975b: Ökoklimatische Messungen im Rahmen des MaB-6-Projektes "Hohe Tauern". Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 184(6/7): 143-158.

CERNUSCA A., 1975c: Eine neue Ausbildungsmethode für Umweltforscher. Umschau 75: 242-245.

CERNUSCA A., CERNUSCA G., 1975: Ein Schreiber für 6 Meßstellen mit Meßwertintegration und Datenspeicherung auf Lochstreifen. Wetter Leben 27: 227-232.

CERNUSCA A., 1976a: Ökologische Ausbildung durch Projektstudien. Verh. Ges. Ökol. (Wien 1975): 101-104.

CERNUSCA A., KOFLER W., SCHINNER F., 1976: Ökologische Grundlagen des Natur- und Umweltschutzes. In: (Ed. KOFLER W.): Natur und Umweltschutz in Tirol. TB Natur u. Land 1 [Innsbruck (Golf-Verlag)]: 19-37.

CERNUSCA A., 1976b: Ökologenausbildung durch interdisziplinäre Spezialpraktika. Ber. Dt. Bot. Ges. 89: 211-213.

CERNUSCA A., 1977a: Schipisten gefährden die Gebirgslandschaft. Umschau 77(4): 109-112.

CERNUSCA A., 1977b: MaB-6-Pilotprojekt "Alpine Ökosysteme": Erste Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976 im Bereich der alpinen Grasheide in den Hohen Tauern. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 186(1/3): 11-20.

CERNUSCA A., 1977c: Veränderungen von Mikroklima und Energiehaushalt durch eine Schiabfahrt in einem Waldgebiet (Achenkirch, Tirol). In: (Ed. CERNUSCA A., 1977b).

CERNUSCA A., 1977d: Abschätzung des Energieflusses durch das Ökosystem Schiabfahrt "Sonnberg", Achenkirch. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

CERNUSCA A., 1977e: Allgemeine Schlußfolgerungen der Projektstudie "Schiabfahrt Achenkirch". In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

CERNUSCA A., 1977f: Pisten und Landschaft - Ökologische Probleme des Schipistenbaues; Untersuchungsergebnisse. Schul- Sportstättenbau: 12-15.

CERNUSCA A., 1977g: Ökologische Veränderungen im Bereich von Schipisten. In: (Ed. SPRUNG R., KÖNIG B.): Das Österreichische Schirecht. Innsbruck (Wagner): 81-150.

CERNUSCA A., 1977h: Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandesklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. Erste Ergebnisse der Projektstudie 1976.

*CERNUSCA A. (Ed.), 1977i: Ökologische Veränderungen durch das Anlegen von Schiabfahrten an Waldhängen. Beiträge zur Umweltgestaltung, A 62. Mit Beiträgen von CERNUSCA A., FRIEDRICH F., GRABHERR G., GUGGENBERGER H., HASELWANDTER K., HUBER F., KARL J., KÖRNER C., KUEN H., NEUWINGER I., SCHEIRING H., THALER K., TSCHÖRNER F. u. REISIGL H. Berlin (Erich Schmidt-Verlag).

*CERNUSCA A. (Ed.), 1977k: Alpine Grasheide Hohe Tauern: Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Mit Beiträgen von CERNUSCA A., CZERMAK B., DECKER P., KÖRNER Ch., MASUZAWA T., POSCH A., PÜMPEL B. u. WEISS E., Veröffentlichungen des MaB-Hochgebirgsprogrammes "Hohe Tauern", Bd. 1, 175 S. Innsbruck (Universitätsverlag Wagner).

CERNUSCA A., DECKER P., 1977: Respiratorischer Kohlenstoffverbrauch im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. Erste Ergebnisse der Projektstudie 1976.

CERNUSCA A., KÖRNER C., 1977: Pilotprojekt "Alpine Ökosysteme" (alpine Grasheide, Schneetälchen, Polsterpflanzenstufe). Zielsetzung, Meßprogramm, Forschungsablauf und erste Ergebnisse. In: Man and Biosphere, Projekt Nr. 6. Wien (ICC).

CERNUSCA A., 1978a: Ökologische Veränderungen im Bereich aufgelassener Almen. Zusammenfassung der Ergebnisse einer interdisziplinären Ökosystemstudie im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b)

*CERNUSCA A. (Ed.), 1978b: Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Mit Beiträgen von ANIBAS I., BUNZA G., CERNUSCA A., DECKER P., DOLAR D.M., DE ZORDO I., GUGGENBERGER H., GURSCHLER A., HAGER J., HILSCHER H., HOFER R., HOFLACHER H., HOFMANN J., HORVATH A., JUSSEL U., KATZMANN W., KLUG-PÜMPEL B., KÖRNER C., MAYR R., MEYER E., NEUWINGER I., PFITSCHER A., RASSAERTS H., SCHATZ H., SCHIFFER K., SCHINNER F., SCHINNER M., SEEBER M., SPATZ G., THALER K., TROGER H., WEIS B., WEISS E., ZIRM K. Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, Bd. 2. Innsbruck (Universitätsverlag Wagner).

CERNUSCA A., DECKER P., HAGER J., 1978: Bestandes- und Bodenatmung im Bereich einer aufgelassenen Alm im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

CERNUSCA A., KOFLER W., SCHINNER F., 1978a: Raumplanung und Umweltschutz aus der Sicht der Ökologie. In: (Ed. KOFLER W., STÜBER E.): Natur und Umweltschutz in Salzburg. TB Natur u. Land 3 [Innsbruck (Golf-Verlag)]:

CERNUSCA A., KOFLER W., WOLKINGER F., 1978b: Ökologische Naturgesetze - Voraussetzung und Rahmen für Raumplanung und Umweltschutz. In: (Ed. KOFLER W., TRIEBL R.): Natur und Umweltschutz im Burgenland. TB Natur u. Land 2, [Innsbruck (Golf-Verlag)]: 13-41.

CERNUSCA A., SEEBER M., MAYR R., HORVATH A., 1978c: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt von bewirtschafteten und aufgelassenen Almflächen in Badgastein. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

CERNUSCA A., 1979a: Zur Ökologie von Schipisten. In: (Ed. Bundeskanzleramt/ Bundespressedienst): Naturschutz und Seilbahnbau. Wien (Bundeskanzleramt/ Bundespresseamt): 53-71.

CERNUSCA A., 1979b: Ökologische Auswirkungen von Schipisten und deren Berücksichtigung in Raumplanung und Umweltschutz. Ber. 27. Jahrestagung Int. Alpenschutzkommission (Briancon, Frankreich 1979): 40 S.

CERNUSCA A., 1980: Schipisten - Ökologische Auswirkungen des Baues und Betriebs von Schipisten und deren Berücksichtigung in Gesetzgebung und Verwaltung. Tiroler Umweltschutzkonzept - Bestandsaufnahme. Innsbruck (Amt Tiroler Landesregierung): 191 S.

CERNUSCA A., SEEBER M.C., 1980: Canopy structure, microclimate and energy budget in different alpine plant communities. In: (Ed. GRACE J., FORD E.D., JARVIS P.G.): Plants and their atmospheric environment. Oxford (Blackwell): 75-81.

CERNUSCA A., 1982a: Standardmeteorologie und Mikrometeorologie. In: (Ed. JANETSCHEK H.: Ökologische Feldmethoden). Stuttgart (Ulmer): 9-27.

CERNUSCA A., 1982b: Ökosystemforschung für Raumplanung und Umweltschutz im Gebirge. Almanach 81/82 der österr. Forschung. Wien: im Druck.

CERNUSCA A., 1982c: Kontaktfreudig: Ein-/Ausgabe-Interface für PC-1211. Chip 6: 148-150; 7: 140-141.

CERNUSCA A., 1983a: Das österreichische MaB-6-Pilotprojekt "Alpine Ökosysteme". In: Das österr. MaB-Programm. Wien (Bundesministerium Wissenschaft Forschung): im Druck.

CERNUSCA A., 1983b: Répercussions de la construction de pistes de ski sur les écosystèmes alpins et lignes directrices concernant la construction de ces pistes. Sauvegarde de la Nature. Straßburg (Conseil de l'Europe): im Druck.

CERNUSCA A., NACHUZRISVILI G., 1983a: Untersuchung der ökologischen Auswirkungen intensiver Schafbeweidung im Zentral-Kaukasus. Verh. Ges. Ökol. 10: 183-192.

CERNUSCA A., NACHUZRISVILI G., 1983b: Der Einfluß der Schafbeweidung auf Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt. In: (Ed. CERNUSCA A., et al., 1983e).

CERNUSCA A., NACHUZRISVILI G., 1983c: Photosynthese und Atmung eines Caricetum-Bestandes im zentralen Kaukasus. In: (Ed. CERNUSCA A. et al., 1983e).

CERNUSCA A., NACHUZRISVILI G., SEEBER M.C., ABASCHIDSE L., 1983d: Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt von Grasheidebeständen in der alpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A. et al., 1983e).

*CERNUSCA A., NACHUZRISVILI G., RABOTNOV A.T., CHETSURIANI L.D. (Eds.), 1983e: Ökologische Untersuchungen an Hochgebirgswiesen von Kasbegi. I. Mit Beiträgen von ABASCHIDSE L., CERNUSCA A., CHEZURIANI L.D., DECKER P., JUSSEL U., KÖRNER C. , MAYR R., NACHUZRISVILI G., NEUWINGER I., SEEBER M.C., TSCHIKVADSE A., TULASVILI N., WIESER G.. Tbilissi (Meznіereba). Im Druck (russisch).

CERNUSCA A., 1984: Beurteilung der Schipistenplanierungen in Tirol aus ökologischer Sicht. Verh. Ges. Ökol. 12: 137-148.

CERNUSCA A., DECKER P., 1984: Respiratorische Kohlenstoffverluste und Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide. Verh. Ges. Ökol. 12: 73-88.

CZERMAK B., 1977: Untersuchungen über Vorkommen und Aktivität epigäischer Arthropoden im Glocknergebiet. In: Ed. CERNUSCA A., 1977k).

DECKER P., 1981: Respiratorische Kohlenstoffverluste und Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide (Caricetum curvulae). Diss. Univ. Innsbruck.

GRABHERR G., 1977: Primärproduktion und Ertrag auf einer begrünten Schiabfahrt und im Unterwuchs eines Blaugras-Föhrenwaldes (Achenkirch, Tirol). In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

GUGGENBERGER H., NEUWINGER I., 1977: Zum Wasserhaushalt des Bodens einer begrünten Schiabfahrt und in einem angrenzenden Kiefernwald (Achenkirch, Tirol). In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

GUGGENBERGER H., 1978: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Almböden in Badgastein. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

GUGGENBERGER H., 1980: Untersuchungen zum Wasserhaushalt der alpinen Zwergstrauchheide Patscherkofel. Diss. Univ. Innsbruck.

HASELWANDTER K., 1977: Abschätzung der mikrobiellen Biomasse (Bakterien auf der Schiabfahrt "Sonnberg" bzw. im Wald bei Achenkirch. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

HUBER F., 1977: Respiratorischer Kohlenstoffverbrauch einer begrünten Schiabfahrt und des Unterwuchses in einem angrenzenden Kiefernwald (Achenkirch, Tirol). In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

KARL J., 1977: Erosionsversuche auf zwei Schiabfahrten und im angrenzenden Wald bei Achenkirch, Tirol. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

KLUG-PÜMPEL B., 1978: Phytomasse und Primärproduktion von unterschiedlich bewirtschafteten Almflächen im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

KÖRNER C., 1977a: Untersuchungen zum Wasserhaushalt der Pflanze im Bereich einer Schiabfahrt bei Achenkirch, Tirol. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

KÖRNER C., 1977b: Evapotranspiration und Transpiration verschiedener Pflanzenbestände im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977k).

KÖRNER C., 1977c: Blattdiffusionswiderstände verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977b).

KÖRNER C., 1977d: Der CO_2-Gaswechsel verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel. I. Der Einsatz einer neuen teilklimatisierten Meßkammer für In-situ-Messungen an kleinwüchsigen Gebirgspflanzen. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977k).

KÖRNER C., HILSCHER H., 1978: Wachstumsdynamik von Grünerlen auf ehemaligen Almflächen an der zentralalpinen Waldgrenze. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

KÖRNER C., HOFLACHER H., WIESER G., 1978: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Almflächen im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

KÖRNER C., JUSSEL U., SCHIFFER K., 1978: Transpiration, Diffusionswiderstand und Wasserpotential in verschiedenen Schichten eines Grünerlenbestandes. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

KÖRNER C., SCHUBERT A., 1978: Spaltenverhalten verschiedener Pflanzenarten auf Almwiesen an der zentralalpinen Waldgrenze. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

KÖRNER C., MORAES J.A.P.V. de, 1979: Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. Oecol. plant. 14: 109-120.

KÖRNER C., 1980a: Zur anthropogenen Belastbarkeit der alpinen Vegetation. Verh. Ges. Ökol. 8: 451-461.

KÖRNER C., 1980b: Ökologische Untersuchungen an Schafweiden im Zentralkaukasus. Alm- Bergbauer (Innsbruck) 30: 151-161.

KÖRNER C., MAYR R., 1980: Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2600 meters above sea level. In: (Ed. GRACE J., FORD E.D., JARVIS P.G.): Plants and their atmospheric environment, Oxford (Blackwell).

KÖRNER C., WIESER G., GUGGENBERGER H., 1980: Der Wasserhaushalt eines alpinen Rasens in den Zentralalpen. In: (Ed. FRANZ H.): Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978, Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern 3: 243-264. [Innsbruck (Wagner)].

KÖRNER C., 1981: Ecological problems with ski slopes in the european central Alps. Rep. N.S.W. Nat. Park Wildlife Service, Kisciusko National Park, Australien.

KÖRNER C., 1982: CO_2 exchange in the alpine sedge Carex curvula as influenced by canopy structure, light and temperature. Oecologia (Berl.) 53: 98-104.

KÖRNER C., NACHUZRISVILI G., 1983: Einfluß der Schafbeweidung auf den Wasserhaushalt der Vegetation. In: (Ed. CERNUSCA A. et al. 1983e).

KÖRNER C., 1984: Auswirkungen von Mineraldünger auf alpine Zwergsträucher. Verh. Ges. Ökol. 12:

KUEN H., 1977: Botanische Pansenanalysen bei Rot-, Reh- und Gamswild im Achental. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977b).

MASUZAWA T., 1977: Ökologische Beobachtungen zur standörtlichen Variabilität der Volumsdichte (balk density) von Speicherrhizomen von Geum montanum L. im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977k).

MOHRIG W., THALER K., 1982: Drei weitere flügelreduzierte Trauermücken (Diptera, Sciaridae) aus Österreich. Mitt schweiz ent. Ges.: im Druck.

NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., 1982: [Ökologische Analyse des Beweidungseinflusses auf Hochgebirgswiesen im Zentralkaukasus.] Dokladi Akad. Nauk SSR: im Druck. [russisch].

NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., SEEBER M.C., 1982a: [Phytoklima, Strahlungshaushalt und Temperaturverhältnisse zweier Ökosysteme der alpinen Stufe im Zentralkaukasus.] Proc. Akad. Nauk SSR 4: im Druck. [russisch].

NACHUZRISVILI G., CHEZURIANI L.D., TULASVILI N.I., 1982b: [Der Einfluß menschlicher Aktivitäten auf die ökologischen und physiologischen Eigenschaften alpiner Pflanzen.] Bull. Akad. Nauk. SSR: 121-124. [russisch].

NACHUZRISVILI G., KÖRNER C., 1983: [Der Wasserhaushalt subalpiner Wiesen im Zentralkaukasus.] Dokladi Akad. Nauk. SSR, Moskau. Im Druck [russisch].

NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., JUSSEL U., SEEBER M.C., 1983a: Zum Abbau von Pflanzenmaterial in einem Caricetum. In: (Ed. CERNUSCA A. et al. 1983e).

NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., MAYR R., TULASVILI N.I., 1983b: Blattdiffusionswiderstand und Blattwasserpotential in zwei Grasheidebeständen der alpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A. et al., 1983e).

NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., NEUWINGER I., WIESER G., 1983c: Bodenuntersuchungen in zwei Grasheide-Ökosystemen in der alpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A. et al., 1983e).

NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., TSCHIKVADSE A., WIESER G., 1983d: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von zwei Grasheidebeständen in der alpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A. et al., 1983e).

NEUWINGER I., FRIEDRICH F., 1977: Der Einfluß von Schipistenanlagen auf die Bodenbeschaffenheit. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

NEUWINGER I., 1978: Vergleichende Untersuchungen von Almböden bei Badgastein. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

PLASSMANN E., 1980: Drei neue Pilzmücken aus Tirol und Bayern (Diptera, Nematocera, Mycetophilidae). Spixiana 3: 209-214.

PLASSMANN E., 1981: Mycomya lindrothi n.sp. and Anatella laffooni Plassm., two new fungusgnats (Diptera: Mycetophilidae). Ent. scand. Suppl. 15: 251-252.

PÜMPEL B., 1977: Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977b).

POSCH A., 1977: Bodenkundliche Untersuchungen im Bereich der Glocknerstraße in den Hohen Tauern (2300 - 2600 m MH). In: (Ed. CERNUSCA A., 1977k).

READ D.J., HASELWANDTER K., 1981: Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. New Phytol.: 341-352.

REISIGL H., 1977: Vegetationskundliche Charakterisierung der Untersuchungsflächen Schiabfahrt "Sonnberg" und "Christlum" (Achenkirch, Tirol). In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

SCHEIRING H., 1977: Zur Problematik von Schiabfahrten in Waldgebieten. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i.)

SCHINNER F., 1978a: ATP-Messungen und Abschätzung der mikrobiellen Biomasse in verschiedenen Böden der oberen subalpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SCHINNER F., 1978b: Streuabbauuntersuchungen in der Almregion der oberen subalpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SCHINNER F., 1978c: Die subalpine Waldgrenze und Bedeutung der Mykotrophie im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SCHINNER F., GURSCHLER A., 1978: Saccharase- und Dehydrogenaseaktivitätsmessungen in verschiedenen Böden der oberen subalpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SCHINNER F., HOFMANN J., 1978: Zellulase-, Xylanase- und Pektinaseaktivitätsmessungen in verschiedenen Böden der oberen subalpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SCHINNER F., PFITSCHER A., 1978: Urease- und Katalaseaktivität sowie CO_2-Freisetzung in verschiedenen Böden der oberen subalpinen Stufe. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SCHINNER F., GSTRAUNTHALER G., 1981: Adaptation of microbial activities to the environmental conditions in alpine soils. Oecologia (Berlin) 50: 113-116.

SCHINNER F., 1982a: CO_2-Freisetzung, Enzymaktivitäten und Bakteriendichte von Böden unter Spalierspalierräuchern und Polsterpflanzen in der alpinen Stufe. Oecol. plant.: 49-58.

SCHINNER F., 1982b: Soil microbial activities and litter decomposition related to altitude. Plant Soil 65: 87-94.

SCHINNER F., 1982c: Myxomycetes des Großglockner-Gebietes (Hohe Tauern, Österreich). Eine ökologische Studie. Z. Mycol. 48: 165-170.

SCHINNER F., 1983: Litter decomposition, CO_2-release and enzyme activities in a snowbed and on a windswept ridge in an alpine environment. Oecologia (Berlin): (im Druck).

SCHINNER M., 1978: Anreicherung der Schwermetalle Blei und Cadmium im Raum Badgastein. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SIEGWOLF R., CERNUSCA A., 1984: CO_2-Gaswechsel von Rhododendron ferrugineum an der alpinen Waldgrenze. Verh. Ges. Ökol. 12:

SPATZ G., 1978: Die Beeinflussung des Artengefüges einer Almweide im Bereich der Schiabfahrt Stubnerkogel. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SPATZ G., KLUG-PÜMPEL B., 1978: Zum Futterwert verschiedener Bestände im Bereich der Zitterauer und Stubneralm über Badgastein. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

SPATZ G., WEIS B., DOLAR D.M., 1978: Der Einfluß von Bewirtschaftungsänderungen auf die Vegetation von Almen im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

THALER K., 1977: Epigäische Makroarthropoden, insbesondere Spinnen, im Bereich einer begrünten Schiabfahrt (Achenkirch, Tirol). In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

THALER K., 1978: Troglohyphantes novicordis n.sp. aus der Steiermark, Österreich (Arachnida: Araneae: Linyphiidae). Senckenbergiana biol. 59: 289-296.

THALER K., DE ZORDO I., MEYER E., SCHATZ H., TROGER H., 1978: Arthropoden auf Almflächen im Raum von Badgastein (Zentralalpen, Salzburg, Österreich). In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

THALER K., 1980: Über wenig bekannte Zwergspinnen aus den Alpen - VI. (Arachnida: Aranei, Erigonidae). Rev. suisse Zool. 87: 579-603.

THALER K., 1981: Bemerkenswerte Spinnenfunde in Nordtirol (Österreich) (Arachnida: Aranei). Veröff. Mus. Ferdinandeum Innsbruck 63: 105-150.

THALER K., 1982: Zwei weitere Deckennetzspinnen der Ostalpen: Troglohyphantes tauriscus n.sp. und T. juris n.sp. (Arachnida: Aranei, Linyphiidae). Arch. Sc. Geneve: im Druck.

THALER K., 1983: Bemerkenswerte Spinnenfunde in Nordtirol (Österreich) und benachbarten Gebieten: Deckennetzspinnen, Linyphiidae (Arachnida: Aranei). Veröff. Mus. Ferdinandeum Inssbruck: im Druck.

TSCHÖRNER F., 1977: Futterwert von Pflanzenproben der Schiabfahrt "Sonnberg" (Achenkirch) und dem Unterwuchs eines angrenzenden Blaugras-Föhrenwaldes. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977i).

WEISS E., 1977: Makroklimatische Hinweise für den alpinen Grasheidegürtel in den Hohen Tauern und Beschreibung des Witterungsablaufes während der Projektstudie 1976 im Gebiet des Wallackhauses. In: (Ed. CERNUSCA A., 1977k).

WEISS E., 1978: Makroklimatische Hinweise für den Almbereich im Gasteiner Tal und Berschreibung des Witterungsablaufs während der Ökosystemstudie 1977. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

WIESER G., KÖRNER C., CERNUSCA A., 1984: Die Wasserbilanz von Graslandökosystemen in den österreichischen Alpen. Verh. Ges. Ökol. 12: 89-99.

ZIRM K., RASSAERTS H., KATZMANN W., SPATZ G., 1978: Beurteilung anthropogen hervorgerufener Veränderungen in der alpinen Vegetationsdecke. Untersuchungen mit Hilfe des Infrarot-Luftbildes am Beispiel des Stubnerkogels über Badgastein. In: (Ed. CERNUSCA A., 1978b).

Weitere in dieser Arbeit zitierte Literatur

BUNDESMINISTERIUM FÜR WISSENSCHAFT UND FORSCHUNG, 1976: Konzeption für Ökosystemforschung. Wien (BMfWF).

BUNNEL F., BUNNELL P., BUCKINGHAM S., HILBORN R., MARGREITER G., MOSER W., WALTERS C., 1974: Ein Mikrokosmos: Wirtschaftswachstum im begrenzten Raum. (Alpine Areas Workshop 1974). Laxenburg (IIASA): 68 S.

FRANZ H., 1975: Das österreichische MaB-Hochgebirgsprogramm - Arbeitsgebiet Hohe Tauern. Bericht über Entstehung und organisatorischen Aufbau. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, 184(6/7): 97-101.

KONFERENZ DER BEAMTETEN NATURSCHUTZREFERENTEN ÖSTERREICHS, 1980: Richtlinien für die Planung, den Bau, die Erhaltung und die Pflege von Schiabfahrten, Langlaufloipen und für die Planung und für Naturschutz-(Landschaftsschutz-)vorschreibungen in Bewilligungsverfahren von Aufstiegshilfen. Innsbruck (Amt der Tiroler Landesregierung): 44 S.

LARCHER W., 1977a: Ergebnisse des IBP-Projekts "Zwergstrauchheide Patscherkofel". Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, 1986: 301-371.

LARCHER W., 1977b: Produktivität und Überlebensstrategien von Pflanzen und Pflanzenbeständen im Hochgebirge. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, 186: 373-386.

WEISS E., 1975: Bericht über die Vorarbeiten und den Meßbeginn im Projektteil "Meteorologie" des MaB-Hochgebirgsprogrammes. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, 184(6/7), 113-119.

Adresse

Prof. Dr. Alexander Cernusca
Institut f. Botanik Univ.
Sternwartestr. 15

A-6020 Innsbruck

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Respiratorische Kohlenstoffverluste und Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide

Alexander Cernusca und Pierre Decker

The carbon budget of a *Carex*-dominated alpine mat was analysed in 2300 m above sea level in the 'Hohe Tauern' range, as part of the 'Austrian MAB-6-High Alpine Programme'. The CO_2 output of both soil and plant cover were studied by IRGA technics using an open chamber system in situ, over a period of three years. The data were analysed with respect to soil temperature, soil moisture, preceding weather conditions and time of the season. The following results were obtained:

Soil respiration (including respiration of all below-ground components of the ecosystem) shows a clear dependency on the temperature in 2 cm soil depth and top-soil moisture. Above 30% volumetric water content of the soil, moisture is always limiting CO_2 output, especially below +15 °C. As soil moisture is rarely below this value, soil water content is the most important determinant for soil respiration. Above a top-soil temperature of +15 °C (which rarely occurs) soil respiration is controlled mainly by temperature. The weather conditions of preceding days and the time of the season show only weak influences on soil respiration. The CO_2 output of the above ground parts of the ecosystem is largely influenced by canopy temperature and weather conditions of previous days. On a warm day following a cold period in summer, respiration is much higher, indicating the capability of fast and substantial acclimation to changed temperature conditions. Above ground and below ground parts of the ecosystem contribute similar portions to the total respiratory loss. The carbon balance calculated from net primary production and respiratory losses for one year, indicate no net accumulation of carbon in the system. This means that the annual carbon uptake is used mainly to cover the annual demand for carbon output. In this alpine ecosystem 70% of the carbon is released by the heterotrophic components.

Alpine Rasen, Alpweide, Bodenatmung, CO_2-Bilanz, MAB 6, Österreich.

1. Einführung

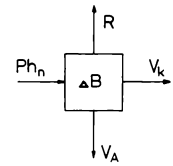
Die Untersuchung des Energie- und Stoffhaushaltes von Pflanzenbeständen oder Ökosystemen bildet eine Kernfrage der Ökosystemforschung. Durch derartige Untersuchungen wird versucht, quantitative Aussagen zur Struktur und Funktion ausgewählter Ökosysteme zu erhalten und darüber hinaus vor allem auch Kennwerte für das biologische Gleichgewicht und die Belastung und Belastbarkeit anthropogen veränderter Ökosysteme zu gewinnen. Zur Beschreibung der Stoffbilanz eines Pflanzenbestandes oder eines ganzen Ökosystems können die in Abb. 1 dargestellten Gleichungen verwendet werden.

Im folgenden wird über intensive Untersuchungen zum Kohlenstoffhaushalt eines *Caricetum curvulae* berichtet, die in der alpinen Grasheide in 2300 m Meereshöhe in den Hohen Tauern als Teil des österreichischen MAB-6-Hochgebirgsprogrammes 'Hohe Tauern' (CERNUSCA 1975, FRANZ 1975) durchgeführt wurden. Zur Bestimmung der einzelnen Komponenten der Primärproduktion [Gleichung (2)] erfolgten von PÜMPEL bzw. KLUG-PÜMPEL (1977, 1981, 1982) im Zeitraum 1976 bis 1979 intensive Messungen nach der Erntemethode. Von KÖRNER (1982) wurde 1976 und 1977 die Faktorenabhängigkeit der Nettophotosynthese (Ph_n) dieses Pflanzenbestandes aufgenommen und die in Gleichung (8) dargestellte Berechnung der photosynthetischen Gesamtkohlenstoffaufnahme durchgeführt. Die respiratorischen Kohlenstoffverluste des Bestandes wurden von DECKER (1981) in den Jahren 1977 bis 1979 im Tages- und Jahresgang gemessen. In der vorliegenden Arbeit werden zunächst die Ergebnisse dieser Bestandes- und Bodenatmungsmessungen dargestellt und anschließend die Kohlenstoffbilanz der alpinen Grasheide an Hand der in Abb. 1 gegebenen Gleichungen berechnet.

(1) $Ph_n = PP_n + R$

(2) $PP_n = \pm \Delta B + V_A + V_K$

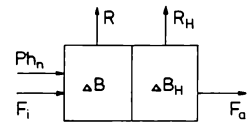
(3) $\ddot{O}k_p \sim \frac{Ph_n}{R}$



(4) $Ph_n = NEP + R + R_H$

(5) $NEP = \pm \Delta B \pm \Delta B_H + F_a - F_i$

(6) $\ddot{O}k_s = \frac{Ph_n}{R + R_H}$



(7) $R = \sum_{Jahr}$ (Atmung der photosynth. aktiven Pflanzenbiomasse)$_{Nacht}$
$+ \sum_{Jahr}$ (Atmung der photosynth. inaktiven Pflanzenbiomasse)$_{Tag+Nacht}$

(8) $Ph_n = \sum_{Jahr}$ (Nettophotosynthese d. photosynth. akt. Pflanzenbiomasse)$_{Tag}$

Abb. 1: Produktionsgleichungen zur Berechnung des Kohlenstoffhaushaltes eines Ökosystems.
Oben sind die Produktionsverhältnisse für die Primärproduzenten und unten für das Gesamtökosystem dargestellt.
Ph_n: Nettophotosynthese der photosynthetisch aktiven Bestandesteile summiert über die Lichtstunden während des Jahres
PP_n: Nettoprimärproduktion
R: Atmung der Pflanzen
ΔB: Biomasseänderung der Pflanzen
V_A: Verluste von Pflanzennekromasse an Tiere und Mikroorganismen
V_K: Verluste von Pflanzenbiomasse an Weidegänger
$\ddot{O}k_p$: Produktionsökonomischer Koeffizient der Primärproduktion
NEP: Nettoproduktion des Gesamtökosystems
R_H: Atmung der Tiere und Mikroorganismen
ΔB_H: Biomasseänderung der Tiere und Mikroorganismen
F_i, F_a Bio- bzw. Nekromasseflüsse über die Ökosystemgrenzen
$\ddot{O}k_s$: Produktionsökonomischer Koeffizient des Gesamtökosystems.

2. Versuchsgelände

Die Messungen erfolgten in der alpinen Grasheide im Bereich des Wallackhauses an der Großglockner-Hochalpenstraße in den Hohen Tauern. Als Versuchsflächen wurden das *'Caricetum curvulae*, 2300 m' gewählt. Eine detaillierte Beschreibung von geographischer Lage und Anordnung der standard-meteorologischen Meßeinrichtung wird von WEISS (1977) gegeben. Im *Caricetum* beträgt der Deckungsgrad nahezu 100%. Neben *Carex curvula*, die relativ homogen über das Versuchsgelände verteilt ist, tritt *Primula minima* stellenweise faciesbildend. Auffallend ist der große Anteil der Kryptogamen an der Phytomasse (CERNUSCA 1977, PÜMPEL 1977).

3. Methodik

3.1 Atmungsmessungen

Die Atmungsmessungen erfolgten mit Hilfe von lichtundurchlässigen Atmungsküvetten, die über die Bodenoberfläche gestülpt wurden. Als Atmungsküvetten (zweiteilige Ausführung nach HABER 1958) wurden PVCdur-Kanalrohre von 19 cm Durchmesser verwendet, die 6 cm hinter dem verbreiterten Kupplungsrand abgeschnitten wurden. An der Schnittstelle wurde das Rohr schief angeschliffen, um zu gewährleisten, daß der Boden beim Einsetzen der Atmungsküvetten möglichst ungestört bleibt. Eine Bodenstörung wurde sorgfältig vermieden, obwohl z.B. INO u. MONSI (1968) darauf hingewiesen haben, daß sie keinen nennenswerten Unterschied in der CO_2-Abgabe von Böden, deren Struktur erhebliche Störung erlitten hatte, und Böden mit unbedeutender Störung festgestellt haben. Auch FLANAGAN u. VEUM (1974) berichten, daß durch Störung verursachte Atmungssteigerungen schon nach 15 bis 20 Minuten zurückgehen. Die Küvetten wurden dann ca. 6 cm (bis zum verbreiterten Kupplungsrand) in den Boden eingedrückt. Somit war gewährleistet, daß das aus der Hauptwurzelzone stammende CO_2 in die Atmungsküvette und nicht nach außerhalb diffundierte. Im Innenraum blieben 10 cm lichte Höhe; bei einer Grundfläche von 290 cm^2 ergab sich somit ein Küvettenvolumen von ca. 2.9 l. Ein passender Deckel schloß die Küvette nach oben ab.

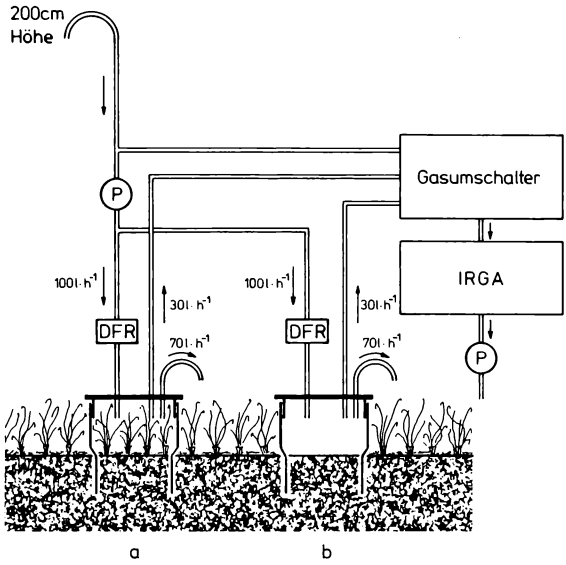


Abb. 2: Schema der Atmungsmeßeinrichtung.
P: Gaspumpe
DFR: Durchflußregler zur Konstanthaltung des Gasdurchsatzes in der Küvette
IRGA: Infrarotgasanalysator
a: Küvette mit eingeschlossenem Bestand zur Messung der Gesamtatmung ($R + R_H$).
b: Küvette über kahlem Boden zur Messung der Bodenatmung.

Die CO_2-Messung erfolgte über einen Infrarotgasanalysator (URAS I, Hartmann & Braun) im 'offenen Prüfgassystem' (Abb. 2). Die Atmungsküvetten wurden ständig mit einem aus 2 m Höhe angesaugten Luftstrom von 100 l/h durchspült. Aus beiden Küvetten und aus 2 m Höhe wurden Luftproben angesaugt und im 1.5-Minuten-Rhythmus dem Gasanalysator zugeführt. Die Atmungsintensität konnte dann aus der Differenz der CO_2-Konzentration in den Küvetten und der Luft aus 2 m Höhe berechnet werden. Die Gesamtatmung des Ökosystems ($R + R_H$) ergab sich als die CO_2-Abgabe, die in der Küvette mit vorhandener Vegetation gemessen wurde. Die Atmung der oberirdischen Bestandesteile wurde aus der Differenz zwischen Gesamtatmung und Bodenatmung ermittelt.

Um die CO_2-Diffusion aus dem Boden möglichst wenig zu stören, wurde darauf geachtet, daß

I. keine Druckdifferenzen zwischen Außen- und Innenraum der Küvette entstanden (vgl. auch KANEMASU et al. 1974) und

II. die CO_2-Konzentration in der Küvette um nicht mehr als 30 bis 40 µl CO_2/l Luft von der CO_2-Konzentration an der Bodenoberfläche des ungestörten Bestandes außerhalb der Küvette abwich.

Parallel zu den CO_2-Gaswechselmessungen erfolgten Temperaturmessungen mit Thermoelementen sowohl innerhalb der Küvette als auch in der ungestörten Umgebung, wobei die Thermoelemente in verschiedener Höhe im Bestand und im Boden angeordnet waren. Die Bodenfeuchte als wichtiger bestimmender Faktor für die Bodenatmung wurde mit Hilfe von registrierenden Tensiometern ebenfalls kontinuierlich erfaßt.

Bei intensiver Sonneneinstrahlung erwärmen sich die Küvetten um 5 bis 10 °C über die Lufttemperatur in der ungestörten Umgebung. Außerdem ist die Temperaturverteilung in den Küvetten gegenüber der Umgebung verändert. Diese Temperaturabweichungen führen zu Fehlern in der Atmungsmessung. Zur Vermeidung dieser Fehler wurden zunächst auf Grund der Atmungs-, Temperatur- und Bodenfeuchtigkeitsmessungen in den Küvetten Faktorenabhängigkeitskurven der Bestandes- und Bodenatmung ermittelt. Zusammen mit Informationen zur Biomasseverteilung bildeten diese Faktorenabhängigkeitskurven die Grundlage für ein einfaches mathematisches Modell zur Berechnung der CO_2-Freisetzung (Abb. 3, vgl. auch Kap. 3.2). An Hand dieses Modells wurden dann, in einem zweiten Schritt, unter Anwendung der mikrometeorologischen Registrierungen der Luft- und Bodentemperatur sowie der Bodenfeuchtigkeit im Versuchsgelände (CERNUSCA 1977, WEISS 1977, WIESER 1983) Stundenmittelwerte der CO_2-Freisetzung berechnet. Bezüglich weiterer Informationen zur Meßmethode siehe CERNUSCA u. DECKER (1977), CERNUSCA et al. (1978) und DECKER (1981).

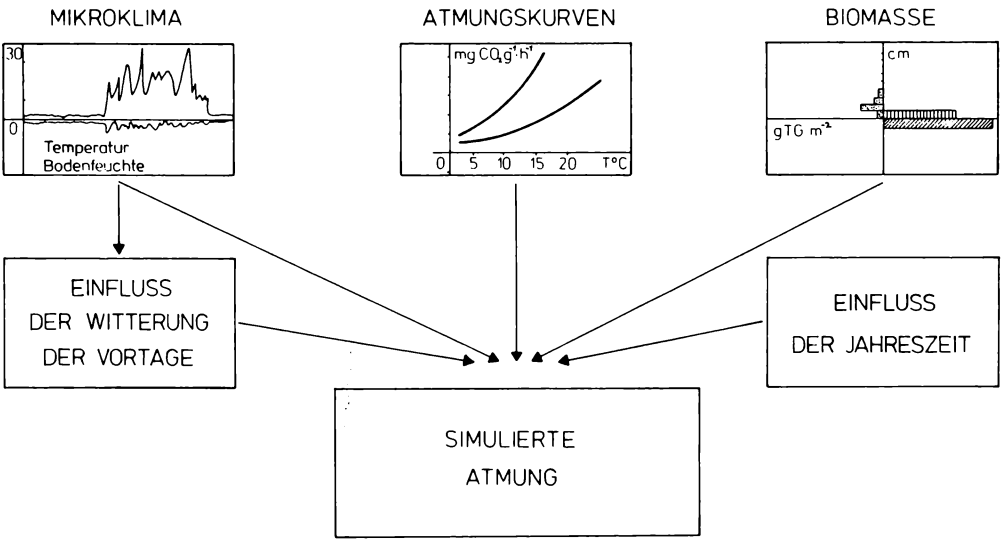


Abb. 3: Schema für die Berechnung der Stundenmittelwerte der Atmung nach einem einfachen mathematischen Modell.
Die Stundenmittelwerte der Atmung werden auf Grund von mikrometeorologisch registrierten Stundenmittelwerten der Bestandes- und Bodentemperatur sowie der Bodenfeuchtigkeit unter Berücksichtigung von Vorwetter, Bestandesstrukturveränderungen und Zeitpunkt während der Vegetationsperiode über die experimentell ermittelten Faktorenabhängigkeitskurven der Bestandes- und Bodenatmung berechnet.

3.2 Modellmäßige Berechnung der CO_2-Verluste

3.21 Bodenatmung

Grundlage für die Berechnung der Bodenatmung im Verlauf der Vegetationsperiode waren folgende Parameter:

- Verlauf der Bodentemperatur während der Vegetationsperiode
- Verlauf der Bodenfeuchtigkeit während der Vegetationsperiode
- Polynom zweiter Ordnung zur Berechnung der Bodenatmung aus der Bodentemperatur und der Bodenfeuchtigkeit (vgl. Kap. 4.12).

Die Bodenatmung für das Winterhalbjahr wurde auf Grund von Bodenatmungsmessungen unter Schnee abgeschätzt.

3.22 CO_2-Freisetzung oberirdischer Bestandesteile

Grundlage für die Berechnung der Kohlenstoffverluste der oberirdischen Bestandesteile während der Vegetationsperiode bildeten folgende Parameter:

- Verlauf der Bestandestemperatur während der Vegetationsperiode
- Witterungsverlauf während der Vegetationsperiode (vgl. 4.22)
- Veränderung der Phytomasse im Jahresverlauf
- Temperaturabhängigkeit der Bestandesatmung in Abhängigkeit von Bestandeszusammensetzung, Witterungscharakter und Zeitpunkt während der Vegetationsperiode.

Die 146 Tage (4.6.-28.10.) der Vegetationsperiode 1978 wiesen folgende Witterungsbedingungen auf: 37 Tage mit Schönwetter, 51 Tage mit Schlechtwetter und 58 Tage mit Schlechtwetter und niedrigen Temperaturen. Die CO_2-Freisetzung oberirdischer Bestandesteile (attached dead und Streu) wurde für das Winterhalbjahr auf Grund von Atmungsmessungen unter Schnee abgeschätzt. Sämtliche Berechnungen wurden auf Grund von Stundenmittelwerten durchgeführt, die zu Tages-, Monats- und Jahresbilanzen aufaddiert wurden.

4. Ergebnisse

In Abb. 4 sind die in den Küvetten im Verlauf der Vegetationsperiode 1978 erfaßten Tagesmittelwerte der Bestandes- und Bodenatmung dargestellt (Primärdaten). Gemeinsam mit den Primärdaten der Jahre 1979 und 1977 dienten die im Freiland erfaßten CO_2-Abgaberaten der Analyse der Faktorenabhängigkeit der respiratorischen Kohlenstoffverluste der alpinen Grasheide.

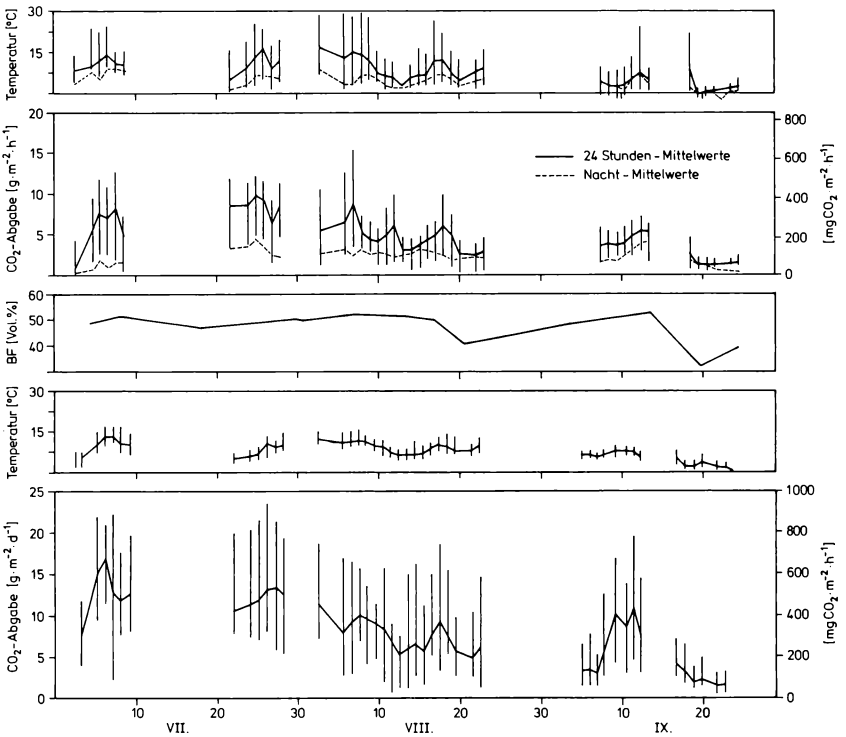


Abb. 4: Tagesmittelwerte der CO_2-Freisetzung der oberirdischen Bestandesteile (oben) und des Bodens (unten) sowie Tagesmittelwerte der Bestandes- und Bodentemperatur und des Bodenwassergehaltes im Verlauf der Vegetationsperiode 1978.
Für die CO_2-Freisetzung und die Temperatur ist außerdem die Amplitude der tageszeitlichen Schwankungen eingezeichnet.

4.1 Faktorenabhängigkeit der Bodenatmung

4.11 Temperaturabhängigkeit im Verlauf der Vegetationsperiode

In Abb. 5 ist die Temperaturabhängigkeit der Bodenatmung für die Monate Juli, August und September dargestellt. Im Juli steigt die Bodenatmung mit zunehmender Bodentemperatur sehr rasch an. Zwischen 5 und 15 °C beträgt der Q_{10} der Bodenatmung 3.3. Bei 10 °C Bodentemperatur gibt der Boden im Durchschnitt 400 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ ab. Die höchsten gemessenen Bodenatmungsraten betragen im Juli 1000 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ bei 17 °C Bodentemperatur. Im August ist die Bodenatmung gegenüber den Juliwerten bei tieferen Bodentemperaturen stark reduziert. Bei den tiefsten Bodentemperaturen im August (immerhin 5 °C) beträgt die Bodenatmung durchschnittlich nur 150 mg $CO_2/m^2 \cdot h$. Bei Temperaturanstieg wird sie stärker erhöht als im Juli (Q_{10} (5-15 °C) = 3.7). Da die höchsten im August in den Atmungsküvetten registrierten Temperaturen jedoch 15 °C nicht übersteigen, liegen die Höchstwerte der Bodenatmung in diesem Monat nur knapp über 600 mg $CO_2/m^2 \cdot h$. Auch die durchschnittliche Atmung bei 10 °C Bodentemperatur erreicht nur mehr 300 mg $CO_2/m^2 \cdot h$. Im September liegt die Bodenatmung bei relativ geringen Bodentemperaturen sehr hoch (320 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ bei 5 °C Bodentemperatur). Erwärmt sich der Boden, steigt die Bodenatmung aber schwächer an als in den beiden Vormonaten (Q_{10} (5-15 °C) = 2.3). Die höchsten registrierten Bodenatmungswerte liegen bei 800 mg $CO_2/m^2 \cdot h$. Im September erreicht die durchschnittliche Bodenatmung bei 10 °C 470 mg $CO_2/m^2 \cdot h$.

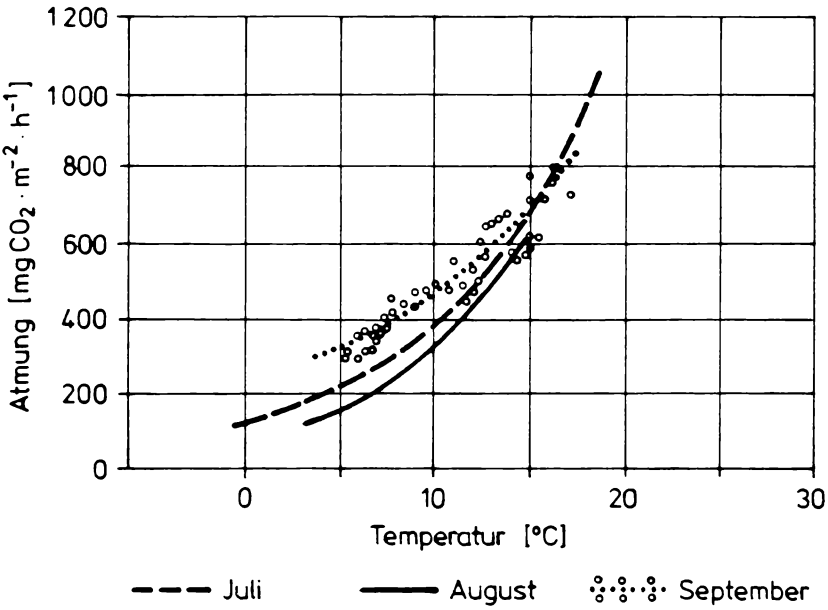


Abb. 5: Temperaturabhängigkeit der Bodenatmung für die Monate Juli, August und September 1978.
Zur Kennzeichnung der Streubreite sind außerdem für September auch die einzelnen Meßwerte (Stundenmittelwerte) eingezeichnet.

4.12 Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf die Bodenatmung

Die Veränderungen der Temperaturabhängigkeit der Bodenatmung im Verlauf der Vegetationsperiode können weitgehend durch Veränderungen der Bodenwassergehaltes erklärt werden. Vor allem die starke Depression im August ist auf die in diesem Monat besonders hohe Bodenfeuchtigkeit (über 50 Vol% Bodenwassergehalt) und die damit verbundene starke Reduktion des Luftvolumens im Boden zurückzuführen (Abb. 6). Mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit kommt es zu einer starken Reduzierung der Bodenatmung. Man erkennt aber auch, daß sich die Bodenfeuchtigkeit vor allem bei niedrigen Temperaturen limitierend auf die Bodenatmung auswirkt. Bei Bodentemperaturen unter 10 °C, die ja gerade im *Caricetum* besonders häufig sind, wirkt die vorherrschende Bodenfeuchtigkeit von über 30 Vol% bereits limitierend auf die Bodenatmung. Erst bei relativ hohen Bodentemperaturen liegt das Feuchteoptimum der Bodenatmung in jenem Feuchtebereich, der während der Vegetationsperiode im *Caricetum* häufiger auftritt.

Die multifaktorielle Abhängigkeit der Bodenatmung von der Bodentemperatur und der Bodenfeuchtigkeit kann durch ein Polynom zweiter Ordnung mathematisch approximiert werden (Abb. 7). Die Abweichungen zwischen gemessenen und über das Polynom berechneten Atmungswerten betragen im gesamten Geltungsbereich unter 1.1% (rel. Fehler).

4.2 Faktorenabhängigkeit der oberirdischen Bestandesatmung

4.21 Temperaturabhängigkeit im Verlauf der Vegetationsperiode

In Abb. 8 ist die Temperaturabhängigkeit der CO_2-Abgabe der oberirdischen Bestandesteile für die Monate Juli, August und September dargestellt. Im Juli nimmt die CO_2-Freisetzung mit ansteigender Bestandestemperatur rasch zu. Bei 10 °C Bestandestemperatur erreichen die CO_2-Verluste 200 mg $CO_2/m^2 \cdot h$. Im August ist die Intensität der CO_2-Abgabe im Temperaturbereich bis 12 °C höher als im Vormonat (Rate bei 10 °C: 225 mg $CO_2/m^2 \cdot h$). Bei Temperaturanstieg wird aber eine geringere Zunahme der CO_2-Verluste als im Juli verzeichnet. Im September ist über den gesamten Temperaturbereich ein Absinken der CO_2-Abgabe zu bemerken. Bei 10 °C Bestandestemperatur betragen die CO_2-Abgaberaten nur mehr 160 mg $CO_2/m^2 \cdot h$. Es fällt auf, daß im Juli zum Zeitpunkt der Austriebsphase und der höchsten Stoffproduktion keine nennenswerte Atmungssteigerung auftritt.

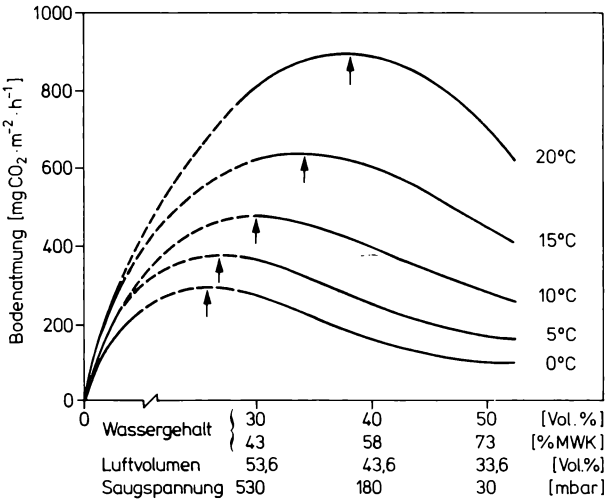
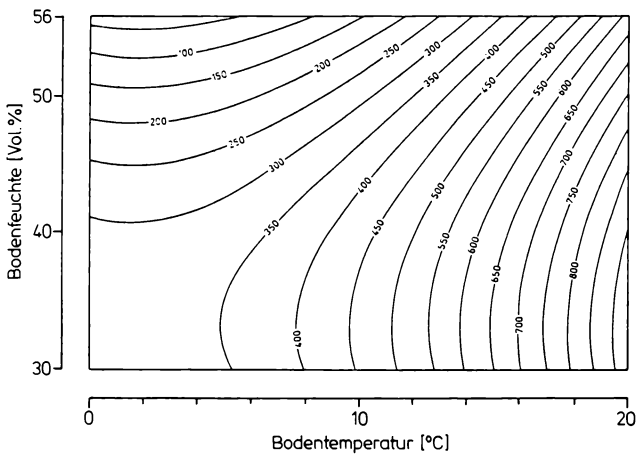


Abb. 6: Einfluß der Bodenfeuchte auf die Bodenatmung bei verschiedenen Temperaturen.
Die Pfeile kennzeichnen die Lage des Feuchte-Optimums.



Regressionspolynom für die Bodenatmung:

$$Z = 0.3141 - 0.1228 \cdot X + 0.1317 \cdot Y + 0.8555 \cdot X^2 - 0.0223 \cdot X \cdot Y - 0.4973 \cdot Y^2$$

dabei gilt:

$$X = \frac{T}{20} \quad ; \quad Y = \frac{W-30}{26} \quad ; \quad Z = \frac{R-69}{825}$$

R.....Bodenatmung (mg $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)
T.....Bodentemperatur (°C)
W.....Bodenfeuchte (Vol.%)

Abb. 7: Regressionspolynom zur Berechnung der Bodenatmung aus den Wertepaaren von Bodentemperatur und Bodenfeuchtigkeit.
Die Isopletendarstellung wurde auf Grund des Regressionspolynoms berechnet. Die Zahlen bei den Isopletenlinien geben die CO_2-Menge in Milligramm $CO_2/m^2 \cdot h$ an, die vom Boden bei der entsprechenden Kombination von Feuchte und Temperatur abgegeben wird.

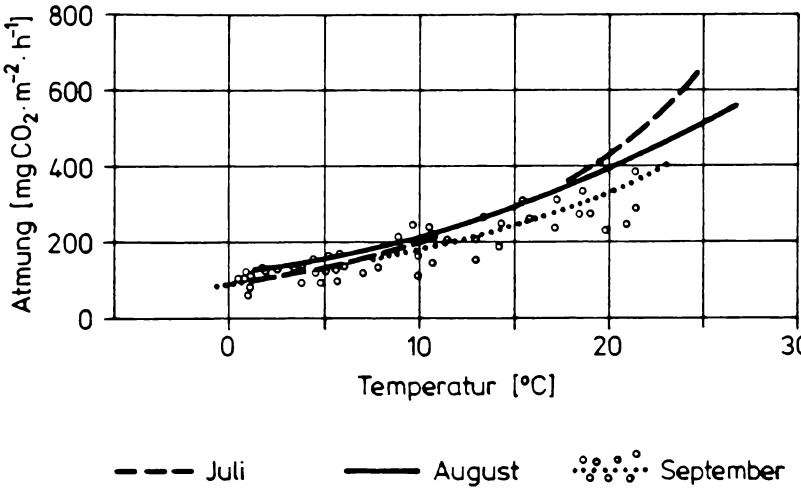


Abb. 8: Temperaturabhängigkeit der CO_2-Freisetzung oberirdischer Bestandesteile für die Monate Juli, August und September 1978.
Für September sind außerdem zur Kennzeichnung der Streubreite die einzelnen Meßwerte eingezeichnet.

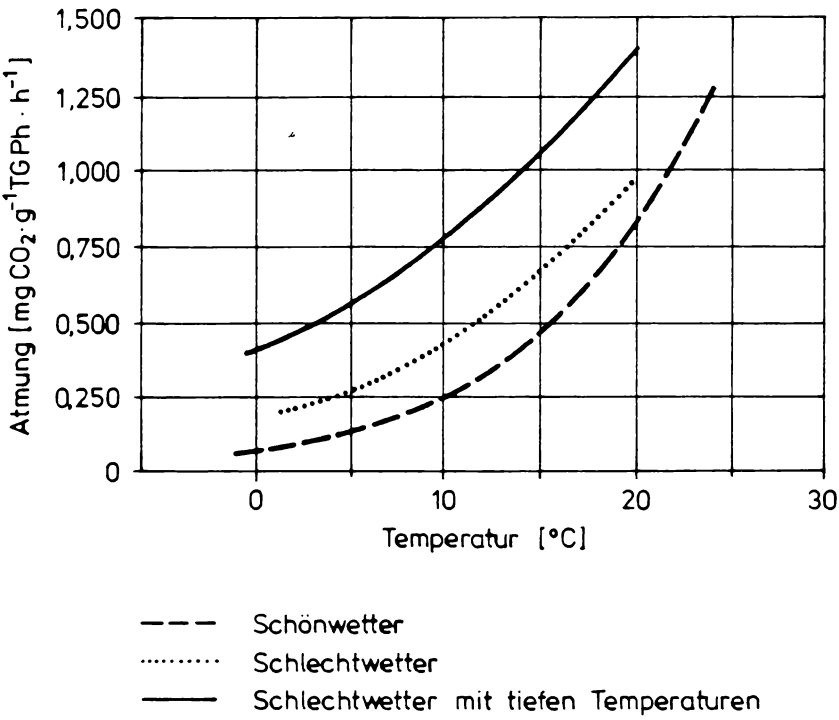


Abb. 9: Temperaturabhängigkeit der CO_2-Abgabe der oberirdischen Bestandesteile nach Perioden unterschiedlicher Witterung.
Schönwetter: Tagesschwankung der Bestandestemperatur größer als 10 °C.
Schlechtwetter: Tagesschwankung der Bestandestemperatur kleiner als 10 °C.
Schlechtwetter mit tiefen Temperaturen: Wie 'Schlechtwetter', aber außerdem Tagesmittel der Temperatur unter 5 °C.

4.22 Nachwirkungen des Witterungsablaufes

Besonders interessant ist die Feststellung, daß die Atmung der oberirdischen Bestandesteile durch den Witterungscharakter der Vortage wesentlich beeinflußt wird (Abb. 9). Nach Schönwetterperioden weist die CO_2-Abgabe der oberirdischen Bestandesteile die niedrigsten Raten auf. Schlechtwetter in den Vortagen zieht eine deutliche Anhebung der Atmungsraten nach sich. War dieses Schlechtwetter außerdem noch mit tiefen Temperaturen verbunden, so bewirkt dies die größte Erhöhung der Atmungsintensität. In diesem Fall ist die Atmungsintensität bei 10 °C mehr als doppelt so groß wie die nach den Schönwetterperioden. Diese Meßergebnisse zeigen eindeutig, daß in der Dunkelatmung bereits nach wenigen Tagen eine modulative Anpassung an niedrige Temperaturen eintritt. Die gesteigerte Atmung gewährleistet auch bei tiefen Temperaturen eine ausreichende Energieversorgung der oberirdischen Pflanzenteile und Mikroorganismen (Homöostase).

4.3 Anteil einzelner Bestandeskomponenten an der Gesamtatmung

Um eine weitergehende Kausalanalyse der respiratorischen Kohlenstoffverluste zu ermöglichen und darüber hinaus die Basis für die Berechnung des Kohlenstoffhaushaltes zu geben, wurde versucht, den Beitrag zur Gesamtatmung für die einzelnen Bestandeskomponenten wie Phanerogamen, Kryptogamen und heterotrophe Lebewesen zu bestimmen. Diese Messungen erfolgten z.T. dadurch, daß aus einzelnen Beständen bestimmte Gruppen wie z.B. die Phanerogamen, die Kryptogamen oder auch die tote organische Substanz entfernt wurden und dann am verbleibenden Restbestand die Atmungsintensität gemessen wurde. Ergänzend dazu erfolgten an einzelnen Bestandesteilen Atmungsmessungen mit einem Warburg. Diese Untersuchungen erfolgten zum Zeitpunkt des Phytomassehöchststandes im August. Die prozentuelle Aufteilung der gesamten Atmungsverluste ist in Abb. 10 als Kreissektordiagramm dargestellt. Zur Gesamtatmung leisten die oberirdischen Bestandesteile einen Beitrag von 52.5%, und der Anteil der Bodenatmung beträgt 47.5%. Überraschend ist, daß die Atmung der Kryptogamen rund 10mal geringer ist als diejenige der Phanerogamen, obwohl die Kryptogamen im *Caricetum* eine doppelt so große Phytomasse wie die Phanerogamen aufweisen. Diese Diskrepanz wird allerdings verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die Flechten an sommerlichen Schönwettertagen bereits 2 bis 3 Stunden nach Sonnenaufgang austrocknen und damit ihr CO_2-Gaswechsel zum Erliegen kommt (KÖRNER 1977). Wichtig für die Beurteilung des Kohlenstoffhaushaltes der alpinen Grasheide ist auch der prozentuelle Anteil der Atmung der Autotrophen im Verhältnis zur Atmung der Heterotrophen in diesem Ökosystem. Rund 42% der respiratorischen Kohlenstoffverluste entfallen auf die CO_2-Freisetzung durch Pflanzen, der Rest wird durch die heterotrophe Atmung der Tiere und Mikroorganismen beigetragen.

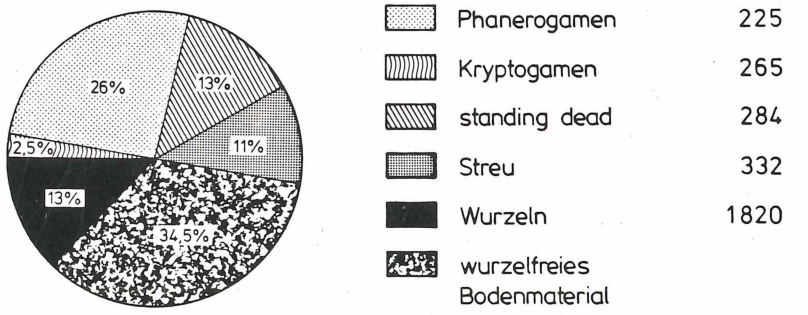


Abb. 10: Prozentuelle Anteile der einzelnen Komponenten am gesamten CO_2-Verlust des *Caricetum* im August 1978.

Tab. 1: Nettoprimärproduktion und respiratorische Kohlenstoffverluste für das *Caricetum curvulae* in 2300 m Meereshöhe im Jahr 1978.

	Respiratorische Kohlenstoffverluste (g CO_2/m^2)		
	Vegetationsperiode 4.6. - 28.10.	Vegetationsruhe	Jahr
Wurzeln	252	23	275
Boden ohne Wurzeln	680	114	794
Bodenatmung	932	137	1069
oberird. Pflanzenteile (Nacht)	225	-	225
Attached dead + litter	410	16	426
oberird. Atmung	635	16	651
Pflanzenatmung R	477	23	500
heterotrophe Atmung R_H	1090	130	1220
R_{gesamt}	1567	153	1720

Nettoprimärproduktion nach der Erntemethode:

$\Delta B = \varnothing$ g TS/m^2 ; V_A = 100 g TS/m^2

$PP_n = \Delta B + V_A$ = 837 g TS/m^2 ≙ 1306 g CO_2/m^2

$NEP = PP_n - R_H$ = 86 g CO_2/m^2 ≙ 55 g TS/m^2

$Ph_n = PP_n + R$ = 1782 g CO_2/m^2 ≙ 1142 g TS/m^2

$ÖK_p$ = 3.6 $ÖK_s$ = 1.05

4.4 CO_2-Bilanz der alpinen Grasheide

Tab. 1 gibt eine Gesamtübersicht über die CO_2-Freisetzung der einzelnen Bestandeskomponenten der alpinen Grasheide für das Jahr 1978. Auf Grund der Atmungsmessungen ergibt sich ein jährlicher Gesamtkohlenstoffverlust von 1719 g CO_2/m^2. Nach der Erntemethode wurde von PÜMPEL (1977) für die Nettoprimärproduktion ein Wert von 837 g TS/m^2 ermittelt. Unter Anwendung von Gleichung (1) ergibt sich damit für die jährliche CO_2-Aufnahme der photosynthetisch aktiven Bestandesteile eine Nettophotosynthese (Ph_n) von 1782 g CO_2/m^2. Dieser Wert stimmt überraschend gut mit der von KÖRNER (1982) auf Grund von Photosynthesemessungen berechneten Nettophotosynthese von 1500-1590 g CO_2/m^2 überein. Unter Berücksichtigung der CO_2-Freisetzung der heterotrophen Lebewesen (R_H = 1220 g CO_2/m^2) ergibt sich schließlich für die Nettoproduktion des Ökosystems (NEP) ein Wert von 86 g CO_2/m^2.

Abb. 11 gibt schließlich in Form eines Input-Output-Diagrammes einen Überblick über den Kohlenstoffhaushalt der alpinen Grasheide.

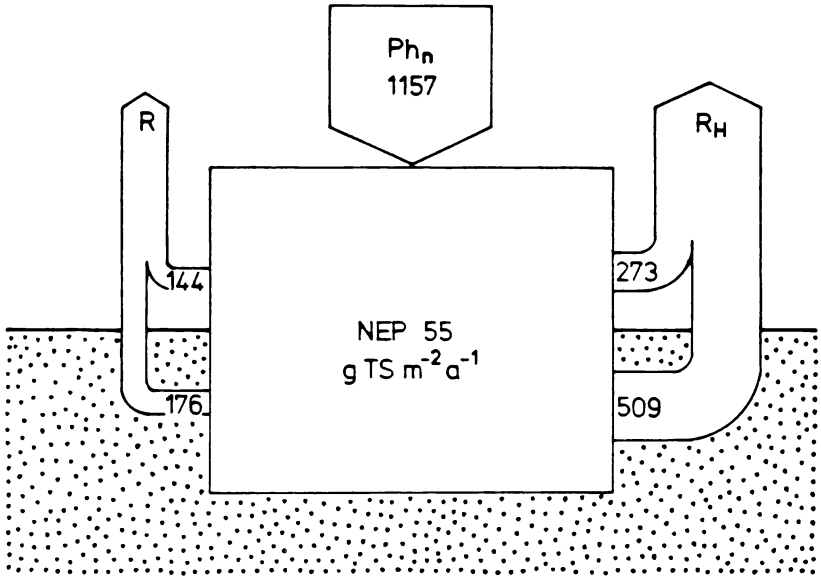


Abb. 11: Kohlenstoffbilanz der alpinen Grasheide für das Jahr 1978 (alle Flüsse in g TS pro m²).

5. Diskussion

5.1 Bodenatmung

Die Untersuchungsergebnisse zeigen, daß die Bodenatmung in der alpinen Grasheide vor allem durch das Zusammenspiel von Bodentemperatur und Bodenfeuchtigkeit bestimmt wird, wobei bei den im *Caricetum* besonders häufigen Temperaturen unter 10 °C die zu hohe Bodenfeuchtigkeit limitierend auf die Bodenatmung wirkt. Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu Bodenatmungsmessungen zahlreicher Autoren (FEHER, FRANK 1938 für Kulturböden; DOUGLAS, TEDROW 1959 für arktische Böden; TAMM, KRZYSCH 1963 für Lehmböden), die bei einer Zunahme der Bodenfeuchtigkeit stets eine Steigerung der Atmungsaktivität feststellten. Das abweichende Verhalten der alpinen Grasheide ist darauf zurückzuführen, daß das Feuchteoptimum bei außergewöhnlich niedrigen Bodenfeuchtewerten liegt (unter 30 Volumprozent Wassergehalt [WG] = 43% maximaler Wasserkapazität [Mwk]). Ein ähnlich niedriges Feuchteoptimum haben nur JONG et al. (1974) für Böden der amerikanischen Prärie (25-30 Volum% WG) und BOOIS (1974) für einen Eichenwald (28 Volum% WG) festgestellt. Für die meisten Ökosysteme dürfte der optimale Bodenfeuchtebereich dagegen zwischen 50 und 80% liegen (ALEXANDER 1961; FLANAGAN, VEUM 1974).

Ursache für das relativ niedrig liegende Feuchteoptimum der Bodenatmung dürfte die schlechte Durchlüftung des Bodens in der alpinen Grasheide sein (alpiner Pseudogley). Im *Caricetum* ist vor allem der Anteil der luftführenden Grobporen außerordentlich gering. So beträgt z.B. das Luftvolumen bei wassergesättigtem Boden nur 1.9 Volum% (WIESER 1983). Als Folge dieses geringen Luftvolumens tritt bei Niederschlägen sehr rasch ein Wasserstau in den oberen Bodenschichten auf, der z.T. zu anaeroben Bodenverhältnissen führt. Diese Stauwirkung konnte z.B. durch Beregnungsexperimente von BUNZA (1984) nachgewiesen werden. Interessant sind in diesem Zusammenhang auch die Ergebnisse bodenmikrobiologischer Untersuchungen (SCHINNER 1982), die zeigten, daß häufige Staunässe in der alpinen Grasheide (vor allem in Schneetälchen) zu einer Reduktion der Keimzahlen der Nitrifizierer, der mikronitrophilen und stickstoffixierenden Bakterien, der Actinomyceten und der Pilze führt, daß aber die Keimzahlen der Denitrifizierer erhöht sind. Stark staunasse Böden zeigen auch reduzierte Cellulase-, Xylanase- und Phosphataseaktivitäten.

Die starke Reduktion der Bodenatmung im August 1978 ist in erster Linie auf die hohe Bodenfeuchtigkeit in diesem Monat zurückzuführen, die durchweg über 50 Volum% betrug. Außerdem dürften auch jahreszeitlich bedingte Aktivitätsschwankungen der Mikroorganismen eine Rolle spielen. So zeigten z.B. Aktivitätsmessungen (Gesamtkeimzahl, Enzymaktivität, gemessen unter Standardbedingungen im Labor) von SCHINNER (1982) ein Maximum unmittelbar nach der Schneeschmelze Anfang Juli, ein Absinken bis Ende August und ein Ansteigen bis Oktober. Die niedrige mikrobielle CO_2-Freisetzung im August könnte demnach auf den weitgehenden Verbrauch der bis zu diesem Zeitpunkt bereits abgebauten, leicht verfügbaren Nährstoffe der Vorjahresstreu zurückzuführen sein.

5.2 CO_2-Freisetzung oberirdischer Bestandesteile

In der Hauptwachstumsphase (Anfang Juni bis Mitte Juli) konnte im *Caricetum* keine wesentliche Steigerung der CO_2-Abgaberate der oberirdischen Bestandesteile festgestellt werden. Im allgemeinen wird dagegen bei Pflanzenbeständen in der Austriebs- und Wachstumsphase eine überhöhte Atmungskativität nachgewiesen (HUBER 1976; LARCHER 1977; MOGENSEN 1977). Das Ausbleiben dieser ausgeprägten Atmungssteigerung im *Caricetum* ist wahrscheinlich auf den geringen Phytomasse-Anteil der Phanerogamen-Biomasse zurückzuführen (zu Beginn der Vegetationsperiode knapp 10% der oberirdischen Gesamtphytomasse ausmachend, KLUG-PÜMPEL 1981). Selbst mögliche stärkere Veränderungen der Atmungsaktivität der lebenden Phanerogamenteile schlagen sich also im Gesamtatmungsverlust nur gering nieder.

Im Monat September ist die Intensität der CO_2-Abgabe merklich verringert. Die Atmungsreduktion im September ist auf einen starken Rückgang der oberirdischen Pflanzenbiomasse (Absterben) und auf die niedrigen Temperaturen zurückzuführen. In diesem Zusammenhang ist aber auch zu berücksichtigen, daß sich der allgemeine Temperaturrückgang auch limitierend auf die mikrobielle CO_2-Freisetzung auswirkt, die ja in Form der heterotrophen Atmung (R_H) in der oberirdischen CO_2-Freisetzung ebenfalls enthalten ist. So zeigen z.B. Streuabbauuntersuchungen (JUSSEL mdl.), daß die Streuabbaurate um ca. die Hälfte reduziert ist.

5.3 Temperaturadaptation der CO_2-Freisetzung

Besonders bei Gebirgsökosystemen mit stark schwankendem Temperaturklima kommt der raschen modulativen Anpassung der Stoffwechselprozesse sämtlicher Partner im Ökosystem eine große Bedeutung im Hinblick auf einen möglichst ökonomischen Assimilationsverbrauch zu. Durch Homöostase wird einerseits eine bessere Energieversorgung bei niedrigen Temperaturen während Schlechtwetterperioden und andererseits ein sparsamer Assimilationsverbrauch bei erhöhter Temperatur während Schönwetterperioden sichergestellt. Im Idealfall erfolgt die Stoffwechseladaptation so perfekt, daß über einen breiten Temperaturbereich die Aktivität nahezu auf das gleiche Niveau einreguliert wird (LARCHER 1980). Für die Gesamtatmung der oberirdischen Bestandesteile (Pflanzen + Mikroorganismen) scheint dies im *Caricetum* sichergestellt zu sein. So zeigen z.B. Modellrechnungen, daß die an die jeweilige Wetterklasse adaptierte oberirdische Atmung an einem charakteristischen Schönwettertag im Tagesdurchschnitt mit 288 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ nur eine um ca. 20% höhere Atmungsrate als an einem Schlechtwettertag (231 mg $CO_2/m^2 \cdot h$) aufweist, obwohl der Tagesmittelwert der Temperatur am Schönwettertag 10.9 °C (Max. 26.6 °C; Min. 1.9 °C) und am Schlechtwettertag 3.6 °C (Max. 5.5 °C; Min. 0.5 °C) beträgt. Ohne Homöostase, d.h. wenn sich z.B. die Organismen nach einem Wetterumschwung noch nicht umstellen konnten, würde die oberirdische Gesamtatmung an einem Schönwettertag 429 mg $CO_2/m^2 \cdot h$, an einem Schlechtwettertag aber nur 63 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ betragen.

5.4 CO_2-Bilanz

Die Gesamtkohlenstoffverluste durch die Bodenatmung betragen im *Caricetum curvulae* 1069 g CO_2/m^2. Diese CO_2-Menge liegt im Größenbereich der Vergleichswerte anderer Autoren, die Untersuchungen der Bodenatmung in Grasland-Ökosystemen durchgeführt haben. COLEMAN (1973) ermittelte auf einem sandigen Lehmboden unter Grasland (*Andropogon virginicus* L.) in einer zweijährigen Meßperiode Jahressummen der Bodenatmung von 1309 und 1546 g CO_2/m^2. Daß jedoch beim Vergleich von Hochrechnungsergebnissen, die auf Meßdaten basieren, welche mit unterschiedlichen Untersuchungsmethoden gewonnen wurden, eine gewisse Vorsicht geboten ist, zeigt folgendes Beispiel: Für einen Tschernosem-Boden unter Grasland (Matador-Versuchsfläche des kanadischen IBP-Programmes) geben JONG u. SCHAPPERT (1972) für die Vegetationsperiode 1970 eine Kohlenstoffabgabe des Bodens von 630 g C/m² (entspricht ca. 2300 g CO_2/m^2), WAREMBOURG u. PAUL (1977) für die Vegetationsperiode 1971 eine Freisetzung von lediglich 132 g C/m² an (entspricht ca. 450 mg CO_2/m^2).

Selbst unter Berücksichtigung, daß auf Grund stark differierender Witterungsverhältnisse die Bodenatmung von Vegetationsperiode zu Vegetationsperiode sehr unterschiedliche Werte zeigen kann, dürfte diese Abweichung in der Meßmethodik begründet sein. JONG u. SCHAPPERT bestimmten die Bodenatmung aus Messungen der CO_2-Konzentration der Bodenluft in verschiedenen Bodentiefen, indem sie aus den Konzentrationsänderungen den zur Bodenoberfläche gerichteten CO_2-Fluß errechneten. WAREMBOURG u. PAUL wendeten die ^{14}C-Markierungsmethode an.

Die Bodenatmung in landwirtschaftlichen Kulturbeständen erreicht ähnliche Werte wie die Bodenatmung des *Caricetum* (1040 g CO_2/m^2 unter Futterrübenbestand; KRZYSCH 1976). Für Waldgebiete werden Jahressummen zwischen 470 (PHILLIPSON et al. 1975) und 1750-2450 g CO_2/m^2 (Anderson 1973) angeführt.

Der Anteil der Wurzelatmung an der Bodenatmung beträgt im *Caricetum* 27%. Ähnliche Prozentanteile wurden auch für andere Graslandökosysteme festgestellt (COLEMAN 1973: 15%; HERMAN 1977: 30%; WAREMBOURG 1977: 19%; GLOSER, TESAROVA 1978: 37%).

Die CO_2-Verluste wurden für das Winterhalbjahr auf Grund von Atmungsmessungen unter einer 60 cm mächtigen Schneedecke abgeschätzt. In der vegetationslosen Küvette betrug die mittlere CO_2-Produktion 42 ± 10.9 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ (Mittel ± Standardabweichung); die durchschnittliche Bodentemperatur nahe der Bodenoberfläche lag bei 0.0 °C. In der Küvette mit Phytomasse lag der mittlere CO_2-Ausstoß bei 48.3 ± 10.1 mg $CO_2/m^2 \cdot h$. In 3 cm Höhe über der Bodenoberfläche wurde in dieser Küvette eine Temperatur von -0.3 °C gemessen. Die oberirdische CO_2-Produktion dürfte demnach zwischen 3 und 8 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ liegen. Unter Schnee liefert der Boden also 88% der gesamten abgegebenen CO_2-Menge. Die sehr schwache oberirdische CO_2-Produktion resultiert wahrscheinlich aus der chemischen Freisetzung von CO_2 nach Aufschluß von Zellverbänden durch Frost. Mikrobielle Veratmung von Zellbestandteilen ist bei den gegebenen Temperaturen kaum mehr anzunehmen. Zum Vergleich: TAMM u. KRZYSCH (196) geben einen Durchschnittswert der Bodenatmung von 47 mg $CO_2/m^2 \cdot h$ auf einer landwirtschaftlich genutzten Fläche während des Winterhalbjahres (Oktober-März) an.

Tab. 2: Vergleich der Produktionsverhältnisse für die oberirdische Phytomasse in verschiedenen Ökosystemen.

Bestandestyp	erfaßte Periode	PP_n (g TS/m^2)	R (g TS/m^2)	Autor(en)
alpine Grasheide, Hohe Tauern	4.6. - 28.10.1978	223	144	eigene Messung
aufgelassene Almfläche, Hohe Tauern	10.6. - 10.10.1977	420	763	CERNUSCA et al. (1978)
Grasland (Aiken, S. Carolina)	Mai - Sept. 1960	420	373	GOLLEY (1965)
Seggenrasen (Mt. Washington, New Hampshire)	Mitte Juni - Ende August	214	82	HADLEY, BLISS (1964)
Grasbestand im Unterwuchs eines Koniferenwaldes (Yatsugatake-Gebirge, Zentraljapan)	Mitte Mai - November	41	135	KIMURA (1970)

Tab. 2 gestattet einen Vergleich der Produktionsverhältnisse verschiedener Graslandökosysteme. Bezogen auf die oberirdische Nettoprimärproduktion liegen die oberirdischen CO_2-Verluste im *Caricetum* deutlich niedriger als in Vergleichsbeständen. Nur der angeführte Seggenrasen weist bei angenähert gleicher Nettoprimärproduktion noch geringere oberirdische Atmungsverluste auf.

Im Zusammenhang mit der Beurteilung der Ausgeglichenheit des Kohlenstoffhaushalts ist der produktionsökonomische Koeffizient des Gesamtökosystems ($ÖK_S$) sehr interessant. Dieser Wert, der mit 1.05 sehr nahe bei 1 liegt, besagt, daß es sich bei der alpinen Grasheide um ein Ökosystem handelt, bei dem ein Großteil der in der Nettophotosynthese durch die Pflanzen gebundenen Kohlenstoffmenge im Laufe des Jahres wieder durch die Lebewesen im Ökosystem verbraucht wird; es kommt nur zu einer ganz geringen Speicherung von organischer Substanz - diese entspricht der NEP - und die in der Primärproduktion bereitgestellte Energie dient ausschließlich der Aufrechterhaltung der Struktur und Funktion dieses Ökosystems.

6. Zusammenfassung

Im Rahmen des Österreichischen MAB-6-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern wurden im Zeitraum 1977 bis 1979 Untersuchungen zum Kohlenstoffhaushalt einer alpinen Grasheide *(Caricetum curvulae)* in 2300 m Meereshöhe durchgeführt. Die Messungen der Bodenatmung erfolgten in situ; dabei wurde die Küvettenmethode angewandt.

Die Bodenatmung der Grasheide zeigt eine deutliche Abhängigkeit von der Bodentemperatur und der Bodenfeuchte. In den Sommermonaten bewirkt ein Anstieg der Bodentemperatur eine starke Zunahme der CO_2-Abgabe des Bodens (Q_{10}: 3.3 bis 3.7), im September ist eine schwächere Steigerung zu registrieren (Q_{10}: 2.3). Bei den durchschnittlichen Bodentemperaturen im *Caricetum* ist bereits bei einem Anstieg der Bodenfeuchte über 30 Volum% eine Reduktion der Bodenatmung zu verzeichnen. An Hand eines Approximationspolynoms, das aus Meßwerten der Bodenatmung, Bodentemperatur und Bodenfeuchte errechnet wurde, läßt sich aufzeigen, daß bei Bodentemperaturen bis zu 15 °C der Einfluß der Bodenfeuchte auf die Intensität der Bodenatmung überwiegt, erst bei höheren Bodentemperaturen wirkt die Temperatur bestimmend. Der allgemeine Witterungscharakter der Vortage zeigt einen schwachen Einfluß auf die Bodenatmung.

Die CO_2-Abgabe der oberirdischen Bestandesteile der Grasheide wird von der Bestandestemperatur und dem Witterungscharakter der vorangegangenen Tage bestimmt. Im Herbst ist bei durchschnittlich geringer Intensität der CO_2-Abgabe bei Temperaturanstieg eine stärkere Zunahme (Q_{10}: 2.3) zu registrieren als in den Sommermonaten (Q_{10}: 1.6). Nach Einwirkung tiefer Temperaturen zeigt die CO_2-Abgabe der oberirdischen Bestandesteile eine deutlich erhöhte Intensität.

Labor- und Freilanduntersuchungen zur Abschätzung der Anteile der einzelnen Bestandeskomponenten am Gesamtatmungsverlust zeigten, daß die oberirdischen und die unterirdischen Bestandeskomponenten ungefähr zu gleichen Anteilen zum Gesamtatmungsverlust beitragen. Unter den oberirdischen Bestandeskomponenten tragen die grünen Pflanzenteile den größten Anteil am Kohlenstoffverlust.

Aus den Ergebnissen einer Hochrechnung der Kohlenstoffverluste, die für das Jahr 1978 durchgeführt wurde, und Daten der Nettoproduktion im *Caricetum* konnte eine Kohlenstoffbilanz der alpinen Grasheide erstellt werden. Die alpine Grasheide weist eine ausgeglichene Kohlenstoffbilanz auf. Die aufgenommene Kohlenstoffmenge wird fast zur Gänze zur Deckung der Kohlenstoffverluste aller Bestandeskomponenten aufgewendet; dabei erreicht der Kohlenstoffverlust der heterotrophen Komponente 70% des Gesamtverlustes.

Literatur

ALEXANDER M., 1961: Introduction to soil microbiology. New York (Wiley).

ANDERSON J.M., 1973: Carbon dioxide evolution from two temperate deciduous woodland soils. J. appl. Ecol. 10(2): 362-378.

BOOIS H.M. de, 1974: Measurement of seasonal variations in the oxygen uptake of various litter layers of an oak forest. Plant Soil 40: 545-555.

BUNZA G., 1984: Oberflächenabfluß und Bodenabtrag in alpinen Graslandökosystemen. Verh. Ges. Ökol. 12: 101-109.

CERNUSCA A., 1975: MaB-6-Projekt: "Pilotprojekt Alpine Ökosysteme". Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. I, 186(1-3): 11-20.

CERNUSCA A., 1977: Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandesklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 1: 47-66.

CERNUSCA A., DECKER P., 1977: Respiratorischer Kohlenstoffverbrauch im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. Erste Ergebnisse der Projektstudie 1976. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 1: 123-131.

CERNUSCA A., DECKER P., HAGER J., 1978: Bestandes- und Bodenatmung im Bereich einer aufgelassenen Alm im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 2: 47-66.

COLEMAN D.C., 1973: Soil carbon balance in a successional grassland. Oikos 24: 195-199.

DECKER P., 1981: Respiratorische Kohlenstoffverluste und Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide (Caricetum curvulae). Diss. Univ. Innsbruck: 197 S.

DOUGLAS L.A., TEDROW J.C.F., 1959: Organic matter decomposition rates in arctic soils. Soil Sci. 88(6): 305-312.

FEHER D., FRANK M., 1938: Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur und des Wassergehaltes auf die Tätigkeit der Mikroorganismen des Bodens. II. Die Bestätigung der experimentell abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten durch Untersuchung der Wald- und Ackerböden und ihre Übertragung auf den Wärme- und Wasserhaushalt der höheren Pflanzen. Arch. Mikr. 9: 193-222.

FLANAGAN P.W., VEUM A.K., 1974: Relationships between respiration, weight loss, temperature and moisture in organic residues on tundra. In: (Ed. HOLDING A.J. et al.): Soil organisms and decomposition in tundra. Tundra biome steering comm. Stockholm 1974: 249-277.

FRANZ H., 1975: Das österreichische MaB-Hochgebirgsprogramm. Bericht über Entstehung und organischen Aufbau. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. I, 184: 97-101.

GLOSER J., TESAROVA M., 1978: Litter, soil and root respiration measurement. An improved compartmental analysis method. Pedobiol. 18: 76-81.

GOLLEY F.B., 1965: Structure and function of an old-field broomsedge community. Ecol. Monogr. 35: 113-131.

HABER W., 1958: Ökologische Untersuchung der Bodenatmung. Flora 146: 109-157.

HADLEY E.B., BLISS L.C., 1964: Energy relationships of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. Ecol. Monogr. 34: 331-357.

HERMAN R.P., 1977: Root contributions to "total soil respiration" in a tallgrass prairie. Amer. Midl. Natur 98(1): 227-232.

HUBER F., 1976: Respiratorischer Kohlenstoffverbrauch alpiner Zwergstrauchbestände. Verh. Ges. Ökol. (Wien 1975): 31-35.

INO Y., MONSI M., 1969: An experimental approach to the calculation of CO_2 amount evolved from several soils. Jap. J. Bot. 20(2): 153-188.

JONG E. de, SCHAPPERT H.J.V., 1972: Calculation of soil respiration and activity from CO_2 profiles in the soil. Soil Sci. 113(5): 328-333.

JONG E. de, SCHAPPERT H.J.V., McDONALD K.B., 1974: Carbon dioxide evolution from virgin and cultivated soil as affected by management practices and climate. Can. J. Soil Sci. 54: 299-307.

KANEMASU E.T., POWERS W.L., SIJ J.W., 1974: Field chamber measurements of CO_2 flux from soil surface. Soil Sci. 118: 233-237.

KIMURA M., 1970: Analysis of production processes of an undergrowth of subalpine Abies forest, Pteridophyllum racemosum population. 2. Respiration, gross production and economy of dry matter. Bot. Mag. (Tokyo) 83: 304-311.

KLUG-PÜMPEL B., 1981: Streufall und Streuschwund in einem Caricetum curvulae. Flora 171: 39-54.

KLUG-PÜMPEL B., 1982: Effects of microrelief on species distribution and phytomass variations in a Caricetum curvulae stand. Vegetatio 48: 249-254.

KÖRNER C., 1977: Blattdiffusionswiderstände verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 1: 69-82.

KÖRNER C., 1982: CO_2 exchange in the alpine sedge Carex curvula as influenced by canopy structure, light and temperature. Oecologia 53: 98-104.

KRZYSCH G., 1976: CO_2-Haushalt und Stoffbildung eines Beta-Rübenbestandes. II. Die CO_2-Quellen Atmosphäre und Boden und ihre Dynamik. Z. Acker- Pflanzenbau 143: 109-133.

LARCHER W., 1977: Ergebnisse des IBP-Projekts "Zwergstrauchheide Patscherkofel". Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. I, 196(6-10): 301-371.

LARCHER W., 1980: Klimastreß im Gebirge - Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen. Rhein.-Westf. Akad. Wiss. N 291: 49-80.

MOGENSEN V.O., 1977: Field measurements of dark respiration rates of roots and aerial parts in italian ryegrass and barley. J. appl. Ecol. 14: 243-252.

PHILLIPSON J., PUTMAN R.J., STEEL J., WOODELL S.R.J., 1975: Litter input, litter decomposition and the evolution of carbon dioxide in a beech woodland-Wytham Woods, Oxford. Oecologia 20(3): 203-209.

PÜMPEL B., 1977: Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 1: 83-102.

SCHINNER F., 1982: Soil microbial activities and litter decomposition related to altitude. Plant Soil 65: 87-94.

TAMM E., KRZYSCH G., 196 : Der Einfluß der Bodentemperatur und der Bodenfeuchte auf die CO_2-Produktion eines lehmigen Sandbodens. Z. Acker- Pflanzenbau 117: 359-378.

TAMM E., KRZYSCH G., 1965: Zur Dynamik der Bodenatmung und des CO_2-Gehaltes der bodennahen Luftschicht während der Vegetationsruhe. Z. Acker- Pflanzenbau 122(3): 209-224.

WAREMBOURG F.R., 1977: Les flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formations herbacées marquées avec du C^{14}. Thèse Académie de Montpellier-Université des Sciences et Techniques du Languedoc.

WAREMBOURG F.F., PAUL E.A., 1977: Seasonal transfers of assimilated ^{14}C in grassland: plant production and turnover, soil and plant respiration. Soil Biol. Biochem. 9: 295-301.

WEISS E., 1977: Makroklimatische Hinweise für den alpinen Grasheidegürtel in den Hohen Tauern und Beschreibung des Witterungsablaufes während der Projektstudie 1976 im Gebiet des Wallackhauses. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 1: 11-24.

WIESER G., 1983: Bodenwasserhaushalt alpiner Ökosysteme. Diss. Univ. Innsbruck 1983:

Adresse

Prof. Dr. Alexander Cernusca
Dr. Pierre Decker
Institut für Botanik Univ.
Sternwartestr. 15

A-6020 Innsbruck

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Die Wasserbilanz von Graslandökosystemen in den österreichischen Alpen

Gerhard Wieser, Christian Körner und Alexander Cernusca

The altitudinal variation of precipitation (N), evapotranspiration (V) and run-off (A) was studied at 14 different sites between 580 and 2550 m altitude in the Austrian Alps. At 7 sites in the 'Hohe Tauern' area also soil water content and soil water potential and other components of the water balance equation (Equ. [1]) were studied in more detail (Fig. 1). The study was carried out between 1975 and 1980 as part of the Austrian MAB-6-Programme to obtain basic information about the functioning and stability of grassland ecosystems in the Alps (CERNUSCA 1984a). The following results were obtained: Along an altitudinal transect in the 'Hohe Tauern' area the annual sum of N increases from 830 mm in 1085 m altitude to 1670 mm in 2530 m (Fig. 5). The annual sum of V (including evaporation from snow and loss by interception) decreases from 550 mm to 210 mm or from 66% to 13% of total N, causing run-off to increase from 34% to 87% of total N. A causal analysis of the decline in the annual sum of V showed that the length of the snow-free period is the main determinant. Surprisingly, the mean daily sum of V for the snow-free period does not show a significant variation with altitude (Fig. 3). But LAI decreases from 8 to 1 along this gradient, mean air temperature in midsummer decreases from +18 °C to +5 °C and also the vapour pressure deficit of the air decreases significantly. These unexpected high rates of evapotranspiration at high altitude can be explained by increasing leaf-air temperature differences due to heat accumulation in the canopy, increasing stomatal and aerodynamic conductance for water vapour transfer from the leaves, and increasing portion of evaporation from the moist soil surface. The altitudinal increase of run-off is discussed with respect to the partitioning into surface run-off and deep seepage (Fig. 6). The consequences of possible shifts in these relations by human impact are discussed. It is concluded that changes in evapotranspiration due to anthropogenic influences (e.g. changes of LAI by grazing) will not seriously alter the water balance. However, only slight changes in the top soil structure that change run-off characteristics would have severe consequences on the mechanical stability of the grassland-ecosystems at high elevations.

Alpine Rasen, Alpweide, Blattflächenindex, Erosion, Evapotranspiration, Lysimeter, MAB 6, Österreich, Run-off.

1. Einführung

Zum Verständnis der Funktionsweise eines terrestrischen Ökosystems ist die genaue Kenntnis des Wasserhaushaltes unerläßlich. Das Ausmaß von Niederschlag, Abfluß, Verdunstung und Speicherung von Wasser sowie deren gegenseitige Abhängigkeit und zeitliche Variabilität beeinflussen direkt und indirekt die Stoffproduktion der Pflanzen, die Energiebilanz, das Kleinklima und die Bodenverhältnisse. Diese Größen stehen wiederum in engem Zusammenhang mit landwirtschaftlichem Ertrag, Wasserführung von Fließgewässern und Quellen, Bodenerosion und der ökologischen Stabilität ganzer Landschaftsteile.

Wasserhaushaltsuntersuchungen auf verschiedenen Integrationsstufen von der Einzelpflanze bis zur flächendeckenden Analyse waren daher einer der wissenschaftlichen Schwerpunkte des Österreichischen MAB-6-Hochgebirgsprogrammes 'Hohe Tauern' (Pilotprojekt 'Alpine Ökosysteme').

Bisher wurden in mehreren Veröffentlichungen die Besonderheiten des Wasserhaushaltes einzelner Pflanzenbestände behandelt (Literatur bei CERNUSCA 1984a sowie bei KÖRNER et al. 1980). Nun sollen synoptische Arbeiten eine Verbindung zwischen diesen Einzeluntersuchungen herstellen und zu Aussagen für größere Gebiete führen. Eine erste derartige Übersichtsarbeit behandelte Fragen des Wasserhaushaltes der Blätter von Einzelpflanzen in ihrer Abhängigkeit von der Meereshöhe (KÖRNER, MAYR 1981). Zweck des vorliegenden Beitrages ist es, einen ersten Überblick über die Ergebnisse der Untersuchungen zur Frage der Höhenabhängigkeit der einzelnen Komponenten der Wasserhaushaltsgleichung (Gleichung [1] und [2]), insbesondere von Bestandesverdunstung und Abfluß, zu geben.

Es ging bei diesen Untersuchungen primär nicht um die standortsspezifische absolute Größe der einzelnen Komponenten - dazu wären zum Teil längere Meßreihen nötig -, sondern um das Verhältnis der einzelnen Komponenten zueinander und ihre relative Änderung mit der Meereshöhe. Soweit Literaturvergleiche möglich waren, zeigte sich allerdings, daß die gewonnenen Daten gut mit bekannten Werten übereinstimmen und somit doch repräsentativ für die jeweiligen Standorte sein dürften.

Die Wasserhaushaltsgleichung lautet:

$$N = E + T + I + A_o + A_u + \Delta_B \qquad [1]$$

oder vereinfacht

$$N = V + A + \Delta_B \qquad [2]$$

Dabei bedeutet N Niederschlag, E Evaporation von der Bodenoberfläche, T Transpiration der Pflanzen, I Verdunstung von Interzeptionswasser, A_o Oberflächenabfluß, A_u unterirdischer Abfluß (Sickerwasser), Δ_B Änderung des Bodenwasservorrates; V Summe aller Verdunstungsströme, A gesamtes Abflußwasser. Alle Zahlenangaben sind in mm (= kg/m^2).

2. Methoden

2.1 Versuchsflächen

Die wichtigsten Kenndaten der einzelnen Versuchsflächen sind in Tab. 1 angeführt.

Die in diesem Bericht dargestellten Wasserhaushaltsmessungen wurden schwerpunktmäßig entlang eines Höhentransektes an der Südrampe der Großglockner-Hochalpenstraße auf den Versuchsflächen des Österreichischen MAB-Programmes 'Hohe Tauern' (vgl. WEISS 1976, 1977) zwischen Sagritz im oberen Mölltal (1085 m ü.d.M., 46°58'N 12°55'E) und dem Südportal des Hochtor-Tunnels (2530 m ü.d.M., 47°05'N 12°51'E) durchgeführt. Ergänzend dazu erfolgten Messungen auf dem Stubnerkogel bei Badgastein (47°07'N 13°07'E, vgl. KÖRNER et al. 1978) sowie auf zwei MAB-Versuchsflächen in den Ötztaler Alpen bei Obergurgl (46°52'N 11°02'E). Eine von GUGGENBERGER (1980) auf der IBP-Station Patscherkofel bei Innsbruck (LARCHER et al. 1973) durchgeführte Meßserie wurde in diesen Bericht mit einbezogen.

Zu Vergleichszwecken wurden auch Messungen in den nördlichen Kalkalpen bei Innsbruck (47°16'N 11°25'E) angestellt. Mit dem Aufbau der in Tab. 1 beschriebenen Meßstationen wurde 1975 begonnen. Die Betriebsdauer betrug durchschnittlich 3 Jahre.

Tab. 1: Kenndaten der Versuchsflächen

Station (Nr.)	Meereshöhe[1] (m)	Exposition	Schneedecke[2]	Vegetationstyp	Lage und Bezeichnung der Versuchsflächen	
1	1085	SSW	22-24	Mähwiese	Hohe Tauern Süd[3]	'Sagritz'
2	1300	N	25	Mähwiese	Hohe Tauern Süd	'Heiligenblut'
3	1610	S	26-27	Mähwiese	Hohe Tauern Süd	'Seppenbauer'
4	1910	S	30-32	Almweide	Hohe Tauern Süd	'Guttal'
5	2300	S	32-38	Grasheide	Hohe Tauern Süd	'Wallackhaus'
6	2430	S	38-39	Grasheide	Hohe Tauern Süd	'Wehr'
7	2530	S	38-39	Rasenfragmente u. Polsterpfl.	Hohe Tauern Süd	'Hochtor Süd'
8	1800	NW	34	Almweide	Hohe Tauern Nord	'Stubner Alm'
9	1980	WNW	33-39	Almwiese	Ötztaler Alpen	'Obergurgl'
10	2550	S	39-43	Grasheide	Ötztaler Alpen	'Hohe Mut'
11	2175	WSW	34	Gemsheide-Bürstlingsrasen	Tuxer Voralpen	'Patscherkofel'
12	580	-	8	Mähwiese	nördliche Kalkalpen	'Flughafen'
13	1960	S	34	Blaugrashorst-seggenrasen	nördliche Kalkalpen	'Seegrube'
14	2330	S	34	Treppenrasen-Polstervegetation	nördliche Kalkalpen	'Hafelekar'

[1] geographische Lage siehe Text.
[2] Dauer der winterlichen Schneedecke (Wochen), ohne Einrechnung kurzfristiger Schneebedeckung während der Sommermonate.
[3] Stationen entlang der Großglockner-Hochalpenstraße an der Südseite der Hohen Tauern.

2.2 Meßmethoden

Eines der Hauptprobleme für diese Untersuchungen war das Fehlen geeigneter Methoden für das Hochgebirge. Mit wenigen Ausnahmen mußten neue Methoden entwickelt oder Methoden, die sich im Flachland bewährten, für den Einsatz im Gebirge adaptiert werden. Teilweise bedurfte es mehr als 10jähriger Entwicklungsarbeit, bis technisch optimale Lösungswege bestimmter Meßprobleme gefunden wurden (z.B. automatischer Niveaugeber für Lysimeter und Verdunstungswannen: CERNUSCA, CERNUSCA 1976; automatische Datenerfassung: CERNUSCA 1968, 1982; elektrisch registrierende Tensiometer: CERNUSCA, GUGGENBERGER, WIESER unveröff.). Auch für die Adaptierung an sich einfacher Verfahren wie der Lysimetermethode bedurfte es mehrjähriger Experimente (KÖRNER et al. 1978, 1980; WIESER unveröff.). Diese Methoden sind noch einmal gemeinsam in Abb. 1 dargestellt und sollen, soweit sie für diesen Bericht relevant sind, im folgenden kurz besprochen werden. Eine in etlichen Punkten ausführlichere Beschreibung geben KÖRNER et al. (1980).

Zur Erfassung von Makroklimadaten waren die Versuchsflächen mit einer Wetterhütte (1) und einem Niederschlagsschreiber (2) ausgestattet. Zusätzlich wurden Windgeschwindigkeit (3), Windrichtung (4), einfallende Globalstrahlung und Strahlungsbilanz (5) sowie Temperaturprofile (6) von +200 bis -50 cm und Luftfeuchteprofile (7) über dem Bestand gemessen.

Zur Auflösung der Wasserhaushaltsgleichung wurden folgende Methoden angewandt:
Niederschlag (8): Regenfänger in Bodennähe; die ermittelte Niederschlagsmenge war um 1 bis 13% höher als die in 2 m Höhe über dem Bestand bestimmte Niederschlagsmenge in einem Totalisator nach Hellmann (vgl. KÖRNER et al. 1978, 1980); Ablesung wöchentlich.
Bodenwassergehalt (9): Gravimetrisch durch Entnahme von 200 cm^3 großen Stechzylinderproben aus unterschiedlicher Bodentiefe; jeweils drei Parallelproben wöchentlich.
Bodensaugspannung (10): Tensiometer (Soil Moisture Equip. Corp., Santa Barbara U.S.A. No 2325 und 2310). Kontinuierliche elektrische Schreiberregistrierung (CERNUSCA, GUGGENBERGER, WIESER unveröff.).
Oberflächenabfluß (11): Abgrenzung von 5 m langen und 1 m breiten Geländeausschnitten durch 5 bis 10 cm tief in den Boden versenkte Bleche, Ableitung des abfließenden Wassers in Sammelbehälter (Volumen 50 bis 100 Liter). Entleerung wöchentlich.
Evapotranspiration (13): Wiegbare Lysimeter, Beschreibung bei KÖRNER et al. (1978). Wägung wöchentlich sowie tage- und stundenweise. Die Wochen- und Jahressummen der Evapotranspiration wurden über Niederschlag und Abfluß aus der Bilanzgleichung errechnet.
Evaporation von Barflecken (14): Lysimeter ohne Vegetation. Sickerwasser: Lysimeter, siehe oben.

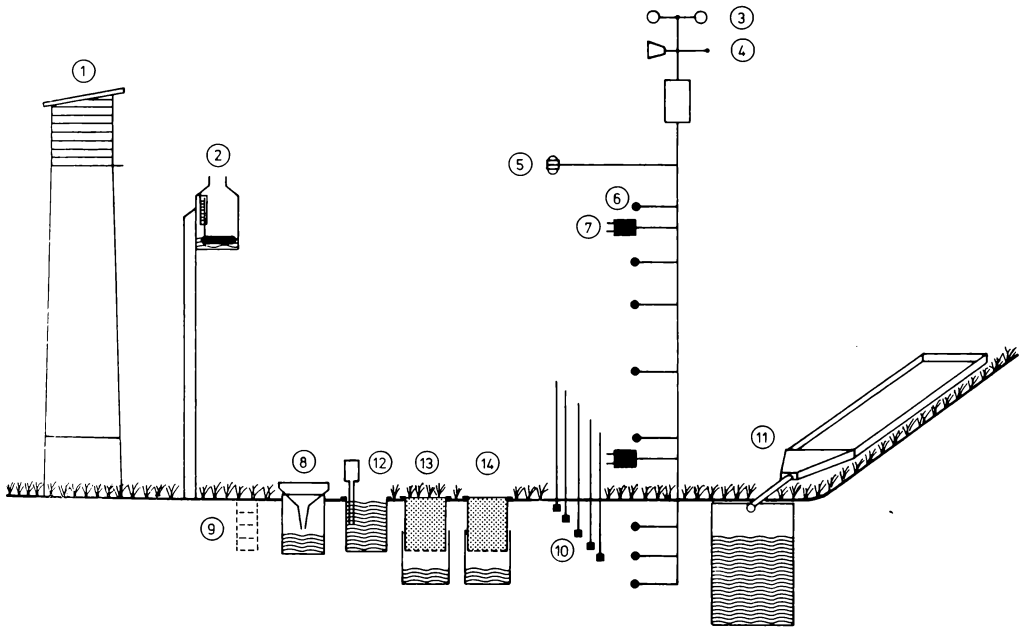


Abb. 1: Schematischer Aufbau einer Versuchsstation zur Analyse des Wasserhaushaltes eines Graslandökosystems.
1 Wetterhütte, 2 Niederschlagsschreiber, 3 Windgeschwindigkeitsschreiber, 4 Windrichtungsschreiber, 5 Strahlungsbilanzer, 6 Thermoelemente, 7 Psychrometer, 8 Regenfänger in Bodennähe, 9 gravimetrische Bodenfeuchtebestimmung, 10 Tensiometer, 11 Oberflächenabflußmeßanlage, 12 Verdunstungswanne, 13 Lysimeter mit Pflanzenbestand, 14 Lysimeter mit vegetationslosem Boden.

Die Verdunstung von der Bodenoberfläche unter einem geschlossenen Rasenbestand und von Interzeptionswasser wird in dieser Arbeit als Teil der Evapotranspiration betrachtet (Ausnahme Abb. 6).

Kriterien für den Einsatz von Kleinlysimetern und diverse Meßprobleme werden bei KÖRNER et al. (1978, 1980) diskutiert. Untersuchungen zum Verhalten unterschiedlicher Pflanzen im Lysimeter (KÖRNER 1977a) ergaben, daß bei alpinen Rasenbeständen keinerlei Beeinträchtigungen des Stomataverhaltens der Pflanzen auftreten. Bei Wiesen in tieferen Lagen besteht diese Gefahr jedoch, deshalb wurde die Frage der Lysimetergröße eingehend studiert. Es wurden Lysimeter mit 6, 50 und 200 Liter Volumen (Bodentiefe 20, 40 und 70 cm) am gleichen Standort eingebaut und ihre Verdunstungswerte miteinander verglichen. Das größte dieser Lysimeter wog etwa 500 kg. Es arbeitet nach dem Prinzip eines Schwimmer-Lysimeters (Abb. 2; CERNUSCA, KÖRNER, WIESER unveröff.). Der mit einem Ausgleichsgewicht verbundene Lysimeterkörper taucht in ein Wasserbad; die Gewichtsänderungen des Bodenkörpers werden mit einem elektrischen Niveaugeber (CERNUSCA, CERNUSCA 1976) kontinuierlich auf 0.05 mm genau registriert. Die kleineren Lysiemter wurden auf Laufgewichts-Tischwaagen gewogen. Parallelmessungen mit diesen verschieden großen Lysimetern über eine ganze Vegetationsperiode ergaben, daß auf Standorten oberhalb der Waldgrenze (monatlicher Niederschlag größer als monatliche Evapotranspiration) die Verdunstungswerte der 6-Liter-Lysimeter mit denen der größeren Lysimeter sehr gut übereinstimmen. Die 6-Liter-Lysimeter verloren bei einer durchschnittlichen Tagesverdunstung von 2.0 bis 2.2 mm durchschnittlich 0.1 bis 0.2 mm/d weniger Wasserdampf als größere Lysimeter. Über die gesamte schneefreie Zeit beträgt die Verminderung der Evapotranspiration nur 5.6 bis 6.2% der gesamten Jahresverdunstung. Auf tiefer gelegenen

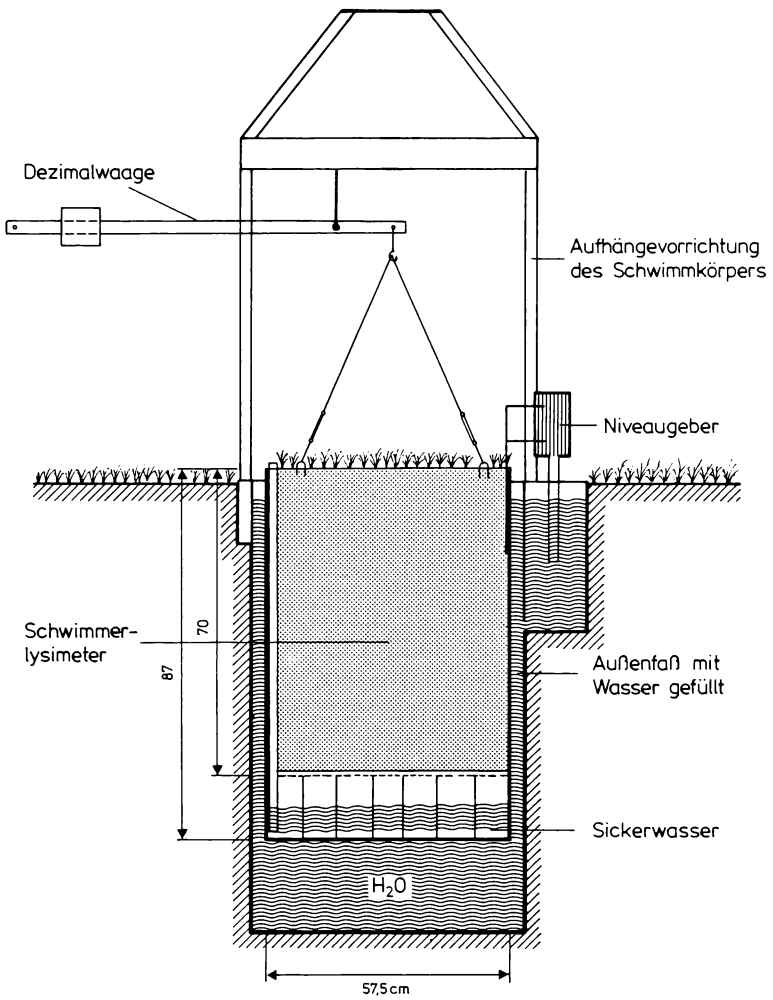


Abb. 2: Konstruktion des elektrisch registrierenden Schwimmer-Lysimeters. Alle Zahlenangaben in cm.

Stationen hingegen geben die 6-Liter-Lysimeter bei einer durchschnittlichen Tagesverdunstung von 2.6 mm um durchschnittlich 0.46 mm/d weniger Wasser ab als 50-Liter-Lysimeter, die den Hauptwurzelhorizont zur Gänze erfassen (-13.5% der Jahresverdunstung). Dies ist auf atypische Bodenaustrocknung zurückzuführen. Deshalb wurden unterhalb der Waldgrenze nur 50-Liter-Lysimeter verwendet.

Die Bestandesverdunstung wurde auch mikrometeorologisch nach der Energiebilanzmethode bestimmt. Die Ergebnisse dieser Methode decken sich mit denen der Lysimetermethode. Das ergaben unsere Vergleichsmessungen an mehreren Gebirgsstandorten (KÖRNER 1977b; ROTT 1979; CERNUSCA, SEEBER 1980; STAUDINGER, ROTT 1981).

Die Verdunstung von der Schneeoberfläche wurde nach einer von MÜLLER (1965) über die Verdunstungsformel von Sverdrup berechneten Höhenabhängigkeit abgeschätzt.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Die Höhenabhängigkeit der Evapotranspiration

Für 14 verschiedene Stationen wurde die jährliche Wasserabgabe an die Atmosphäre bestimmt und in Abb. 3 dargestellt. Wie erwartet, geht mit zunehmender Meereshöhe die Verdunstungssumme deutlich zurück. In 580 m Meereshöhe (Station Innsbruck Flughafen) betrug die jährliche Verdunstung aus einer Mähwiese im Untersuchungszeitraum 1979 bis 1980 670 mm. Offene Seggenrasenfragmente und Polsterpflanzenfluren in 2530 m Meereshöhe (Station Hochtor, Hohe Tauern) gaben zwischen 1978 und 1980 durchschnittlich nur 210 mm Verdunstungswasser pro Jahr ab. Die aus allen Meßdaten berechnete Regressionsgerade korreliert sehr gut mit der von STEINHÄUSSER (1970) über Gebietsniederschlag und Wasserführung von Flüssen berechneten Höhenabhängigkeit der Evapotranspiration. Die Regressionskoeffizienten beider Geraden unterscheiden sich nicht signifikant. Die vorliegenden Meßdaten stellen somit einen ersten, wenn auch lückenhaften experimentellen Beleg für die Gültigkeit und Anwendbarkeit derartiger hydrologischer Berechnungen für die konkrete Situation am Gebirgsstandort dar. Eine von MÜLLER (1965) über Oberflächentemperaturen geschätzte Höhenabhängigkeit der Verdunstung weicht unterhalb von 1500 m Meereshöhe von den in dieser Studie bestimmten Werten ab (niedrigere Jahressummen), in größeren Höhen stimmen die Angaben überein. MÜLLER selbst weist jedoch darauf hin, daß es mit zunehmender Differenzierung des Bodenbewuchses schwieriger wird, die Oberflächentemperatur eines Einzugsgebietes abzuschätzen und daher die Fehlerwahrscheinlichkeit in Tallagen größer ist.

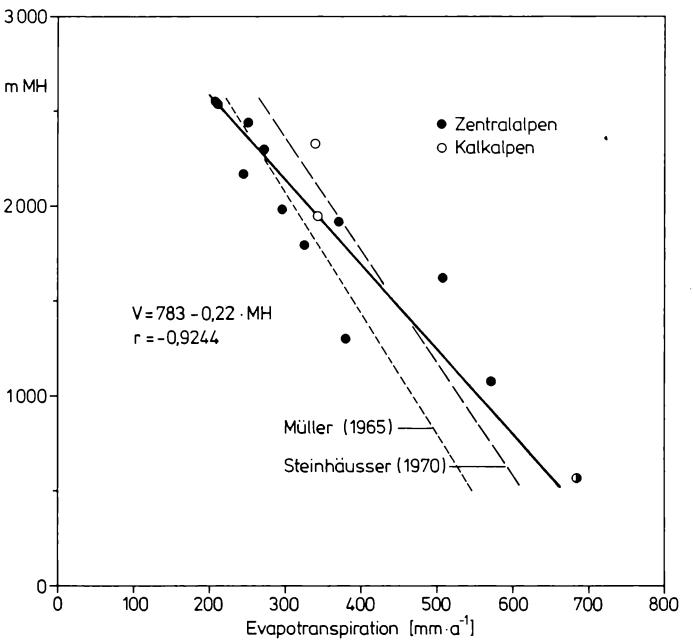


Abb. 3: Mittlere jährliche Evapotranspiration an 14 verschiedenen Meßstationen (vgl. Tab. 1) zwischen 580 und 2550 m Meereshöhe in den österreichischen Zentralalpen und den nördlichen Kalkalpen.

Im folgenden soll nun versucht werden, die Frage zu beantworten, inwieweit geoklimatische Einflüsse (Saisonalität, Klimagradienten) und biologische Faktoren (Ausbildung der Pflanzendecke) am Zustandekommen dieses Höhengradienten der Evapotranspiration beteiligt sind.

Mit zunehmender Meereshöhe ändern sich die Bedingungen für die Verdunstung in charakteristischer Weise. Zwischen 600 und 2600 m Meereshöhe geht in den Alpen das Tagesmittel der Lufttemperatur im Juli von +18 °C auf +5 °C und das maximale Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft im Juli von ca. 20 x 10^2 auf 5 x 10^2 Pa zurück (KÖRNER, MAYR 1981; vgl. auch FLIRI 1975; BAUMGARTNER 1980). Als Folge abnehmender Temperatur und zunehmender Niederschläge verlängert sich die Andauer der winterlichen Schneedecke (Tab. 1), wobei die Wasserdampfabgabe einer Schneedecke im Vergleich zu schneefreier Vegetation sehr gering ist (z.B. MÜLLER 1965). Schließlich vermindert sich die Größe der transpirierenden pflanzlichen Oberfläche pro Grundflächeneinheit, der Blattflächenindex (BFI) von 8-10 in einer Talwiese auf weniger als 1 an den höchst gelegenen Meßflächen dieser Untersuchung.

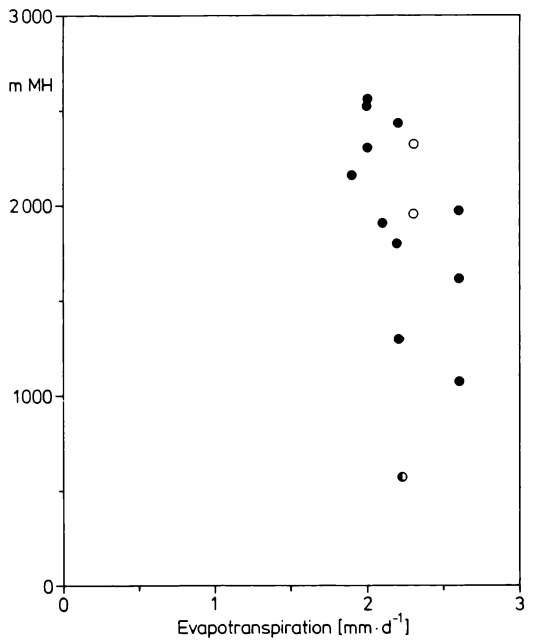


Abb. 4: Mittlere Tagesverdunstung während des schneefreien Zeitraumes auf den einzelnen Versuchsflächen zwischen 580 und 2550 m Meereshöhe.

Dividiert man die Summe der Evapotranspiration im schneefreien Zeitraum durch die Anzahl der Tage in diesem Zeitraum für jede einzelne Meßstation, so erhält man die mittlere Verdunstungssumme pro Tag (Abb. 4). Dieser Wert zeigt nun überraschenderweise keine signifikante Änderung mit der Höhe. Das heißt, trotz der genannten Änderungen der äußeren Bedingungen für die Verdunstung unterscheiden sich die mittleren Tagesraten mit Werten zwischen 1.9 und 2.6 mm/d nur gering; die Dauer der schneefreien Zeit scheint die Jahressumme der Evapotranspiration mehr als andere Faktoren zu beeinflussen.

Wie lassen sich die geringen Unterschiede der mittleren Tagesverdunstung so unterschiedlicher Höhenlagen erklären? Eine Reihe von Ergebnissen parallel durchgeführter mikroklimatischer und ökophysiologischer Untersuchungen an denselben Versuchsflächen ermöglichen eine Kausalanalyse dieses Phänomens: Vergleichsmessungen von CERNUSCA u. SEEBER (1981) in 1635 m und 2300 m Meereshöhe an der Südseite der Hohen Tauern ergaben über vergleichbare Zeiträume eine Zunahme der

Globalstrahlung um 20%, eine Zunahme der Differenz zwischen Blatt- und Lufttemperatur um 100% und, als Folge von rückläufigem Blattflächenindex und zunehmender Windgeschwindigkeit, eine Verminderung des aerodynamischen Austauschwiderstandes in der blattnahen Grenzschicht um 25%. Entscheidend ist, daß durch die geringere Blattfläche ein wesentlich höherer Strahlungsanteil für die Erwärmung der Bestandesluft und damit auch der Blätter zur Verfügung steht. Der Strom fühlbarer Wärme aus dem Bestand verdoppelt sich nahezu. Damit nehmen insgesamt die treibenden Kräfte für die Verdunstung mit der Meereshöhe zu.

Parallel zur Verminderung des Blattflächenindex kommt es auch zu einer Zunahme der Verdunstung von der Bodenoberfläche von durchschnittlich 10% der Verdunstung des Bestandes im Tal auf 25% in der Krummseggenstufe (KÖRNER 1977a). Es zeigte sich auch, daß im Gegensatz zu Erfahrungen aus den Niederungen, die untersuchten Kahlflächen in den Zentralalpen kaum weniger Wasserdampf abgeben als daneben-liegende Pflanzenbestände. Dafür ist vor allem die höhere Niederschlagshäufigkeit und die daraus resultierende gute Durchfeuchtung der obersten Bodenschicht verantwortlich (KÖRNER 1977a; KÖRNER et al. 1980).

Schließlich ergaben die Untersuchungen von KÖRNER u. MAYR (1981), daß mit zunehmender Meereshöhe zwar die Blätter der Pflanzen kleiner werden, die Stomatadichte und die Durchlässigkeit der Blattepidermis für Wasserdampf aber ansteigt und in 2600 m Meereshöhe doppelt so hohe Werte erreicht wie in Tallagen. Hinzu kommt noch, daß die im Tal häufig beobachtete starke mittägliche Einschränkung der Transpiration durch die Stomata in den niederschlagsreichen zentralalpinen Hochlagen nicht beobachtet werden konnte.

All diese Faktoren führen dazu, daß nicht nur die mittlere Tagesverdunstung geringe Höhenabhängigkeit aufweist, sondern daß auch während vergleichbarer Schönwettertage im Hochsommer nur relativ geringe Unterschiede in der Evapotranspiration zwischen Talwiesen und Bergwiesen oberhalb der Waldgrenze auftreten (KÖRNER, MAYR 1981).

Interessant ist, daß die für die Verdunstungssumme weitgehend effektlose Verminderung des Blattflächenindex mit der Höhe nicht nur an diesen vertikalen Vegetations- und Klimagradienten beobachtet werden kann, sondern daß dies auch für unterschiedlich ausgebildete Grünlandflächen auf gleicher Meereshöhe gilt, sofern ein gewisser Minimalwert des Blattflächenindexes nicht unterschritten wird. Vergleichsmessungen von KÖRNER u. NACHUZRISVILI (1983) an einer Wiese mit einem Blattflächenindex von 6 und einer angrenzenden Schafweide (BFI = 3) in 2000 m Meereshöhe im Zentralkaukasus ergaben gleiche Evapotranspiration. Die Gründe dafür sind im wesentlichen jene, die für die geringen vertikalen Unterschiede entlang des untersuchten Höhentransektes in den Alpen genannt wurden, mit Ausnahme des hier identischen Strahlungsgenusses.

3.2 Die Wasserbilanz in unterschiedlicher Meereshöhe und ihre ökologische Relevanz

Die Höhenabhängigkeit der Wasserbilanz soll am Beispiel der Südseite der Hohen Tauern, wo sich 7 der insgesamt 14 Meßstationen befinden, dargestellt werden. Abb. 5 zeigt die Änderung von Niederschlag, Evapotranspiration und Abfluß zwischen 1085 und 2530 m Meereshöhe in dieser Region. Die Niederschlagswerte stellen Mittelwerte einer 45jährigen Meßreihe dar (WEISS 1975). Der Niederschlag steigt von 830 mm/a in 1085 m Meereshöhe auf 1670 mm/a in 2530 m Meereshöhe und schließlich auf 2600 mm/a in 3100 m Meereshöhe an. Die im Rahmen dieser Studie zwischen 1978 und 1980 bestimmte jährliche Verdunstung geht im Mittel von 550 mm/a in 1085 m Meereshöhe auf 210 mm/a in 2530 m zurück. Der Bodenwassergehalt ist am Anfang und Ende der schneefreien Periode annähernd gleich. Somit läßt sich mit der Wasserhaushaltsgleichung (Gleichung [2]) der Abfluß berechnen. Er beträgt durchschnittlich 34% des Jahresniederschlages bzw. 280 mm/a in 1085 m und 87% bzw. 1460 mm/a in 2530 m Meereshöhe.

Wie Abb. 5 zeigt, liegt das Niveau, bei dem Verdunstung und Abfluß sich die Waage halten, bei ca. 1250 m Meereshöhe. In einem Modell von BAUMGARTNER (1980) für die Abschätzung der Höhenabhängigkeit von N, V und A in den europäischen Alpen liegt dieses Niveau knapp unter 1000 m Meereshöhe. Die Graphik macht deutlich, daß mit zunehmender Meereshöhe die Verdunstung einen immer geringeren Anteil am Wasserumsatz einnimmt und ein immer größerer Teil des Niederschlages abfließt. Das ist im Prinzip schon lange bekannt, nur hier durch konkrete Freilanddaten belegt. Wesentlich für die Anwendung dieser Ergebnisse für eine ökologisch fundierte Beurteilung landschaftsverändernder Maßnahmen ist es nun, eine genaue Aufschlüsselung der Verdunstungs- und Abflußvorgänge vorzunehmen. Die vorliegenden Meßdaten gestatten dies in einer Form, wie es bisher noch nicht möglich war.

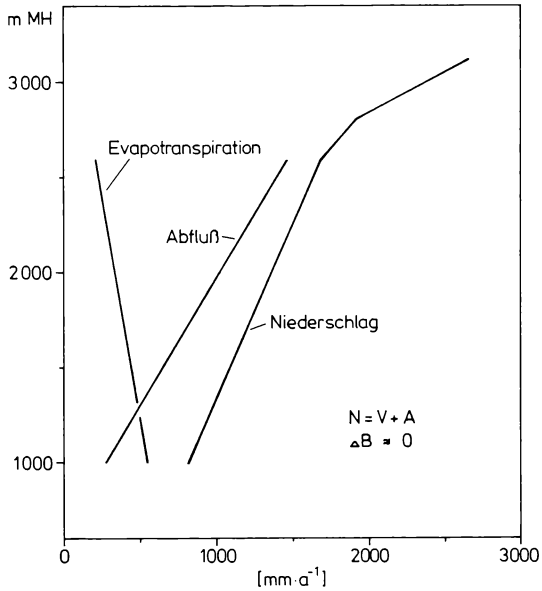


Abb. 5: Die Änderung von Niederschlag, Evapotranspiration und Abfluß zwischen 1085 und 2530 m Meereshöhe an der Südabdachung der Hohen Tauern im Bereich der Großglockner-Hochalpenstraße.

Abb. 6 illustriert die Verhältnisse im alpinen Krummseggenrasen. Ähnliche Datensätze wurden für eine Reihe anderer Stationen erarbeitet und werden in einer gesonderten Übersichtsarbeit veröffentlicht. Bezeichnend für die Verteilung des Niederschlagswassers auf die diversen Teilströme von Verdunstung und Abfluß in diesem Rasen in 2300 m Meereshöhe ist es, daß

I. nur 7% des jährlichen Niederschlagswassers über die Transpiration der grünen Blätter das Ökosystem verlassen und

II. 60% des gesamten Niederschlagswassers oberflächlich abfließen - das sind rund 3/4 des gesamten Abflußwassers. Allerdings findet dieser Oberflächenabfluß zu 96% bei gefrorenem Boden statt, bei der Schneeschmelze; der Oberflächenabfluß in der schneefreien Zeit ist verschwindend klein.

An diesem Beispiel läßt sich demonstrieren, in welchem Bereich sich anthropogene Eingriffe im Gebirge besonders schwerwiegend auswirken müssen:

Eingriffe, die allein die Größe der transpirierenden Blattfläche betreffen, sind für den Wasserumsatz des Ökosystems ziemlich unbedeutend. Das ist auch durch Experimente belegt. KÖRNER (1980) untersuchte die Evapotranspiration von geschorenen Krummseggenbeständen (Nachahmung einer Schafbeweidung) und fand, daß ein wiederholt auf 1 cm zurückgeschorener Bestand im Tagesdurchschnitt nur um 0.24 mm oder 12% der Tagessumme weniger Wasser verlor als der ungeschorene Bestand daneben. Über die gesamte schneefreie Zeit beträgt die Verminderung der Verdunstung 11% der Jahresevapotranspiration oder nur 1.7% des Jahresniederschlages. Ähnlich geringe Unterschiede ergaben die erwähnten Untersuchungen im Kaukasus.

Schwerwiegend sind hingegen alle Eingriffe, die das Abflußgeschehen beeinflussen, und zwar umso mehr, je höher gelegen der Standort ist. Zwei Beispiele hierzu:

Beispiel 1: Kommt es zu einer Verlagerung des sommerlichen Sickerwasseraufkommens zum Oberflächenabfluß hin, kann dieser theoretisch bis auf das 10fache ansteigen. Schon eine realistische Zunahme um das 5fache würde zu einer enormen Erhöhung von Sediment- und Mineralstoffexport aus diesem Ökosystem führen. Wie Untersuchungen im Rahmen des MAB-Hochgebirgsprogrammes ergaben (BUNZA 1984; CERNUSCA 1977, 1979, 1984b), kann der Oberflächenabfluß gegenüber dem Sickerwasser tatsächlich enorm zunehmen, wenn etwa im Zuge des Schipistenbaues die mechanisch stabile, aber porenreiche Struktur des gewachsenen Oberbodens zerstört wird. Der 'Ist-Zustand' unter ungestörten Verhältnissen und das potentielle Ausmaß dieser Verschiebung wird durch die erhobenen Daten (z.B. Abb. 6) genau beschrieben.

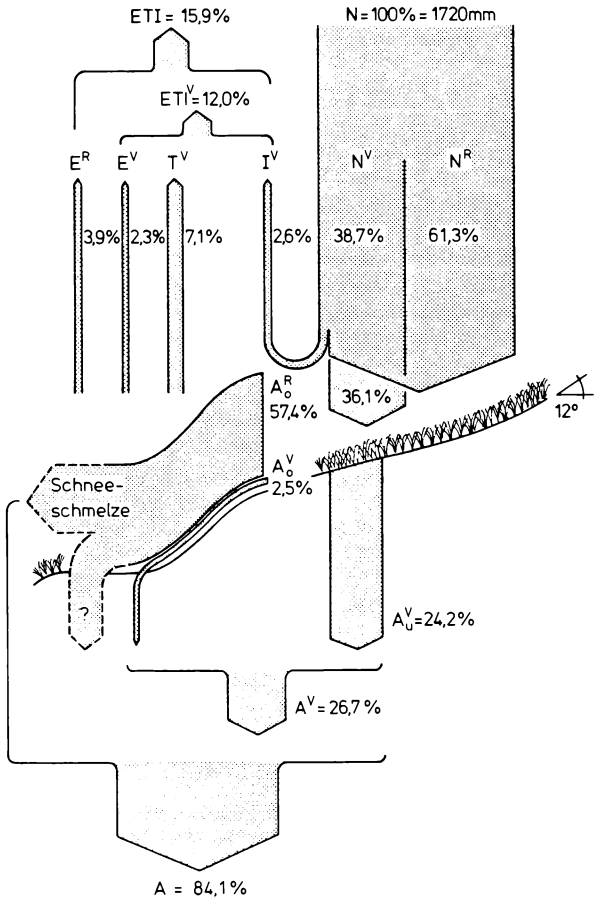


Abb. 6: Die Verteilung des Jahresniederschlages auf diverse Verdunstungs- und Abflußströme in einem alpinen Krummseggenrasen auf 2300 m Meereshöhe in den Hohen Tauern.
Ein hochgestelltes V markiert Verdunstungsvorgänge, die während der Vegetationsperiode stattfinden, ein hochgestelltes R markiert Ereignisse, die den übrigen Zeitraum betreffen. Die weiteren Abkürzungen sind in Gleichung [1] erklärt.
Die Flußgrößen (Prozent des Jahresniederschlages) sind Mittelwerte aus den Meßdaten für die Jahre 1977 bis 1980.

Beispiel 2: Maßnahmen, die das tiefgreifende winterliche Gefrieren des Bodens unterbinden, können die Erosionsgefahr im Frühjahr, wenn 57% des gesamten Jahresniederschlages innerhalb weniger Tage als Schmelzwasser über die Bodenoberfläche abfließen, erhöhen. Es konnte beobachtet werden, daß gut durchgefrorene Böden unmittelbar beim Ausapern untertags nur wenige Millimeter tief oberflächlich auftauen und das Kältereservoir in der Tiefe das Aufweichen des Oberbodens verhindert. Das Gefrieren des Bodens kann leicht durch eine standortsfremde Veränderung der Schneeverteilung im Gelände beeinflußt werden, wie sie heute überall im alpinen Wintersportgelände durch die Errichtung von Schneezäunen praktiziert wird.

Diese Ergebnisse zeigen klar, wie wichtig eine intakte Vegetationsdecke vor allem in den hochgelegenen, niederschlagsreichen Gebieten der Alpen ist. Dabei spielt der Wasserverbrauch der Pflanzen als ausgleichender Faktor gegenüber dem hohen Niederschlagsangebot eine völlig untergeordnete Rolle. Entscheidend ist vielmehr die Festigung des Oberbodens durch ein gut ausgebildetes Wurzelsystem bei gleichzeitiger Erhaltung einer hohen Infiltrationsleistung. Die hohen Abflußmengen erfordern aber nicht nur eine große mechanische Stabilität der Böden, sondern stellen auch besondere Anforderungen an den Mineralstoffhaushalt des Ökosystems. Leicht lösliche Pflanzennährstoffe im Boden würden sehr rasch ausgewaschen werden.

Der Festlegung großer Mengen von Pflanzennährstoffen in Form hoher Humus- und Rohhumusanteile in Gebirgsböden kommt daher besondere Bedeutung zu. Das Fehlen solcher Speicherkapazitäten in Rohböden planierter Flächen erklärt umgekehrt manche Schwierigkeiten bei der künstlichen Wiederbegrünung.

Literatur

BAUMGARTNER A., 1980: Mountain climates from a perspective of forest growth. In: (Ed. BENECKE U., DAVIS M.R.): Mountain environments and subalpine tree growth. Proc. IUFRO workshop (Nov. 1980 Christchurch), New Zealand For. Service Techn. Paper 70.

BUNZA G., 1984: Oberflächenabfluß und Bodenabtrag in alpinen Grasland-Ökosystemen. Verh. Ges. Ökol. 12:

CERNUSCA A., 1968: Der Einsatz automatischer Datenerfassungssysteme für klimaökologische Untersuchungen im Rahmen der Produktivitätsforschung. Photosynthetica 2: 238-244.

CERNUSCA A., CERNUSCA G., 1976: Ein automatischer Wasserstands-Niveaugeber für die elektrische Messung von Verdunstung, Evapotranspiration oder Niederschlag. Wetter Leben 28: 28-33.

CERNUSCA A., 1977: Ökologische Veränderungen im Bereich von Schipisten. In: (Ed. SPRUNG R., KÖNIG B.): Das Österreichische Schirecht. Innsbruck (Wagner): 81-150.

CERNUSCA A., 1979: Zur Ökologie von Schipisten. In: (Ed. Bundeskanzleramt/Bundespressedienst): Naturschutz und Seilbahnbau. Wien (Bundeskanzleramt/Bundespresseamt): 53-71.

CERNUSCA A., SEEBER M.C., 1981: Canopy structure, microclimate and energy budget in different alpine plant communities. In: (Ed. GRACE J., FORD E.D., JARVIS P.G.): Plants and their atmospheric environment. Oxford (Blackwell): 75-81.

CERNUSCA A., 1982: Kontaktfreudig: Ein-/Ausgabe-Interface für PC-1211. Chip (6): 148-150; 7: 140-141.

CERNUSCA A., NACHUZRISVILI G., WIESER G., 1983: Untersuchungen von zwei Grasheidebeständen in der alpinen Stufe des Zentralkaukasus. In: (Ed. NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., RABOTNOFF A.T., CHEZURIANI L.D.): Ökologische Untersuchungen an den Hochgebirgswiesen von Kasbegi. Tbilisi (Meznіereba): im Druck (russ.).

CERNUSCA A., 1984a: Das MAB-6-Pilotprojekt 'Alpine Ökosysteme'. Der Beitrag der Arbeitsgruppe zum österreichischen MAB-Hochgebirgsprogramm. Verh. Ges. Ökol. 12: 59-71.

CERNUSCA A., 1984b: Ökologische Auswirkungen des Baues und Betriebes von Schipisten mit besonderer Berücksichtigung der Situation in Tirol. Verh. Ges. Ökol. 12: 137-148.

FLIRI F., 1975: Das Klima der Alpen im Raume von Tirol. In: (Ed. LEIDLMAIR A., HUTER F.): Monographien zur Landeskunde Tirols I. Innsbruck (Wagner).

GUGGENBERGER H., 1980: Untersuchungen zum Wasserhaushalt der alpinen Zwergstrauchheide Patscherkofel. Diss. Univ. Innsbruck.

KÖRNER C., 1977a: Evapotranspiration und Transpiration verschiedener Pflanzenbestände im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern. [Innsbruck (Wagner)] 1: 47-68.

KÖRNER C., 1977b: Untersuchungen zum Wasserhaushalt der Pflanzen im Bereich einer Schiabfahrt bei Achenkirch, Tirol. In: (Ed. CERNUSCA A.): Ökologische Veränderungen durch das Anlegen von Schiabfahrten an Waldhängen. Beiträge zur Umweltgestaltung. [Berlin (E. Schmid)] A 62/1: 50-58.

KÖRNER C., HOFLACHER H., WIESER G., 1978: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Almflächen im Gasteiner Tal. In: (Ed. CERNUSCA A.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern, [Innsbruck (Wagner)] 2: 67-79.

KÖRNER C., 1980: Zur anthropogenen Belastbarkeit der alpinen Vegetation. Verh. Ges. Ökol. 8: 451-461.

KÖRNER C., MAYR R., 1981: Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2600 meters above sea level. In: (Ed. GRACE J., FORD E.D., JARVIS P.G.): Plants and their atmospheric environment. Oxford (Blackwell): 205-218.

KÖRNER C., WIESER G., GUGGENBERGER H., 1980: Der Wasserhaushalt eines alpinen Rasens in den Zentralalpen. In: (Ed. FRANZ H.): Untersuchungen an alpinen Böden in den Hohen Tauern 1974-1978. Stoffdynamik und Wasserhaushalt. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 3: 243-264.

KÖRNER C., NACHUZRISVILI G., 1983: Der Einfluß der Schafbeweidung auf den Waserhaushalt der Vegetation. In: (Ed. NACHUZRISVILI G., CERNUSCA A., RABOTNOFF A.T., CHEZURIANI L.D.): Ökologische Untersuchungen an den Hochgebirgswiesen von Kasbegi, 1. Tbilisi (Meznіereba): im Druck (russ.).

LARCHER W., CERNUSCA A., SCHMIDT L., 1973: Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: (ELLENBERG H.): Ökosystemforschung. Berlin (Springer): 175-194.

MÜLLER W., 1965: Zur Schätzung der Gebietsverdunstung im Gebirge. Arch. Met. Geoph. Biokl. B 13: 193-205.

ROTT H., 1979: Vergleichende Untersuchungen der Energiebilanz im Hochgebirge. Arch. Met. Geoph. Biokl. A 28: 211-232.

STAUDINGER M., ROTT H., 1981: Evapotranspiration at two mountain sites during the vegetation period. Nordic Hydrology 12: 207-216.

STEINHÄUSSER H., 1970: Gebietsverdunstung und Wasservorrat in verschiedenen Seehöhen Österreichs Wasserwirtschaft 22: 163-170.

WEISS E., 1976: Das meteorologische Meßnetz in den Hohen Tauern im Rahmen des Man and Biophere Hochgebirgsprogrammes. Wetter Leben 28: 264-269.

WEISS E., 1977: Makroklimatische Hinweise für den alpinen Grasheidegürtel in den Hohen Tauern und Beschreibung des Witterungsablaufes während der Projektstudie 1976 im Gebiet des Wallackhauses. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern. [Innsbruck (Wagner)] 1: 11-24.

Adressen

Gerhard Wieser
Dr. Christian Körner
Prof. Dr. Alexander Cernusca
Institut für Botanik Univ.
Sternwartestr. 15

A-6020 Innsbruck

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Oberflächenabfluß und Bodenabtrag in alpinen Graslandökosystemen

Günther Bunza

In the course of the Austrian MAB-6-high mountain-programme in 1977 and 1978 measurements of surface run-off and soil erosion were made by the Bavarian office for water management, Munich. For these tests sixteen areas - each 100 m² - were selected in the region of the alpine grassland in the Hohen Tauern near the Großglockner road. The terrain is exposed south to south-east and has inclinations of 22 to 85 percents.

Using the transportable spray irrigation installation by KARL & TOLDRIAN (1973) the test areas were rained with average intensities of 87 mm per hour. The test areas showed only small differences in their behaviour with reference to the surface run-offs. After an average time of three minutes, everywhere high and very high run-offs were remarked (Ø 49% of the rainfall). The various reasons for surface run-off are explained and discussed. One of the highest (83% of 89 mm rainfall per hour) is due to soil compression by grazing and utilization as a skitrack.

During the run-off periods on all test areas only little quantities of soil were eroded (Ø 1.3 kg/100 m² · h). Usually greater soil erosions were hindered by a thick vegetation cover. The highest quantities of soil were eroded on bare scars of landslides. The results of measurements are compared with those of erosion tests in the Bavarian Alps.

Alpine Rasen, Alpweide, Beregnung (künstl.), Erosion, MAB 6, Niederschlag, Österreich, Run-off, Starkniederschlag.

1. Einführung

Im Rahmen des MAB-Programmes 'Hochgebirgsökologie' wurden in den Jahren 1977 und 1978 vom Bayerischen Landesamt für Wasserwirtschaft, München, in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. A. Cernusca (Institut für Allgemeine Botanik der Universität Innsbruck) vergleichende Messungen von Oberflächenabfluß und Bodenabtrag in der alpinen Grasheide der Hohen Tauern an der Großglocknerstraße durchgeführt. Derartige Versuche sind für die Kenntnis der Zusammenhänge von Standort und Vegetation sowie für Aussagen zum Abflußverhalten kleiner Einzugsgebiete von erheblicher Bedeutung. Im folgenden werden die Ergebnisse aus diesen und Vergleiche mit solchen aus anderen Versuchsreihen in Grasland-Ökosystemen dargestellt.

2. Methode

Bei den Untersuchungen (siehe Abb. 1) kam die transportable Beregnungsanlage nach KARL u. TOLDRIAN (1973) zum Einsatz. Infolge mehrfacher Beschreibung der Meßanlage in der Literatur (KARL, PORZELT 1977/78; KARL 1978; BUNZA 1978) sei die Methodik der Erosionsmessungen hier nur kurz angerissen:

Mittels 20 Niederdruckdüsen wird jeweils eine Fläche von 100 m² eine Stunde lang beregnet. Die Fallhöhe der Tropfen beträgt 2-3 m. Zur Kontrolle der aufgebrachten Wassermenge dient eine Wasseruhr. Für die Niederschlagsverteilung ungünstige Windeinflüsse werden durch einen Windschutz ausgeschaltet. Der angestrebte Niederschlagsmaximalwert beträgt 100 mm/h. Niedrigere Werte sind auf die geringere Wasserpumpenleistung bei zunehmender Höhen- und Längendifferenz zwischen Pumpenstandort und Regenanlage zurückzuführen.

Das oberflächlich abfließende Wasser und der abgetragene Boden werden von einem Trichter aufgefangen und von diesem in geeichte Wannen geleitet. Beginn und Ende der Oberflächenabflüsse werden zeitlich festgehalten. Zur Bestimmung des erodierten Bodens wird von je 100 l Oberflächenabfluß 1 l als Probe entnommen.

Zwecks Vergleichbarkeit unterschiedlicher Standorte wird ein konstanter künstlicher Starkregen erzeugt, dessen Tropfenspektrum nach neuesten Untersuchungen (BUNZA et al., 1984) dem natürlichen Starkregen sehr ähnlich ist. Ebenso erreicht die dabei auf die Versuchsfläche gebrachte Niederschlagsenergie nahezu die bei natürlichen Starkregen auf den Boden einwirkende Energie. Damit entsprechen auch die mit dieser Anlage erzeugten Oberflächenabflüsse und Bodenabträge in ihren Größenordnungen natürlichen Vorgängen.

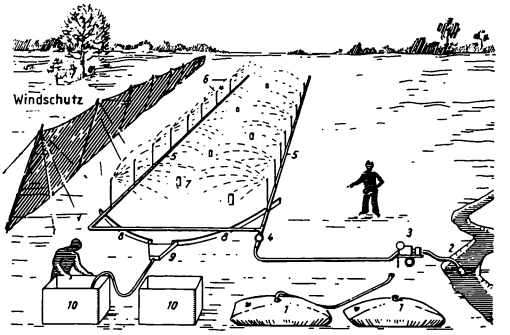


Abb. 1: Halbschematische Darstellung der transportablen Beregnungsanlage nach KARL u. TOLDRIAN (1973).

1 Container mit je 5000 l Inhalt
2 Wasserentnahme aus Gewässer
3 Motorpumpe
4 Geeichter Wasserzähler
5 Beregnungsrohre
6 Starre Regner, System Perrot
7 Regenmesser nach Hellmann
8 Begrenzungsbleche
9 Auffangtrichter
10 Kalibrierte Meßwannen (je 500 l Inhalt)

3. Die Versuche in der alpinen Grasheide der Hohen Tauern

3.1 Lage und Beschreibung des Versuchsgebietes

Die Versuchsflächen, am Wallack-Haus in über 2300 m Meereshöhe gelegen, befinden sich in einem Süd- bis Südost exponierten Gelände eines Kares südlich des Hochtores (siehe Abb. 2). Den Untergrund bauen in flachen Teilen Moränenschotter jüngerer Lokalvereisungen, in steilen Zonen autochthoner Verwitterungsschutt aus Gesteinen der Tauern-Schieferhülle auf. Solifluktion und andere Massenbewegungen bestimmten vielfach die Morphologie der Steilhänge.

Die Böden sind vornehmlich alpine Pseudogleye und pseudovergleyte Braunerden bzw. schluffige, z.T. kiesige, grusige Feinsande mit hohem Glimmeranteil. Durch Viehtritt sind sie vielfach verdichtet. Vegetationsmäßig kennzeichnet das Gelände über weite Strecken ein ostalpiner Krummseggenrasen und Schneetälchengesellschaften.

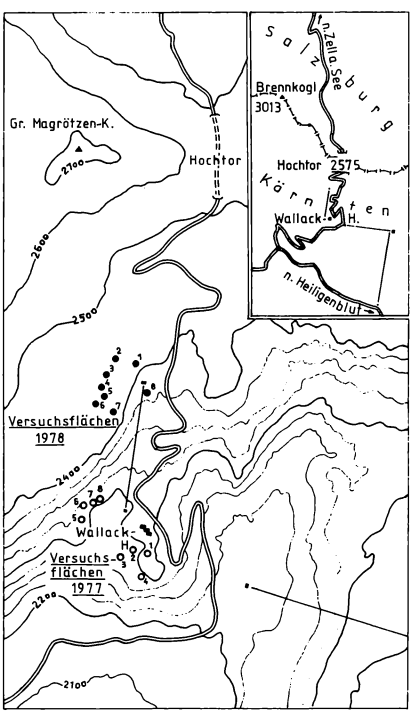


Abb. 2: Geographische Lageskizze der Beregnungsflächen in der alpinen Grasheide der Hohen Tauern.

3.2 Ergebnisse und Diskussion

Die Ergebnisse der Abfluß- und Abtragsmessungen in der alpinen Grasheide am Wallack-Haus sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Die Intensitäten der künstlich erzeugten Niederschläge lagen zwischen 63 und 92 mm pro Stunde. Mit einigen Ausnahmen unterschieden sich die einzelnen Flächen im Abflußverhalten relativ gering.

Durchschnittlich drei Minuten nach Regenbeginn setzte überall Oberflächenabfluß ein, der im Mittel 42.5 l/m² oder 48.76% des Niederschlages betrug. Abb. 3 zeigt eine für das *Curvuletum* typische Abflußganglinie (A_o l/s). 16-20 Minuten nach Beginn der Beregnung erreicht der Abfluß eine mehr oder weniger große Gleichmäßigkeit, die bis zum Regenende (nach 60 Minuten) anhält. Nach 70 Minuten endet meist der Oberflächenabfluß.

Tab. 1: Ergebnisse der Abfluß- und Abtragsmessungen in der alpinen Grasheide der Hohen Tauern an der Großglocknerstraße (Wallack-Haus).

Beregnung	Neigung	Beregnung		Abfluß					Abtrag	
Nr.	%	Dauer (min)	Menge (mm/h)	Beginn (min)	Ende (min)	Σ (min)	Σ (l/m²)	%	Σ (kg)	Menge (g/l)
Beregnungsversuche August 1977										
1/1977	35	60	90.04	5.15	70.00	64.45	39.00	43.3	0.28	0.07
2/1977	65	60	90.91	10.00	76.00	66.00	34.70	38.2	0.28	0.08
3/1977	25-30	60	83.20	4.45	81.00	76.15	44.27	53.2	0.22	0.05
4/1977	38	60	45.22	5.25	67.25	62.00	20.60	45.6	0.12	0.06
5/1977	56-72	60	84.17	3.35	80.00	76.25	60.15	71.5	4.30	0.72
6/1977	60	60	86.16	1.40	67.30	65.50	30.70	35.6	0.83	0.27
7/1977	33	60	66.00	6.00	68.30	62.30	29.40	44.6	1.06	0.36
8/1977	22-40	60	88.75	3.20	71.00	67.40	38.30	43.2	1.80	0.47
Beregnungsversuche August 1978										
1/1978	28-30	60	74.60	2.00	75.00	73.00	68.20	91.4	0.89	0.13
2/1978	70	60	73.64	3.00	66.30	63.30	42.30	57.4	2.47	0.58
3/1978	68	60	63.49	2.00	69.00	67.00	44.30	69.8	1.55	0.35
4/1978	48-52	60	86.22	2.00	67.30	65.30	40.20	46.6	1.28	0.32
5/1978	56-59	60	92.63	3.00	68.00	65.00	29.20	31.5	1.72	0.59
6/1978	66-85	60	89.78	2.00	69.00	67.00	31.80	35.4	2.47	0.78
7/1978	71-74	60	81.89	2.00	67.00	65.00	27.70	33.8	0.91	0.33
8/1978	31	60	88.74	2.30	75.30	73.00	73.40	82.7	1.40	0.19

Die Ursachen für die hohen bis sehr hohen Abflußspenden sind:

I. Relativ hohe Ausgangsfeuchten in der Oberflächenschicht bis 6 cm Tiefe. Im Jahr 1977 betrug die Bodenfeuchte im Untersuchungsgebiet vor Beginn der Beregnungen 34-48 Gewichts% (nach WOLFSEGGER, POSCH 1980). Diese Werte liegen z.T. nahe der Feldkapazität von 52 Volum%. Dagegen lagen die Wassergehalte für 1978 im Durchschnitt bei 28 Gewichts%.

   Trotz dieser recht deutlichen Unterschiede in der Ausgangsfeuchte können in bezug auf Beginn und Größe des Oberflächenabflusses auf den einzelnen Flächen beider Versuchsreihen keine gravierenden Unterschiede festgestellt werden. Es müssen also noch andere Gründe für das Abflußverhalten entscheidend sein. Dabei wäre weiters zu nennen:

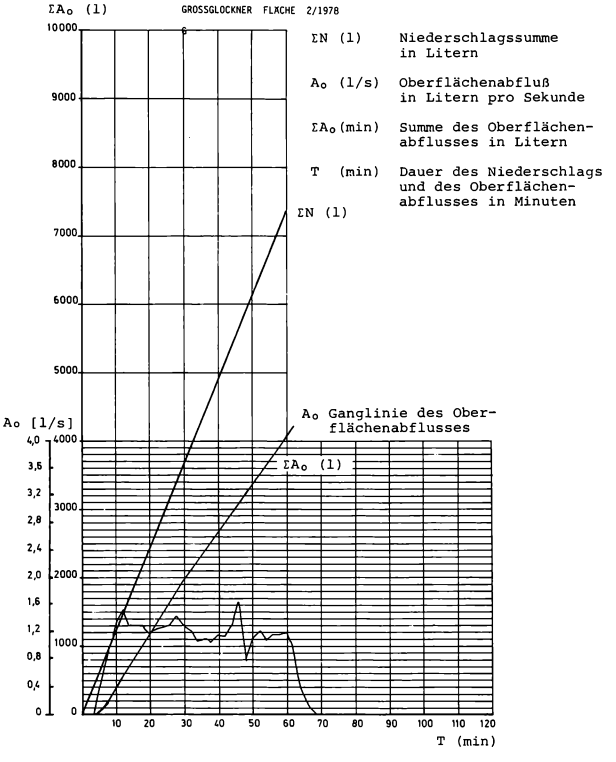


Abb. 3: Charakteristische Abflußganglinie im *Curvuletum* (2/1978).

II. Das Auftreten einer Stauschicht zwischen 10 und 20 cm Tiefe, die vielfach auch als Gleithorizont für flachgründige Bodenbewegungen dient. Es handelt sich bei dieser um eine blaugraue, schluffig-tonige Lage mit waagrecht eingelagerten Glimmerplättchen. Sie bewirkt eine nachhaltige Versickerungshemmung, die sich auch in den Wassergehalten vor und nach der Beregnung ausdrückt. So betrug z.B. bei Fläche 1/1978 der Wassergehalt vor der Beregnung in der Zone 1-6 cm 28.25 Gewichts% und in der Zone 6-11 cm 45.73 Gewichts% (siehe Abb. 4). Zwei Minuten nach Regenbeginn war das Wasseraufnahmevermögen der an und für sich gut durchwurzelten und porenreichen oberen Bodenschicht bis 10 cm erschöpft, und der Oberflächenabfluß setzte ein. Eine Stunde nach Beregnungsende war der Wassergehalt in der obersten Bodenschicht auf 40.49% angestiegen, was einem Unterschied von 43.33% entspricht. Ähnlich drückt sich dies auch im Raumtrockengewicht aus. Fünf Stunden nach Beregnungsende hat der Wassergehalt in den oberen Lagen wieder merklich abgenommen, während er jetzt in der Zone zwischen 10 und 15 cm gegenüber dem Ausgangswert deutlich zugenommen hat (siehe Abb. 4).

III. Beginn und Intensität des Oberflächenabflusses werden hier aber auch durch sogenannte Luftinklusionen mitbestimmt. Durch die Wasserfüllung der luftführenden Poren im Oberflächenbereich kann die Luft aus unteren Bereichen nicht mehr entweichen. Die dadurch entstandenen Luftinklusionen geben dem eindringenden Wasser nur langsam nach. Dies drückt sich ebenfalls im späteren Ansteigen der Wassergehalte und Raumtrockengewichte der tieferen Bodenschichten 4 bis 5 Stunden nach Regenende aus.

IV. Mit ein wesentlicher Faktor für hohe Oberflächenabflüsse besonders im Bereich stark glimmerhaltiger Böden ist der sogenannte 'Oberflächenverschluß'. Dabei kommt es u.U. schon bald nach Regenbeginn und Einsetzen des Oberflächenabflusses zu einer dachziegelartigen Anordnung und kohäsiven Bindung der Glimmerplättchen sowie anderer Feinteile im Sand- und Schluffbereich. Die dadurch hervorgerufene Oberflächenversiegelung wirkt versickerungshemmend

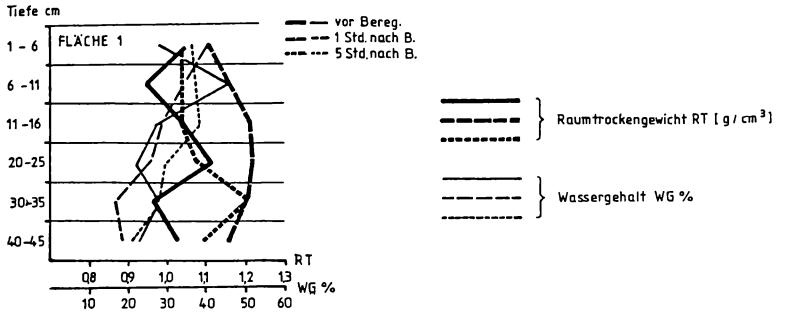


Abb. 4: Veränderung des mittleren Bodenwassergehaltes in Abhängigkeit von Zeit und Tiefe vor und nach der Beregnung und dessen Beziehung zum Raumtrockengewicht bei Versuchsfläche 1/1978.

und abflußfördernd. Dies fällt besonders bei Versuch 5 des Jahres 1977 auf, wo die Vegetationsbedeckung nur 40% der Fläche ausmacht. Während des Beregnungsexperimentes flossen 60.15 l/m² oder 71.46% von 84.17 mm Niederschlag in der Stunde ab.

Tab. 2: Der Einfluß der Beweidung von Almflächen auf das Abflußgeschehen bei Beregnungsversuchen

a) abflußfördernd durch Bodenverdichtung

Ort	Fläche Nr. Jahr	Geologische Unterlage	Höhe ü.NN m (Stufe)	Neigung %	Vegetation (Deckung %)	Beregnung Dauer (min)	Beregnung Menge (mm/h)	Abfluß Beginn (min)	Abfluß Σ (l/m²)	Abfluß %	Abtrag Σ (kg)	Abtrag Menge (g/l)
Hohe Reiden Wallack-Haus Großglockner	1 1978	Moränenschotter (Egesen Std.)	ca. 2420 (alpin)	28-30	*Curvuletum* (93)	60	74.60	2.00	68.20	91.42	0.887	0.13
Plankensteinalm Rottach Tegernsee	3 1975	spätglaziale Stausedimente	1304 (montan)	20	Alpenampfer-Lägerflur (100)	60	89.00	6.00	56.00	62.9	0.056	0.01
Halblechgebiet Füssen	II/5 1981	Hangschutt (Flysch)	ca. 1080 (submont.)	22	Almweide (100)	60	100.0	8.00	68.00	68.00	-	-

b) abflußverzögernd infolge Reliefspeicherung

Wallack-Haus Großglockner	2 1977	Moränenschotter (Fernaustadium)	2293 (alpin)	65	*Curvuletum* (95)	60	90.91	10.00	34.70	38.17	0.278	0.08
Plankensteinalm Rottach Tegernsee	1 1975	quart. Schotter (Liaskalke)	1304 (montan)	45	Frauenmantel-Kammgrasweide (Waldanfl. 100)	60	82.00	12.00	23.80	27.8	0.114	0.05
Rauhalm Lenggries Bad Tölz	2 1976	Moränenschotter (Lias)	1397 (montan)	40-42	Borstgrasrasen	60	91.00	12.00	11.20	13.7	0.022	0.02
Rosengasse Bayrischzell	1 1979	Hangschutt (Plattenkalk)	1050 (submont.)	20	Almweide	60	98.00	7.00	37.40	38.16	-	-
Rosengasse Bayrischzell	4 1979	Hangschutt (Plattenkalk)	1060 (submont.)	32	Almweide	60	81.00	11.00	28.80	35.56	-	-

V. Die Beweidung der Hänge macht sich in den meisten Fällen abflußfördernd, in einigen aber auch abflußverzögernd bemerkbar. Die abflußfördernde Wirkung tritt besonders auf mäßig geneigten Hängen infolge der Bodenverdichtung ein. Dies zeigte sich deutlich bei Fläche 1 des Versuchsjahres 1978 (siehe Tab. 2 und Abb. 5a). Die abflußverzögernde Wirkung der Beweidung entsteht dadurch, daß auf steileren Hängen durch Viehtritt meist ein ausgeprägtes Relief entsteht. In zahlreichen Mulden kann das Regen- und Abflußwasser gesammelt und zurückgehalten werden sowie z.T. versickern. Diese Art der Reliefspeicherung konnte besonders deutlich bei Versuch 2 des Jahres 1977 beobachtet werden (siehe Tab. 2 und Abb. 5b).

Trotz starker Neigung (65%) und hoher Regenintensität (90.91 mm/h) setzte der Oberflächenabfluß erst nach 10 Minuten ein. Nur 3470 l oder 38.17% des Niederschlages kamen auf der gut bewachsenen Fläche zum Abfluß. Beide Möglichkeiten waren auch bei Beregnungsversuchen auf steilen Weideflächen im Kalkalpin der Bayerischen Alpen zu beobachten (siehe Tab. 2).

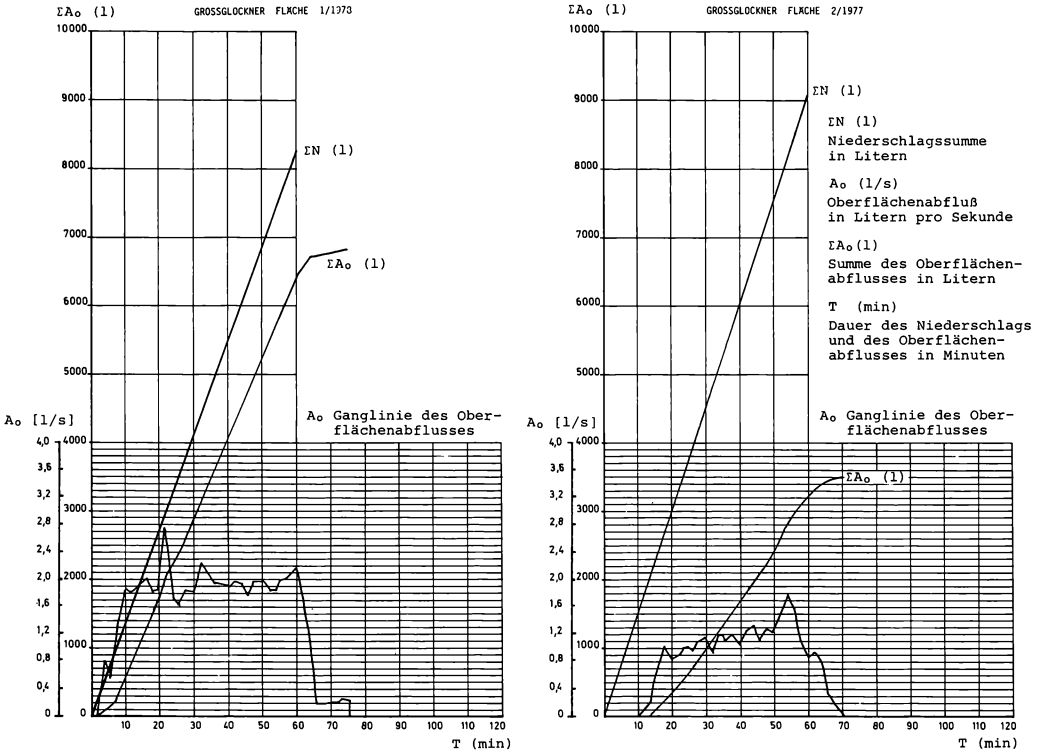


Abb. 5: Der Einfluß der Beweidung von Almflächen auf das Abflußgeschehen, dargestellt an zwei Abflußganglinien.
a) abflußfördernd durch Bodenverdichtung (1/1978)
b) abflußverzögernd durch Reliefspeicherung (2/1977).

In vielen Fällen konnte festgestellt werden, daß nur bei Starkregen auf steilen Hängen geringere Oberflächenabflüsse auftraten als auf weniger stark geneigten mit gleicher Vegetationsdichte, ähnlich BLÜMEL u. KLAGHOFER (1980). Dieses Verhalten ist nicht immer auf die Reliefspeicherung zurückzuführen.

So liegen z.B. die Abflußwerte 1978 auf den mit 68-70% geneigten Flächen 2 und 3 deutlich unter denen der nur mit 28-31% geneigten Flächen 1 und 8. Alle vier Versuchsflächen sind jedoch bei gleichem Bewuchs ziemlich eben. Gestützt auf Untersuchungen von SCHÄFER (1981) kann als zweite Ursache für dieses verschiedenartige Abflußverhalten das unterschiedliche Infiltrationsvermögen infolge ungleichen Bodenaufbaues angenommen werden.

Die höchsten Oberflächenabflüsse waren während beider Versuchsreihen auf den Flächen 1 und 8 des Jahres 1978 zu verzeichnen. Die Ursache dafür sind alle bisher erwähnten Faktoren. Besonders wirksam waren plattige Struktur bzw. Stauzone im Untergrund, größter Anteil ebener Flächen und damit nicht vorhandene Reliefspeicherung sowie Oberflächenverdichtung durch Viehtritt. Letztere wird bei Fläche 8 verstärkt durch die Verwendung dieses Hanges als Skipiste. Bei anderen vergleichbaren Beregnungsversuchen konnte festgestellt werden, daß Almflächen, die im Winter als Skipiste genutzt werden, weitaus höhere Oberflächenabflüsse aufweisen als Almflächen ohne Skibetrieb. SCHAUER (1981) führt dies u.a. auf die stärkere Bodenverdichtung durch Skifahrer und Pistengeräte sowie auf Eisbildung zurück. Die Folgen sind Minderung der Durchwurzelungstiefe und des Wasserspeichervermögens. Tab. 3 und Abb. 6 (a und b) verdeutlichen diese Erscheinung. Danach betragen prozentual ausgedrückt die Oberflächenabflüsse auf Almflächen mit Pistennutzung im Durchschnitt 67.5% eines Starkregens von durchschnittlich 81.27 mm/h, während auf Almflächen ohne Skipistennutzung durchschnittlich 28.12% von einem Niederschlag derselben Intensität abflossen. Die Steigerung im Abfluß beträgt danach 140%.

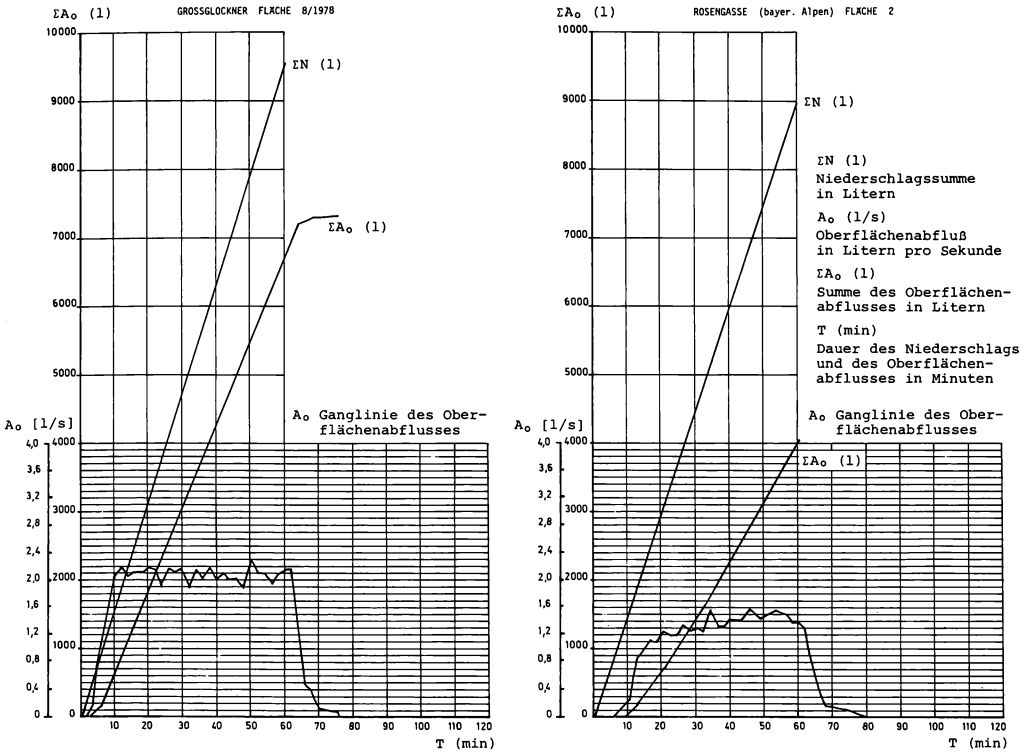


Abb. 6: Vergleich zweier Abflußganglinien auf Almweideflächen
a) mit Skipistennutzung (8/1978)
b) ohne Skipistennutzung (Rosengasse/Bayer. Alpen, Fläche 2).

Hänge mit fossilen Massenbewegungen wiesen die geringsten Abflüsse auf. Hier sorgten Einlagerungen von z.T. grobblockigem Verwitterungsschutt für eine relativ schnelle Versickerung des Wassers in die Tiefe.

Auf allen Flächen im *Curvuletum* an der Großglocknerstraße erfolgte während der Abflußperioden ein Bodenabtrag (siehe Tab. 1). Er war mit durchschnittlich 1.35 kg/100 m² ausnahmslos sehr gering. Je nach Dichte der Vegetationsdecke machen sich jedoch feine Unterschiede bemerkbar. Der relativ hohe Abtrag auf Fläche 5 des Jahres 1977 mit 4.301 kg/100 m² ist auf das weitgehende Fehlen dieses natürlichen Schutzes zurückzuführen. Der Abtrag erfolgte bei allen Flächen zu Beginn der Abflußperiode, da in dieser Phase feine Bodenteilchen von den Tropfen losgeschlagen und mit bereitliegendem Verwitterungsmaterial abgespült werden können. Im weiteren Verlauf verhinderte dann jedoch die Oberflächenverspülung sowie ein Wasserfilm auf der Oberfläche einen größeren Abtrag.

4. Zusammenfassung

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß sich die bei den Abfluß- und Abtragsmessungen im *Curvuletum* an der Großglocknerstraße gewonnenen Werte recht gut in die bisher in anderen Rasengesellschaften verschiedener Höhenstufen erzielten Ergebnisse einfügen. Die geologische Unterlage ist dabei von untergeordneter Bedeutung. Zur Hauptsache wird das Abfluß- und Abtragsgeschehen auch in Grasland-Ökosystemen von der Vegetation bestimmt. Erst in zweiter Linie und in Abhängigkeit vom Bewuchs machen sich die Bodenverhältnisse bemerkbar.

Tab. 3: Der Einfluß der Skipistennutzung von Almweideflächen auf das Abflußgeschehen bei Beregnungsversuchen

a) Almweideflächen mit Skipistennutzung

Ort	Fläche Nr. Jahr	Geologische Unterlage	Höhe ü. NN m (Stufe)	Neigung %	Vegetation (Deckung %)	Beregnung Dauer (min)	Beregnung Menge (mm/h)	Abfluß Beginn (min)	Abfluß Σ (l/m²)	Abfluß %	Abtrag Σ (kg)	Abtrag Menge (g/l)
Hohe Reiden Wallack-Haus Großglockner	8 1978	Moränenschotter (Egesen Std.)	2387 (alpin)	31	*Curvuletum* (95)	60	88.74	2.30	73.40	82.71	1.395	0.19
Fellhorn Oberstdorf	30 1980	Moränenschotter, Hangschutt (Flysch)	1680 (subalp.)	35	alpine, z.T. horstbildende Rasenges. (100)	60	100.0	7.00	63.10	63.10	-	-
Unt. Firstalm Spitzing	2 1979	Hangschutt (Liasfleckenmergel	1330 (montan)	54	Almweide (Skipiste)	60	90.00	5.00	72.70	71.00	-	-
Grasgehrenalpe Allgäuer Alpen	5(II) 1975	Hangschutt (Flysch)	1450 (montan)	16	Kälberkropf - Hahnenfuß (100)	60	95.00	11.00	71.80	75.60	0.215	0.03
Hohe Mut Obergurgl (Tirol)	18 (IIa) 1979	Moränen- u. Hangschutt, Gneise, Glimmerschiefer)	2100 (subalp.)	21	subalpine Rasengesellschaften (80)	60	32.60	6.00	14.70	45.09	-	-

b) Almweideflächen ohne Skipistennutzung

Plankensteinalm Rottach Tegernsee	2 1975	spätglaziale Stausedimente	1304 (montan)	25	Goldpippau-Kammgrasweide (100)	60	96.00	10.00	31.80	33.10	0.27	0.04
Rosengasse Bayrischzell	2 1979	Hangschutt (Plattenkalk)	1050 (submont.)	20	Almweide (unveränderter Skipistenrandbereich)	60	85.00	11.00	28.30	33.30	-	-
Rosengasse Bayrischzell	3 1979	Hangschutt (Plattenkalk)	1060 (submont.)	30	Almweide (s.o.;	60	78.00	10.00	26.00	33.30	-	-
Rosengasse Bayrischzell	5 1979	Hangschutt (Plattenkalk)	1080 (submont.)	55	Almweide (s.o.;	60	68.00	8.00	8.70	12.8	-	-

Die durch künstliche Beregnungen hervorgerufenen Wassergehaltsänderungen in den Böden der alpinen Grasheide weisen, wie dies auch schon KÖRNER et al. (1980) bemerkten, auf eine mehr oder weniger ausgeglichene Wasserbilanz hin. Der Sickerungsprozeß bis 22 cm Tiefe war in den meisten Fällen bereits fünf Stunden nach Beendigung des simulierten Starkregens abgeschlossen, die Wassergehalte lagen z.T. nur mehr geringfügig über den Ausgangswerten.

Zur Erhöhung der Oberflächenabflüsse führen neben natürlichen Bodenbewegungen die Beweidung und in noch stärkerem Maß die Nutzung als Skipiste. Bei Schneeschmelze und/oder Starkniederschlägen kann es zu Störungen im Wasserhaushalt kommen, was oberflächliche und tiefgreifende Massenbewegungen zur Folge haben kann.

Literatur

BLÜMEL F., KLAGHOFER E., 1980: Die Abfluß- und Versickerungsverhältnisse an einem Grasheidenhang beim Wallackhaus. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 3: 265-276.

BUNZA G., 1978: Vergleichende Messungen von Abfluß und Bodenabtrag auf Almflächen des Stubnerkogels im Gasteiner Tal. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 2: 315-334.

BUNZA G., DEISENHOFER H.-E., KARL J., PORZELT M., RIEDL J., 1984: Eine transportable Erosionsmeßanlage. Schriftenr. DVWK: im Druck.

KARL J., TOLDRIAN H., 1973: Eine transportable Beregnungsanlage für die Messung von Oberflächenabfluß und Bodenabtrag. Wasser Boden 25: 1-2.

KARL J., PORZELT M., 1977/78: Erosionsversuche mittels einer transportablen Beregnungsanlage. Ber. Landw. 55: 606-611.

KARL J., 1978: Der Einfluß von Standort und Bodennutzung auf Oberflächenabfluß und Bodenabtrag. Schriftenr. DVWK 40: 268-282.

KÖRNER C., WIESER G., GUGGENBERGER H., 1980: Der Wasserhaushalt eines alpinen Rasens in den Zentralalpen. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 3: 243-264.

SCHÄFER R., 1981: Möglichkeiten der Bilanzierung und Minderung der Bodenerosion und der Oberflächenabflüsse von landwirtschaftlichen Nutzflächen. Informationsber. Bayer. LA Wasserwirtschaft München 6: 107 S.

SCHAUER T., 1981: Vegetationsveränderungen und Florenverlust auf Skipisten in den bayerischen Alpen. Jahrb. Ver. Schutze Bergwelt 46: 149-179.

WOLFSEGGER M., POSCH A., 1980: Der Wasserhaushalt von Böden am Südhang des Hochtores (Hohe Tauern). Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern [Innsbruck (Wagner)] 3: 223-242.

Adresse

Dr. Günther Bunza
Bayerisches LA für Wasserwirtschaft
Lazarettstr. 67

D-8000 München 19

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

CO_2-Gaswechsel von Rhododendron ferrugineum an der alpinen Waldgrenze

Rolf Siegwolf und Alexander Cernusca

During a time span of 2 years respiration and photosynthesis of a *Rhododendron ferrugineum* canopy on the Mount Patscherkofel near Innsbruck were analysed year round. With the help of a fully climatized chamber, the CO_2 gas exchange was measured by an infrared gas analyzer. First, the factorial dependency (temperature, radiation intensity, humidity) of the CO_2 gas exchange throughout the snow free seasons is discussed. A clearly seasonal dependency of the photosynthetic capacity showed up in the study. The maximal photosynthesis was measured in late summer. The optimal temperature at the beginning of the growing season lies between 5 °C and 25 °C and towards the end of the season only between 10 °C and 15 °C. In this plant a dependency of the photosynthetic capacity on the humidity of the air could not be found. Gas exchange measurements on the stems showed that, because of their own photosynthetic capacity, the CO_2 output during the day is reduced up to 95%. Using these factorial dependency curves and the structural features of the canopy, a mathematical model was set up. This model enables the computation of the CO_2 balance also considering the soil respiration. To test the model a canopy of *Rhododendron ferrugineum* was enclosed in a canopy measuring chamber, and the CO_2 balance could be measured directly. A comparison of the results showed a definable concurrence of the two methods.

Atmung, Bestandesstruktur, Boden, CO_2-Bilanz, Ericaceae, Feuchte, Licht, MAB 6, Mikroklima, Modellierung, Österreich, Photosynthese, Rhododendron ferrugineum, Temperatur, Zwergstrauchheide.

1. Einführung

Als Beitrag zum Internationalen Biologischen Programm wurden in den Jahren 1969 bis 1976 im Rahmen des IBP-Projektes 'Zwergstrauchheide Patscherkofel' auf dem Patscherkofel bei Innsbruck zwischen 1980 m und 2200 m Meereshöhe an *Loiseleurea*- und Vaccinien-Beständen intensive pflanzenökologische Untersuchungen durchgeführt (LARCHER 1977). Seit 1980 werden diese Untersuchungen im Rahmen des Österreichischen MAB-6-Hochgebirgsprogrammes durch CO_2-Gaswechselmessungen an *Rhododendron ferrugineum*-Beständen fortgesetzt.

An *Rhododendron ferrugineum* wurden bereits zahlreiche ökophysiologische Untersuchungen in Innsbruck durchgeführt. Die meisten und gründlichsten Untersuchungen betreffen den Wasserhaushalt, die Frosthärte und Resistenzfragen (PISEK, CARTELLIERI 1933; ULMER 1937; PISEK, SCHIESSL 1947; LARCHER 1957, 1963, 1972). Das Photosynthesevermögen und die Atmung von *Rhododendron ferrugineum* wurde von CARTELLIERI bereits 1935 nach der Titrationsmethode im Jahresgang in situ gemessen. PISEK u. KNAPP (1959) untersuchten die Atmungsintensität von *Rhododendron ferrugineum* an abgeschnittenem Material, wobei die konduktometrische Methode zur Anwendung kam. Von TRANQUILLINI (1969, 1970) und CALDWELL (1970) wurde mit dem Infrarotgasanalysator (IRGA) die Beeinflussung der Photosyntheseleistung von *Rhododendron ferrugineum* durch starken Wind an eingetopften Pflanzen im Windkanal untersucht. Der Einfluß der Wärme und das Reaktivierungsvermögen der Photosynthese nach scharfen Frösten wurde von TRANQUILLINI u. MACHL (1971) an abgeschnittenem und im Wasser aufgefrischtem Material untersucht.

Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war es, durch Messung der Faktorenabhängigkeit der Photosynthese und Atmung der einzelnen oberirdischen Bestandesteile (Blätter, Achsen) und der Bodenatmung im Tages- und Jahresgang ein mathematisches Modell des CO_2-Gaswechsels des Ökosystems *'Rhododendron ferrugineum'* auszuarbeiten (vgl. Abb. 1). Die Faktorenabhängigkeiten wurden am natürlichen Standort an völlig intaktem Pflanzenmaterial mit einer vollklimatisierten Gaswechselküvette aufgenommen. Zur Überprüfung des CO_2-Gaswechselmodells wurden ganze Bestände einküvettiert und so auf direktem Weg die CO_2-Bilanz gemessen. Im folgenden werden erste

Ergebnisse der CO_2-Gaswechselmessungen dargestellt. Am Beispiel eines Hochsommertages wird die Berechnung der CO_2-Bilanz und die Überprüfung des Modells durch Direktmessung des CO_2-Flusses beschrieben. Durch diese Untersuchungen soll - als Beitrag zum Österreichischen MAB-6-Hochgebirgsprogramm - neben der Belastung von *Rhododendron*-Beständen durch 'natürliche Streßfaktoren', wie z.B. extreme Temperaturverhältnisse, trockene Luft und hohe Windgeschwindigkeit, vor allem auch die Belastung durch anthropogene Einflüsse wie touristische Aktivitäten (Schipistenphänomene) analysiert werden.

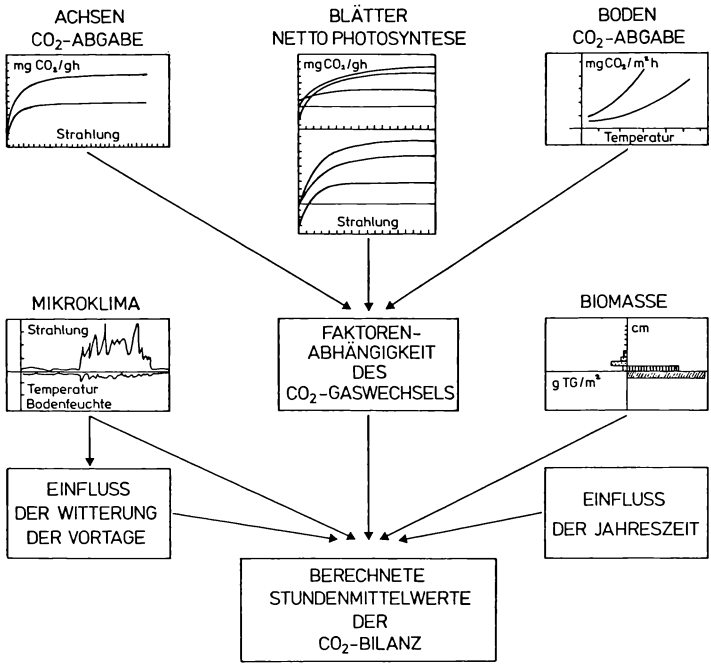


Abb. 1: Schema für die Berechnung der Stundenmittelwerte der Photosynthese der Blätter und der CO_2-Freisetzung der oberirdischen Bestandesteile und des Bodens nach einem einfachen mathematischen Modell.
Die Stundenmittelwerte des CO_2-Gaswechsels werden auf Grund von mikrometeorologisch registrierten Stundenmittelwerten der Bestandes- und Bodentemperatur, der Bodenfeuchtigkeit sowie der Strahlungsintensität unter Berücksichtigung der Bestandesstruktur, des Vorwetters und der Vegetationsentwicklung über die experimentell ermittelten Faktorenabhängigkeitskurven der Nettophotosynthese sowie der Bestandes- und Bodenatmung berechnet.

2. Methodik

2.1 Versuchsgelände

Die Untersuchungen wurden in der Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck in den Tiroler Zentralalpen durchgeführt. Der Patscherkofel, eine 2230 m hohe Bergkuppe, steht am Eingang zum Wipptal, dem Durchbruchstal für den häufig und sehr intensiv auftretenden Süd-Föhn (CERNUSCA 1976). In einer Meereshöhe zwischen 1920 m und 1950 m befindet sich hier in Nordwest-Exposition der Alpengarten der Universität (genauere Beschreibung bei GAMS 1937 und PISEK 1964). In diesem eingezäunten Gelände können wissenschaftliche Geräte ungefährdet und leicht überwachbar aufgestellt werden. Für die hier im Alpengarten vorhandenen *Rhododendron*-Bestände wurden bereits im Rahmen des IBP-Programmes umfangreiche Bestandesstruktur-, Mikroklima- und Energiehaushaltsuntersuchungen durchgeführt (CERNUSCA 1976).

2.2 Versuchsmaterial

Rhododendron ferrugineum gehört zu den immergrünen Ericaceen-Zwergsträuchern mit einer Bestandeshöhe zwischen 50 und 80 cm und offenem Bestandesaufbau. *Rhododendron* ist meist in Mulden und an windgeschützten Standorten verbreitet, wo ein sicherer Schneeschutz während des Winters für die Pflanze gewährleistet ist.

Bei den CO_2-Gaswechselmessungen wurde besonders darauf geachtet, daß die Pflanzen nur natürlichen klimatischen Bedingungen vor den Untersuchungen ausgesetzt waren. So wurde nur völlig intaktes und unverletztes Pflanzenmaterial zu den Untersuchungen herangezogen. Zur Bestimmung der Faktorenabhängigkeit des CO_2-Gaswechsels wurden die Pflanzen nur einer einzigen Meßserie unterzogen und anschließend abgeerntet, die Blattfläche bestimmt und zur Bestimmung der Trockensubstanz bei 80 °C getrocknet.

2.3 Faktorenabhängigkeit von Photosynthese und Atmung

Die Faktorenabhängigkeit der Photosynthese wurde mit einer vollklimatisierbaren Meßkammer bestimmt (Sirigor Siemens, Erlangen). Die Luftfeuchtigkeit wurde mit Lithiumchlorid-Feuchtefühlern in der Kammer überwacht. Die Luftfeuchtigkeit wurde über Peltier-gekühlte Wasserdampfabscheider im Haupt- und Nebenschluß eingestellt (nähere Beschreibung der Anlage bei KOCH et al. 1968; KERNER, KOCH 1975). Sämtliche pneumatische Verbindungen wurden mit beheizten und temperaturisolierten PVC-Schläuchen mit Innendurchmessern von 6 bis 10 mm hergestellt. Die Meßanlage arbeitete im 'offenen Prüfgasverfahren'. Die CO_2-Messungen erfolgten mit einem IRGA im Differenzverfahren (UNOR 5 Maihak, Hamburg), mit einem Meßintervall von 3 Minuten. Über der CO_2-Gaswechsel-Küvette wurde eine Quecksilberdampflampe als Kunstlichtquelle montiert (Powerstar HQL-T 400 Osram). Die Lichtintensität wurde mit einem Photonenstrommeßfühler (Li-Cor Lincoln, Nebraska), die Blatt- und Achsentemperaturen wurden mit Kupfer-Konstantan-Thermoelementen (SWG 48 Dural - N.S.W., Australia) gemessen. Sämtliche Meßdaten wurden über einen 12-Kanal-Punkteschreiber (PM 8736, Philips) registriert. Parallel dazu wurden die Daten mit einer automatischen Datenerfassungsanlage (Entwicklung A. Cernusca) auf Kassette gespeichert und von dieser Kassette über ein Interface (Entwicklung R. Siegwolf) an einem Tischcomputer (Commodore 4032, USA) ausgewertet (Berechnung des CO_2-Gaswechsels, der Transpiration und der Austauschwiderstände). Für die späteren Modellrechnungen wurden die ausgewerteten Meßdaten schließlich in der Datenbank des Österreichischen MAB-Hochgebirgsprogrammes am Rechenzentrum der Universität abgespeichert (vgl. CERNUSCA, DECKER 1984).

Die klimatisierbare Gaswechselküvette bot die Möglichkeit, die Einflußgrößen Strahlung, Temperatur und Luftfeuchtigkeit in weiten Grenzen beliebig zu variieren. Die Faktorenabhängigkeit der Photosynthese wurde so ermittelt, daß nur eine der drei Einflußgrößen variiert und die anderen beiden konstant gehalten wurden. Gegenüber der sonst gebräuchlichen Methode, die Faktorenabhängigkeit aus zahlreichen Tagesgängen des CO_2-Gaswechsels auf statistischem Wege zu ermitteln, bot dieses Verfahren folgende wesentliche Vorteile:

I. konnten auf diesem Wege auch CO_2-Gaswechselmeßwerte für relativ selten im Freiland auftretende Faktorenkombinationen gewonnen werden. Gerade diese Randbereiche der Faktorenabhängigkeitskurven können nur sehr schwer auf Grund von gemessenen Tagesgängen mit ausreichender statistischer Sicherheit ermittelt werden.

II. konnten auf diesem Wege Schwierigkeiten, die durch ein zu träges Reagieren der Feuchteregelung der verwendeten CO_2-Gaswechselküvette auftreten, weitgehend vermieden werden.

Für Blätter und Achsen wurde im wesentlichen das gleiche Verfahren angewandt. Die Temperaturabhängigkeit der Dunkelatmung wurde nur nachts aufgenommen. Dies ist unbedingt zu beachten. So haben Versuche an *Rhododendron* gezeigt, daß die Dunkelrespiration bei Tag einen um rund 60% höheren Wert als in der Nacht aufweist. Auch für *Carex curvula* hat KÖRNER (1982) festgestellt, daß bei Tag die Dunkelatmung unter gleichen Bedingungen nahezu doppelt so groß wie in der Nacht ist.

2.4 Bestandesstruktur und Lichtextinktion

Die Bestandesstruktur wurde nach der Methode des stratifizierten Abschneidens erfaßt (MONSI, SAEKI 1953). Dabei wurden mehrere Flächen von 60 cm x 70 cm abgeerntet. Die Proben wurden in Blätter, verholzte und grüne Achsen und an der Pflanze anhaftendes totes Material aufgetrennt. Zur Bestimmung des Blattflächenindexes (BFI) wurde aus den Proben der Umrechnungsquotient Oberfläche/Trockengewicht bestimmt. Die projizierte Fläche der Blätter wurde mit einem Planimeter (LI-3100 area meter Li-Cor, Lincoln, Nebraska - USA) und die der Achsen durch Berechnung aus Länge x Durchmesser ermittelt.

2.5 Mikroklima

Neben der Faktorenabhängigkeit des CO_2-Gaswechsels im Tages- und Jahresgang und der Bestandesstruktur bilden detaillierte und kontinuierlich über zwei Jahre hindurch durchgeführte Mikroklimamessungen an einem ungestörten *Rhododendron*-Bestand im Alpengarten auf dem Patscherkofel die Grundlage für die Berechnung der CO_2-Bilanz nach dem von uns entwickelten Modell. Über eine automatische Datenerfassungsanlage (Entw. A. Cernusca) wurden dabei folgende Mikroklimagrößen erfaßt: Profil der Luft- und Bodentemperatur (Thermoelemente), Globalstrahlung (Sternpyranometer Schenk, Wien), Bodensaugspannung (Tensiometer).

2.6 Modellmäßige Berechnung des CO_2-Gaswechsels des Gesamtbestandes

2.61 Photosynthese und Atmung der oberirdischen Bestandesteile
Grundlage für die Berechnung der CO_2-Umsätze der oberirdischen Bestandesteile bildeten folgende Parameter:

- Verlauf der Bestandestemperatur im Tages- und Jahresgang
- Verlauf der Globalstrahlung über dem Bestand
- Witterungsverlauf während der Vegetationsperiode
- Veränderung der Bestandesstruktur im Jahresverlauf
- Funktioneller Zusammenhang zwischen Bestandesstruktur und Strahlungsextinktion
- Faktorenabhängigkeit der Nettophotosynthese (Temperatur, Strahlung, Luftfeuchtigkeit) der Blätter und grünen Achsen in Abhängigkeit von Bestandeszusammensetzung, Witterungscharakter und Zeitpunkt während der Vegetationsperiode
- Temperaturabhängigkeit der Atmung der oberirdischen Bestandesteile in Abhängigkeit von Bestandeszusammensetzung, Witterungscharakter und Zeitpunkt während der Vegetationsperiode.

2.62 Bodenatmung
Grundlage für die Berechnung der Bodenatmung bildeten folgende Parameter:

- Verlauf der Bodentemperatur im Tages- und Jahresgang
- Verlauf der Bodenfeuchtigkeit während der Vegetationsperiode
- Faktorenabhängigkeit der Bodenatmung (Bodentemperatur, Bodenfeuchtigkeit) im Verlauf der Vegetationsperiode.

Die modellmäßige Berechnung von Photosynthese und Atmung des Gesamtbestandes wurde auf Grund von Stundenmittelwerten durchgeführt, die zu Tages-, Monats- und Jahresbilanzen aufaddiert wurden.

2.7 Überprüfung der aus den Faktorenabhängigkeitskurven errechneten CO_2-Bilanz des Gesamt-Bestandes

Zur Überprüfung der Ergebnisse der oben dargestellten modellmäßigen Berechnung der Photosynthese und Atmung der oberirdischen Bestandesteile und der Bodenatmung wurde ein ganzer *Rhododendron*-Bestand in eine eigens dafür konstruierte CO_2-Gaswechsel-Meßkammer eingeschlossen. Eine ähnliche Meßkammer wurde von SCHWARZKOPF (1978) im Zusammenhang mit Bodenatmungsmessungen eingesetzt. Die von uns verwendete Meßkammer (Länge 160 cm, Breite 110 cm, Höhe 70 cm) bestand aus einem Stahlrohrgerüst, über welches eine Lupolenfolie gespannt wurde. Seitlich wurden Stahlbleche ca. 10 cm tief in den Boden gerammt, an welche die Folie festgeklebt wurde. An der Frontseite der Kammer wurde ein Gebläse montiert, über welches die Luft aus 2 m Höhe angesogen und in die Kammer gedrückt wurde. Mittels eines Anemometers konnte der Luftdurchsatz durch die Kammer kontinuierlich registriert werden. An der Rückseite der Meßkammer diente eine Öffnung von 15 cm Durchmesser als Luftaustritt. Durch Messung der CO_2-Differenz zwischen Eingang und Ausgang der Követte konnte der gesamte CO_2-Input-Output des eingeschlossenen Ökosystems direkt gemessen werden.

Es wurde darauf geachtet, daß ein Bestand nie länger als 2-3 Tage eingeschlossen war. Auf Grund der Kammergröße war eine Klimatisierung unter den schwierigen Umweltbedingungen im Gebirge nicht realisierbar. Um den Treibhauseffekt zu umgehen, wurde nur bei bedecktem und regnerischem Wetter mit diesem System gearbeitet; bei schönem Wetter wurde die Lupolenfolie sofort entfernt. Mit dieser Követte war es somit nur bei bedecktem und regnerischem Wetter möglich, die Hochrechnungsergebnisse des CO_2-Gaswechsel-Modells zu überprüfen. Trotz dieser Einschränkungen konnte diese Verifizierungsmethode immerhin an 62 Tagen der Vegetationsperioden 1980 und 1981 eingesetzt werden.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Bestandesstruktur und Lichtklima im Bestand

In Abb. 2 sind die Biomasseschichtung, der kumulative Blattflächenindex und das Lichtklima des untersuchten *Rhododendron ferrugineum*-Bestandes dargestellt. Es ergibt sich ein zweischichtiger Bestandesaufbau: Im oberen Bestandesabschnitt besteht der größte Teil der Biomasse aus Blättern, wogegen in den unteren Bestandesschichten die Achsen den Hauptteil der Biomasse ausmachen. Die starke Strahlungsabschwächung in der obersten Bestandesschicht ist auf die große Blattmasse in dieser Schicht zurückzuführen. Bei einem BFI von 2.65 ergibt sich für die photosynthetisch aktive Strahlung ein mittlerer Extinktionskoeffizient von 1.05.

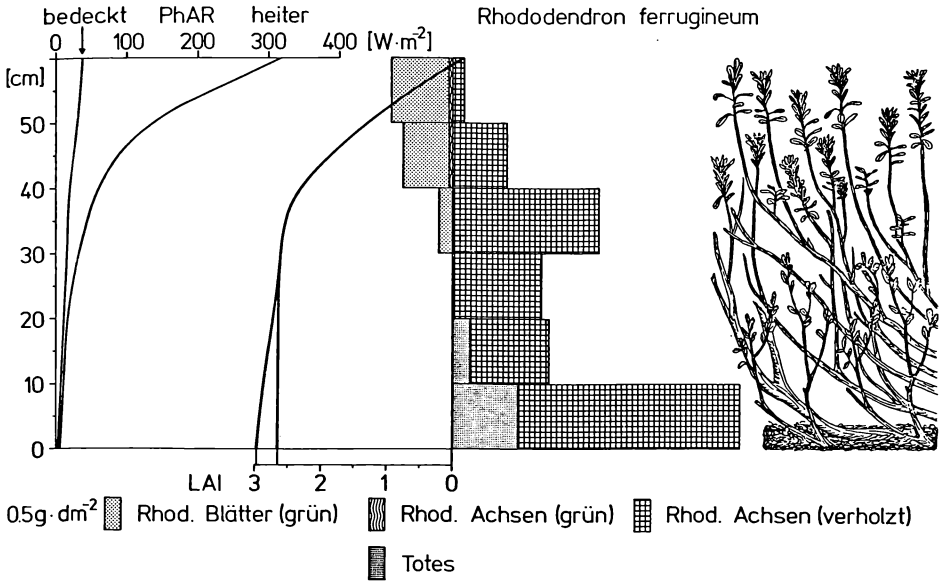


Abb. 2: Biomasseschichtung, kumulativer Blattflächenindex (LAI) und Strahlungsextinktion des untersuchten *Rhododendron ferrugineum*-Bestandes.

3.2 Faktorenabhängigkeit der Nettophotosynthese der Blätter

3.21 Lichtabhängigkeit

In Abb. 3 ist die Lichtabhängigkeit der Photosynthese für drei verschiedene Zeitpunkte während der Vegetationsperiode (Frühjahr, kurz nach dem Ausapern; Sommer, nach Abschluß der Austriebphase; Spätherbst) dargestellt. *Rhododendron ferrugineum* ist bei 720 µmol/m² · s Photonenstromdichte lichtgesättigt, was etwa einem Drittel der maximalen Lichtintensität am Standort entspricht. Dieser Wert liegt etwas höher als bei vergleichbaren Zwergsträuchern auf dem Patscherkofel. So tritt bei *Loiseleuria procumbens, Vaccinium myrtillus, Vaccinium uliginosum* und *Calluna vulgaris* bereits bei einer Photonenstromdichte von 530 µmol/m² · s Lichtsättigung auf (GRABHERR 1974; MAURER 1976; LARCHER 1977).

Eine nennenswerte Änderung der Lichtsättigungsgrenze konnte bei *Rhododendron* während der Vegetationsperiode nicht beobachtet werden. Sehr stark ändert sich dagegen das maximale Photosyntheseleistungsvermögen (Abb. 3). Vor dem Austrieb beträgt der Maximalwert der Nettophotosynthese 5 mg CO_2/dm² · h, im Sommer nach Abschluß der Austriebphase 8.5 mg CO_2/dm² · h und im Spätherbst nach den ersten Nachtfrösten nur mehr 5.5 mg CO_2/dm² · h. Diese Veränderungen werden vor allem durch jahreszeitlich bedingte Veränderungen in der Altersstruktur der Blätter hervorgerufen. Betrachtet man das Verhältnis Vorjahresblätter zu neuen Blättern, so zeigt sich, daß vor dem Austrieb nur alte Blätter vorhanden sind, wogegen nach dem Austrieb rund 60% der gesamten Blattbiomasse aus neu gebildeten Blättern aufgebaut wird. Bis zum Spätherbst steigt der Anteil der neu gebildeten Blätter auf 80% an. Ein weiterer Versuch zeigte, daß die neugebildeten Blätter nach ihrer Ausreifung eine wesentlich höhere Photosyntheseleistung erbringen als die Vorjahresblätter. So betrug die maximale Photosyntheseleistung der Vorjahresblätter 5.2 mg CO_2/dm² · h, wogegen die neugebildeten Blätter 9.9 mg CO_2/dm² · h aufnahmen. Während die im Frühsommer festgestellte Steigerung des maximalen Photosynthesevermögens auf die Zunahme des Anteils der neugebildeten Blätter mit erhöhter Photosyntheseleistung zurückzuführen ist, ist die starke Depression im Spätherbst auf vorausgegangene Nachtfröste zurückzuführen, von denen sich die Pflanzen trotz nachfolgender Wetterbesserung nicht mehr erholten. Für vergleichbare Zwergsträucher konnten auf dem Patscherkofel ähnliche saisonbedingte Veränderungen des Photosynthesevermögens beobachtet werden (GRABHERR 1974; MAURER 1976).

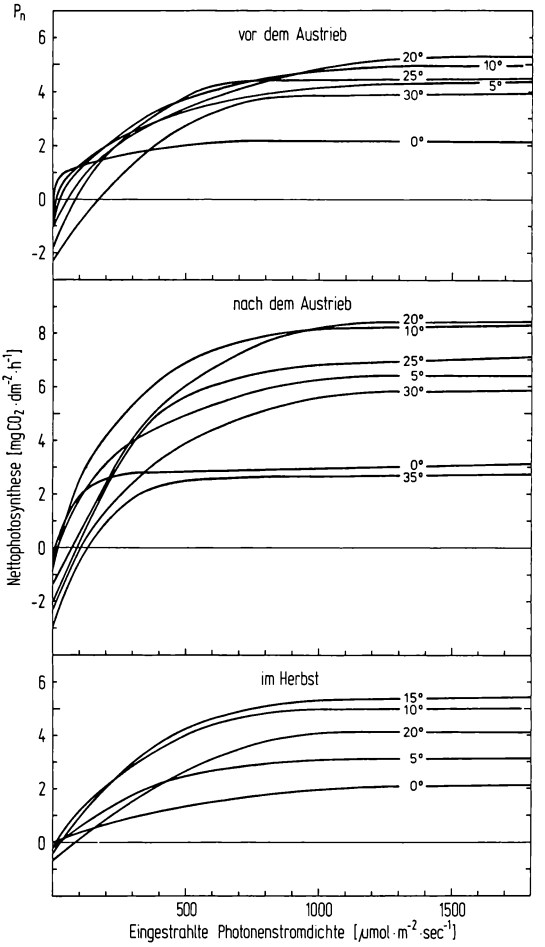


Abb. 3: Lichtabhängigkeit des CO_2-Gaswechsels von *Rhododendron ferrugineum* bei Kunstlicht am natürlichen Standort auf dem Patscherkofel in 1940 m Meereshöhe bei verschiedenen Temperaturstufen.
Die Messungen erfolgten an 3 verschiedenen Abschnitten während der Vegetationsperiode: vor dem Austrieb, nach Abschluß des Austriebs und im Spätherbst.

3.22 Temperaturabhängigkeit

Hochgebirgsökosysteme sind durch extreme Temperaturschwankungen innerhalb kurzer Zeit gekennzeichnet. Für Gebirgspflanzen ist es daher wichtig, daß sie ihre maximale Photosyntheseleistung über einen möglichst breiten Temperaturbereich erbringen können (GRABHERR 1974; LARCHER 1980, 1983; KÖRNER 1982). Für *Rhododendron ferrugineum* trifft dies eindeutig zu (s. Abb. 3). Besonders ausgeprägt ist das breite Temperaturoptimum vor der Austriebphase, wo 80% der maximalen Photosynthese über einen Temperaturbereich von 5 °C bis 25 °C erbracht werden. Im Sommer, nach der Austriebphase, geht die Temperaturoptimumbreite auf 10 °C bis 25 °C zurück.

Die geringste Breite weist das Temperaturoptimum im Herbst auf, wo 80% der maximalen Leistung der Photosynthese nur mehr zwischen 10 °C und 15 °C erbracht wird.

Betrachtet man die an *Rhododendron*-Beständen auf dem Patscherkofel auftretende Häufigkeitsverteilung der Bestandestemperaturen, so zeigt sich, daß bei Lichtsättigung der Photosynthese Temperaturen zwischen 5 °C und 15 °C in der Zeit vom 1. Mai bis 31. Oktober am häufigsten auftreten (CERNUSCA 1976). Daraus ist ersichtlich, daß *Rhododendron ferrugineum* bezüglich des Licht- und Temperaturklimas gut an die natürlichen Standortsbedingungen angepaßt ist.

3.23 Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit

CALDWELL (1970) und TRANQUILLINI (1969, 1970) stellten durch Photosynthesemessungen an eingetopften Pflanzen im Windkanal fest, daß *Rhododendron ferrugineum* sehr empfindlich auf trockene Luft reagierte und die Stomata bald so nachhaltig geschlossen wurden, daß keine photosynthetische Aktivität mehr meßbar war. Dieses Ergebnis erschwert die Erklärung der Existenz dieser Pflanze in Föhngebieten wie z.B. auf dem Patscherkofel mit häufig sehr niedriger Luftfeuchtigkeit. Daher wurde die Wirkung trockener Luft auf die Nettophotosynthese von uns besonders sorgfältig untersucht. Aus Abb. 4 ist ersichtlich, daß sich das Photosynthesevermögen selbst bei Blattemperaturen von 30 °C und einem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft von 37 mbar (entspricht 10% relativer Luftfeuchtigkeit) nicht nennenswert verändert. Voraussetzung dafür ist jedoch, daß die Pflanzen vom Boden her gut wasserversorgt sind. Dies war an den von uns untersuchten Standorten während des ganzen Sommers gewährleistet. So ergaben Bodenfeuchtemessungen mit Tensiometern, daß die Bodensaugspannung in 10 cm Bodentiefe den Wert von -107 mbar nie unterschritt; und selbst dieser Wert wurde nur an einigen wenigen Tagen registriert.

Ökologisch gesehen ist dieses Resultat sehr sinnvoll. Wäre *Rhododendron ferrugineum* sehr empfindlich, könnte diese Pflanze in Föhngebieten wie auch z.B. auf dem Patscherkofel kaum existieren. So ergaben detaillierte Messungen von CERNUSCA (1976) gerade für die von uns untersuchten *Rhododendron*-Bestände, daß durch die offene Bestandesstruktur - verglichen mit anderen Zwergsträuchern - der Wind relativ leicht ins Bestandesinnere eindringt. Als Folge davon liegt die Luftfeuchte im Bestandesinneren kaum höher als in der Luftschicht darüber, und an Schönwettertagen werden hier Werte zwischen 35% und 50% relativer Luftfeuchtigkeit bei Temperaturen zwischen 25 und 30 °C gemessen.

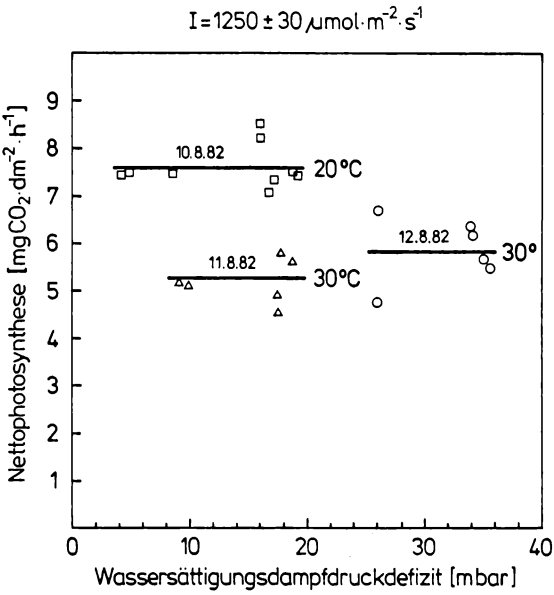


Abb. 4: Abhängigkeit der Photosynthese vom Wassersättigungsdampfdruckdefizit der Luft bei konstanter Lichtintensität und zwei verschiedenen Temperaturstufen.

3.3 Faktorenabhängigkeit des CO_2-Gaswechsels der Achsen

Zur Erstellung der CO_2-Bilanz muß auch der CO_2-Gaswechsel der Achsen bekannt sein. Daher wurden Licht- und Temperaturabhängigkeit des CO_2-Gaswechsels an verholzten und an grünen Achsen untersucht. Abb. 5 zeigt die Lichtabhängigkeit der CO_2-Abgabe bei verholzten Achsen bei 5 °C und 15 °C. Es zeigt sich, daß bereits bei geringen Lichtintensitäten der Dunkelwert der CO_2-Abgabe um 80 bis 95%

reduziert wird. Ähnliche Ergebnisse hat auch KELLER (1973) bei *Larix decidua*, *Populus tremuloides* und *Fraxinus americana* gefunden. Nach unseren Untersuchungen verhalten sich die Achsen von *Rhododendron ferrugineum* in bezug auf die Lichtausnützung ähnlich wie Schattenblätter: Bereits bei geringen Lichtintensitäten wird die maximale Photosyntheseleistung erreicht. Dieses Verhalten ist sehr günstig, da die Lichtintensität in tieferen Bestandesschichten stark reduziert ist.

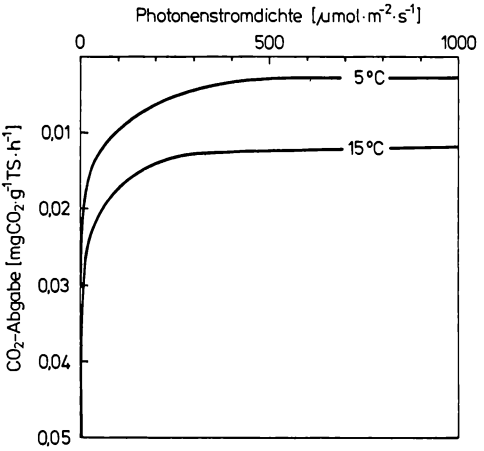


Abb. 5: Lichtabhängigkeit der CO_2-Abgabe von verholzten Achsen von *Rhododendron ferrugineum* bei zwei verschiedenen Temperaturstufen.

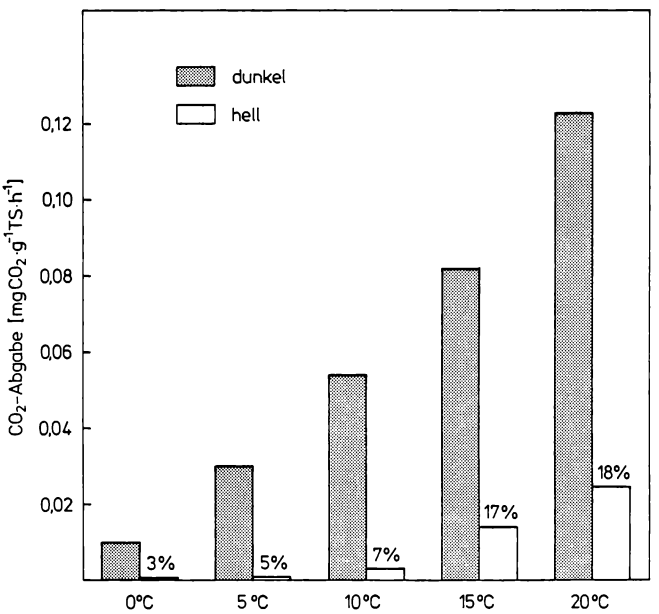


Abb. 6: Blockdiagramm der CO_2-Abgabe verholzter Achsen für fünf verschiedene Temperaturstufen.
Die schraffierte Fläche stellt die CO_2-Abgabe während der Nacht dar, die unschraffierte Fläche die CO_2-Abgabe während des Tages bei einer Lichtintensität von 500 µmol Photonen/m^2 · s.

Für die gesamte CO_2-Bilanz ist die Photosynthesefähigkeit der Achsen sehr wichtig. Da bei Tag im Bestand relativ hohe Temperaturen (kurzzeitig über 30 °C; CERNUSCA 1976) auftreten können, wird die CO_2-Abgabe der Achsen dank dem eigenen Photosynthesevermögen stark reduziert. So geben die Achsen tagsüber bei einer Lichtintensität von 100 µmol/m² · s Photonen und einer Bestandestemperatur von 15 °C sogar um 55% weniger CO_2 ab als nachts bei nur 5 °C.

Das Blockdiagramm in Abb. 6 zeigt schließlich, wie mit zunehmender Temperatur die maximale CO_2-Abgabe (Dunkelatmung) entsprechend gesteigert wird und die Reduktion der CO_2-Abgabe (im Licht) leicht zurückgeht. So wird bei 5 °C durch die Photosyntheseaktivität der Achsen der Dunkelatmungswert um 93% reduziert, bei 20 °C aber nur mehr um 82%.

3.4 Faktorenabhängigkeit der Bodenatmung

In Abb. 7 ist die Bodenatmung in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte bei verschiedenen Temperaturen dargestellt. Im wesentlichen zeigt sich hier ein ähnliches Bild wie von CERNUSCA u. DECKER (1984) für ein *Caricetum curvulae* in den Hohen Tauern festgestellt wurde: Bei Temperaturen unter 10 °C bewirkt eine Zunahme

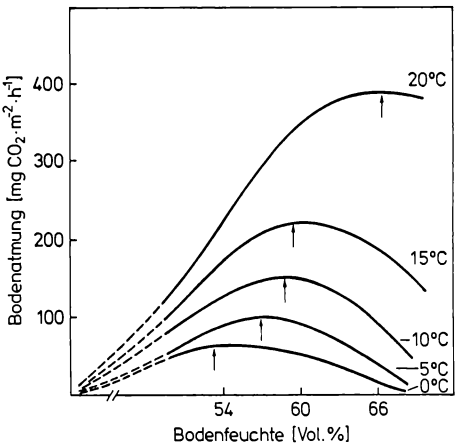


Abb. 7: Einfluß der Bodenfeuchte auf die Bodenatmung bei verschiedenen Bodentemperaturen.
Für jede Temperaturstufe ist der Bereich des Feuchteoptimums durch einen Pfeil gekennzeichnet.

der Bodenfeuchte, daß die CO_2-Freisetzung immer stärker gehemmt wird. Dies bedeutet, daß in Temperaturbereichen des Bodens unter 10 °C in den meisten Fällen nicht die Temperatur, sondern die Bodenfeuchte als limitierender Faktor wirkt. Im besonderen Maße trifft dies für die Böden auf dem Patscherkofel unter *Rhododendron*-Beständen zu, da diese meist sehr feucht sind.

3.5 Modellmäßige Berechnung der CO_2-Bilanz und Überprüfung durch Meßergebnisse der Bestandesküvette

In Abb. 8 sind die an Hand der Faktorenabhängigkeitskurven, der Bestandesstruktur und der Mikroklimadaten berechneten CO_2-Flüsse für einen hochsommerlichen Trübtag (11. August 1981) als Input-Output-Diagramm dargestellt. Durch die Nettophotosynthese (Ph_n) der Blätter werden tagsüber 7084 mg CO_2/m^2 aufgenommen. Von den oberirdischen Bestandesteilen werden davon über 24 Stunden 2228 mg CO_2/m^2 veratmet. Die Nettoprimärproduktion der oberirdischen Bestandesteile beträgt somit 4856 mg CO_2/m^2. Unter Berücksichtigung der CO_2-Freisetzung aus dem Boden (3070 mg CO_2/m^2) ergibt sich schließlich die Nettoproduktion des Ökosystems (NEP) von 1786 mg CO_2/m^2.

In Tab. 1 sind diese Hochrechnungsergebnisse den direkt mit der Bestandesküvette gemessenen CO_2-Flüssen gegenübergestellt. Die Abweichungen zwischen beiden Methoden betragen bezogen auf die Nettoproduktion des Ökosystems 14%. Zieht man die Fehlermöglichkeiten in Betracht, die bei solchen Messungen auftreten können, so ist die Übereinstimmung der beiden Methoden sehr gut.

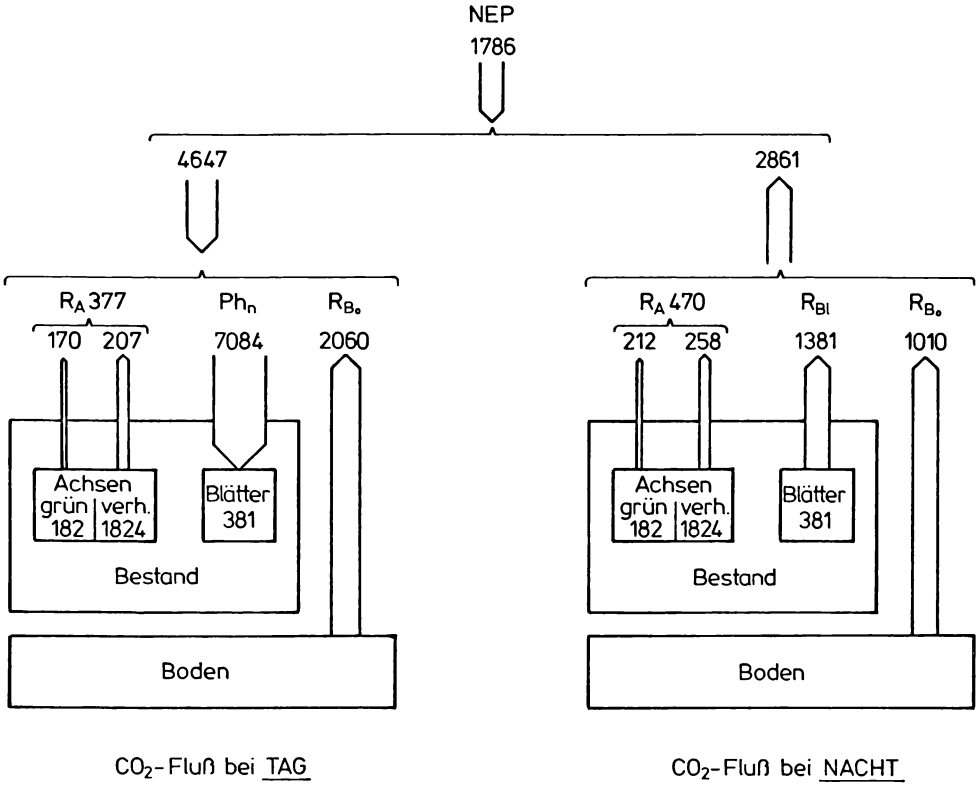


Abb. 8: Input-Output-Diagramm des CO_2-Flusses bei Tag und Nacht für die einzelnen Bestandeskomponenten des Ökosystems *'Rhododendron ferrugineum'*.
Die Zahlen in den Kästchen der Achsen und Blätter stellen die Biomasse in g/m^2 dar. Die CO_2-Flüsse bei den Pfeilen sind in mg $CO_2/m^2 \cdot d$ angegeben.

Tab. 1: Gegenüberstellung der modellmäßig berechneten und der direkt mit der Bestandeskammer gemessenen CO_2-Flüsse für einen Trübtag im Hochsommer (11. August 1981).

	Resultate des Modells		Resultate der Bestandeskammer		Differenz
	mg $CO_2/m^2 \cdot d$	%	mg $CO_2/m^2 \cdot d$	%	mg $CO_2/m^2 \cdot d$
Ph_n	7084	*100*	7423	*100*	339
Atmung der oberirdischen Pflanzenteile	2228	*31.5*	2823	*38*	595
oberirdische Nettoprimärproduktion	4856	*68.5*	4600	*62*	256
CO_2-Freisetzung des Bodens	3070	*43.3*	3070	*41*	-
NEP	1786	*25.2*	1530	*21*	256

4. Zusammenfassung und Ausblick

Die Ergebnisse der Faktorenabhängigkeit des CO_2-Gaswechsels von *Rhododendron ferrugineum* zeigen eine deutliche jahreszeitliche Abhängigkeit des Photosynthesevermögens: Vor der Austriebphase beträgt die maximale Photosyntheseleistung 5 mg $CO_2/dm^2 \cdot h$. Nach Abschluß der Austriebphase erhöht sich dieser Wert auf 8.5 mg $CO_2/dm^2 \cdot h$. Dies ist auf den Zuwachs neuer Blätter zurückzuführen, welche eine bedeutend höhere Photosyntheseleistung erbringen als die alten. Im Herbst fällt dieser Wert nach strengen Nachtfrösten wieder auf 5.2 mg $CO_2/dm^2 \cdot h$.

Das Temperaturoptimum der Photosynthese liegt vor der Austriebphase zwischen 5 °C und 25 °C und gegen Ende der Vegetationsperiode nur mehr zwischen 10 °C und 15 °C. Eine Abhängigkeit des Photosynthesevermögens von der Luftfeuchtigkeit konnte bei dieser Pflanze nicht festgestellt werden. Auf Grund des eigenen Photosynthesevermögens der Achsen wird die CO_2-Abgabe während des Tages bis zu 95% reduziert. Dies wirkt sich für die Gesamt-Bilanz des Bestandes äußerst günstig aus, da tagsüber im Bestand zeitweise hohe Temperaturen auftreten können und dadurch die CO_2-Abgabe stark erhöht würde.

An Hand der Faktorenabhängigkeitskurven und der Strukturmerkmale des Bestandes wurde ein einfaches mathematisches Modell erarbeitet. Über dieses Modell ist es möglich, auf Grund der mikrometeorologischen Daten die CO_2-Bilanz im Tages- und Jahresgang zu berechnen. Die Überprüfung des Modells erfolgt mit einer eigens dafür gebauten Meßkammer. Durch eine weitere Analyse des gesamten vorliegenden Datenmaterials soll das Modell noch weiter verbessert werden, wobei vor allem auch die im Winterhalbjahr gewonnenen Meßdaten berücksichtigt werden sollen. An Hand dieses Modells soll dann anschließend die Jahresbilanz des Kohlenstoffhaushaltes der untersuchten *Rhododendron*-Bestände berechnet werden. Schließlich soll das Modell auch noch Aussagen über die Auswirkungen anthropogener Maßnahmen (z.B. Auswirkungen der Veränderungen der Schneedeckenandauer im Bereich von Schipisten) auf den Kohlenstoffhaushalt von *Rhododendron*-Beständen ermöglichen.

Unser besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. Larcher für zahlreiche anregende Diskussionen während Planung und Durchführung der Untersuchungen.

Literatur

CALDWELL M., 1970: The effect of wind on stomatal aperture, photosynthesis and transpiration of Rhododendron ferrugineum and Pinus cembra L. Centralbl. ges. Forstw. 87(4): 193-201.

CARTELLIERI E., 1935: Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von Pinus cembra. Jahrb. wiss. Bot. 82(3)

CERNUSCA A., 1976: Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergsträuchern. Oecol. Plant. 11(1): 71-102.

CERNUSCA A., DECKER P., 1984: Respiratorische Kohlenstoffverluste und Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide. Verh. Ges. Ökol. 12: 73-88.

GAMS H., 1937: Der Patscherkofel, seine Naturschutzgebiete, und sein Alpengarten. Jb. Ver. Schutz Alpenpflanzén -tiere 9: 7-21.

GRABHERR G., 1974: Beiträge zur Ökophysiologie von Loiseleuria procumbens (L.) Desv. Diss. Univ. Innsbruck.

KELLER T., 1973: CO_2-exchange of bark of deciduous species in winter. Photosynthetica 7(4): 320-324.

KERNER H., KOCH W., 1975: Struktur und Funktion eines Assimilationsapparates einer mitherrschenden Fichte (Picea abies (L.) Karst) in einem Altbestand des Ebersberger Forstes bei München. Photosynthetica 10: 324-334.

KOCH W., KLEIN E., WALZ H., 1968: Neuartige Gaswechselanlage für Pflanzen im Laboratorium und Freiland. Siemens Z. 42: 392-404.

KÖRNER C., 1982: CO_2-exchange in the alpine sedge Carex curvula as influenced by canopy structure, light and temperature. Oecol. (Berl.) 53: 98-104.

LARCHER W., 1957: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Veröff. Ferdinandeum Innsbruck 37: 49-81.

LARCHER W., 1963: Zur spätwinterlichen Erschwerung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze. Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck 53: 125-137.

LARCHER W., 1972: Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen im Winter. Ber. Dt. Bot. Ges. 85(7/9): 315-327.

LARCHER W., 1980: Klimastreß im Gebirge - Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen. Rheinisch-Westf. Akad. Wiss. Vortr. N 291.

LARCHER W., 1983: Ökophysiologische Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen. Ber. Dt. Bot. Ges. 96: 73-85.

MAURER E., 1976: Einfluß von Licht, Temperatur und Wasserzustand auf die CO_2-Aufnahme von Ericaceen-Zwergsträuchern der subalpinen Stufe. Diss. Univ. Innsbruck.

MONSI M., SAEKI T., 1953: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14: 22-52.

PISEK A., CARTELLIERI E., 1933: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. Jahrb. wiss. Bot. 79(1): 131-190.

PISEK A., SCHIESSL R., 1947: Die Temperaturbeeinflußbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturw. Verein Innsbruck 47: 33.

PISEK A., KNAPP H., 1959: Zur Kenntnis der Respirationsintensität von Blättern verschiedener Blütenpflanzen. Ber. Dt. Bot. Ges. 72(7): 287-294.

PISEK A., 1964: Der Alpengarten auf dem Patscherkofel. Schlern-Schriften (Innsbruck) 231: 245 S.

SCHWARZ W., 1971: Das Photosynthesevermögen einiger Immergrüner während des Winters und seine Reaktivierungsgeschwindigkeit nach scharfen Frösten. Ber. Dt. Bot. Ges. 84(10): 585-594.

SCHWARZKOPF S., 1978: An open chamber technique for the measurements of carbon dioxide evolution from soils. Ecology 59(5): 1062-1068.

TRANQUILLINI W., 1969: Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten, bei verschieden starkem Wind. Centralbl. ges. Forstw. 86(1): 35-48.

TRANQUILLINI W., 1970: Einfluß des Windes auf den Gaswechsel der Pflanzen. Umschau 70(26):

TRANQUILLINI W., MACHL M., 1971: Über den Einfluß von Wärme auf das Photosynthesevermögen der Zirbe (Pinus cembra) und der Alpenrose (Rhododendron ferrugineum) im Winter. Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 8: 158-169.

ULMER W., 1937: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe sowie der Zirbe und Fichte. Unter Berücksichtigung von osmotischem Wert, Zuckerspiegel und Wassergehalt. Jahrb. Wiss. Bot. 84(4): 553-592.

Adresse

Rolf Siegwolf
Prof. Dr. Alexander Cernusca
Institut für Botanik Univ.
Sternwartestr. 15

A-6020 Innsbruck

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Auswirkungen von Mineraldünger auf alpine Zwergsträucher

Christian Körner

Stands of the dwarf shrubs *Vaccinium uliginosum* (deciduous) and *Loiseleuria procumbens* and *Rhododendron ferrugineum* (both evergreen) were treated with NPK-fertilizer (50g/m²) above the timberline in the Austrian Alps. The aim of this treatment was

I. to test the hypothesis that mineral nutrient supply limits primary production in the alpine dwarf shrub belt, and

II. to investigate the possible consequences of the application of nutrient salts during ski slope construction and for the improvement of snow quality ('snow cement').

After 5 years of fertilization the following parameters were investigated: annual increment of shoot length, leaf size, leaf thickness, specific leaf area, leaf turnover *(Rhododendron)*, width of growth rings, and the content of nitrogen, lipid, ash and energy. Growth was promoted by fertilization in all three shrubs, but the deciduous *Vaccinium uliginosum* showed the most pronounced response. Generally growth was increased in form of increased shoot length, increased ramification and increased leaf size and not in radial growth of the stem which remained unchanged. These results support the hypothesis that nutrient supply limits growth of alpine heath plants. However, there are several indications that the constitution of the plants is negatively influenced by the fertilizer treatment: *Loiseleuria* partly loses its protective, dense canopy geometry and suffers severely under snow mould infestation. Fertilized *Vaccinium* shows earlier bud break in spring and incomplete bud ripening in autumn, both increasing the danger of frost damage. These observations indicate a substantial difference between the growth-physiological optimum and the ecological optimum of these shrub species. Together with the results of a previous study on the mechanical susceptibility of alpine shrubs (KÖRNER 1980) these results show that alpine dwarf shrub communities are especially vulnerable and should not be included in programmes of site development for tourism and recreation.

Blattalter, Düngung, Ericaceae, Lipide, MAB 6, Mineralstoffgehalt, Österreich, Pflanzennährstoffe, Skipisten, Wachstum, Winterschaden, Zwergstrauchheide.

1. Einführung

Zwergsträucher treten in den Zentralalpen im Bereich der oberen Waldgrenze als Bestandbildner auf. In einem stark vom Relief bestimmten Wechsel finden sich zwischen etwa 1900 und 2300 m Höhe geschlossene Bestände der immergrünen Erikagewächse *Rhododendron ferrugineum* (Alpenrose) und *Loiseleuria procumbens* (Gemsheide oder Alpenazalee) sowie der sommergrünen Arten *Vaccinium uliginosum* (Rauschbeere) und *Vaccinium myrtillus* (Heidelbeere), gebietsweise begleitet von *Calluna vulgaris* (Besenheide), *Vaccinium vitis-idaea* (Preiselbeere), *Arctostaphylos uva-ursi* (Bärentraube) und *Empetrum nigrum* (Krähenbeere).

Seit den dreißiger Jahren (PISEK u. Mitarbeiter), vor allem aber im Rahmen des IBP-Projekts 'Alpine Zwergstrauchheide Patscherkofel' (LARCHER et al. 1973a; LARCHER 1977), wurden an diesen Pflanzengesellschaften umfangreiche experimentalökologische Untersuchungen durchgeführt. Fragen des Mineralstoffhaushaltes dieser Zwergsträucher wurden von NEUWINGER (1967), SMEETS (1977) sowie REHDER u. SCHÄFER (1978) studiert. LARCHER (1977, S. 348) faßt die vorliegenden Informationen wie folgt zusammen:

"Diese Befunde lassen erwarten, daß die Produktivität der Zwergstrauchheide Patscherkofel nicht nur durch die Kürze der Vegetationszeit und durch ungünstige Klimabedingungen, sondern auch durch Mineralstoffmangel begrenzt bzw. durch die Remineralisierungsrate auf eine bestimmte Höhe eingeregelt ist. Düngeversuche, die über das Ausmaß des Einflusses der mineralischen Ernährung auf die Stoffproduktion der Zwergstrauchbestände unter den gegebenen klimatischen Voraussetzungen Aufschluß geben können, waren geplant, wurden aber noch nicht durchgeführt."

Diese Anregung war Ausgangspunkt für die vorliegende Untersuchung. Zusätzliche Aktualität erwuchs dieser Frage durch die zunehmende Nutzung der Gebiete an und oberhalb der Waldgrenze für Zwecke des Tourismus, wodurch die Vegetation vielen neuen anthropogenen Belastungen ausgesetzt ist. Im Rahmen des Schipistenbaus und bei der chemischen Schneeverbesserung ('Schneezement'), beim Wege- und Seilbahnbau und im Zuge der Almverbesserung werden heute örtlich große Mengen von Mineraldünger auch im Gebirge ausgebracht (CERNUSCA 1977, 1979; WEIS, SPATZ 1982). Zur Sicherung des Begrünungserfolges auf Flächen mit zerstörtem Bodenprofil sind regelmäßige Düngergaben sogar eine wesentliche Voraussetzung. Dabei ist es oft unvermeidlich, daß diese Düngemittel entweder direkt oder über das Abflußwasser auch in Zwergstrauchgesellschaften gelangen.

Es wurde mehrfach nachgewiesen, daß Düngergaben, die bei landwirtschaftlichen Nutzpflanzen und im Grünlandbau erhebliche Produktionssteigerungen bewirken, Ericaceen im Wachstum hemmen oder sogar schädigen können (z.B. INGESTAD 1976; TOWNSEND 1973; ECK 1977). Es gibt aber auch etliche Hinweise, daß mäßige Düngung Wachstum und Ertrag bei *Rhododendron*- und *Vaccinium*-Arten (bei letzteren etwa im Ertrag an Beeren) steigern kann (z.B. PENNINGSFELD 1975; LEMUSHOVI 1977; JOHNSON et al. 1980; SHAVER, CHAPIN 1980; CEULEMANS et al. 1982; KOSTUSIAK, SMOLARZ 1981; MAROCKE et al. 1981). Für Zwergsträucher am natürlichen Standort in der alpinen Stufe fehlen derartige Informationen. Ziel der vorliegenden Untersuchung war es daher, an Hand ausgewählter morphologisch-anatomischer und stofflicher Merkmale eine erste Erhebung zur Frage der Düngerwirkung durchzuführen und damit wichtige Vorkenntnisse für eine größere ernährungsökologische Studie zu schaffen. Die Untersuchung steht in engem Zusammenhang mit den Arbeiten über die Belastung und Belastbarkeit der alpinen Vegetation im Rahmen des Österreichischen MAB-Hochgebirgsprogrammes (s. CERNUSCA 1984).

2. Methodik

2.1 Versuchsfläche

Die Untersuchungen wurden in 1995 m Meereshöhe am Patscherkofel bei Innsbruck durchgeführt (47°13'N, 11°20'E). Die Versuchsfläche liegt am unteren Rand der von LARCHER et al. (1973a) beschriebenen Versuchsfläche '*Loiseleuria*-Heide 2000' und ist unter 30° nach NW geneigt. Die Fläche wurde so ausgewählt, daß innerhalb einer Distanz von 30 m alle 3 typischen Zwergstrauchformationen anzutreffen sind, nämlich eine windausgesetzte *Loiseleuria*-Heide, ein windgeschützter *Rhododendron*-Bestand und als Übergangsformation ein Mischbestand aus *Vaccinium uliginosum* und *Vaccinium myrtillus*, wobei erstere Art überwiegt.

Tab. 1: Ergebnisse der chemischen Bodenanalyse '*Loiseleuria*-Heide Patscherkofel 2000 m'.
Proben aus 5-10 cm Bodentiefe aus dem O_h-Horizont; alle nicht kursiven Konzentrationsangaben in µg pro g Trockengewicht Feinerde.

	22.7.1971 (NEUWINGER pers. Mitt.)	13.6.1976	18.6.1982		11.9.1982	
		ungedüngt	ungedüngt	gedüngt	ungedüngt	gedüngt
pH	*2.9*		*3.1*	*3.4*	*3.0*	*3.1*
N gesamt (%) [1]	*1.2*		*1.15*	*0.76*	*1.04*	*0.91*
N verfügbar [7]		320	400	284		
P_2O_5 gesamt (%) [2]					*0.50*	*0.52*
P_2O_5 verfügbar	1110 [3]	120 [4]	85 [4]	116 [4]	212 [5]	231 [5]
K_2O gesamt (%) [2]					*1.25*	*1.49*
K_2O verfügbar	1350 [5]	170 [4]	120 [4]	167 [4]	663 [5]	904 [5]
Mg verfügbar	510 [5]	230 [4]	100 [6]	100 [6]		

[1] Aufschluß nach Kjeldahl
[2] Aufschluß mit Perhydrol und Schwefelsäure (vgl. NEUWINGER, SCHINNER 1980)
[3] im NaOH-Auszug
[4] im Lactat-Auszug
[5] im NH_4Cl-Auszug
[6] im $CaCl_2$-Auszug
[7] im NaCl-Auszug

Der Boden ist ein steinig-sandiger, gut durchlüfteter, stark saurer Eisenhumuspodsol mit mächtiger Rohhumusauflage und schiefrigem Biotitgneis im Untergrund. Einige bodenchemische Daten sind in Tab. 1 zusammengestellt. Die Bodenproben wurden aus der am stärksten durchwurzelten Schicht zwischen 5 und 10 cm Tiefe, im Bereich des O_h-Horizontes entnommen. Eine detaillierte Beschreibung des Standortes einschließlich der Klima- und Bodenverhältnisse findet sich bei LARCHER et al. (1973a) und LARCHER (1977).

2.2 Düngung

In einem 1976 begonnenen Vorversuch wurden zunächst verschiedene Dünger und Aufwandmengen an später nicht weiter verwendeten, höher gelegenen *Loiseleuria*-Beständen geprüft. Dazu wurden 7 Kleinparzellen von 1 x 2 m folgendermaßen gedüngt:

1: 100 g/m² angereicherter Horn- und Blutmehldünger ("Orgamin")
2: 15 g/m² Ericaceen-Dünger (gelöst):
18% N, 6% P_2O_5, 12% K_2O, 0.5% MgO, 0.15% Mn, 0.05% Cu und B, 0.02% Zn ("Alkrisal")
3: 30 g/m² "Alkrisal"
4: 25 g/m² Volldüngergranulat:
12% N, 12% P_2O_5, 17% K_2O, 0.2% MgO sowie Mn, Cu, Fe, B, Zn, Co, Mo in Spuren ("Complesal blau")
5: 50 g/m² "Complesal blau"
6: 3 g/m² NH_4NO_3 (gelöst, 0.5 g/l bei hoher Bodenfeuchte)
7: 7 g/m² NH_4NO_3 " " " " "

Der Dünger wurde in 2 Gaben am 13. und 30. Mai 1976 ausgebracht. Das Erscheinungsbild der Vegetation auf den verschiedenen Parzellen wurde am 13. Juni und 4. Oktober des gleichen Jahres überprüft, wobei sich nur zum ersten Termin geringe äußerlich erkennbare Veränderungen zeigten, die in einer leichten Förderung von Gräsern und Kräutern auf den Parzellen 1, 3 und 7 bestanden. An den Zwergsträuchern waren keine Veränderungen zu erkennen. Auch nach dem Winter, am 23. Juni 1977, waren keine Unterschiede gegenüber den ungedüngten Beständen festzustellen (keine Schäden).

Für den mehrjährigen Düngeversuch wurde daher nur noch mit Volldüngergranulat gedüngt wie auf Parzelle 5, also mit 50 g/m² NPK-Dünger. Die Menge wurde jeweils auf einmal händisch ausgebracht. Um bei *Loiseleuria*, die sehr dichte, teppichartige Bestände bildet, Verätzungen an den Blättern zu vermeiden, wurde das Granulat sofort nach dem Ausstreuen vorsichtig mit der Hand unter die belaubte Bestandesschicht gebürstet. Die Düngung erfolgte in der Vegetationszeit, und zwar am 23. Juli 1977, 23. August 1978, 23. Juli 1979, 6. August 1980, 8. Juli 1981 und am 18. Juni 1982, wobei diese letzte Düngung nach der Entnahme des Großteils der analysierten Pflanzenproben erfolgte und nur für die zusätzlich im Herbst 1982 entnommenen Proben relevant ist. Mit 50 g/m² liegt die aufgewendete Düngermenge auf N-Basis deutlich unter den bei der chemischen Schneeverfestigung verwendeten Mengen von 30-50 g/m² reiner Stickstoffverbindung bei einer Gabe (vgl. Zitate bei CERNUSCA 1977).

Die Probefläche für die Düngung von *Rhododendron ferrugineum* und *Vaccinium uliginosum* hat die Ausmaße von 4 x 6 m. Auf der Fläche befinden sich 6 *Rhododendron*-Büsche mit je ca. 20-30 Hauptstämmen und einer Höhe von 40 cm; dazwischen bildet *Vaccinium uliginosum* lockere Bestände von ca. 10 cm Höhe. *Loiseleuria* wurde auf zwei Flächen von 1.2 x 1.2 m und 1.2 x 2.3 m mit Mineraldünger behandelt. *Loiseleuria* bildet 3 cm hohe Bestände mit ca. 15000 Einzeltrieben pro Quadratmeter. Die Kontrollproben wurden an 10-20 verschiedenen Punkten nahe des oberen und seitlichen Randes der jeweiligen Versuchsflächen - nicht jedoch aus dem Bereich unterhalb der gedüngten Flächen - entnommen.

2.3 Bewertung der Düngerwirkung auf die Pflanzen

Zur quantitativen Bewertung des Einflusses der Düngergaben auf die Pflanzen nach 5 Versuchsjahren wurden

I. makroskopische Veränderungen durch Vermessen von Blättern und Trieben bestimmt,
II. der Radialzuwachs des Holzkörpers der Achsen mikroskopisch untersucht und
III. einige chemische und histochemische Merkmale der Blätter und Endtriebe erfaßt.

Die Mehrzahl der Pflanzenproben wurde vor dem Austrieb am 27. Mai 1982 entnommen. Blattproben von *Vaccinium uliginosum* wurden nach Abschluß des Austriebes am 18. Juni 1982 entnommen. Schließlich wurden noch Blattflächen und Trieblängen von *Rhododendron* und *Vaccinium* ein zweites Mal kurz vor dem Ende der Vegetationsperiode am 9. September 1982 untersucht.

Die Blattflächenbestimmung erfolgte mit einem Photoplanimeter (LI-3100 Licor, Lincoln, USA) auf 0.1 mm² genau. Von den bestimmten Längenparametern wurden die Sproßlänge auf 1 mm, die Blattdicke auf 0.01 mm (Schraubenmikrometer) Genauigkeit erfaßt. Zur Berechnung der spezifischen Blattfläche (dm² einfache Blattfläche pro g Trockengewicht) wurden die Blätter nach dem Planimetrieren bei 80 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Dieselben Proben wurden nach Bestimmung des Trockengewichtes auch für die Bestimmung des Energiegehaltes und für die chemische Analyse verwendet. Die Energiegehaltsbestimmung erfolgte in einem adiabatischen Verbrennungskalorimeter

(IKA C-400 Janke und Kunkel, D-7813 Staufen). Der Stickstoffgehalt der Blätter und Endtriebe wurde durch Destillation nach Kjeldahl bestimmt. Die mikroskopische Untersuchung auf Speicherfett im Blatt- und Achsengewebe erfolgte an Handschnitten nach Färbung mit Sudan Schwarz und Sudan Rot IV. Der Radialzuwachs der Achsen wurde an Querschnitten bei 160facher Vergrößerung *(Rhododendron* und *Vaccinium)* und 480facher Vergrößerung *(Loiseleuria)* im Lichtmikroskop bestimmt. Schwierigkeiten ergaben sich dabei vor allem bei *Loiseleuria* wegen zum Teil diskontinuierlicher Abfolge von Früh- und Spätholz bzw. des Ausfalles von Jahrringen oder des Auftretens von scheinbar 2. Wachstumsschüben in einem Jahr. Dies machte die wiederholte Vermessung der gleichen Probe an mehreren Sproßabschnitten nötig. Um altersbedingte Änderungen von versuchsbedingten Änderungen des Radialzuwachses zu unterscheiden, wurden die Ergebnisse von verschiedenen Sprossen zur Auswertung nach dem Sproßalter gruppiert.

2.4 Statistik

Für jede Stichprobe wurden Mittelwert, Standardabweichung und Standardfehler berechnet. Die Varianzunterschiede wurden mit dem F-Test überprüft und waren bis auf 2 Ausnahmen (Tab. 2) auf dem 95%-Niveau nicht signifikant. Die Signifikanz der Unterschiede zwischen den Mittelwerten wurde mit dem unverbundenen t-Test überprüft. In den 2 Fällen mit signifikant ungleicher Varianz wurde der parameterfreie u-Test angewandt. Für die chemischen Analysen und die Bestimmung der spezifischen Blattfläche wurden nur Mischproben von mindestens 10 verschiedenen Sprossen verwendet.

3. Ergebnisse

3.1 Phänologische Beobachtungen

Im Laufe der 5jährigen Versuchsperiode wurde regelmäßig der Zustand der Vegetation überprüft. Folgende Beobachtungen ergaben sich dabei (Unterschiede gegenüber ungedüngter Vegetation):

23.8.1978 (1 Jahr nach Versuchsbeginn).
Keinerlei äußerliche Veränderungen erkennbar.

23.7.1979 (2 Jahre nach Beginn).
Keine Änderungen an *Rhododendron*. *Vaccinium uliginosum* wirkt etwas üppiger (größere Blätter). *Loiseleuria* zeigt größere Blätter und längere Internodien. Die Bestandesoberfläche sieht durch hervortretende Einzeltriebe etwas aufgelockert aus. Gräser und *Juncus trifidus* wachsen auf gedüngten Flächen kräftiger.

6.8.1980 (3 Jahre nach Beginn).
Rhododendron wirkt unverändert. *Vaccinium uliginosum* ist weiterhin üppiger und zunehmend von Gräsern durchsetzt. An weniger windexponierten Stellen ist *Loiseleuria* auf gedüngten Stellen vollkommen abgestorben, ebenso dort befindliche Sprosse von *Calluna*. Es zeigen sich typische Schneeschimmelbilder.

8.7.1981 (4 Jahre nach Beginn).
Rhododendron und *Vaccinium myrtillus* wirken leicht chlorotisch, jedenfalls nicht gefördert. *Vaccinium uliginosum* sowie Gräser erscheinen deutlich gefördert. Bei *Loiseleuria* treten nun auch an stark windexponierten Stellen große braune Flächen schimmelig verklebter Bestandesreste auf. Derartige Schäden erstrecken sich bis ca. 1.5 m hangabwärts unter die Düngefläche.

27.5.1982 (5 Jahre nach Beginn).
Rhododendron zeigt keine auffälligen Änderungen, die Blätter sind satt grün. *Vaccinium myrtillus* und *Vaccinium uliginosum* treiben auf der gedüngten Fläche deutlich früher aus. *Loiseleuria* zeigt weitere Schadflecken, die zum Teil zu größeren Flächen zusammenfließen. Wo der Bestand noch intakt ist, tritt eine Auflockerung der Bestandesoberkante durch Längenunterschiede zwischen kürzeren blühenden Trieben und längeren nicht blühenden Trieben auf. Kein Unterschied ist im Blütenbesatz festzustellen; die Blätter sind sattgrün und größer.

18.6.1982 Der Austrieb bei *Vaccinium* ist weitgehend abgeschlossen, gedüngte Pflanzen wirken insgesamt kräftiger.

3.2 Morphometrische Untersuchungen

Am Ende der Untersuchungsperiode, also 5 Jahre nach der ersten Düngung, wurden die in Tab. 2 angeführten Sproß- und Blattmerkmale untersucht. Die in dieser Tabelle angeführten Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

3.21 *Rhododendron ferrugineum*

Gedüngte Pflanzen weisen eine deutliche Zunahme der Internodienlänge (Tab. 2, Punkt 5) und damit auch eine - wenn auch statistisch nicht signifikante - Verlängerung der Neutriebe (Punkt 4) auf. Die Unterschiede zwischen den zwei Terminen 27.5. und 11.9. lassen sich durch die zeitigere (18.6.) und damit beim Austrieb schon voll wirksame Düngung im Jahr 1982 erklären. Die mittlere Fläche der Einzelblätter (Punkt 1) nimmt geringfügig zu. Die ebenfalls sehr geringe, aber statistisch hoch signifikante Erhöhung der Blattdicke (Punkt 2) dürfte eine stärkere Einlagerung von Trockensubstanz ermöglichen und damit die deutlich niedrigere spezifische Blattfläche der gedüngten Pflanzen zum Ende der Vegetationsperiode mit erklären (Punkt 3b). Zum Frühjahrstermin weisen die Blätter der zwei vorangegangenen Saisonen hingegen eine geringfügig erhöhte spezifische Blattfläche auf, aber dieser Unterschied ist nicht signifikant (Punkt 3a). Die Xylemquerschnittsfläche an der Sproßbasis bezogen auf die darüber ausgebildete Blattfläche (Punkt 6) nimmt eher ab, die versorgte Blattfläche eher zu, aber auch diese Unterschiede sind nicht gesichert.

Interessant ist, daß der Anteil an 2jährigen Blättern, der vor dem Austrieb im Mai 1982 festgestellt wurde, bei gedüngten Pflanzen geringer ist als bei ungedüngten (Punkt 7). Nach erfolgter Frühjahrsdüngung haben im Herbst 1982 gedüngte Pflanzen sogar nur halb so viele Altblätter (Vorjahresblätter mit brauner Unterseite). Dieser Unterschied besteht nicht nur hinsichtlich des Verhältnisses Neublätter zu Altblättern, sondern kommt auch in den absoluten Blattzahlen pro Trieb zum Ausdruck: Gedüngte Pflanzen weisen pro Einzeltrieb 18 diesjährige und 3 vorjährige Blätter auf, ungedüngte haben 15 diesjährige und 6 vorjährige Blätter. Das bedeutet, daß unter Düngereinwirkung die Funktionsdauer der Blätter rückläufig ist. Der gesteigerte Verlust an Altblättern dürfte aber durch die Zunahme der Blattgröße und durch den lockereren Triebaufbau (längere Internodien) und dadurch wahrscheinlich verbesserte Lichtausnützung ausgeglichen werden. Der Grund für die im Vergleich zur Internodienlänge geringe Zunahme der durchschnittlichen Trieblänge liegt in der gesteigerten Bildung verzweigter Endtriebe bei gedüngten Pflanzen (nicht quantifiziert).

3.22 *Loiseleuria procumbens*

Bei allen untersuchten Parametern ergaben sich unter dem Einfluß von Mineraldünger ausgeprägte Änderungen. Blattgröße und belaubte Trieblänge sind deutlich erhöht (Tab. 2, Punkte 8 u. 9). An einer Stichprobe aus dem 2. Versuchsjahr wurden mehr als doppelt so hohe Werte für die Internodienlänge bestimmt. Die verhältnismäßig geringere Zunahme der gesamten Länge des belaubten Triebabschnittes hängt möglicherweise wie bei *Rhododendron* mit erhöhtem Verlust an Altblättern zusammen.

3.23 *Vaccinium uliginosum*

Blattflächen- und Triebentwicklung (Tab. 2, Punkte 11, 13, 14, 15, 16) werden bei dieser sommergrünen Art durch Düngung eindeutig gefördert. Der Unterschied zwischen dem Längenzuwachs 1981 (keine Änderung) und dem Längenzuwachs 1982 (deutliche Zunahme) erklärt sich wieder aus der höheren Effizienz der Düngung zu Beginn der Saison. Die Ausbildung basal entspringender Triebe, die neue Hauptsprosse bilden, setzt erst nach dem Frühjahrsaustrieb ein und dürfte so noch durch eine später erfolgte Düngung des laufenden Jahres (wie etwa 1981) gefördert werden (Punkt 14). Bemerkenswert ist, daß die Zahl dieser Basaltriebe, die ja die radiale Ausbreitung des Bestandes fördern, stark erhöht ist (Punkt 15).

Die in kurzem Abstand wiederholte Untersuchung von Endtrieben im Jahr 1982 zeigt, daß bereits $2^1/_2$ Wochen nach dem Öffnen der Blattknospen das Längenwachstum abgeschlossen ist und auch die Blattfläche danach nur noch geringfügig zunimmt. Der Austrieb der gedüngten Pflanzen setzt etwa 1 Woche früher ein; am Ende der Vegetationszeit waren 11% der Endknospen nicht ausgereift und von winzigen grünen Blättchen umhüllt. Die Zeitverschiebung zu Beginn der Wachstumsperiode erklärt den anfänglich (Punkt 11a) größeren Unterschied in der Blattgröße. Im Gegensatz

Tab. 2: Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen an Achsen und Blättern [1].

	A ungedüngt			B gedüngt				
	$\bar{x}$	± SF	(n)	$\bar{x}$	± SF	(n)	Änderung	Signifikanz
Rhododendron ferrugineum								
1a) Blattfläche des Einzelblattes (Mai 82). Vergleich der Mittelwerte für n Sprosse (insgesamt 1423 Blätter aller Größenordnungen bei A und 1089 Blätter bei B), cm^2	1.01	0.05	(8)	1.12	0.04	(8)	+10.9%	n.s.
1b) September 82 (ohne die 3 letzten, meist sehr kleinen Blätter; Mittel aus n Einzelblättern), cm^2	1.65	0.04	(88)	1.86	0.06	(78)	+11.3%	*
2) Mittlere Blattdicke (Vorjahresblätter im Mai 82), 0.01 mm	34.8	0.50	(52)	36.6	0.54	(50)	+ 5.2%	***
3a) Spezifische Blattfläche (Mai 82), Mittel wie 1a, Blätter von 1981	0.53	0.01	(9)	0.56	0.01	(9)	+ 5.7%	n.s.
Blätter von 1980 und älter	0.56	0.01	(8)	0.60	0.02	(9)	+ 7.1%	n.s.
3b) September 82, Blätter von 1982, n Einzelblätter (Mischprobe)	0.56		(88)	0.48		(78)	-14.3%	
4a) Längenzuwachs 1981 (Mai 82). Vergleich der Mittelwerte aus allen Teiltrieben eines Sprosses für n Sprosse (insgesamt 192 Triebe bei A und 162 Triebe bei B), cm	2.19	0.11	(8)	2.71	0.16	(8)	+23.7%	n.s.
4b) September 82, Mittel für n Einzeltriebe, von je 6 verschiedenen Sprossen	1.83	0.12	(21)	2.23	0.11	(44)	+21.9%	n.s.
5a) Internodienlänge am Neuzuwachs 1981 (Mai 82), Mittelwerte wie 1a, cm	0.25	0.02	(10)	0.33	0.02	(10)	+32.0%	*
5b) September 82, Neuzuwachs 1982, n Triebe von je 6 verschiedenen Sprossen	0.18	0.01	(11)	0.33	0.05	(16)	+83.3%	***
6) Xylemquerschnittsfläche pro dm^2 versorgter Blattfläche (einfache Fläche), für n Sprosse (Mai 82) mm^2/dm^2	0.63	0.03	(9)	0.57	0.02	(10)	-10.0%	n.s.
7a) Verhältnis der Flächen von Altblättern (1980)/Neublättern (1981) pro Sproß, für n Sprosse (Mai 82)	0.119	0.008	(8)	0.099	0.004	(8)	-16.8%	n.s.
7b) September 82, Blattflächen 1981/1982	0.510	0.066	(11)	0.220	0.041	(17)	-57.1%	***
Loiseleuria procumbens								
8) Blattlänge, n Einzelblätter, mm 23. 7. 1979	5.1	0.18	(9)	6.7	0.18	(12)	+31.4%	***
27. 5. 1982	4.9	0.10	(29)	5.9	0.10	(34)	+20.4%	***
9) Länge des belaubten Abschnittes von n Einzeltrieben (23. 7. 1979), mm	17.8	0.65	(50)	22.8	0.85	(61)	+28.1%	**(u)
10) Internodienlänge (23. 7. 1979), n Einzelmessungen, mm	3.1	0.26	(17)	7.0	0.34	(22)	+125.8%	***(u)
Vaccinium uliginosum								
11a) Blattfläche von n Einzelblättern von insgesamt 10 Sprossen (Juni 82) cm^2	0.66	0.03	(64)	1.00	0.04	(78)	+51.5%	***
11b) September 82, Mittelwert wie 11a, cm^2	0.85	0.03	(92)	1.03	0.04	(68)	+21.2%	*
12a) Spezifische Blattfläche 1982 (Juni 82), dm^2/g, Mischprobe aus Einzelblättern von insgesamt 10 Sprossen	1.13		(218)	1.40		(138)	+23.9%	
12b) September 82, Mittelwert aus Mischprobe wie 12a	0.89		(92)	1.21		(68)	+36.0%	
13a) Längenzuwachs an Terminaltrieben >3 mm, (Mai 82), Zuwachs 1981, Mittel von n Sprossen gemittelt, mm	15.3	0.9	(16)	14.9	0.9	(22)	- 2.6%	n.s.
13b) Juni 82 (Zuwachs nach Austrieb), n Einzeltriebe von insgesamt 5 Sprossen	12.8	0.8	(113)	18.1	0.9	(116)	+70.5%	***
13c) September 82 (Zuwachs 1982), Mittel wie bei 13b	11.4	0.7	(94)	19.8	1.6	(56)	+73.2%	***
14) Länge basaler Neutriebe 1981 (Mai 82), mm	41.0	2.8	(9)	53.2	2.6	(19)	+29.8%	***
15) Anzahl basaler Neutriebe 1981 bei Sprossen von gleichem Stammdurchmesser, n Sprosse (Mai 82), Basistriebe pro Sproß	0.9		(10)	1.9		(10)	+111.0%	
16a) Anteil von Trieben < 3 mm (sitzende Triebknospen) an der Gesamtzahl von Einzeltrieben an n Sprossen (Juni 82), %	37.2		(8)	20.5		(8)	-44.9%	
16b) September 82, wie 16a aber n Einzeltriebe von insgesamt 15 Sprossen	29.0		(133)	11.0		(63)	-37.9%	

[1] Die Terminangaben geben den Zeitpunkt der Probenentnahme an; 'Mai 82' = 27.5.1982, 'Juni 82' = 18.6.1982, 'September 82' = 11.9.1982.
$\bar{x}$ = Mittelwert, SF = Standardfehler, n = Anzahl der Proben. Die Signifikanzsymbole *, **, ***, stehen für $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$.

zu *Rhododendron* ist die spezifische Blattfläche der gedüngten Pflanzen stark erhöht (Punkte 12a, 12b), das heißt, die gedüngten Pflanzen dieser sommergrünen Art investieren relativ weniger Trockensubstanz in die Blätter. Der besonders hohe Herbstwert (Punkt 12b) deutet zudem auf Auslagerungsprozesse vor dem Blattfall hin (noch keine Verfärbung). Ein bemerkenswerter Unterschied zeigte sich beim Aufbau des Sproßsystems: Gedüngte Pflanzen weisen wesentlich weniger 'sitzende' Triebknospen auf (Punkt 16); ein Großteil der Knospen treibt durch, wogegen bei den ungedüngten Pflanzen sehr viele Knospen, von einer kleinen Blattrosette umgeben, nach dem Austrieb nicht weiter wachsen.

Insgesamt ergaben sich also bei allen drei untersuchten Zwergsträuchern eine Reihe von Indizien für eine Förderung von Sproß- und Blattwachstum durch die Düngung. Diese Tendenz nimmt in der Reihenfolge *Rhododendron, Loiseleuria, Vaccinium* zu. Kein einziger der untersuchten Längen- oder Flächenparameter weist mit statistischer Signifikanz auf eine Hemmung des Wachstums durch die vorgenommene Düngung hin. Einflüsse auf die Reproduktion wurden nicht untersucht. Eine auffällige Förderung von Blüte und Fruchtansatz war jedoch nicht zu erkennen.

3.3 Der Radialzuwachs der Achsen

Im Gegensatz zu den morphometrischen Untersuchungen an Endtrieben und Blättern ergaben die Zuwachsanalysen am Axialkörper keinerlei Anhaltspunkte für eine Änderung als Folge der Düngung. Abb. 1, 2 und 3 zeigen, getrennt nach Altersgruppen,

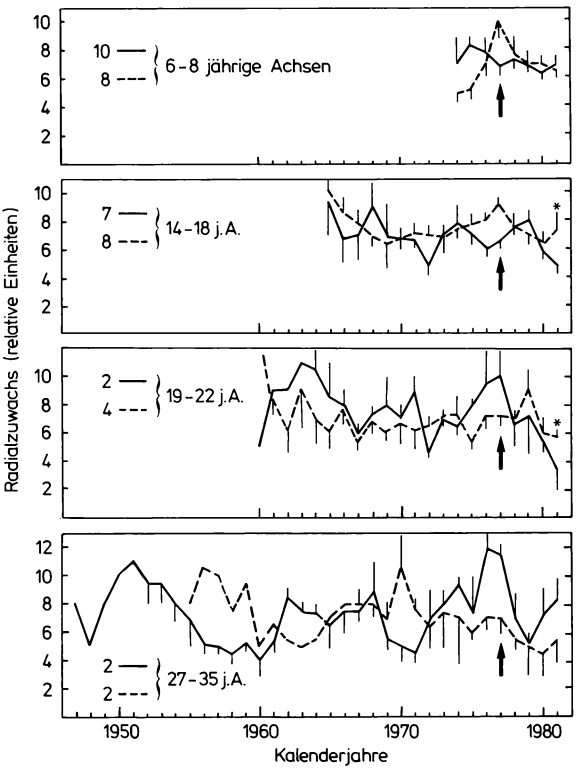


Abb. 1: Der jährliche Radialzuwachs der Achsen von *Rhododendron ferrugineum* vor und nach (Pfeil) Beginn der Düngung.
Durchgezogene Linie: Gedüngte Pflanzen. Unterbrochene Linie: Ungedüngte Pflanzen. Die vertikalen Linien geben den Standardfehler des Mittelwertes von n Achsen an. Die Anzahl der untersuchten Achsen ist für jede Altersgruppe getrennt nach gedüngten und ungedüngten Pflanzen links im Diagramm angegeben.
Sternchen markieren signifikant unterschiedliche Mittelwerte ($P < 0.05$; Signifikanzen wurden nur für den Zeitraum vom Beginn der Düngung an berechnet), alle übrigen Mittelwerte des Radialzuwachses unterscheiden sich nicht signifikant.
Eine relative Einheit entspricht 32 µm.

daß der Radialzuwachs nach Einsetzen der Düngung im Jahr 1977 in keinem Fall signifikante Verschiebung erfährt. Auch zwischen dem Zuwachs gedüngter und ungedüngter Pflanzen des gleichen Jahres besteht kein systematischer Unterschied; positive und negative Abweichungen halten sich ungefähr die Waage. Bei *Vaccinium* konnte an der mittleren Altersgruppe in zwei Jahren eine statistisch signifikante Erhöhung der Jahrringbreite festgestellt werden, bei *Rhododendron* war die Abweichung in zwei Fällen (1981) signifikant negativ, was aber angesichts der insgesamt starken Streuung keine besondere Aussagekraft hat.

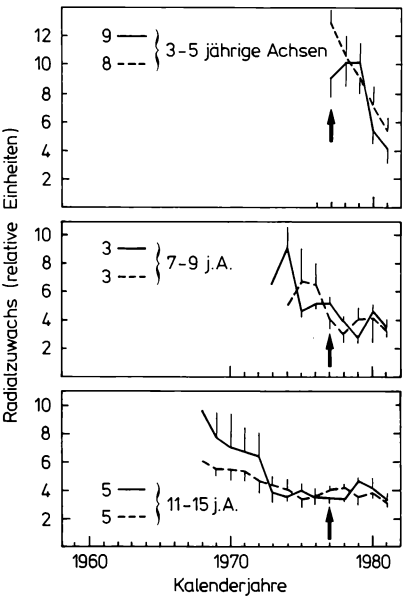


Abb. 2: Wie Abb. 1, jedoch für *Loiseleuria procumbens*.
Eine relative Einheit entspricht 10 µm.

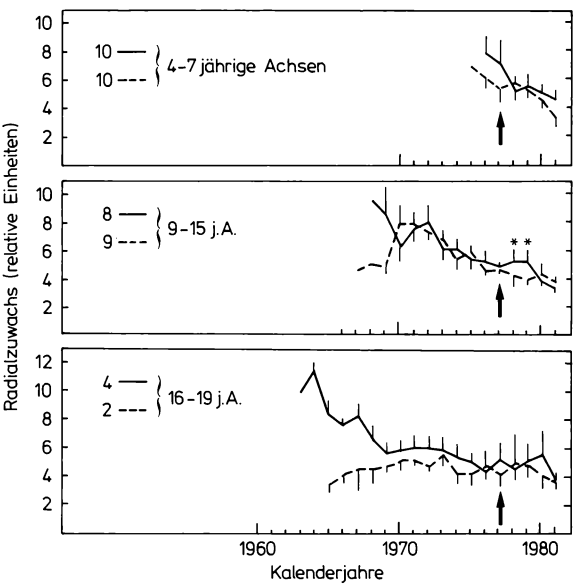


Abb. 3: Wie Abb. 1, jedoch für *Vaccinium uliginosum*.

3.4 Chemische und histochemische Untersuchungen

In Ergänzung zu den morphometrischen Messungen wurden auch stichprobenartig einige chemische und histochemische Merkmale untersucht. Die Ergebnisse dieser Analysen sind in den Tabellen 3, 4 und 5 dargestellt.

Tab. 3: Änderung von Stickstoffgehalten.
(in % des Trockengewichts, Probenahme 27.5.1982).

	ungedüngt	gedüngt	Änderung
Rhododendron			
Blätter 1981	1.51	1.73	+ 14.8 %
Achsen 1981[1)]	1.20	1.18	- 1.7 %
Loiseleuria			
Blätter 1981	0.88	1.02	+ 15.9 %
Blätter + Achsen 1981	0.79	0.83	+ 5.1 %
Vaccinium			
Blätter 1982[2)]	2.38	2.88	+ 21.0 %
Blätter + Achsen 1982[2)]	2.10	2.42	+ 15.2 %
Achsen 1981[1)]	1.41	1.52	+ 8.2 %

[1)] nur Zuwachs 1981.
[2)] Probenahme nach dem Austrieb am 18. Juni 1982.

Der Stickstoffgehalt der Blätter aus den gedüngten Parzellen ist in allen untersuchten Proben erhöht, und zwar am wenigsten bei *Rhododendron* und am meisten bei *Vaccinium*. Der Stickstoffgehalt der Achsen des vorjährigen (1981) Austriebes ist bei *Rhododendron* praktisch unverändert und wiederum bei *Vaccinium* am deutlichsten erhöht.

Eine wesentliche Rolle bei der Reservestoffspeicherung der alpinen Zwergsträucher spielen Fette (LARCHER et al. 1973b; TSCHAGER et al. 1982). Bei *Loiseleuria* ist dies besonders ausgeprägt. Die genannten Autoren weisen auf mögliche Zusammenhänge zwischen hohem Speicherfettgehalt und unzureichender Stickstoffversorgung hin. Wie die Ergebnisse der Rohfettbestimmung und der histochemische Fettnachweis in Tab. 4 zeigen, besteht tatsächlich ein Trend zu einer Verminderung des Speicherfettvorrates bei den unter Düngerwirkung stehenden Pflanzen, vor allem in den

Tab. 4: Änderung von Fett- und Stärkegehalten bei *Loiseleuria*.
Probenahme für Rohfettanalyse am 27. Mai 1982, für histochemische Untersuchungen am 18. Juni 1982 (Ende Blüte).
Der histochemische Befund erfolgte nach einer Rangskala (vgl. TSCHAGER et al. 1982): 0 (kein Fett), 0.5 (Spuren), 1 (mäßig), 2 (reichlich). Die aus je 8 Einzelbefunden (8 Proben) berechneten mittleren Rangzahlen haben nur Schätzwertcharakter.

	ungedüngt	gedüngt	Änderung
Rohfett (% Trockengew.)	11.68	10.82	-7.4%
Fett[1)]			
Blätter 1981	1.1 (1.2)	0.5 (0.8)	- (-)
Oberirdische Achsen	0.2 (0.6)	0.6 (0.6)	+ (.)
Unterirdische Achsen	1.2 (0.7)	0.6 (0.7)	- (.)
Stärke[2)]			
Unterirdische Achsen	1.1	1.6	+

[1)] Histochemischer Nachweis mit Sudan Schwarz (und Sudan Rot IV)
[2)] Histochemischer Nachweis mit JJK

Blättern. Interessant ist, daß der Gehalt an Reservestärke in den untersuchten unterirdischen Achsen gleichzeitig erhöht ist, was auf eine mögliche qualitative Verschiebung im Reservestoff-pool hindeutet. Diese Veränderungen müßten noch genauer untersucht werden.

Tab. 5: Änderung von Energie- und Aschengehalten von Blättern.
Energiegehalte in KJ/g Trockengewicht, Aschengehalte in % Trockengewicht;
Probenahme 27.5.1982 *(Rhododendron)* und 18.6.1982 *(Vaccinium)*.
Je 3 Stichproben aus einer Mischprobe aus 10 Sprossen.

	ungedüngt	gedüngt	Änderung
Energiegehalt			
Rhododendron	21.858 ± 0.104	21.516 ± 0.253	- 1.6 %
Vaccinium	20.535 ± 0.010	20.465 ± 0.076	- 0.3 %
Aschengehalte			
Rhododendron	2.96 ± 0.01	3.16 ± 0.90	+ 6.8 %
Vaccinium	2.83 ± 0.04	3.52 ± 0.13	+ 24.4 %

Die Energiegehalte der Blätter von *Rhododendron* und *Vaccinium* weisen keine nennenswerten Unterschiede zwischen gedüngten und ungedüngten Parzellen auf; die Aschengehalte sind besonders bei *Vaccinium* an gedüngten Pflanzen erhöht (Tab. 5).

4. Diskussion

Die Studie zeigt, daß von den aufgewendeten Mineraldüngermengen unter den gegebenen Versuchsbedingungen keinerlei wachstumshemmende Wirkung auf die drei untersuchten Zwergstraucharten ausgeht. Vielmehr sprechen eine Reihe von Daten für eine Wachstumsförderung. Dies kann als experimenteller Beleg dafür gewertet werden, daß das Wachstum der untersuchten Zwergstraucharten an ihrem natürlichen Standort oberhalb der Waldgrenze auf dem Patscherkofel von Seiten der Mineralstoffversorgung limitiert ist. Auf Grund der extrem niedrigen Mineralisierungsraten wurde dies mehrfach postuliert (LARCHER 1977; REHDER, SCHÄFER 1978). Eine Begrenzung des Wachstums und der Stoffproduktion von Gebirgspflanzen durch mangelnde Mineralstoffversorgung wird auch von MOONEY u. BILLINGS (1961), SCOTT u. BILLINGS (1964), MOSER (1967), GRUBB (1977) und anderen angenommen und teilweise auch belegt. Dies dürfte mit abnehmender bodenmikrobieller Aktivität (SCHINNER 1982a) und auch mit dem Rückgang von Mykorrhizainfektionen (HASELWANDTER, READ 1980) zusammenhängen.

Eine erst kürzlich von MAROCKE et al. (1981) veröffentlichte Studie über die Düngerwirkung auf *Vaccinium myrtillus* in 1200 m Meereshöhe in den Vogesen ergab ebenfalls eine deutliche Wachstumsförderung durch NPK-Dünger. Bei einer um 2 Monate längeren Vegetationsperiode und höheren Aufwandmengen an Dünger nehmen Neutrieblänge (+ 175%), Blattgröße (+ 25%) und Blattstickstoffgehalt (+ 50%) deutlich zu; Blütenzahl und Fruchtansatz steigen auf mehr als das Doppelte. Ebenso berichten SHAVER u. CHAPIN (1980), daß *Vaccinium uliginosum* in der Tundravegetation von Alaska durch Mineraldünger im Wachstum gefördert wird, und zwar besonders bei kombinierter Gabe von N und P, hingegen deutlich schwächer, wenn N oder P allein gegeben werden. Interessant ist, daß sich in diesem Experiment Düngergaben weniger auf das Wachstum des Einzelsprosses auswirken als auf die Bildung von neuen Sprossen, wie dies auch an *Vaccinium uliginosum* auf dem Patscherkofel beobachtet wurde.

Erhöhte Mineralstoffzufuhr dürfte bei *Vaccinium uliginosum* somit zu einer Ausbreitung und Verdichtung des Bestandes führten. NEUWINGER u. GUNSCH (1980) zeigen, daß tatsächlich eine Beziehung zwischen Nährstoffverfügbarkeit und Üppigkeit von *Vaccinium uliginosum*-Beständen besteht. Das ist bei *Rhododendron* und *Loiseleuria* auf Grund der ihnen eigenen Form der Bestandesbildung nur beschränkt möglich. Bei *Loiseleuria*, die wegen ihrer klimaökologischen Bedürfnisse und gaswechselphysiologischen Eigenschaften an Windstandorten nur in vollkommen geschlossenen Beständen existieren kann (CERNUSCA 1976; KÖRNER 1976, 1980; GRABHERR, CERNUSCA 1977) und dadurch auch gewisse Vorteile beim Streuabbau hat (SCHINNER 1982b), ist eine laterale Expansion nur an den äußeren Bestandesgrenzen, etwa an lokalen Kahlstellen, denkbar. Ein gesteigertes Längenwachstum führt andererseits zu Veränderungen in der Bestandesstruktur, wodurch der klimaökologische Vorteil an windexponierten Standorten vermindert wird.

An diesem Beispiel wird deutlich, daß eine wachstumsphysiologisch suboptimale Mineralstoffversorgung ökologisch nicht nur ohne Nachteil, sondern sogar eine Voraussetzung für die Existenz einer bestimmten Pflanzenart an einem bestimmten Standort sein kann. Nach GRIME (1977) gilt dies besonders für Streß-dominierte Standorte. Auf solche Diskrepanzen zwischen dem physiologischen Optimum und dem ökologischen Optimum einer Pflanzenart weisen zum Beispiel auch ELLENBERG (1958), BANNISTER (1976) und ERNST (1978) hin. Die Beobachtung, daß *Loiseleuria* als Folge der Düngung verstärkt von Schneeschimmel befallen wird und im Laufe mehrerer Jahre, besonders bei überlanger Schneebedeckung, abstirbt, zeigt, daß sich diese Diskrepanz auch auf den Bereich des Resistenzverhaltens erstreckt.

So ist es möglich, daß die an *Vaccinium* festgestellte Verfrühung des Austriebes und Verzögerung der spätsommerlichen Knospenreifung zu einer Zunahme der Frostgefährdung führt, wie dies NEUWINGER u. GUNSCH (1980) an Jungzirben beobachteten. Es ist zudem damit zu rechnen, daß die Frosthärte der beiden immergrünen Arten durch die Düngung vermindert wird. Düngeversuche mit Koniferenjungpflanzen für die Hochlagenaufforstung von KELLER (1970) und PÜMPEL et al. (1975) ergaben abnehmende Resistenz bei zunehmender N-Gabe. Experimente von ARONSSON (1980) mit älteren Bäumen von *Pinus sylvestris* in Schweden zeigten hingegen keine eindeutige Beziehung zwischen Mineralstoffversorgung und Frosthärte. Interessant - vor allem in bezug auf das Schipistenproblem - ist, daß krautige Pflanzen, ähnlich wie die Koniferensämlinge unter bestimmten Witterungsverhältnissen, z.B. Nässe über gefrorenem Boden, nach Düngung starke Ausfälle zeigen können. Dies ergab eine epidemiologische Studie von ELLENBERG (1971) an Wiesen in Island.

Eine wesentliche Frage zur kausalen Erklärung der beobachteten Auswirkungen von Mineraldünger muß leider unbeantwortet bleiben: nämlich die Frage nach der tatsächlich in den Wurzelbereich gelangten Mineralstoffmenge und deren Verweilzeit - in verfügbarer Form - in für die Pflanzen erreichbaren Bodenhorizonten. In Böden mit Podsoltendenz ist wegen der raschen Auswaschung eine Veränderung durch Dünger schwer nachweisbar. Die zu verschiedenen Zeitpunkten durchgeführten chemischen Analysen an Mischproben des Oberbodens lassen keine gravierenden Unterschiede zwischen den gedüngten Parzellen und ungedüngten Flächen erkennen. Bemerkenswert ist aber immerhin, daß verfügbare Menge und Gesamtvorrat an P und K eher zunehmen, wogegen die verfügbare Menge und der Gesamtvorrat an N eher zurückgeht. Möglicherweise erfolgte durch die 5jährige Düngung ein beschleunigter Abbau von organischer Substanz, so daß nach Auswaschen des einmal im Sommer applizierten Düngers in den gedüngten Böden sogar weniger N vorhanden bzw. verfügbar ist. Eine stichprobenartige bodenmikrobiologische Untersuchung durch SCHINNER (pers. Mitt.) ergab eine starke Verschiebung der mikrobiellen Aktivität in den gedüngten Parzellen: Die enzymatische Harnstoffabbauaktivität ist nahezu verdoppelt, während die Xylanaseaktivität drastisch reduziert ist. Letzterer Befund könnte mit einer Verminderung der Substratkonzentration (Humusgehalt im O_h-Horizont 28 statt 36%) zusammenhängen. Die festgestellten Wachstumssteigerungen und die Erhöhung der Blatt-Stickstoffgehalte lassen sich so jedenfalls schwer erklären. Da alle untersuchten Pflanzenarten endotrophe Mykorrhiza aufweisen (HASELWANDTER 1979), wäre es auch denkbar, daß sich die Infektionsrate als Folge der Düngung verändert hat. Eine stichprobenartige Kontrolle an Wurzeln von *Loiseleuria* und *Vaccinium* ergab, daß die Wurzeln gedüngter Pflanzen nach wie vor Mykorrhizabesatz aufweisen (HASELWANDTER pers. Mitt.).

5. Schlußfolgerungen

Die wichtigsten Erkenntnisse aus diesem Versuch lassen sich wie folgt zusammenfassen:

I. Mäßige NPK-Düngung der alpinen Zwergsträucher *Rhododendron ferrugineum* (Alpenrose), *Loiseleuria procumbens* (Gemsheide) und *Vaccinium uliginosum* (Rauschbeere) führt zu Wachstumsförderung von Sproß und Blatt, wobei die sommergrüne *Vaccinium*-Art mehr gefördert wird als die beiden immergrünen Arten.

II. Die Düngung führt aber auch zu erhöhtem Befall mit Schneeschimmel und einer nachteiligen Änderung der Bestandesgeometrie bei *Loiseleuria* sowie zu einer Verfrühung des Austriebes, Verspätung der Knospenreife und damit verbundener Erhöhung der Frostgefährdung bei *Vaccinium*.

III. Von besonderer praktischer Bedeutung für die wintersportliche Nutzung der Zwergstrauchheide ist der kumulativ negative Einfluß von verminderter Resistenz gegen Schneeschimmelbefall und einer Verlängerung der Schneebedeckungsdauer (etwa durch Errichtung sogenannter Schneezäune) bei *Loiseleuria*.

IV. Wie bei der Beurteilung der mechanischen Belastbarkeit der alpinen Vegetation (KÖRNER 1980) ergab auch diese Studie, daß die Gemsheide eine ganz besonders sensible bestandbildende Pflanzenart der alpinen Stufe darstellt. Deshalb ist mit Nachdruck die Forderung zu wiederholen, diese Vegetation von jeglicher, insbesondere aber wintersportlicher Nutzung auszuklammern.

Wie die bisherigen Beobachtungen ergaben, treten die Vegetationsschäden sehr rasch auf und sind zumeist irreversibel, da auf den freigelegten Rohhumusböden kaum andere Pflanzen gedeihen können. So war an einem Lifthang inmitten eines der größten Gemsheidegebiete in der Nähe von Innsbruck (Sonnhang-Bergeralm) bereits nach dem ersten Betriebswinter (1981) die Ausbildung großer Kahlflächen auch für den Laien nicht zu übersehen.

Besonderer Dank gebührt Dr. Helga Hilscher für die mikroskopische Vermessung der Jahrringe. Weiters danke ich Dr. Irmentraud Neuwinger für die Hilfe bei der Beurteilung des Bodenchemismus sowie Dr. K. Haselwandter und Dr. F. Schinner für mikrobiologische Hinweise und Prof. Dr. W. Larcher für wertvolle Anregungen und Kommentare zum Text. Die chemischen Analysen wurden von der landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Rotholz/Tirol und der Bundesversuchsanstalt für Gartenbau in Wien durchgeführt.

Literatur

ARONSSON A., 1980: Frost hardiness in Scots Pine (Pinus silvestris L.). II. Hardiness during winter and spring in young trees of different mineral nutrient status. Stud. For. Suecica 155.

BANNISTER P., 1976: Introduction to physiological plant ecology. Oxford (Blackwell): 273 pp.

CERNUSCA A., 1976: Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. Oecol. Plant. 11: 71-102.

CERNUSCA A., 1977: Ökologische Veränderungen im Bereich von Schipisten. In: (Ed. SPRUNG R., KÖNIG B.): Das Österreichische Schirecht. Innsbruck (Wagner): 81-150.

CERNUSCA A., 1979: Zur Ökologie von Schipisten. In: (Ed. Bundskanzleramt/Bundespressedienst): Naturschutz und Seilbahnbau, Wien (Bundeskanzleramt, Bundespressedienst): 53-71.

CERNUSCA A., 1984: Das MAB-6-Pilotprojekt 'Alpine Ökosysteme'. Der Beitrag der Arbeitsgruppe Innsbruck zum österreichsichen MAB-Hochgebirgsprogramm. Verh. Ges. Ökol. 12: 59-71.

CEULEMANS R., GABRIELS R., IMPENS I., 1982: Influence of fertilization level on gas exchange, structural, and growth characteristics of Azalea. Hort Sci. 17: 43-44.

ECK P., 1977: Nitrogen requirement of highbush blueberry, Vaccinium corymbosum L. J. Am. Soc. Hort. Sci. 102: 816-818.

ELLENBERG H., 1958: Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). In: (Ed. RUHLAND W.): Handb. Pflanzenphys. IV. Die mineralische Ernährung der Pflanzen. Berlin (Springer): 638-708.

ELLENBERG H., 1971: Zur Kartenübersicht der Kahlschäden an den Kulturwiesen Islands im Jahre 1969. Ber. Forschungsstelle Neðri Ás [Hveragerði (Island)] 7.

ERNST W., 1978: Discrepancy between ecological and physiological optima of plant species. A re-interpretation. Oecol. Plant. 13: 175-188.

GRABHERR G., CERNUSCA A., 1977: Influence of radiation, wind and temperature on the CO_2 gas exchange of the alpine dwarf shrub community Loiseleurietum cetrariosum. Photosynthetica 11: 22-28.

GRIME J.P., 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Naturalist 111: 1169-1194.

GRUBB P.J., 1977: Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains with special reference to mineral nutrition. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 83-107.

HASELWANDTER K., 1979: Mycorrhizal status of ericaceous plants in alpine and subalpine areas. New Phytol. 83: 427-431.

HASELWANDTER K., READ D.J., 1980: Fungal associations of roots of dominant and sub-dominant plants in high-alpine vegetation systems with special reference to mycorrhiza. Oecologia 45: 57-62.

INGESTAD T., 1976: Nitrogen and cation nutrition of three ecologically different plant species. Physiol. Plant. 38: 29-34.

JOHNSON C.R., JOINER J.N., CREWS C.E., 1980: Effects of N, K, and Mg on growth and leaf nutrient composition of three container grown woody ornamentals inoculated with mycorrhizae. J. Am. Soc. Hort. Sci. 105: 286-288.

KELLER T., 1970: Wuchsleistung, Gaswechsel, Überlebensprozente und Schneeschimmelpilzbefall gedüngter Ballenpflanzen an der oberen Waldgrenze. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 46: 1-32.

KÖRNER C., 1976: Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpiner Zwergsträucher. In: (Ed. MÜLLER P.): Verh. Ges. Ökol. (Wien 1975): 23-30.

KÖRNER C., 1980: Zur anthropogenen Belastbarkeit der alpinen Vegetation. Verh. Ges. Ökol. 8: 451-461.

KOSTUSIAK A., SMOLARZ K., 1981: Preliminary results of the studies of mineral fertilization and irrigation on pH of the soil and the growth of highbush blueberry. In: Productions spontanées. Proc. Conf. Colmar 1980 [Versailles (INRA)]: 243-246.

LARCHER W., CERNUSCA A., SCHMIDT L., 1973a: Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In (Ed. ELLENBERG H.): Ökosystemforschung. Berlin (Springer): 175-194.

LARCHER W., SCHMIDT L., TSCHAGER A., 1973b: Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei Loiseleuria procumbens (L.) Desv. Oecol. Plant. 8: 377-383.

LARCHER W., 1977: Ergebnisse des IBP-Projekts "Zwergstrauchheide Patscherkofel". Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math. naturw. Kl. I, 186: 301-371.

LEHMUSHOVI A., 1977: Some aspects of the crowberry trials in Finland. Ann. Agric. Fenniae 16: 57-63.

MAROCKE R., CONESA A., WERREY A., 1981: Influence des interventions culturales sur les potentialités du myrtillier spontané (Vaccinium myrtillus L.). Conséquences sur le developpement et la productivité des peuplements. In: Productions spontanées. Proc. Conf. Colmar 1980 [Versailles (INRA)]: 229-241.

MOONEY H.A., BILLINGS W.D., 1961: Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of Oxyria digyna. Ecol. Monographs 31: 1-29.

MOSER M., 1967: Ektotrophe Ernährungsweise an der Waldgrenze. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Wien 75: 357-380.

NEUWINGER I., 1967: Zum Nährstoffhaushalt in Vegetationseinheiten der subalpinen Entwaldungszone. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Wien 75: 269-303.

NEUWINGER I., GUNSCH J., 1980: Über Jahresrhythmik im Nährstoffspiegel subalpiner Pflanzen und ihrer Bedeutung beim Versetzen und Düngen von Jungzirben. Mitt. forstl. Bundesversuchsanst. Wien 75: 145-170.

NEUWINGER I., SCHINNER F., 1980: The influence of compound fertilizer and cupric sulfate on growth and the bioelement content of cembra pine seedlings (Pinus cembra). Pl. Soil 57: 257-270.

PENNINGSFELD F., 1975: Erfahrungen und Versuche mit selten kultivierten Moorbeetpflanzen. Gartenwelt 75: 175-179.

PÜMPEL B., GÖBL F., TRANQUILLINI W., 1975: Wachstum, Mykorrhiza und Frostresistenz von Fichtenjungpflanzen bei Düngung mit verschiedenen Stickstoffgaben. Eur. J. Forest Pathol. 5: 83-97.

REHDER H., SCHÄFER A., 1978: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. IV. Communities of the central Alps and comparative survey. Oecologia (Berl.) 34: 309-327.

SCHINNER F., 1982a: Soil microbial activities and litter decomposition related to altitude. Pl. Soil 65: 87-94.

SCHINNER F., 1982b: CO_2-Freisetzung, Enzymaktivitäten und Bakteriendichte von Böden unter Spaliersträuchern und Polsterpflanzen in der alpinen Stufe. Acta Oecologia - Oecol. Plant. 3: 49-58.

SCOTT D., BILLINGS W.D., 1964: Effects of environmental factors on standing crop and productivity of an alpine tundra. Ecol. Monographs 34: 234-270.

SHAVER G.R., CHAPIN III.F.S., 1980: Response to fertilization by various plant growth forms in an alaskan tundra: Nutrient accumulation and growth. Ecology 61: 662-675.

SMEETS N., 1977: Mineralstoffgehalt und Mineralstoffhaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. Diss. Univ. Innsbruck.

TOWNSEND L.R., 1973: Effects of N, P, K, and Mg on the growth and productivity of the highbush blueberry. Can. J. Plant Sci. 53: 161-168.

TSCHAGER A., HILSCHER H., FRANZ S., KULL U., LARCHER W., 1982: Jahreszeitliche Dynamik der Fettspeicherung von Loiseleuria procumbens und anderer Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide. Oecol. Plant 1: 119-134.

WEIS G.B., SPATZ G., 1982: Der Einfluß von Beweidung und Düngung auf die Artenvielfalt der Alpenpflanzen. Jahrb. Ver. Schutze Bergwelt München: 143-158.

Adresse

Doz. Dr. Christian Körner
Institut für Botanik Univ.
Sternwartestr. 15

A-6020 Innsbruck

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Beurteilung der Schipistenplanierungen in Tirol aus ökologischer Sicht

Alexander Cernusca

Under the Austrian MAB-6-Alpine Programme 'Hohe Tauern', the effects of building and operating ski runs have been studied in different areas since 1976 in detailed ecosystem analyses. Based on this investigations and on an inventory of all the Tyrolean ski runs, the dimensional extent and the ecological effects of bulldozing the ground surface for ski runs are critisized. The results show that planing large areas above the alpine timberline represents an even greater risk than laying ski runs in forested territory. This, because a durable and ecologically effective recultivation is in most cases very difficult. In Tyrolea a total area of 1976 hectares (4882.7 acres) of land above the alpine timberline has been developed for ski slopes. Inadequacies in lawmaking and administration are pointed out as causes for this unfavourable development.

Begrünung, Erosion, MAB 6, Österreich, Regionalplanung, Skipisten, Umweltschutz.

1. Einführung und Problemstellung

Welches Ausmaß die technischen Erschließungen der mitteleuropäischen Bergregionen für den Sommer- und Wintertourismus bereits angenommen haben, erkennt man aus der Tatsache, daß sich in den letzten 20 Jahren in Österreich die Anzahl der Aufstiegshilfen verzehnfacht hat. Österreich verfügte Ende 1976 über rund 3300 Seilbahnen, wovon allein auf Tirol 1130 Seilförderanlagen entfielen. In Tirol waren somit zu diesem Zeitpunkt rund 10% (!) der im gesamten Alpenraum vorhandenen Lifte und Seilbahnen in Betrieb. Ein großes ökologisches Problem stellen die großflächig durchgeführten Schipistenplanierungen dar, die in Tirol seit der Winterolympiade 1964 mit großem technischen Aufwand bis in die höchsten Bergregionen durchgeführt wurden. Die flächenhafte Bedeutung dieser Landschaftseingriffe läßt sich am Beispiel der Gemeinde Axams verdeutlichen (Abb. 2). Im Almbereich erfolgten hier Schipistenplanierungen im Ausmaß von 68 ha, der Prozentanteil der Eingriffe, bezogen auf die Gesamtalmfläche dieser Gemeinde, beträgt 11.8%.*)

Um die ökologischen Auswirkungen des neuartigen Schipistenbaues und -betriebes auf alpine Ökosysteme zu untersuchen, haben wir seit 1976 im Rahmen des Österreichischen MAB-Hochgebirgsprogrammes eine Reihe von interdisziplinären Ökosystemstudien in verschiedenen Schigebieten der Bundesländer Tirol und Salzburg durchgeführt (CERNUSCA 1977a, b, c, d, 1979a, b). Aufbauend auf den Ergebnissen dieser Fallstudien soll in der vorliegenden Arbeit versucht werden, den Bestand der Tiroler Pisten aus ökologischer Sicht zu beurteilen. Basis für diese Beurteilung bildet die Schipistenerhebung der Sportabteilung des Amtes der Tiroler Landesregierung. Von der Sportabteilung werden seit 1975 umfassende kartographische Aufnahmen und datenmäßige Erfassungen aller Pisten Tirols durchgeführt. Dabei werden neben geographischen und schitechnischen Daten für jede Schipiste auch die Eingriffe in den Naturhaushalt in Form der drei Kategorien "geringe", "mäßige" und "starke" Eingriffe erhoben, so daß auf Grund dieser Bestandsaufnahme zumindest ein erster Anhaltspunkt zur ökologischen Gesamtsituation der Tiroler Pisten gewonnen werden kann.

Die vorliegende Arbeit berücksichtigt nur die ökologischen Auswirkungen des Baues von Schipisten. "Schirouten" und "wilde Abfahrten" werden im folgenden nicht berücksichtigt. Unter einer Schipiste versteht man nach der Definition der Tiroler Landesregierung

> "eine allgemein zugängliche, zur Abfahrt mit Schi vorgesehene und geeignete Strecke, die in ihrer Anlage der Förderleistung der Aufstiegshilfe entspricht, markiert, präpariert, kontrolliert und vor allen alpinen Gefahren gesichert ist".

*) Während der Drucklegung dieser Arbeit kam es im Sommer 1983 als Folge der großflächigen Schipistenplanierungen in der Axamer Lizum zu einer Murkatastrophe mit einem Schadensausmaß von 30 bis 40 Millionen Schilling.

2. Flächenbedarf der Tiroler Schipisten

Die regionale Verteilung der Tiroler Schipisten zeigt Abb. 1. Am Stichtag 1. April 1980 gab es in Tirol 1287 Pisten. Die Gesamtfläche der Schipisten umfaßt 6900 ha. Damit beträgt die Pistenfläche 0.55% der Gesamtfläche Tirols. Dazu ein interessanter Vergleich: Auf sämtliche Verkehrsflächen entfallen in Tirol 0.56% der Gesamtfläche. Der Anteil der Pistenfläche ist also nicht so gering, wie er auf den ersten Blick scheinen mag. Bei der Beurteilung des Flächenbedarfs der

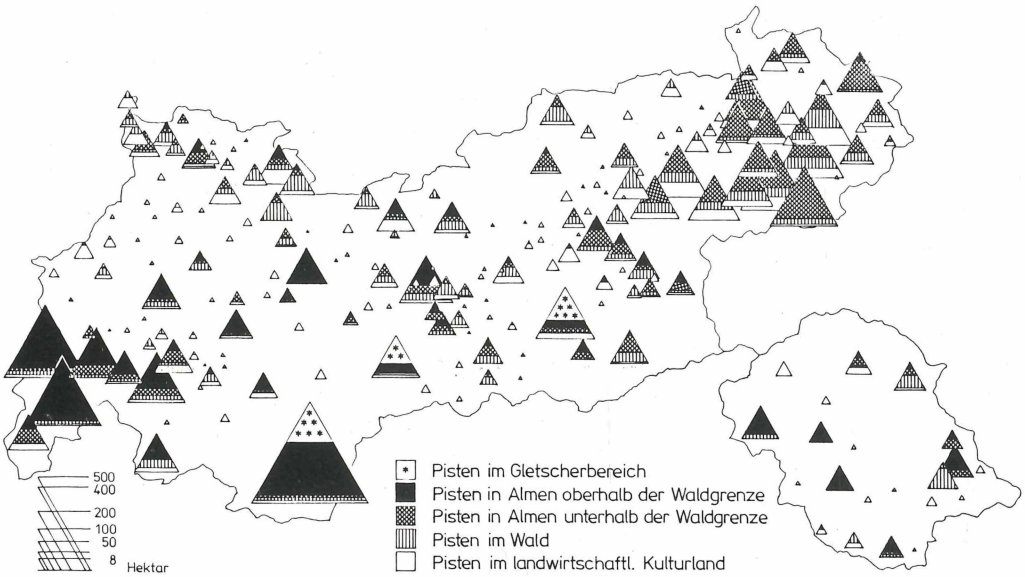


Abb. 1: Regionale Verteilung der Schipistenflächen im Bundesland Tirol (Stichtag 1. April 1980).
Für jede Tiroler Gemeinde ist die Schipistenfläche für die Bereiche 'landwirtschaftliches Kulturland', 'Wald', 'Alm und Ödland' unterhalb bzw. oberhalb der alpinen Waldgrenze und für die Sommerschigebiete im Gletscherbereich dargestellt. Besonders im westlichen Teil Tirols wurden großflächige Schipistenplanierungen im ökologisch besonders labilen Bereich oberhalb der alpinen Waldgrenze durchgeführt (CERNUSCA 1980).

Erschließungen muß man aber auch noch die notwendigen Folgeeinrichtungen und Komplementäranlagen der Seilbahnen und Pisten berücksichtigen, wie Parkplätze, Zufahrtsstraßen, Versorgungswege und Hotels, die den sowieso schon sehr beschränkten Dauersiedlungsraum in unseren Bergtälern weiter einengen. So entfällt bekanntlich in Tirol auf den von Wildbächen und Lawinen gesicherten Lebensraum nur rund 10% der Gesamtlandesfläche. Ähnlich sind die Verhältnisse auch in den Gebirgsregionen Vorarlbergs. Im Montafon würden beispielsweise bei Realisierung aller aktuellen Ausbauwünsche auf dem Seilbahnsektor für die zusätzlich erforderlichen Hotels rund 150 ha Bauland benötigt werden, während aber nur 50 bis 60 ha zur Verfügung stehen (BERNT 1979). Hier klafft also noch eine beträchtliche Lücke zwischen den Ausbauwünschen der Wintersportindustrie einerseits und den ökologischen Möglichkeiten andererseits. Besonders deutlich zeigen sich diese flächenmäßigen Grenzen der Schipistenplanierungen, wenn man größere Wintersportorte betrachtet (Abb. 2), wo in einzelnen Bereichen die Schipistenfläche über 5% der Nutzfläche erreicht.

Im Zusammenhang mit den ungünstigen ökologischen Auswirkungen des Pistenbaues ist auch die Frage interessant, ob die Tiroler Pistenfläche harmonisch an die Förderleistung der Aufstiegshilfen angepaßt ist oder ob, bezogen auf die

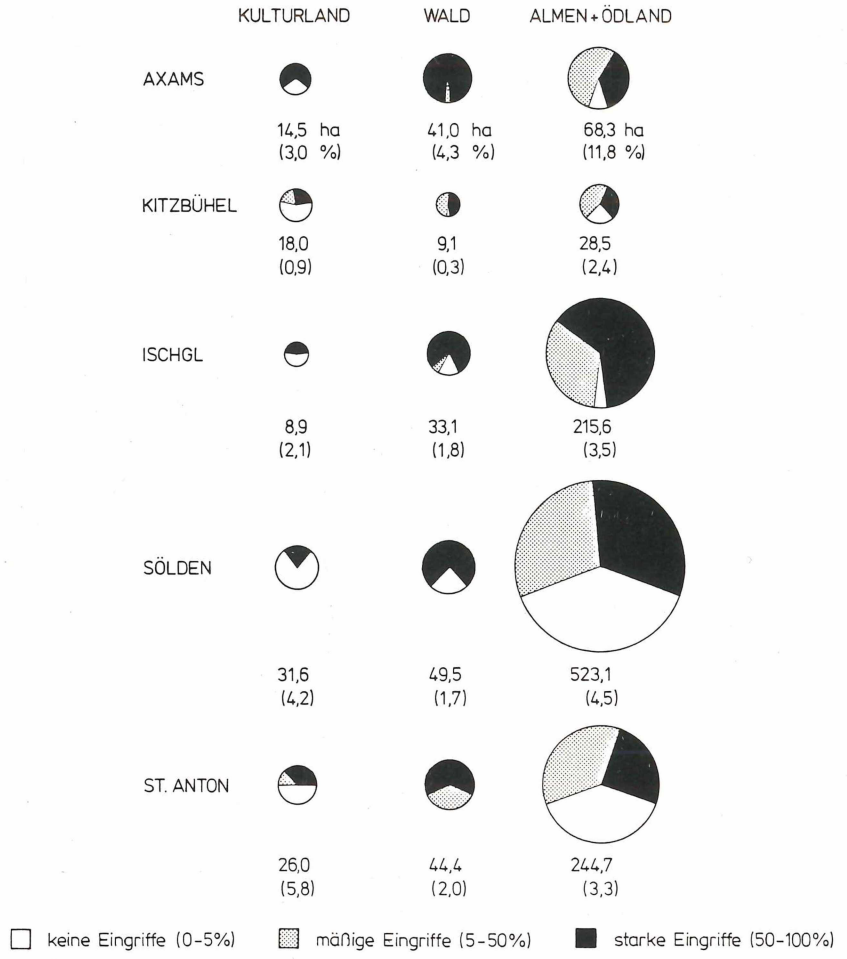


Abb. 2: Flächenausmaß der Schipisten in einigen größeren Schigebieten des Bundeslandes Tirol.
Neben der Schipistenfläche ist in Klammern der Prozentanteil der Pistenfläche an der Nutzfläche der Gemeinde für die Bereiche 'landwirtschaftliches Kulturland', 'Wald' und 'Alm und Ödland' angegeben. Außerdem ist das Ausmaß der Geländeeingriffe dargestellt. Bei den Schipistenflächen mit 'geringen Eingriffen' erfolgten höchstens auf 5% der betrachteten Schipiste Planierungen, bei jenen mit 'mäßigen Eingriffen' sind bis zu 50% und bei den Pisten mit 'starken Eingriffen' über 50% der Pistenfläche planiert.

maximale Förderleistung der Lifte und Seilbahnen, unter Umständen ein zu großzügiger Pistenausbau erfolgte. Bei maximaler Auslastung der Aufstiegshilfen entfällt auf jeden Schifahrer in Tirol eine durchschnittliche Pistenfläche von 400 m². Dieser Wert liegt beträchtlich über dem "Mindestplatzbedarf pro Schifahrer", der im österreichischen Seilbahnkonzept mit 250 m² angegeben wird. Das bedeutet nun nicht unbedingt, daß in der Vergangenheit in Tirol pro Aufstiegshilfe zu großflächige, insbesondere zu breite Pisten gebaut wurden, es zeigt aber, daß in den Tiroler Schigebieten im Durchschnitt eher die Kapazität der Seilbahnen als die der Pisten den Engpaß darstellt und daß in Zukunft eine eventuell notwendige Verbesserung der Kapazität der Aufstiegshilfen nicht automatisch mit einem proportional dazu verlaufenden Pistenausbau verbunden sein sollte.

3. Ausmaß der Landschaftsveränderungen durch Rodungen und Planierungen

Die ökologischen Auswirkungen von Planierungen hängen außer vom Gesteinsuntergrund (Kalk, Silikat) und von der Vegetationsform (Wiesen, Äcker, Wald, Almen) auch von der Höhenlage ab. Für die weitere Auswertung wurden daher die einzelnen Schigebiete zunächst dem Kalk bzw. Silikat zugeordnet und dann die Pistenflächen den einzelnen Höhenstufen zugeordnet und aufsummiert. Das Ergebnis dieser Berechnung ist in Abb. 3 und 4 dargestellt. Nur 30% der Tiroler Pistenfläche liegt in den Kalkalpen, der Rest in den Zentralalpen. Wie man sieht, bestehen zwischen der Höhenverteilung der Pisten in den Kalkalpen und in den Zentralalpen ganz charakteristische Unterschiede.

In den Kalkalpen liegt der größte Pistenanteil zwischen 1000 und 1400 m Meereshöhe (MH), in den Zentralalpen tritt das Maximum der Pistenfläche dagegen ca. 800 m höher, nämlich zwischen 1800 und 2000 m MH auf. Im landwirtschaftlichen Kulturland liegt dabei das Maximum der Pistenfläche zwischen 800 und 1200 m und bei den Waldpisten zwischen 1000 und 1400 m, wobei hinsichtlich der prozentuellen Verteilung zwischen den Pisten in den Kalkalpen und in den Zentralalpen nur geringe Unterschiede bestehen. Im Bereich der Almen und des Ödlandes liegen die meisten Pisten im Kalk zwischen 1400 und 1800 m und im Silikat zwischen 1600 und 2400 m MH. Für die Beurteilung der ökologischen Situation der Tiroler Pisten ist auch die Kenntnis des Pistenflächenanteiles oberhalb der alpinen Waldgrenze wichtig. Um diesen Flächenanteil abzuschätzen, wurde die alpine Waldgrenze im Kalk mit 1800 m und im Silikat mit 2000 m MH angesetzt. In den Kalkalpen liegen rund 17.8% (350 ha) der Pistenfläche oberhalb der Waldgrenze, im Silikat ist der prozentuelle Anteil der Pistenfläche oberhalb der Waldgrenze mit 33.0% (1626 ha) fast doppelt so groß wie in den Kalkalpen. Gemittelt über ganz Tirol liegen 28.6% (1976 ha) der Pistenfläche oberhalb der Waldgrenze. Dabei ist zu berücksichtigen, daß davon auf die Schigebiete in den Gletscherregionen 249 ha entfallen.

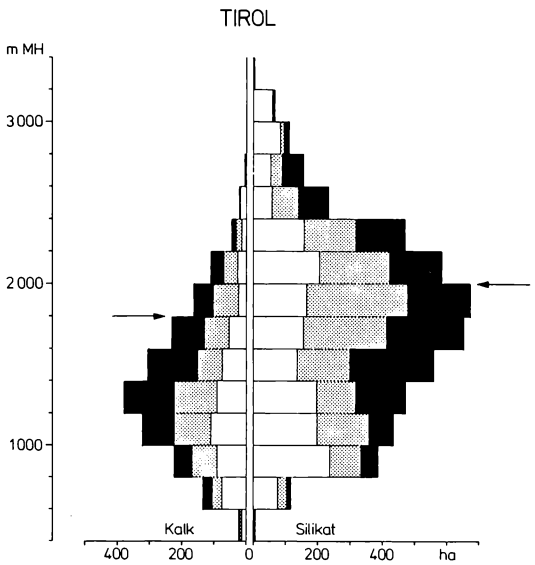


Abb. 3: Verteilung der gesamten Tiroler Pistenfläche nach Höhenlage und Ausmaß der notwendigen Geländekorrekturen.
Der Pfeil kennzeichnet die Lage der Waldgrenze. Rasterung wie Abb. 2.

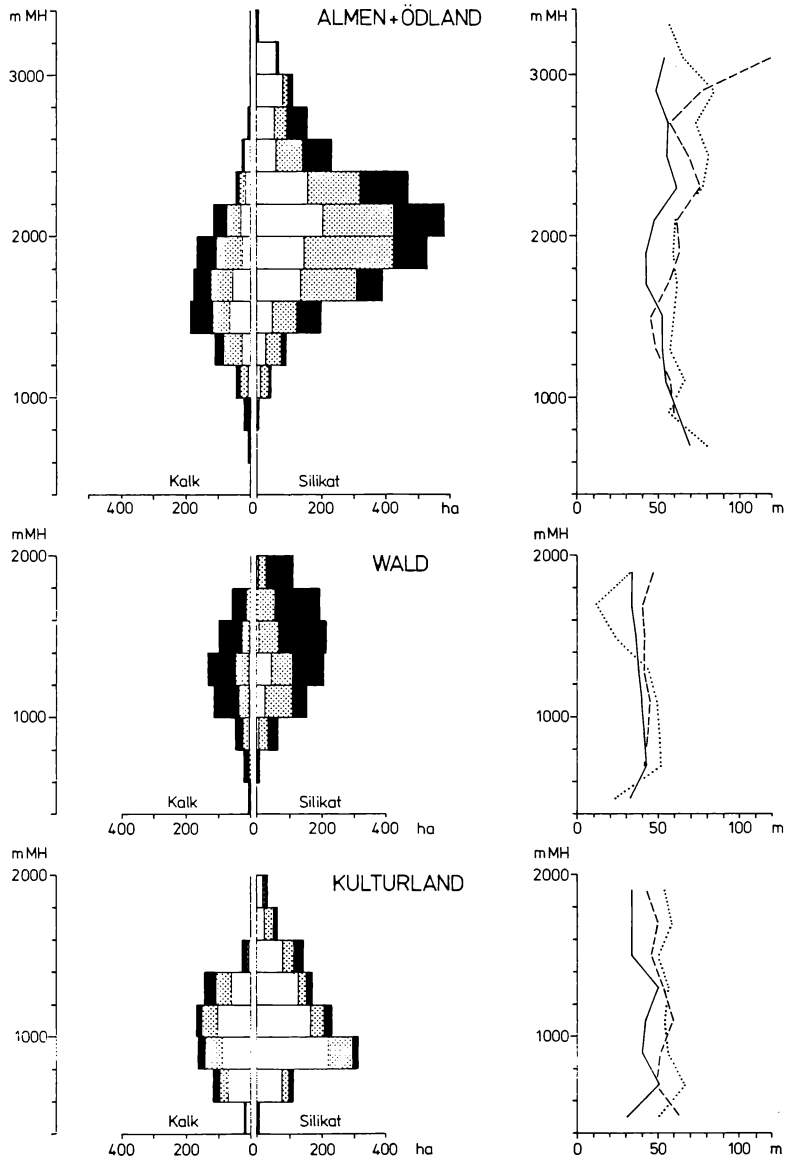


Abb. 4: Verteilung der Tiroler Pistenfläche nach Höhenlage und notwendigen Geländekorrekturen für die Bereiche 'landwirtschaftliches Kulturland', 'Wald' und 'Alm und Ödland'. Rasterung wie Abb. 2.
Der rechte Abbildungsteil zeigt außerdem die durchschnittliche Schipistenbreite.

In den Abb. 3 und 4 ist auch der Anteil der Flächen mit 'keinen Eingriffen', 'mäßigen Eingriffen' und 'starken Eingriffen' dargestellt. Die größten Eingriffe wurden bei der Errichtung der Waldpisten hervorgerufen. Außerdem fällt auf, daß der prozentuelle Anteil der planierten Pistenfläche mit zunehmender Höhe steigt. So sind z.B. in den Kalkalpen in 1000 m MH 'nur' auf 60% der Pistenfläche mehr oder weniger große Planierungen vorgenommen worden, in 1500 m beträgt der Anteil schon 76% und in 2000 m sogar 85%. In den Zentralalpen ergibt sich ein ähnliches Bild. Hier beträgt der Anteil der gebauten Pistenfläche in 1000 m 41%, in 1500 m 68%, in 2000 m 76%, in 2500 m 71%, in 3000 m aber nur 28% (Ursache: Gletscherschigebiete mit geringen Planierungen).

Abb. 5 gibt schließlich einen Gesamtüberblick über das Ausmaß der Geländekorrekturen im landwirtschaftlichen Kulturland, im Waldbereich sowie im Alm- und Ödland unterhalb und oberhalb der alpinen Waldgrenze. Außerdem ist der Zuwachs der Schipistenfläche in den letzten zwei Jahren dargestellt.

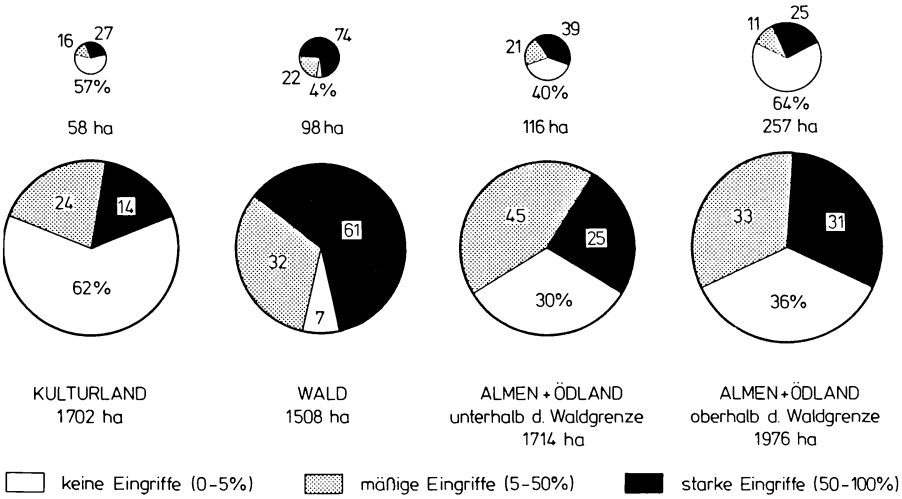


Abb. 5: Verteilung der Tiroler Pistenfläche auf die Bereiche 'Kulturland', 'Wald' sowie 'Alm- und Ödland' unterhalb und oberhalb der alpinen Waldgrenze nach Eingriffskategorien.
Die Waldgrenze wurde für die Kalkalpen mit 1800 m und für die Zentralalpen mit 2000 m Meereshöhe angenommen.
Untere Kreisfläche: Pistenfläche mit Stichtag 1.4.1980.
Obere Kreisfläche: Zuwachs der Pistenfläche von 1978 bis 1980.

4. Ökologische Auswirkungen der Schipistenplanierungen im Waldbereich

Am Stichtag 1. April 1980 entfielen in Tirol auf Pisten im Waldbereich 1500 ha; zumindest 61% dieser Pistenfläche wurde durch Flächenplanierungen mit schweren Schubraupen errichtet, wobei weitgehend der wertvolle Oberboden zerstört wurde! Wie unsere Schipistenstudien in den Schigebieten Achenkirch, Obergurgl, Hochgurgl und Mayrhofen-Penken ergeben haben, kommt es dadurch zu einer drastischen Verringerung des Porenvolumens, zu einer Reduktion der Wasserspeicherungskapazität und zu einem großen Verlust an im Boden gespeicherten Bioelementen. So haben z.B. die Bodenstrukturanalysen auf der Waldabfahrt in Achenkirch ergeben, daß die Wasserspeicherungsfähigkeit auf der planierten Schipiste rund 10 mal geringer als im angrenzenden Kiefernwald ist. Wegen der schlechten Wasserspeicherungskapazität des Bodens ist auf dieser Schiabfahrt schon bei Niederschlägen von nur 10 mm Wasserabfluß zu erwarten, wogegen der angrenzende Waldboden 120 bis 140 mm Niederschlag speichern kann. Die Verschlechterung des Wasserspeicherungsvermögens hat auch negative Auswirkungen auf den Wasserhaushalt der Pflanzen. So kam es z.B. während einer vierwöchigen Trockenperiode im Frühsommer 1976 auf der planierten Waldabfahrt in Achenkirch zu einer raschen Abnahme des für die Pflanzen verfügbaren Wassers, und die oberirdischen Teile der Pflanzen vertrockneten zum Großteil, wogegen im angrenzenden Kiefernwald keinerlei Trockenschäden an der Vegetation festzustellen waren. Diese Verschlechterung des Wasserspeicherungsvermögens planierter Abfahrtsflächen und der Verlust an im Oberboden gespeicherten Bioelementen ist vor allem im Zusammenhang mit der Wiederbegrünung zu berücksichtigen und kann besonders arbeitsintensive und kostspielige Pflegemaßnahmen der neu angelegten Gründecken notwendig machen.

Besonders schwerwiegend wirken sich die Bodenstrukturveränderungen auf den Oberflächenabfluß und den Bodenabtrag aus. Wie Erosionsmessungen in Achenkirch gezeigt haben, tritt bei einem wolkenbruchartigen Niederschlag von 100 mm pro Stunde auf einer planierten Waldabfahrt ein Oberflächenabfluß von rund 40% auf, wobei sich eine Erosion von Feinmaterial von rund einer Tonne pro Hektar ergibt. Der erhöhte Abfluß im Bereich von Abfahrtsschneisen bedroht aber nicht nur die planierte Schiabfahrt selbst, sondern in erhöhtem Maße auch den angrenzenden Wald. Vor allem bei unsachgemäß ausgeführten Wasserausleitungen aus dem Schipistenbereich können Waldabbrüche ausgelöst werden. Zu einem derartigen Waldabbruch im Flächenausmaß von einem Hektar ist es z.B. als Folge einer Schipistenplanierung von Hochgurgl nach Untergurgl gekommen. Diese Schipiste wurde übrigens ohne naturschutzrechtliches Genehmigungsverfahren errichtet.

Unsere Untersuchungen zeigen zusammenfassend, daß beim Schipistenbau im Waldbereich und insbesondere auch im Bereich oberhalb der alpinen Waldgrenze der wertvolle Oberboden möglichst ungestört erhalten bleiben sollte. Die Planierungsarbeiten sollten sich daher auf das Ausgraben von Wurzelstöcken und größeren Steinen und anschließende Feinplanierungen mit schreitenden Baumaschinen beschränken. Der Einsatz von Schubraupen ist jedenfalls als grober Naturfrevel anzusehen. Diese Ergebnisse werden durch neuere Untersuchungen in Bayern (SCHAUER 1981) und der Schweiz (MOSIMANN 1981) bestätigt.

Sehr kritisch sind auch Rodungen für Schipisten unterhalb von 1000 m MH zu beurteilen. Die meist sehr kurze Benützungszeit und Fremdenverkehrswirksamkeit stehen meist in keinem Verhältnis zum Verlust der Wohlfahrtswirkungen des betroffenen Waldes. In den Kalkalpen liegen 65.1 ha der Waldpisten (d.s. 13.2% der gesamten Waldpistenfläche im Kalk) unter 1000 m MH. Noch kritischer sind entsprechende Rodungen in dieser Höhenlage in den Zentralalpen zu beurteilen (wegen der sehr starken Abnahme der Niederschlagsintensität mit zunehmendem Abstand vom Alpennordrand). In den Zentralalpen liegen 76.1 ha Waldpistenfläche (7.5% aller Waldpisten der Zentralalpen) unter 1000 m MH. Wenn auch ein Großteil dieser Rodungen zu Pisten gehören dürfte, die oberhalb von 1000 m beginnen und nur in ihrem unteren Abschnitt unter 1000 m reichen, so ist dennoch diese Situation vom ökologischen Standpunkt als ungünstig zu bezeichnen.

Um die Stabilität und damit die Schutzfunktion angrenzender Waldflächen nicht zu beeinträchtigen, sollten Schipisten nicht breiter als 40 m sein, an der Waldgrenze sollte die Pistenbreite sogar unter 40 m liegen. In Abb. 4 ist die durchschnittliche Pistenbreite für den Bereich des landwirtschaftlichen Kulturlandes, für den Waldbereich und für Pisten in Alm- und Ödland dargestellt. Die Tiroler Pisten sind im Durchschnitt 52 m breit. Die Pisten im Wald haben mit einer durchschnittlichen Breite von 39 m, verglichen mit den Pisten im Kulturland (52 m) und Almbereich (60 m) deutlich die geringste Breite. Interessant ist auch, daß jene Pisten, für deren Errichtung starke Eingriffe notwendig waren, eine um 10 bis 15% geringere Breite aufweisen als die mit weniger starken Eingriffen. Auch im Bereich der Waldgrenze sind die Pisten um ca. 10% schmäler als in tieferen Waldbereichen. Es zeigt sich somit, daß zumindest die Breite der Tiroler Pisten im Wald weitgehend den ökologischen Anforderungen gerecht wird.

5. Außerordentliche ökologische Probleme bei Flächenplanierungen oberhalb der alpinen Waldgrenze

Ein besonderes ökologisches Risiko stellen die in Tirol oberhalb der alpinen Waldgrenze im Bereich der alpinen Zwergstrauchheide und der alpinen Grasheide durchgeführten Flächenplanierungen dar. Neben den für den Waldbereich bereits dargestellten hydrologischen Auswirkungen ergeben sich hier auch noch kaum lösbare Probleme im Zusammenhang mit einer dauerhaften und ökologisch wirkungsvollen Rekultivierung der Flächenplanierungen.

Oberhalb der alpinen Waldgrenze verschlechtern sich die Wachstumsbedingungen für die Vegetation sprunghaft. So braucht z.B. eine kleine *Loiseleuria*-Pflanze, die nur bis zu 3 cm groß wird, in 2100 m MH auf dem Patscherkofel 20 bis 30 Jahre, um voll auszuwachsen, und für den Aufbau der natürlichen Humusdecke waren hier sogar viele hundert Jahre erforderlich. Neben dem langsamen Wachstum stellt aber das Hauptproblem jeglicher Rekultivierung oberhalb der Waldgrenze das Fehlen geeigneter Samenmischungen dar, nämlich von Samenmischungen derjenigen Pflanzen, die an diese Höhenlage angepaßt sind. Geeignete Samenmischungen können deshalb nicht gewonnen werden, da sich die wichtigsten Rasenbildner in dieser Höhenlage vorwiegend vegetativ vermehren. Heute versucht man daher, mit herkömmlichen Samenmischungen, die eigentlich für tiefere Lagen bestimmt sind, zu begrünen.

Die Folge ist, daß die begrünten Flächen oberhalb der Waldgrenze alle Jahre neu angesät und laufend intensiv gepflegt werden müssen. In der Regel kann man aber nur ein 'Alibigrün' erzeugen. Wie in Tab. 1 am Beispiel von Schipistenplanierungen im Raum Obergurgl/Hochgurgl dargestellt ist, weicht selbst die mit großem Aufwand begrünte und gepflegte Schipiste 'Großkarlift' 10 Jahre nach Beginn der Rekultivierungsmaßnahmen hinsichtlich wesentlicher Ökosystemparameter noch ganz entscheidend von den angrenzenden ungestörten Flächen ab.

Tab. 1: Kennwerte des Bodenwasserhaushaltes für ungestörte Flächen und Schipistenplanierungen im Schigebiet Obergurgl/Hochgurgl.

	Meereshöhe (m)	Bodentyp	Horizont	Tiefe (cm)	Speicherkapazität (mm)		Wurzelmasse (g TS/m²)
Ungestörte Flächen							
Alpine Grasheide	2365	pseudovergleyte Rasenbraunerde	A_h	0-11	79	218	1100-1500
			AB	11-21	64		
			B_g	21-36	75		
Alpine Zwergstrauchheide	2100	Podsol	O_l	0- 3	22	213	2000-4000
			A_h	3-10	34		
			B_{s1}	10-22	67		
			B_{s2}	22-39	90		
Schipistenplanierungen							
'Großkar', 10 Jahre nach Begrünung	2365	Rohschutt	Y	0-10	36		400- 500
'Festkogel', 2 Jahre nach Begrünung	2560	Rohschutt	Y	0-14	50		130- 400
'Festkogel', 1 Jahr nach Begrünung	2560	Rohschutt	Y	0-10	50		30- 150

Zusammenfassend muß also festgestellt werden, daß die in Tirol oberhalb der alpinen Waldgrenze im Ausmaß von 1976 ha errichteten Schipisten schwere, zum Teil irreversible Eingriffe in den Naturhaushalt darstellen. Bisher wurde somit im Rahmen des Genehmigungsverfahrens nach dem Tiroler Naturschutzgesetz die besondere Problematik der Planierungen oberhalb der Waldgrenze in Unkenntnis der ökologischen Folgen zu wenig berücksichtigt. Bezeichnend ist in diesem Zusammenhang auch, daß die Schipisten oberhalb der alpinen Waldgrenze mit durchschnittlich 63 m die größte Breite aufweisen. Außerhalb der Gletscherschigebiete ergibt sich dabei die größte mittlere Breite von 72 m zwischen 2200 und 2400 m MH.

Oberhalb der alpinen Waldgrenze wird es in Zukunft notwendig sein, die Pistenplanierungen entweder drastisch zu reduzieren oder von vornherein in Kauf zu nehmen, daß die planierten Flächen ähnlich Autostraßen gebaut und technisch gegen Erosion, Rutschungen und Muren geschützt werden müssen. Als ein erster Schritt in diese Richtung - technische Sicherung von Planierungsflächen - ist die heute in den Hochlagen häufig angewandte Bitumen-Strohdecksaat anzusehen. Bei diesem Begrünungsverfahren wird das Stroh mittels Bitumen auf der planierten Rohschuttfläche fixiert. Da das Stroh wegen der geringen Abbauaktivität der Mikroorganismen nur sehr langsam abgebaut wird, hält die mechanische Stabilisierungswirkung mehrere Jahre an.

6. Mängel in Gesetzgebung und Verwaltung

Die aus ökologischer Sicht äußerst problematische Entwicklung der Schipistenplanierungen in Tirol ist auf Mängel in Gesetzgebung und Verwaltung zurückzuführen. Eine Analyse der Genehmigungspraxis in Tirol zeigt, daß gerade im ökologisch besonders labilen Bereich oberhalb der alpinen Waldgrenze die größten Mängel und Lücken vorhanden sind. Für Schipistenplanierungen im Waldbereich ist nämlich das Österreichische Forstgesetz (Bundesgesetz) zuständig, das strenge Bestimmungen bei Rodungen vorsieht. Planierungen oberhalb der alpinen Waldgrenze unterliegen dagegen nur den Bestimmungen des Tiroler Naturschutzgesetzes (Landesgesetz). Das Tiroler Naturschutzgesetz weist aber einige Mängel auf, die gerade im Hinblick auf die besonderen Gefahren von Flächenplanierungen oberhalb der alpinen Waldgrenze problematisch sind. So sind z.B. Flächenplanierungen für Sportanlagen unter einem Hektar selbst bei schweren Geländeveränderungen nicht

genehmigungspflichtig. Dabei ist zu berücksichtigen, daß es in Tirol 252 Pisten mit einer Fläche von unter einem Hektar gibt, 12 davon wurden als Vollplanierungen ausgeführt! Ein weiterer Fehler des Tiroler Naturschutzgesetzes besteht darin, daß für Schlepplifte überhaupt keine naturschutzrechtliche Genehmigung erforderlich ist. In Tirol wurden für Schlepplifttrassen 171 ha, davon 37 ha oberhalb der alpinen Waldgrenze, ohne naturschutzrechtliche Verhandlung (und damit auch ohne Überprüfung der ökologischen Auswirkungen) planiert!

Noch kritischer ist allerdings zu beurteilen, daß ein Großteil der Tiroler Schipisten entgegen den Bestimmungen des Tiroler Naturschutzgesetzes ohne vorher durchgeführtes, naturschutzrechtliches Genehmigungsverfahren errichtet wurde. Das gilt z.B. auch für die großflächigen Schipistenplanierungen im Gemeindegebiet Untergurgl/Obergurgl/Hochgurgl, die z.T. sogar in einem Landschaftsruhegebiet erfolgten. Dies ist insofern interessant, als die Gemeinde Obergurgl durch das MAB-Projekt 'Obergurgl' gerade über die nachteiligen Auswirkungen von Flächenplanierungen besonders gut informiert wurde und die Entscheidungsträger dieser Gemeinde in Pressekonferenzen auch immer wieder betonen, daß die Entwicklung der Gemeinde Obergurgl entsprechend den Empfehlungen des MAB-Projektes gesteuert würde.

Eine Ursache für die starke Zunahme der Flächenplanierungen in Tirol stellt sicher auch das sogenannte 'Pistengütesiegel des Landes Tirol' dar, das von der Tiroler Landesregierung seit 1977 an jene Schigebiete verliehen wird, deren Schipisten den schitechnischen Normen entsprechend errichtet wurden, wobei aber die ökologischen Folgen der Schipistenplanierungen bei der Verleihung nicht berücksichtigt werden. Das Pistengütesiegel stellt daher einen großen Anreiz für großflächige Schipistenplanierungen dar. Bis Ende 1979 wurde an 31 größere Schigebiete (mit insgesamt 250 Pisten) das Pistengütesiegel verliehen.

7. Forderung nach einer neuen Raumordnungspolitik auf Grund umweltorientierter Planungsmodelle

Neben der Behebung der oben aufgezeigten Mängel in Gesetzgebung und Verwaltung, die Kompetenzen auf Bundes- und Landesebene betreffen, muß es vor allem zu einer neuen umweltorientierten Erschließungspolitik auf der Bezirks- und Gemeindeebene kommen. Es zeigt sich nämlich gerade am Beispiel der Schipistenplanierungen, daß trotz der auf der Bundes- und Landesebene vorhandenen Umweltgesetze und Verordnungen wenig erreicht wird, wenn die Planung auf der Gemeindeebene nach fehlerhaften und weitgehend überholten ökonomischen Planungsmodellen erfolgt. In diesen ökonomischen Planungsmodellen wird von den drei Produktionsfaktoren der Fremdenverkehrswirtschaft 'Kapital', 'Arbeit' und 'Landschaft' der Produktionsfaktor 'Landschaft' viel zu niedrig bewertet. Nach den bekannten Gesetzmäßigkeiten der freien Marktwirtschaft wird daher die Landschaft als der billigste Produktionsfaktor ausgebeutet. Einschränkungen bei den beiden anderen Produktionsfaktoren führen zwangsläufig zu umso größeren Landschaftsbelastungen, wobei gerade diejenigen Landschaftsbereiche besonders betroffen sind, deren ökonomischer Wert besonders gering angesehen wird, wie z.B. der Bereich des 'Alm- und Ödlandes' oberhalb der alpinen Waldgrenze. Berücksichtigt man die Irreversibilität der meisten Landschaftseingriffe oberhalb der alpinen Waldgrenze und die damit verbundenen hohen bis unendlich hohen Kosten, die für eine Wiederherstellung des ursprünglichen Ökosystems in diesem Bereich notwendig sind, so werden die Mängel der derzeit angewandten Planungsmodelle besonders deutlich. Ein weiterer Mangel dieser Planungsmodelle ist, daß die negativen ökologischen Auswirkungen der einzelnen Projektierungen nicht zu Lasten dieser Projekte berücksichtigt werden, sondern die Kosten der Umweltschäden letztlich von der Allgemeinheit zu tragen sind (Abb. 6). Da die tatsächlichen Kosten der ökologischen Folgen zu niedrig bewertet sind und außerdem bei den Erschließungen nicht im Projekt berücksichtigt werden, fehlen in diesen Planungsmodellen weitgehend stabilisierende Rückkopplungsmechanismen zwischen den Projektteilen 'Infrastruktur in der Landschaft' und 'Infrastruktur im Wintersportort'. Dies zeigt deutlich das Planungsmodell in Abb. 6, bei dem zwischen der Entwicklung des Wintersportortes und der Landschaftsbeanspruchung nur die eine negative Rückkopplung über 'Auswirkungen der Schipistenplanierungen auf den Sommertourismus' auftritt. Diese Rückkopplung ist aber im Hinblick auf die untergeordnete wirtschaftliche Bedeutung des Sommertourismus im Verhältnis zum Wintertourismus derzeit zu schwach, um eine Stabilisierung des Wachstums in den Tiroler Erschließungsgebieten zu ermöglichen. Im Gegenteil: Begrenzungen der Produktionsverhältnisse in den Wintersportgemeinden selbst, wie z.B. eine Begrenzung der Baufläche für Hotels, Begrenzungen in der Energieversorgung oder Wasserversorgung bewirken nach diesem Planungsmodell umso größere Anstrengungen im Bereich 'Lift- und Schipistenbau', um die übrigen Produktionsnachteile dadurch zu kompensieren. Diese Funktionszusammenhänge

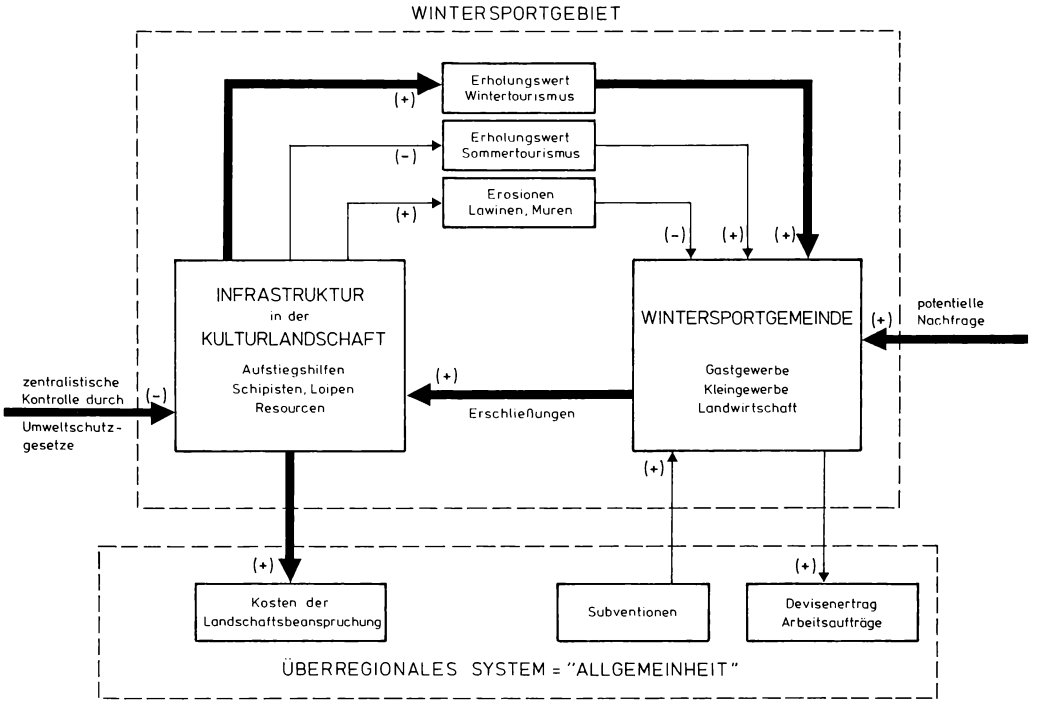


Abb. 6: Planungsmodell für Erschließungen ohne ausreichende Berücksichtigung der Kosten der Landschaftsbelastungen durch Lift- und Schipistenbau. Die Pfeile stellen die kybernetischen Verknüpfungen ('+' für 'aufschaukelnde' und '-' für 'dämpfende Auswirkungen') zwischen den einzelnen Bereichen des sozio-ökonomischen Systems 'Wintersportgebiet' dar. Da die Kosten des Landschaftsverbrauchs nicht ausreichend bewertet werden und außerdem nicht zu Lasten der Wintersportgemeinde anfallen, überwiegt die wachstumsfördernde Wirkung der Schipistenplanierungen über die 'positiven Auswirkungen auf den Wintertourismus' bei weitem die 'negativen Auswirkungen auf den Sommertourismus'. Dies bewirkt ein weitgehend unkontrolliertes Wachstum der 'touristischen Infrastruktur' in der Landschaft. Für die Wachstumskontrolle sind starke dirigistische Maßnahmen zentraler Lenkungsstellen erforderlich.

lassen sich erneut besonders deutlich an der Gemeinde Obergurgl demonstrieren. Für diese Gemeinde wurde im Jahr 1974 in Zusammenarbeit zwischen dem MAB-6-Projekt 'Obergurgl' und dem Internationalen Institut für Angewandte Systemanalyse (IIASA) in Laxenburg ein sozio-ökonomisches Modell erarbeitet, das in mathematischer Form die Funktionszusammenhänge von Planungsmaßnahmen im Wintersportgebiet Obergurgl beschreibt und Prognosen für zukünftige Entwicklungen dieser Gemeinde zuläßt (HIMAMOWA 1974). Auch in diesem Systemmodell wurden - entsprechend der derzeit realisierten Raumplanungspraxis - die ökologischen Kosten von Schipistenplanierungen nicht ausreichend bewertet und im wesentlichen nur die in Abb. 6 dargestellten negativen Auswirkungen von Liftanlagen und Schipistenplanierungen auf das 'Landschaftsbild' und damit nur auf den Sommertourismus berücksichtigt. Computersimulationen zeigten schließlich, daß dem unkontrolierten Wachstum der Gemeinde Obergurgl durch eine unmittelbare Begrenzung der Neuerrichtung von Hotels begegnet werden könnte. Die ökologischen Folgen der Planierungen würden dagegen nur geringe Auswirkungen auf den Sommertourismus zeigen und könnten keinesfalls das Wachstum der Gemeinde bremsen. Auch Einschränkungen der Subventionen oder begrenzte Ressourcen (Strom, Wasser) würden das weitere Wachstum nur verzögern.

Entsprechend den Ergebnissen der Prognosen entschloß sich die Gemeinde Obergurgl im Zeitraum 1974 bis 1980 zu einem Stopp der Hotelbauten. Diese selbstauferlegten Restriktionen im Bereich der Infrastruktur der Gemeinde führten nun aber zu keinen entsprechenden Restriktionen im Bereich der Schipistenerschließungen. Die

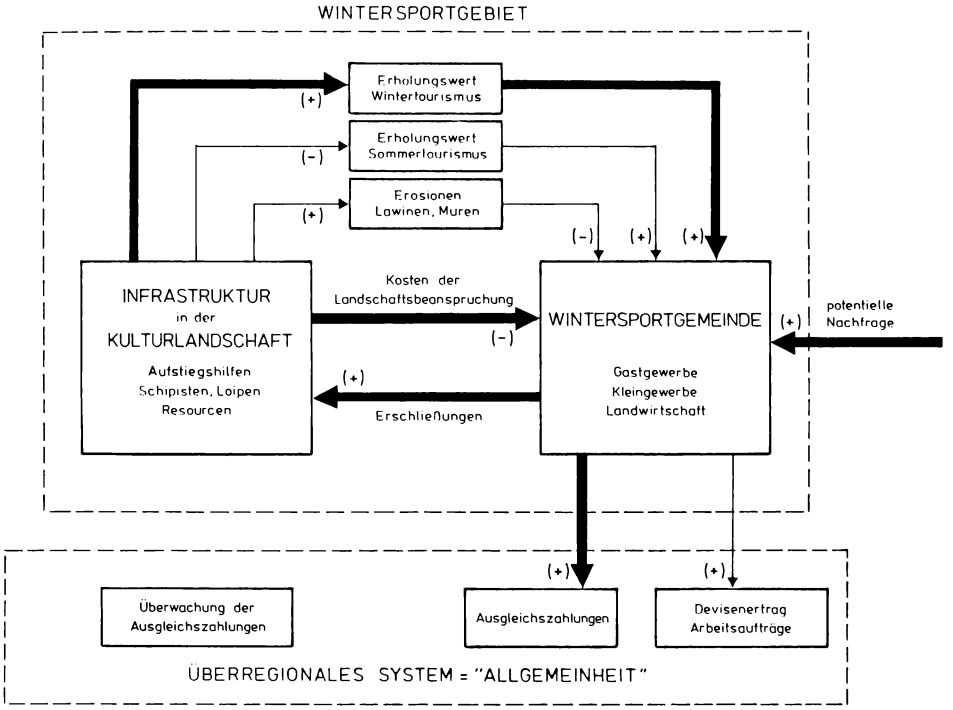


Abb. 7: Verbessertes Planungsmodell für Erschließungen.
Bei diesem Planungsmodell fallen die Kosten der Landschaftsbelastungen zu Lasten des Wintersportgebietes und bewirken eine starke wachstumsbegrenzende Rückkopplung zwischen dem 'Wachstum der Infrastruktur in der Landschaft' und dem 'Wachstum der Wintersportgemeinde'. Die Wachstumskontrolle erfolgt ohne dirigistische Maßnahmen zentraler Stellen ausschließlich durch systemimmanente Regelungsmechanismen.

oben angeführten gravierenden Schipistenplanierungen oberhalb der alpinen Waldgrenze in Obergurgl fallen gerade in den Zeitraum 1975 bis 1980.

In Abb. 7 ist das Schema eines verbesserten Planungsmodells für touristische Erschließungen dargestellt, das ein harmonisches Wachstum von 'Infrastruktur in der Wintersportgemeinde' und 'Infrastruktur in der Landschaft' gewährleistet. Wichtig ist, daß in diesem Planungsmodell das Wachstum eines Gebietes nicht durch eine zentrale Behörde, sondern dem föderalistischen Prinzip entsprechend durch innere Regelungsmechanismen in den betroffenen Regionen gesteuert wird. Landschaftseingriffe führen entsprechend den dadurch verursachten 'ökologischen Kosten' zu einer marktwirtschaftlich gesteuerten Wachstumsbegrenzung. Bei der Durchführung des vorgeschlagenen Planungsmodelles ergeben sich Schwierigkeiten im Zusammenhang mit einer gerechten Berechnung der Kosten der Eingriffe in den Naturhaushalt. Als Basis für die Kostenberechnung müßten neben den Kosten für die Abgeltung von Betriebsausfällen der Land- und Forstwirtschaft und den laufenden Pflege- und Erhaltungskosten vor allem auch einmalige Kautionen bei der Errichtung einer Anlage berücksichtigt werden. Diese Kautionen sollten die Kosten für die Wiederherstellung des ursprünglichen Ökosystems decken oder, wo das wegen der Irreversibilität der Eingriffe nicht möglich ist, die ausreichende Abgeltung von Nutzungseinschränkungen und Erhaltungskosten, die zukünftigen Generationen erwachsen, sichern. Diese Ausgleichszahlungen könnten dem interregionalen Interessenausgleich zwischen stärker und schwächer erschlossenen Regionen (Förderung des sanften Tourismus!) und dem intergenerativen Interessenausgleich zwischen den Entwicklungsmöglichkeiten der gegenwärtigen Generation und den Folgen für die zukünftigen Generationen dienen (vgl. dazu TSCHURTSCHENTHALER 1982). Aufgabe der überregionalen Planungsstellen wäre nicht eine Steuerung der Entwicklung der einzelnen Wintersportgebiete, sondern eine Überwachung der Entschädigungs- und Ausgleichszahlungen nach überregionalen Planungsgrundlagen.

8. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

Angesichts der aufgezeigten nachteiligen ökologischen Auswirkungen des Schipistenbaues im Bereich des Waldes und insbesondere im Bereich oberhalb der alpinen Waldgrenze sind weite Teile des Bundeslandes Tirol aus ökologischer Sicht heute als weitgehend erschlossen anzusehen. Das muß nicht einen absoluten Wachstumsstopp, aber ein starkes Einbremsen der Neuerschließungen bedeuten. Dabei sollten in erster Linie gerade in der Nähe gut erschlossener Gebiete angrenzende Landesteile möglichst großräumig zu Ruhezonen erklärt werden. In Zukunft sollte der Konsolidierung und Sanierung des derzeitigen Bestandes an Pisten und Aufstiegshilfen eindeutig der Vorrang vor weiteren Neuerschließungen eingeräumt werden. Vordringliche Aufgabe dieser Konsolidierungsphase wird es sein müssen, die durch den stürmischen Ausbau von Pisten und Aufstiegshilfen in den letzten Jahren oberhalb der alpinen Waldgrenze hervorgerufenen schweren ökologischen Schäden wieder einigermaßen zu reparieren. Zukünftige Neuerschließungen sollten erst nach Vorliegen regionaler Raumordnungspläne mit eingetragenen Ruhezonen und erst nach Durchführung einer umfassenden Überprüfung der ökologischen Auswirkungen des Vorhabens durchgeführt werden.

Was aber heute wohl am dringendsten notwendig ist, ist eine entsprechend umfassende ökologische Erziehung der Bevölkerung, die alle Schulstufen vom Kindergarten bis zur Universität umfassen müßte und die Bevölkerung auf notwendige einschränkende Maßnahmen zur Sanierung der Umweltsituation vorbereiten soll. Es zeigt sich nämlich gerade auch am Beispiel der Schipistenplanierungen, daß trotz vorhandener Umweltschutzgesetze und Verordnungen wenig erreicht wird, wenn sie nicht vom allgemeinen Konsens der Bevölkerung getragen werden, und dies setzt eben ein umfassendes Verständnis der Umweltprobleme voraus.

Literatur

BERNT D., 1979: Naturschutz und Seilbahnbau aus der Sicht der Raumplanung. In: Raumplanung für Österreich (Naturschutz und Seilbahnen), Wien (Österr. Bundeskanzleramt IV/6) 2: 11-23.

CERNUSCA A. (Ed.), 1977a: Alpine Umweltprobleme. I. Ökologische Veränderung durch das Anlegen von Schiabfahrten an Waldhängen. Mit Beiträgen von CERNUSCA A., FRIEDRICH F., GRABHERR G., GUGGENBERGER H., HASELWANDTER K., HUBER F., KARL J., KÖRNER C., KUEN H., NEUWINGER I., SCHEIRING H., THALER K., TSCHÖRNER F., REISIGL H. Berlin (Schmidt): 119 S.

CERNUSCA A., 1977b: Pisten und Landschaft - ökologische Probleme des Schipistenbaues; Untersuchungsergebnisse. Mitteilungsbl. des Österr. Inst. Schul- und Sportstättenbau 4: 12-15.

CERNUSCA A., 1977c: Schipisten gefährden die Gebirgslandschaft. Umschau 77(4): 109-112.

CERNUSCA A., 1977d: Ökologische Veränderungen im Bereich von Schipisten. In: (Ed. SPRUNG R., KÖNIG B.): Das österreichische Schirecht. Innsbruck (Wagner): 81-150.

CERNUSCA A., 1979a: Zur Ökologie von Schipisten. In: Raumplanung für Österreich (Naturschutz und Seilbahnen). Wien (Österr. Bundeskanzleramt IV/6 Bundespressedienst) 2: 53-71.

CERNUSCA A., 1979b: Ökologische Auswirkungen von Schipisten und deren Berücksichtigung im Raumplanung und Umweltschutz. Ber. 27. Jahrestagung Int. Alpenschutzkommission (Briancon, Frankreich): 40 S.

CERNUSCA A., 1980: Schipisten - Ökologische Auswirkungen des Baues und Betriebs von Schipisten und deren Berücksichtigung in Gesetzgebung und Verwaltung. Tiroler Umweltschutzkonzept - Bestandsaufnahme. Innsbruck (Amt der Tiroler Landesregierung) : 191 S.

HIMAMOWA B., 1974 (Pseudonym für BUNNELL F., BUNNELL P., BUCKINGHAM S., HILBORN R., MARGREITER G., MOSER W., WALTERS C.): Ein Mikrokosmos: Wirtschaftswachstum im begrenzten Raum. Alpine Areas Workshop (IIASA): 68 S.

MOSIMANN T., 1981: Geoökologische Standortsindikatoren für die Erosionsanfälligkeit alpiner Hänge nach Geländeeingriffen für Pistenanlagen. Geomethodica 6: 143-174.

SCHAUER T., 1981: Vegetationsveränderungen und Florenverlust auf Skipisten in den bayerischen Alpen. Jahrb. Ver. Schutz Alpenpflanzen u. -tiere 56: 149-171.

TSCHURTSCHENTHALER P., 1982: Grenzen des Wachstums im Fremdenverkehr. Diskussionsbeiträge. Innsbruck (Institut f. Wirtschaftstheorie u. -politik Univ.): 54 S.

Adresse

Prof. Dr. Alexander Cernusca
Institut für Botanik Univ.
Sternwartestr. 15

A-6020 Innsbruck

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Landschaftsökologische Studie in der Region Aletsch (MAB 6) nach einer modifizierten symphytosoziologischen Methode

Präsentation und Diskussion der analytischen Phase im Feld

Claude Béguin und Jean-Paul Theurillat

After a recent publication about a modified symphytosociological method used within the geobotanical context of the Swiss MAB project, the authors give here two examples of inventories of 'parcels', located in the test area of Aletsch: The first corresponds to the village of Mörel, the second to the Riederhorn.
The questionnaire used for the analytical stage in the field is briefly commentated on the basis of the main landscape elements which have been selected in this study.
Finally, the authors discuss the advantages and disadvantages of the symphytosociological method of 'parcels' compared to the classic symphytosociological method.

Landschaftsdiversität, MAB 6, Regionalplanung, Schweiz, Symphytosoziologie.

1. Einführung

Für alle Gesichtspunkte, welche die allgemeinen Ziele des Projektes MaB 6, also das unsichere Gleichgewicht zwischen Mensch und Natur in den alpinen Ökosystemen betreffen, wird verwiesen auf die Informationsblätter von MaB Schweiz, speziell auf Nr. 1 (MESSERLI B., MESSERLI P., 1979).

Das speziell geobotanische Ziel im Aletschgebiet ist vor allem das Inventar und die Ermittlung von Schutzwerten im weiteren Sinn sowie die Abschätzung von ökologischen Belastungen in dieser Region. Wie kommt man dazu, welche Methode verwendet man? Gleich von Anfang an fiel unsere Wahl auf die symphytosoziologische Methode, wie sie von TÜXEN 1973 vorgeschlagen und speziell von GÉHU 1974 im Detail ausgearbeitet wurde. Aus dieser Arbeit zitieren wir den folgenden Passus:

"Durch die symphytosoziologische Methode gelingt es, die landschaftlichen Gesamtheiten der Pflanzengesellschaften zu hierarchisieren und in Maßstäben zu kartieren, die an die Probleme angepaßt sind. Diese hierarchisierten landschaftlichen Gesamtheiten sind Träger der Summe von Informationen über Floristik, Physiognomie, Dynamik, Ökologie, Biozönologie ... aller darin enthaltenen Assoziationen. Sie ermöglichen eine objektivierte Abschätzung der Diversitäten und biologischen Qualitäten".

Trotz der kurzen Zeit von neun Jahren, während der diese landschaftliche Methode erst in Gebrauch ist, haben doch verschiedene Autoren schon schöne Arbeiten veröffentlicht, z.B. HEGG u. SCHNEITER (1978) anläßlich einer ersten Landschaftskartierung in Grindelwald. Je mehr sich dieser neue Zweig der Pflanzensoziologie entwickelt, desto klarer wird, daß enge Beziehungen bestehen zwischen den Landschaftseinheiten und der Geomorphologie. Im vegetationskundlichen Team von MaB-Schweiz wurde eine vereinfachte symphytosoziologische Methode ausgearbeitet, die speziell an die Bedürfnisse des MaB angepaßt ist. Die Sigma-Aufnahmen sind hier nicht einzig auf der Basis von floristischen und phytosoziologischen Kriterien ausgewählt, also auf Grund einer Wiederholung der Assoziationen, die man im Gelände beobachtet, sondern sie basieren weitgehend auf geomorphologischen Kriterien. Die Begrenzung der Aufnahmeparzellen vollzieht sich vorweg am Schreibtisch mit Hilfe von Luftaufnahmen und topographischen Karten z.B. im Maßstab 1 : 5000, die vor allem die Faktoren Neigung und Exposition der Hänge sowie die Struktur der Vegetation erkennen lassen. Als Beispiele sollen hier zwei Parzellen vorgestellt werden, die im Sommer 1982 aufgenommen wurden und die als Diskussionsbasis dienen zum Vergleich mit der Aufnahmephase nach der klassischen symphytosoziologischen Methode.

2. Beschreibung der zwei Parzellen von Mörel und vom Riederhorn

Unter Verwendung der Kriterien für Begrenzung, Numerierung, Kodifizierung und Art der Inventarisierung, wie sie kürzlich beschrieben wurden (BÉGUIN, THEURILLAT 1982), folgen hier die Resultate für zwei der 1500 Parzellen im Testgebiet Aletsch.

2.1 Parzelle von Mörel

Hier handelt es sich um eine urbanisierte Parzelle vom Talgrund in 750 m Meereshöhe (Abb. 2 u. 3). Diese Hangfuß-Situation zeigt sich in der Anwesenheit verschiedener Vegetationstypen, die dem Fuß von Felsen mit Schutt und Blöcken, den Schuttkegeln und alluvialen Terrassen entsprechen. Die Liste der inventarisierten Vegetationstypen (Tab. 1) zeigt insbesondere eine Laubwaldgesellschaft, wahrscheinlich als Relikt der potentiellen Vegetation. Es handelt sich um ein *Sorbo-Fraxinetum salvietosum glutinosae*. Im allgemeinen ist es jedoch schwierig, im Talgrund die Klimax-Vegetation zu erkennen, weil fast die Gesamtheit der

Tab. 1: Liste der in der Parzelle von Mörel festgestellten Vegetationstypen.

Ø	Durchschnittlicher Zustand der Vegetation
o	Verarmter Zustand der Vegetation
1-9	9 Klassen zur Schätzung der Flächenbedeckung in den Parzellen 1: Kleinste Oberflächen von weniger als 10 m² bis 9: mehr als 90% der gesamten Parzellenfläche
A-K	10 Verteilungstypen zur Angabe, wie die Elemente in der Parzelle verteilt sind. Vgl. Abb. 4.

1. Felsen:
   Asplenietum trichomano-rutae murariae Ø 1F
2. Schutt:
   Bestand mit *Clematis vitalba* und *Agropyron intermedium* o 2F
3. Felsplatten, Blockhalden:
   Bestand mit *Carex hirta* 1F
   Bestand mit *Chenopodium album* 1B
   Hordeetum murini 1C
   Sisymbrio-Asperuginetum 1B
4. Ruderalvegetation:
   Bestand mit *Agropyron repens* (trockene Böschungen) 2G
   Bestand mit *Urtica dioica* und *Galium aparine* 3B
   Tanaceto-Artemisietum vulgaris 2F
   Artemisietum absynthio-campestris 2F
   Bestand mit *Rubus caesius* 1F
   Bestand mit *Medicago sativa* 2F
   Bestand mit *Stellaria media* 1F
   Urtico urentis-Malvetum neglectae 1B
5. Trittvegetation:
   Lolio-Plantaginetum 3B
   Lolio-Polygonetum arenastri 2F
   Sagino-Bryetum 2F
   Bestand mit *Cynodon dactylon* 1F
6. Heuwiesen:
   Chaerophyllo silvestri-Arrhenatheretum elatioris
   bewässert 5B
   Chaerophyllo silvestri-Arrhenatheretum elatioris
   nicht bewässert 3B
7. Trockene magere Wiesen:
   Mesobrometum mit *Veronica arvensis* 2B
   Dauco-Mesobrometum 2B
8. Lichtungen und Schläge:
   Sambucetum nigrae 2B
9. Thermophile Gebüsche:
   Bestand mit *Cornus sanguinea* (Böschungen) 1B
10. Laubwälder:
    Agropyro-Alnetum incanae mit *Rubus idaeus* 2F
    Sorbo-Fraxinetum salvietosum glutinosae,
    Variante mit *Festuca heterophylla* o 1B

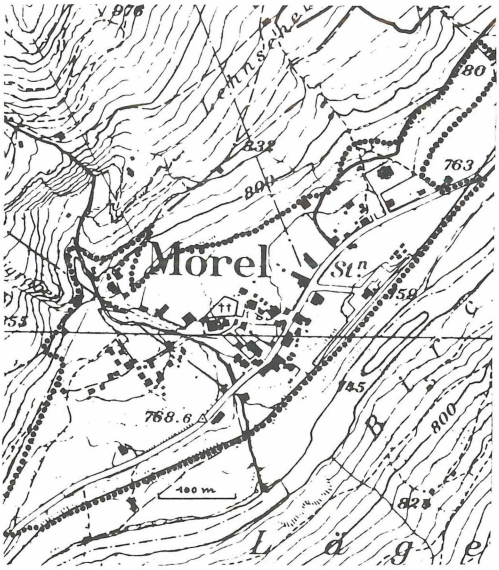
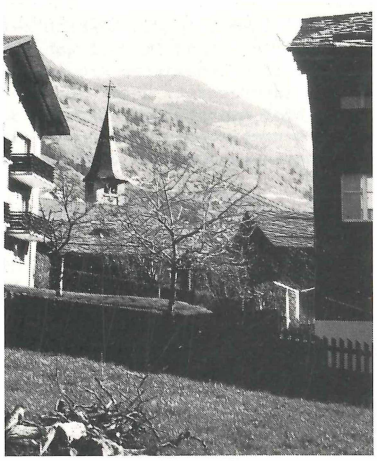


Abb. 1: Begrenzung der Parzelle von Mörel auf der topographischen Karte 1 : 10 000
(Reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 12.1.1983).



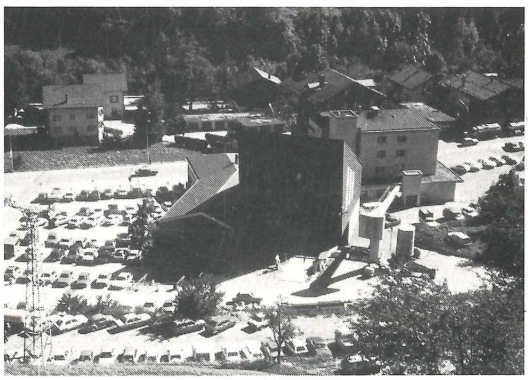


Abb. 2 und 3: Ausschnitte aus der Parzelle von Mörel.

Wälder abgeholzt ist. Handelt es sich um Föhrenwälder, um Birkenwälder oder um trockene Eschenwälder, oder handelt es sich um einen Klimax-Schwarm? Für den Moment läßt sich nichts Sicheres aussagen.

Strauchige Gesellschaften sind vorhanden in Form eines Bestandestyps mit *Sambucus nigra* in der Nähe der Siedlung und eines anderen mit *Cornus sanguinea* auf trokkenen Böschungen. Diese schwache Vertretung von Gehölzvegetation scheint den starken menschlichen Einfluß gut auszudrücken, der auf diese Parzelle ausgeübt wird und nicht produktive Zonen mit Gebüschen und ihren Mantelgesellschaften auf ein absolutes Minimum reduziert. Ebenso sind die trockenen Magerwiesen auf einige wenige Abhänge zurückgedrängt, während die (2 mal pro Jahr) gedüngten Mähwiesen ungefähr einen Viertel der Oberfläche im Dorf bedecken. Ein Dutzend Ruderal- und Trittgesellschaften tragen etwas zur Diversität in dieser Parzelle bei, auf der wir zudem 23 verschiedene Arten von einzelnen Bäumen festgestellt haben. Erwähnen wir die Häufigkeit des Kirschbaumes sowie das Vorhandensein von Aprikose, Pfirsich, Quitte, Kastanie und Nußbaum, von Trägern wertvoller ökologischer Information. Die Ziersträucher, die Niederstammobstbäume, die Thujahecken, die Rebkulturen, die Gemüsegärten und die Zierblumen verstärken die große Diversität und ergeben differenzierende Elemente der Landschaft.

Unter dieser Optik wurden noch weitere Elemente aufgenommen, die direkt mit den menschlichen Aktivitäten verknüpft sind.

Es handelt sich um

- 23 verschiedene Typen von Bauten als landschaftliche Elemente (z.B. Kirche, Schule, Wohnhaus, Hotel, Geschäft, Garage, Sägerei, Scheune, moderner Stall usw.)
- 10 Elemente der Verbindungswege (z.B. Durchgangsstraße, Nebenstraßen, Wege, Eisenbahn, Kabinenbahn usw.)
- 23 Elemente, die offenes Gelände darstellen (Böschungen, Materialdepot, Sozialbrache usw.), verschiedene Plätze (Parkplatz, Sportplatz, geteerte und gepflästerte Plätze), Wasserleitungen (offene, kanalisierte oder in Rohre eingelegte 'Bisses'), Mauern (Trockenstein-, Zement- oder Betonmauern) und besondere Objekte (öffentliche Bänke, Brunnen, Bildstöcke usw.).

Es muß präzisiert werden, daß die Ziele dieser Studie im MaB Aletsch keine detaillierten Untersuchungen zur besseren Charakterisierung einzelner Zonen im Dorf von Mörel oder in anderen Dörfern und Weilern erlauben, wie dies in der bemerkenswerten Arbeit von CLAISSE u. GÉHU (1978) geschah. In diesem Zusammenhang wäre es sehr interessant, unter Verwendung von kleineren Parzellen verschiedene Siedlungstypen im Testgebiet Aletsch neu aufzunehmen, indem nicht nur das Aussehen, sondern auch die Funktion der verschiedenen bewohnten Gebiete berücksichtigt würde. Es würden hier verschiedene Möglichkeiten existieren, um die Landschaftseinheiten in unserem Sinn besser zu charakterisieren.

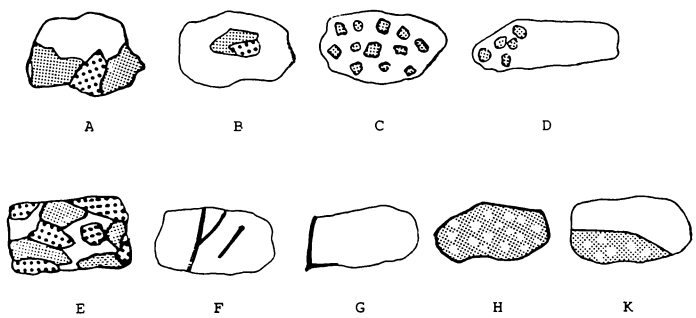


Abb. 4: Verteilungstypen der Elemente in den Parzellen.
(Nach SCHNEITER 1979, nicht publ.)

2.2 Parzelle Riederhorn

Diese Parzelle, auf einer mittleren Höhe von 2000 m ü.M. gelegen, erleidet im Moment nur geringe anthropozoogene Beeinträchtigung (Abb. 6 u. 7). Sie enthält sozusagen nur naturnahe Vegetation ohne bauliche Beeinflussung. Trotzdem beobachtet man eine relativ hohe Zahl von Vegetationseinheiten. Erwähnen wir zunächst die trockene Klimax-Vegetation der Nadelwälder (4 Einheiten mit dominanter Fichte oder Arve; vgl. Tab. 2). Wir finden 5 Bestände subalpiner Wiesen und 5 Bestände mit Erikaceen-Heiden, welche die frühere Bedeutung der seit einigen Jahrzehnten verlassenen Weiden aufzeigen und die im Moment im Zustand der Neubesiedlung durch Gehölze sind. Erwähnen wir auch 3 Vegetationstypen von Hochstauden und 3 Bestände von Felsstandorten. Insgesamt enthält diese Parzelle von 5 ha, an der oberen Waldgrenze gelegen, 23 verschiedene Vegetationstypen, wenn wir noch 2 Ruderale und 1 Heuwiesenbestand dazu rechnen. Wir stellen hier also eine erstaunlich hohe Diversität der Vegetation auf Silikat fest, wie sie nur durch eine detaillierte pflanzensoziologische Analyse ermittelt werden kann. Wenn auch die Meinung akzeptiert ist, daß die Flora der Kalkgebiete sehr reich ist im Vergleich zu jener der Silikatmassive, so stimmt das nicht a priori genauso für die Vegetation. Hier spielt allerdings der Maßstab eine wichtige Rolle. Es wird interessant sein, die Diversität der Landschaften auf verschiedenen geologischen Unterlagen festzustellen.

Tab. 2: Liste der in der Parzelle vom Riederhorn festgestellten Vegetationstypen.

- Ø Durchschnittlicher Zustand der Vegetation
- o Verarmter Zustand der Vegetation
- 1-9 9 Klassen zur Schätzung der Flächenbedeckung in den Parzellen
  1: Kleinste Oberflächen von weniger als 10 m^2 bis
  9: mehr als 90% der gesamten Parzellenfläche
- A-K 10 Verteilungstypen zur Angabe, wie die Elemente in der Parzelle verteilt sind. Vgl. Abb. 4.

1. Felsen:
   Felsspalten mit *Cystopteris fragilis* 1B
   Asplenio-Primuletum hirsutae Ø 1A
   Asplenio-Primuletum hirsutae o 1A
2. Felsplatten, Blockschutt:
   Agrostio rupestris-Sempervivetum montani 2B
3. Ruderalvegetation:
   Cirsietum spinosissimi 1A
   Urtico dioicae-Chenopodietum boni-henrici o 1A
4. Heuwiesen:
   Bestand mit *Festuca rubra* und *Alchemilla vulgaris* 2F
5. Subalpine Weiden:
   Festucetum variae 2A
   Potentillo aureae-Nardetum mit *Galium anisophyllum* 6B
   Nardetum mit *Veronica bellidioides* 2D
   Bestand mit *Festuca violacea* und *Carex sempervirens* Ø 2A
   Bestand mit *Festuca violacea* und *Carex sempervirens* o 3D
6. Hochstaudenfluren:
   Bestand mit *Chaerophyllum villarsii* (Hochstauden) 2C
   Agrostietum schraderianae 2A
   Calamagrostietum villosae mit *Gentiana purpurea* 2A
7. Erikaceen-Heiden:
   Bestand mit *Juniperus nana* und *Vaccinium* Ø 5C
   Bestand mit *Juniperus nana* und *Vaccinium* mit *Rhododendron ferrugineum* 2C
   Bestand mit *Juniperus nana* und *Vaccinium* mit *Dryopteris spinulosa* 2A
   Bestand mit *Vaccinium uliginosum* und *Festuca asperifolia* 1B
8. Nadelwälder:
   Cotoneastro integerrimae-Pinetum cembrae festucetosum variae 2A
   Homogyno-Piceetum vaccinietosum myrtilli 4B
   Homogyno-Piceetum mit *Festuca varia* 2A
   Vaccinio myrtilli-Pinetum cembrae juniperetosum nanae o 2A

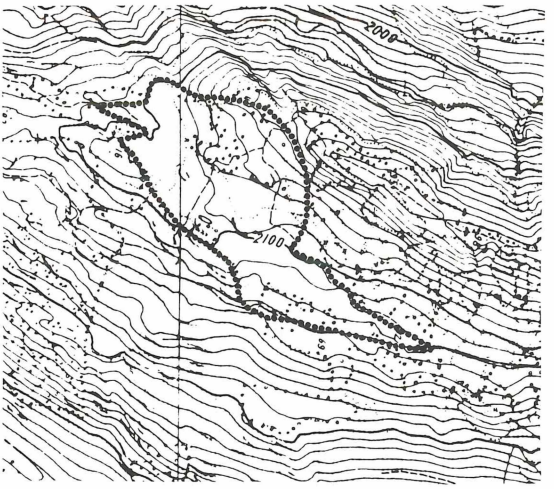


Abb. 5: Begrenzung der Parzelle des Riederhorns.
(Reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 12.1.1983).

Abb. 6 und 7: Ausschnitte aus der Parzelle Riederhorn.

Beim Vergleich der beiden Parzellen mit gleicher Neigung und Exposition sowie auf gleicher geologischer Unterlage, aber mit einer Höhendifferenz von ungefähr 1200 m, stellen wir fest, daß die Anzahl Vegetationstypen für beide Fälle relativ hoch ist (27 und 24); wir stellen im weiteren fest, daß bei einer derartigen Höhendifferenz die gesamte Vegetation sich vollständig ändert, einschließlich der nitrophilen Bestände. Es existiert nicht ein gemeinsamer Vegetationstyp zwischen den beiden Parzellen. Der Faktor Meereshöhe erscheint hier also als sehr bedeutsam, er spielt eine wichtige Rolle bei der Differenzierung der Landschaftseinheiten der Region. Hinsichtlich des menschlichen Einflusses auf die Natur haben wir in der Parzelle von Mörel 90 Elemente festgestellt, die direkt mit menschlichen Aktivitäten zusammenhängen, während in der Parzelle des Riederhorns nur zwei aufgefunden wurden (1 Sitzbank und 1 Wanderweg). Diese zwei extremen Beispiele zeigen, wie es möglich ist, quantitativ und qualitativ die Naturschutzwerte und die ökologischen Belastungen einer Region abzuschätzen.

3. Einige allgemeine Bemerkungen zur Inventarisierungstechnik im Feld

Neben den vielen kleinen Problemen, die sich bei der Aufnahme jeder Fläche in bezug auf Begrenzung und auf Vegetationstypen stellen - im gleichen Sinn wie sie der Pflanzensoziologe antrifft, wenn er eine pflanzensoziologische Aufnahme macht - existieren andere, allgemeinere Probleme, auf die wir im folgenden kurz eingehen möchten.

Eine erste Erfahrung hat uns gezeigt, daß es nicht empfehlenswert ist, die Parzellen mit dem Feldstecher zu inventarisieren, indem man sich auf einen Aussichtspunkt setzt, um die Landschaftselemente auf dem Aufnahmeblatt direkt festzuhalten und zu taxieren. Es ist einleuchtend, daß man bei diesem Vorgehen eine bestimmte Anzahl kleinerer Einheiten, die durch die Rauhheiten des Geländes versteckt sind, übersehen muß. Es ist ebenfalls klar, daß (sogar große) Fehler bei der Ansprache der Einheiten selbst geschehen können, ganz besonders bei Wiesengruppen mit diffusen Grenzen. Man unterscheidet physiognomisch sehr ähnliche Vegetationstypen, die aber oft im Hinblick auf ihre Ökologie und floristische Zusammensetzung sehr unterschiedlich sind, mit dem Feldstecher nicht oder nur schlecht. So verringert man die Diversität der Parzellen empfindlich und erhält nur eine sehr grobe Schätzung der Oberfläche und der Qualität der einzelnen Vegetationstypen. Die synthetische Phase wird deshalb weniger klare und weniger gut unterscheidbare Resultate ergeben. Wir empfehlen deshalb das Vorgehen mit Feldstecher auch bei sehr guter Kenntnis der Vegetation nur unter besonderen Umständen, speziell wenn die Parzellen unzugänglich sind wie etwa bei Felswänden.

Für die Aufnahme ist es viel besser, die Parzelle im Zick-Zack zu passieren und die Landschaftseinheiten und die Vegetationstypen sukzessive in ein 'Brouillon' zu notieren. Erst wenn diese Analyse der Parzelle sehr sorgfältig durchgeführt worden ist, überträgt man die Angaben auf das Feldformular und setzt die entsprechenden Schätzziffern, die eine für die Oberfläche der Elemente nach einem gegebenen Maßstab, die andere für die Art der Verbreitung in der Parzelle. Durchstreift man das Gelände ohne zu notieren, vergißt man wichtige Elemente im Moment der Abschätzung. Wenn man andererseits die Parzelle durchgeht und jedes Mal anhält, um die Angaben auf dem Feldblatt sauber zu notieren, verliert man zuviel Zeit.

4. Diskussion

Nach einer Experimentierphase mit der 'analytischen symphytosoziologischen Methode der Parzellen' während einer ersten Feldsaison ist es möglich, einige wichtige Vorteile dieser Methode im Vergleich mit der 'klassischen symphytosoziologischen Methode' zu nennen:

I. Die Parzellenmethode ist sehr einfach. Sie hat den Vorteil, daß man nicht darauf angewiesen ist, die Wahl einer Sigma-Aufnahme im Feld zu treffen im Bewußtsein, wie schwierig und delikat diese Wahl wenigstens im gegenwärtigen Zustand der Untersuchung ist. Man hat im Moment keine sehr klare Idee zur Größenordnung der fundamentalen Landschaftseinheiten. Wenn man sich überlegt, daß noch nicht alle Pflanzensoziologen einig sind in bezug auf die Definition der Assoziation (die alten Assoziationen haben die Tendenz, zu Verbänden zu werden), kann man sich die Probleme vorstellen, mit denen die wenigen symphytosoziologisch in der Landschaftsökologie Arbeitenden konfrontiert sind. Wenigstens das Problem der Begrenzung der Aufnahmeflächen ist größtenteils gelöst, womit unendliche Diskussionen im Feld umgangen sind.

II. Das eben Gesagte ist besonders dann von Bedeutung, wenn mehrere Mitarbeiter die symphytosoziologische Untersuchung durchführen. Diese Methode verkleinert die Risiken der Landschaftsanalyse auf unterschiedlichem Integrationsniveau und vereinfacht gleichzeitig die Koordinierung und den Vergleich von verschiedenen biogeographischen Zonen, sie ergibt eine gewisse Sicherheit für die Mitarbeiter.

III. Die Aufnahmemethode mit den Parzellen ist vor allem in der alpinen Zone von Vorteil, wo es oft nicht möglich ist, innerhalb der potentiell natürlichen Vegetation eines einzigen Verbandes zu arbeiten. Sie erscheint besonders geeignet bei einem sehr ausgeprägten Relief, wo man ein kleinflächiges Vegetationsmosaik in Abhängigkeit von kleinen Änderungen von Neigung und Exposition feststellt.

IV. Ein unerwarteter Vorteil ist noch festzuhalten. Die analytische Methode der Parzellen forciert die pflanzensoziologische Beobachtung. Die Tatsache, daß man das ganze Gelände systematisch durchgehen muß, zwingt den Wissenschaftler zur Feststellung aller vorhandenen Vegetationstypen. So haben wir im noch relativ schlecht bekannten Gebiet Aletsch bei der Inventarisierung der Parzellen einige neue Vegetationstypen festgestellt, obwohl wir die Analyse der Vegetation als abgeschlossen betrachtet hatten. Wir nehmen deshalb an, daß vor allem kleinflächige, seltene Vegetationstypen in der klassischen symphytosoziologischen Analyse der Beobachtung entgehen, da es nicht notwendig ist, eine derart große Zahl von Sigma-Aufnahmen zu erstellen. Die Methode der Parzellen ergibt deshalb die besten Bedingungen für eine abschließende Untersuchung der Vegetation einer gegebenen Region.

Diesen Vorteilen stehen einige Nachteile gegenüber:

I. Ohne näher zu wissen warum, stellen wir oft fest, daß die im Labor vorbestimmten Grenzen im Feld unter Berücksichtigung der floristischen Zusammensetzung, der Pflanzensoziologie und der Struktur der Vegetation oder auch nach der Geomorphologie modifiziert werden könnten. Warum haben wir ab und zu Kollisionen zwischen den 'in vitro' bestimmten Parzellengrenzen und den im Feld gesehenen Grenzen der Landschaftseinheiten? Handelt es sich einfach darum, daß nicht dieselbe Person die Grenzen und das Inventar erstellt? Aus Gründen der Konsequenz mit der angewandten Methode haben wir entschieden, es sei so selten als möglich eine Grenze im Feld zu verschieben, man habe sich also so weit als irgend möglich an die vorher im Labor fixierten Grenzen zu halten.

II. Bei bewegtem Gelände stellt man fest, daß das Auffinden der festgelegten Grenze selbst mit einer guten topographischen Karte, einer guten Luftaufnahme und einem guten Höhenmesser Schwierigkeiten machen kann. Hier können Fehlerquellen liegen, besonders wenn schwierige Wetterverhältnisse dazukommen.

III. Bei Betrachtung der nötigen Zeit für das vorherige Parzellieren (das nicht immer ohne Zweifel geschieht) und für das Verfolgen der Grenzen der Parzellen im Feld (was zusätzlich nicht immer leicht ist), scheint es klar, daß die analytische Phase dieser Methode mehr Zeit braucht als die klassische symphytosoziologische.

Bemerkungen: Wie soll man das Grenzen-Problem lösen? Existiert eine Möglichkeit, den Zeitverlust zu reduzieren?

Nachdem wir ca. 300 Parzellen inventarisiert haben, erscheint es uns möglich, die Technik der Parzellierung folgendermaßen zu verbessern: Unter Berücksichtigung derselben Kriterien, Neigung, Exposition und Vegetationsstruktur schlagen wir vor, die Parzellierung im Feld mit einer guten Übersicht über das Terrain und die hauptsächlichen Landschaftselemente vorzunehmen, ähnlich wie in der Pflanzensoziologie bei der Festlegung der Grenzen einer Aufnahme ebenfalls ein Überblick sozusagen die Gesamtheit der Vegetation umfaßt, die den Einzelbestand ausmacht. Die charakteristischen Artenkombinationen und ihre Wiederholung, ebenso die Struktur der Vegetation und die Geomorphologie, lassen sich sehr schnell überschauen. In der Symphytosoziologie gilt es, eine höher gelegene Stelle aufzusuchen und mit einem breiten Überblick die verschiedenen Vegetationstypen und Landschaftselemente zu einer Einheit zu integrieren. Es braucht die nötige Distanz, den besten Überblickspunkt, um die Leichtigkeit der Begrenzung zu erhalten. Es ist wahrscheinlich, daß bei diesem Vorgehen die Zeit zur nachträglichen Veränderung von Parzellengrenzen gesenkt würde. Es ist ebenfalls gestattet, vorzusehen, daß die Parzellen im allgemeinen kleinere Oberflächen aufweisen, also auch homogener würden. Alles geschieht, als ob wir einen Kompromiß zwischen der Parzellen-Methode im engeren Sinn und der klassischen Methode der Symphytosoziologie suchen würden.

5. Schlußfolgerung

Die symphytosoziologische Methode der Parzellen bietet mindestens in der analytischen Phase des MaB-Projektes eine bestimmte Anzahl Vorteile, die sich als wichtiger erweisen als die genannten Nachteile.

Versuche, die Parzellenbegrenzung nach diesem System zu verbessern, sind geplant. Sie würden nicht nur einen Zeitgewinn bedeuten, sondern würden auch die spätere Bestimmung der fundamentalen Landschaftseinheiten erleichtern.

Noch bevor die synthetische Phase beendet ist, sieht man bereits die praktische Bedeutung und Nützlichkeit einer solchen Konzeption der Parzellierung der Landschaft: Eine intensive und detaillierte Beobachtung im Feld ebenso wie das Inventar der in den Parzellen vorhandenen Vegetationseinheiten erlaubt eine konkrete Bestimmung der Schutzwerte und der ökologischen Belastungen. Sie erlauben ebenfalls die Ausarbeitung, die den aktuellen Zustand des biologischen Potentials zeigt. Sie bieten den politischen Autoritäten die Gelegenheit, für Landesplanung und Naturschutz Grundlagenmaterial auszuwerten. Die Daten für jede numerierte Parzelle können in Zukunft periodisch nachgeführt werden, so daß sich die Evolution der Natur verfolgen läßt.

Wir hoffen, daß die beschriebene symphytosoziologische Methode der Parzellen bei weitem den Rahmen des MaB-Projektes sprengen wird und daß sie z.B. für die kantonale, regionale und kommunale Planung verwendet werden kann. Diese Daten ergeben Zeugen unserer Epoche, sie können als Startpunkt dienen für eine rationale und mehr oder weniger punktgenaue Landesplanung. Sie sollten helfen, die Konflikte zwischen bestimmten ökonomischen Imperativen und den Naturschutzwerten zu lösen.

(Übersetzung: O. Hegg)

Literatur

BÉGUIN C., THEURILLAT J.P., 1982: Analyse de la végétation et du paysage de la région d'Aletsch. Fachbeitr. schweiz. MAB-Inf. 11: 1-44.

CLAISSE R., GÉHU J., 1978: Application de la méthode phytosociologique à l'analyse des paysages urbains et ruraux. In: Assoziations-Komplexe (Sigmeten). Ber. Int. Symp. Rinteln 1977. [Vaduz (Cramer)]: 363-374.

GÉHU J.-M., 1974: Sur l'emploi de la méthode phytosociologique sigmatiste dans l'analyse, la définition et la cartographie des paysages. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 79: 1167-1170.

HEGG O., SCHNEITER R., 1978: Vegetationskarte der Bachalp ob Grindelwald. Mitt. Naturf. Ges. Bern NF 35: 55-67.

MESSERLI B., MESSERLI P., 1979: Wirtschaftliche Entwicklung und ökologische Belastbarkeit im Berggebiet. Fachbeitr. schweiz. MAB-Inf. 1: 1-19.

TÜXEN R., 1973: Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. Acta Bot. Acad. Sc. Hung. 19: 379-384.

Adresse

Dr. Claude Béguin
Jean-Claude Theurillat
Institut de Botanique Univ.
Chemin de Chantemerle 22

CH-2000 Neuchâtel 7

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

50jährige Dauerflächenbeobachtungen im Nardetum auf der Schynigen Platte ob Interlaken

Otto Hegg

Die Arbeit ist Herrn Prof. Dr. DDr. h. c. Heinz Ellenberg zum 70. Geburtstag zugeeignet

It is shown that the testareas marked in 1930 in a *Sieversii-Nardetum* still differ very much in 1982, as a late effect of different fertilization in the time between 1930 and 1956. Afterwards they were pastured in an identical way without artificial manuring. Today groups of 'foodplants', 'weeds' and acid indicating plants are present with different cover.
The *Sieversii-Nardetum* is an anthropo-zoogenic ecosystem of the alpine-subalpine zone resulting from too heavy pasture.

Alpweide, Dauerflächen, Düngung, MAB6, Schweiz.

1. Einführung

Die meisten geobotanischen Arbeiten, die im ersten Viertel des 20. Jahrhunderts in der subalpinen und alpinen Stufe der Alpen durchgeführt wurden, behandelten unter anderem auch das *Nardetum*. Vielen Autoren war klar, daß es sich um Bestände handelt, die durch Überbeweidung anthropogen mindestens gefördert wurden. Einzelne, wie etwa LÜDI (1921) postulierten einen Höhengürtel des *Nardetum* zwischen dem subalpinen Nadelwald und den alpinen Krummseggenrasen. Auch LÜDI hatte aber die Auffassung, daß viele Borstgrasweidenbestände durch Überbeweidung entstanden waren, oder daß ihre Entstehung wenigstens durch Übernutzung gefördert wurde.

In vielen Arbeiten wurde zudem angegeben, wie eine Borstgrasweide wieder in eine Milchkrautweide oder einen anderen produktiven Rasentyp übergeführt werden könnte (z.B. AICHINGER 1933). Um den Einfluß unterschiedlicher Eingriffe genauer abschätzen zu können, legte LÜDI einen umfangreichen Versuch auf der Schynigen Platte an. Seine Wahl fiel auf diese Stelle, weil dort ein Alpengarten mit Labor neu angelegt worden war, ein ausgedehntes *Nardetum* zur Verfügung stand und durch die Bahn eine gute Zugänglichkeit gesichert war.

2. Versuchsanlage

In den Jahren 1930-32 legte Dr. Werner Lüdi, damals Privatdozent am Botanischen Institut in Bern, eine Versuchsweide an. Er steckte 340 Probeflächen in einer weitgehend homogenen Borstgrasweide aus im Hang unter der Station Schynige Platte, ca. 1900 m ü.M. Der Hang ist südexponiert und recht gleichmäßig 20° geneigt. Die ursprüngliche Vegetation war ein typisches *Sieversii-Nardetum*, wie es LÜDI (1948) ausführlich beschrieb.

Die Versuchsflächen wurden in 10er-Reihen in der Fall-Linie des Hanges angelegt und als Quadrate mit einem Meter Seitenlänge verpflockt (Abb. 1). Sie sind allseitig von einem Randstreifen von 30 cm Breite umgeben. Jeweils eine Fläche von 1.6 x 1.6 m wurde also in der gleichen Art behandelt. Die Versuchsfläche von einem Quadratmeter diente den Vegetationsanalysen (Artenlisten, Deckungsschätzung, Vitalitätsbestimmung, Produktivität), während im randlichen Pufferbereich Bodenproben für physikalische, chemische und biologische Bodenuntersuchungen entnommen wurden. Zwischen den behandelten Flächen verblieb ein Rest von 40 cm Breite, der unbeeinflußt blieb und zur Begehung der Weide diente. Jeweils 5 derartige Flächen bildeten eine Versuchsgruppe.

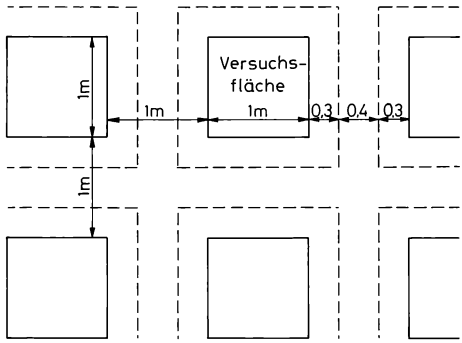


Abb. 1: Anlage der Dauerflächen in der Versuchsweide.

Folgende Einwirkungen wurden untersucht:

- Belassen des natürlichen Rasens
- Umgraben, natürliche Wiederbesiedelung
- Umgraben, Hacken, Ansäen
- Schälen, Hacken, natürliche Besiedelung
- 'Jäten', d.h. Entfernen der 'Weideunkräuter' des Borstgrasrasens.

Alle Flächen wurden unterschiedlich gedüngt, wobei vor allem Versuche mit

- ungedüngt
- N, P, K, Ca, NP, NK, PK, NPK, NPKCa
- Thomasmehl
- Stallmist

durchgeführt wurden.

Aus heutiger Sicht kritisieren wir, daß damals die einzelnen Flächen zu klein und zu nah aneinander angelegt wurden. Im folgenden soll aber gezeigt werden, daß trotzdem interessante Beobachtungen gemacht werden können, die auch für heutige vegetationskundliche Überlegungen wertvoll sind.

3. Heutiger Zustand der Vegetation

Im Lauf von Kursen des Systematisch-Geobotanischen Instituts der Universität Bern zur Einführung in die alpine Vegetation wurde jeweils die Versuchsweide den Teilnehmern gezeigt und ein Überblick über die kurzfristigen Resultate gegeben, wie sie LÜDI (1959) publiziert hatte. Dabei stellten wir immer wieder fest, daß einzelne Quadrate auch heute noch deutlich erkennbar waren, sogar wenn die Markierungen fehlten, und daß auch das Weidevieh auf den Flächen unterschiedlich intensiv fraß. Diese Feststellung wurde besonders in jenem Teil der Weide gemacht, den Lüdi schon 1956 aufgegeben hatte und der seither, also während 25 Jahren, regelmäßig beweidet wurde.

1982 erfolgte eine genaue Aufnahme von 220 Quadraten, wobei wir die Deckung der Arten wie LÜDI in Prozenten schätzten. Besonderer Wert wurde auch auf möglichst vollständige Artenlisten gelegt.

Die schon bei oberflächlicher Beobachtung feststellbaren Unterschiede der heutigen Vegetation kommen in Abb. 2 schön zu Ausdruck. Es handelt sich um einen Ausschnitt von 4 x 5 benachbarten Quadraten, die unterschiedlich behandelt wurden, und zwar sind es Flächen, die sich aus dem ursprünglichen Rasen nur unter der Einwirkung von unterschiedlicher Düngung entwickelt haben. Aufgezeichnet sind:

- Grasartige *(Agrostis tenuis, Anthoxanthum alpinum, Avena pubescens, A. versicolor, Briza media, Carex ornithopoda, C. pallescens, C. sempervirens, Deschampsia flexuosa, Festuca ovina, F. rubra, Luzula multiflora, L. silvatica, L. spicata, Nardus stricta, Phleum alpinum, P. hirsutum, Poa alpina)*,
- eine von Lüdi aufgestellte Gruppe von guten Futterpflanzen *(Agrostis tenuis, Alchemilla vulgaris, Avena pubescens, Briza media, Crepis conyzifolia, Festuca rubra, Leontodon hispidus, Ligusticum mutellina, Lotus alpinus, Phleum alpinum, P. hirsutum, Poa alpina, Trifolium badium, T. pratense, T. repens)*,

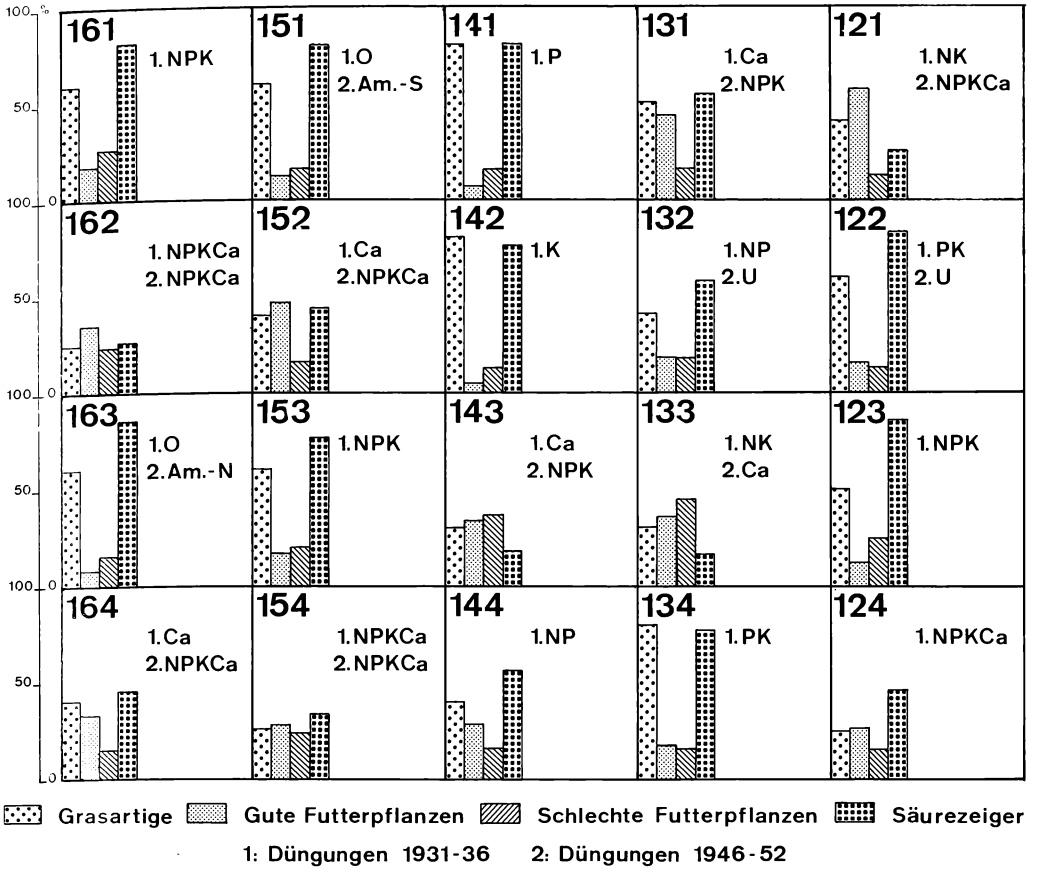


Abb. 2: Ausschnitt aus der Versuchsweide. 'Natürlicher Rasen, nur durch Düngung beeinflußt'.
Dargestellt sind (vgl. Text, in Deckungsprozenten): Grasartige, gute Futterpflanzen, schlechte Futterpflanzen *(Nardus)*, Säurezeiger. Die Düngung ist für jede Fläche angegeben, die obere Angabe bezieht sich auf die Jahre 1930-36, die untere, z.T. davon verschieden, auf die Jahre 1946-56. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Düngungen sind augenfällig.

- eine von Lüdi aufgestellte Gruppe von schlechten und unergiebigen Futterpflanzen *(Anthoxanthum alpinum, Helictotrichon versicolor, Deschampsia flexuosa, Festuca ovina, Poa nemoralis, Carex pallescens, C. sempervirens, Silene vulgaris, S. dioica, Potentilla aurea, Astrantia maior, Myosotis alpestris, Prunella vulgaris, Plantago alpina, Knautia silvatica, Campanula scheuchzeri, Solidago alpestris, Centaurea montana, Crepis aurea* u.a.),
- eine Gruppe von Säurezeigern *(Antennaria dioica, Arnica montana, Avena versicolor, Calluna vulgaris, Campanula barbata, Carex pallescens, Chrysanthemum alpicola, Crepis conyzifolia, Deschampsia flexuosa, Gentiana kochiana, G. purpurea, Gymnadenia albida, Leontodon helveticus, Luzula multiflora, Nardus stricta, Pedicularis tuberosa, Plantago alpina, Potentilla erecta, Rhododendron ferrugineum, Sieversia montana, Trifolium alpinum, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitis-idaea).*

Da die Deckung der Arten in Prozent geschätzt wurde, ist eine einfache Summierung der Einzelartwerte für die Säulendarstellung möglich.

Es ist auffallend, wie gering offenbar die Wirkung der Düngung auf die Nachbarflächen ist. Im nach Süden geneigten Hang liegt z.B. die mit NPKCa gedüngte Fläche 162 in der Fall-Linie über der Fläche 163, die im ersten Teil des Versuches nicht und im zweiten mit Ammoniumnitrat gedüngt wurde. Es scheint aus der obenliegenden Fläche kaum Dünger eingewaschen worden zu sein, wenn man die Werte für Säurezeiger und für gute Futterpflanzen vergleicht.

Besonders eindrücklich ist auch die Feststellung, daß in bezug auf die Langzeitwirkung der Calciumgehalt des Düngers vor allem von Bedeutung ist. Die Unterschiede der Deckungswerte für die guten Futterpflanzen und für die Säurezeiger sind statistisch gesichert verschieden bei den Flächen, deren Dünger Kalk enthielt (121, 124, 131, 133, 143, 152, 154, 162, 164) und jenen, die ohne Kalk gedüngt wurden (123, 134, 141, 142, 144, 151, 153, 161, 163).

Eine etwas weniger eindeutige Stellung kommt den beiden Flächen 122 und 132 zu, die beide mit Urgesteinsmehl gedüngt wurden. Der Kalk ist also im Versuch von LÜDI derjenige Düngeranteil, der auf lange Sicht die stärkste Wirkung ausübt. Er fördert gute Futterpflanzen und hemmt andererseits die von LÜDI als Weideunkräuter bezeichneten Arten, insbesondere auch *Nardus*.

Diese Aussage ist auch dann richtig, wenn alle 80 Versuchsflächen, die im natürlichen Rasen angelegt wurden, berücksichtigt sind, Die entsprechenden Mittelwerte für die Deckung sind in Tab. 1 und in Abb. 3 zusammengestellt.

Tab. 1: Zusammenstellung der Deckungsanteile (%) von Säurezeigern und von Futterpflanzen in Versuchsflächen mit und ohne Kalkdüngung.
Liste der Arten in den beiden Gruppen vgl. Text.

	mit Kalk	ohne Kalk
Säurezeiger	34.9	77.9
Futterpflanzen	42.1	15.7
Anzahl Flächen	10	10

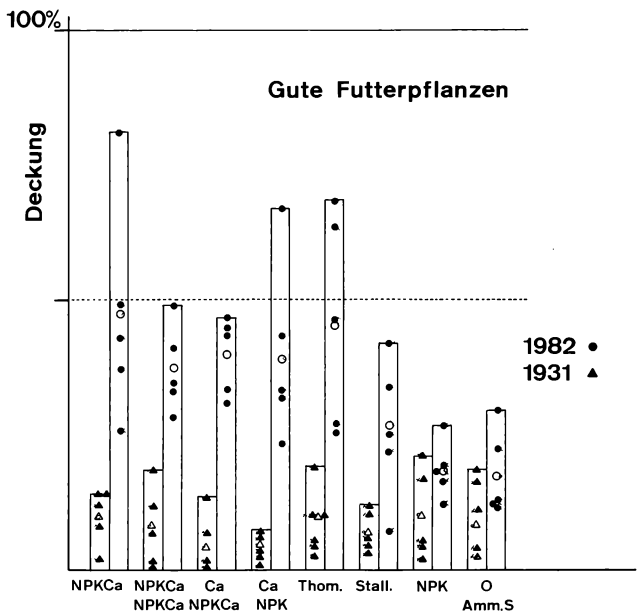


Abb. 3: Anteil der 'guten Futterpflanzen' in den verschiedenen Düngungsversuchen.
Die Punkte zeigen die einzelnen Flächen, die Kreuze markieren die Mittelwerte. Es kommt deutlich zum Ausdruck, wie vor allem der Kalkgehalt auf lange Zeit Nachwirkungen hat.

4. Langzeitwirkung der Düngungen

In den Abb. 4 bis 9 ist die Vegetationsentwicklung für 6 Versuchsgruppen mit je 5 Probeflächen für die Zeit von 1930 bis 1982 dargestellt. Eingetragen ist der geschätzte Anteil folgender Gruppen:

- 'gute Futterpflanzen',
  speziell hervorgehoben *Festuca rubra* und *Phleum alpinum* (vgl. Liste)
- 'schlechte und unergiebige Futterpflanzen' (vgl. Liste)
- 'Weideunkräuter', eine von LÜDI aufgestellte Gruppe von Pflanzen, die vom Vieh gemieden werden und sich auf Kosten anderer Arten ausbreiten können *(Nardus stricta, Luzula multiflora, Rumex arifolius, Polygonum viviparum, Trollius europaeus, Anemone narcissiflora, Pulsatilla alpina, Potentilla erecta, Geranium silvaticum, Vaccinium myrtillus, Calluna vulgaris, Gentiana purpurea, Pedicularis tuberosa, Campanula barbata, Homogyne alpina, Arnica montana, Carlina acaulis, Cirsium acaulon, Hieracium pilosella* u.a.),
  speziell hervorgehoben *Nardus stricta* und *Arnica montana.*
- nicht von Pflanzen bedeckter Boden.

Es ist hier sehr deutlich, wie sich der im Lauf der Alpweidenutzung in langer Zeit entstandene Rasen innert 5 Jahren vollständig verändert, wie durch eine einfache Düngung mit Kalk die Säurezeiger *Nardus* und *Arnica* vollständig zum Verschwinden gebracht werden können zu Gunsten von guten Futterpflanzen, darunter den beiden Gräsern *Festuca rubra* und *Phleum alpinum.*

Die in diesen Abbildungen dargestellten Resultate stammen aus Versuchsflächen, die in der ersten Phase von LÜDIs Versuchen von 1930-36 regelmäßig gedüngt und gemäht wurden, dann einige Jahre nur genutzt und anschließend von 1946-54 nochmals, z.T. anders als zuerst, gedüngt wurden. Seit 1955 wurden alle Flächen gleichmäßig und alljährlich durch das Weidevieh der Alp beweidet und bei der Beweidung durch Kot und Harn gedüngt; andere Einflüsse unterblieben.

Abb. 4 zeigt die Wirkung von NPK-Volldüngung. Der Rasen verändert sich grundlegend aus der mageren Borstgrasweide in eine Fettweide etwa vom Typ des von LÜDI (1948) beschriebenen *Crepidi (aureae)-Festucetum (rubrae).* Nach Aufhören der Düngung genügen aber 10 Jahre, um die Futterpflanzen wieder stark zu reduzieren und, bei alljährlicher Nutzung, *Nardus* wieder zunehmen zu lassen. Merkwürdig ist die erneute Abnahme von *Nardus* bis 1954. Es könnte sein, daß *Nardus* in dieser Zeit wegen der extensiveren Nutzung (nur alle 2 Jahre Mahd) abgenommen hat.

Abb. 5 zeigt die Wirkung von Thomasmehl. Sie ist im Vergleich zu NPK stark verlangsamt und auch weniger ausgeprägt, hält dafür aber länger an. Hier ergibt sich jedoch ebenfalls eine starke Zunahme der guten Futterpflanzen auf Kosten der 'Unkräuter'.

Erstaunlich ist die große Konstanz der Rasenzusammensetzung bei ungedüngten Flächen (Abb. 6), bei denen erst in der zweiten Versuchsperiode von 1946-54 eine Düngung, z.T. mit Ammoniumsulfat, z.T. mit Ammoniumnitrat, ausgeführt wurde. LÜDI wollte hier die Wirkung einer einfachen Stickstoffdüngung aufzeigen und zudem den Unterschied zwischen Sulfat als sauer wirkendem und Nitrat als von der Pflanze gesamthaft verwertbarem Dünger demonstrieren. Beides kommt in den verfügbaren Daten nur sehr schlecht zum Ausdruck.

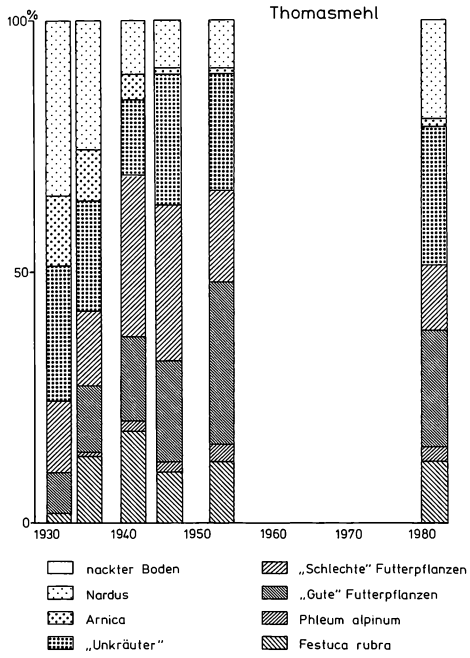
Außerdem zeigt sich bei diesen Flächen eine Wirkung der Nutzung durch Mahd. Von 1930-36 wurden die nichtgedüngten Flächen nicht genutzt, was einen leichten Rückgang von *Nardus* zur Folge hatte, während die beiden Nutzungsperioden 1936-46 und 1948-54 *Nardus* etwas vorrücken ließen.

Eindrücklich ist die in Abb. 7-9 dargestellte Wirkung von Kalk als Düngeranteil. Abb. 7 zeigt die Gruppe, die in der ersten Versuchsperiode mit Kalk, in der zweiten mit NPK gedüngt wurde. Der Unterschied zu Abb. 4 ist sehr deutlich: Während bei der reinen NPK-Düngung der Rasen sehr schnell wieder weitgehend einem *Nardetum* gleicht, bleibt bei der vorangegangenen Kalkdüngung auch nach 50 Jahren ein kräftiger Unterschied zum ursprünglichen Rasen erkennbar.

Erstaunlich ist in Abb. 8 die Wirkung der reinen Kalkdüngung, die sich von jener der mit Kalk kombinierten Volldüngung (Abb. 9) nach 50 Jahren nicht unterscheiden läßt.

NPK
100%
50
0
1930
1940
1950
1960
1970
1980
nackter Boden
Nardus
Arnica
„Unkräuter"
„Schlechte" Futterpflanzen
„Gute" Futterpflanzen
Phleum alpinum
Festuca rubra

4


Thomasmehl
100%
50
0
1930
1940
1950
1960
1970
1980
nackter Boden
Nardus
Arnica
„Unkräuter"
„Schlechte" Futterpflanzen
„Gute" Futterpflanzen
Phleum alpinum
Festuca rubra

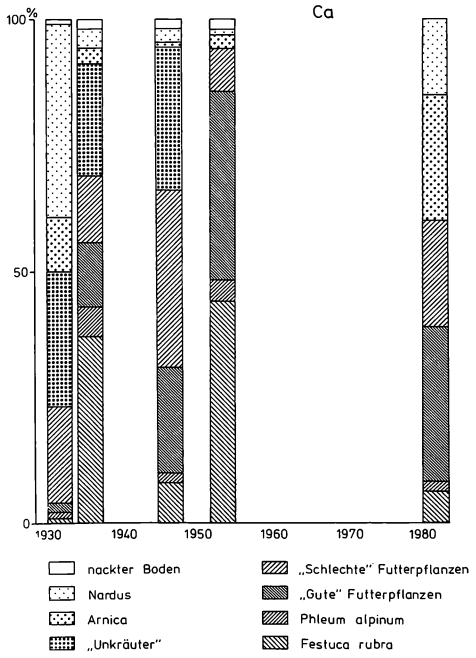
5

Ungedüngt
100%
50
0
1930
1940
1950
1960
1970
1980
nackter Boden
Nardus
Arnica
„Unkräuter"
„Schlechte" Futterpflanzen
„Gute" Futterpflanzen
Phleum alpinum
Festuca rubra

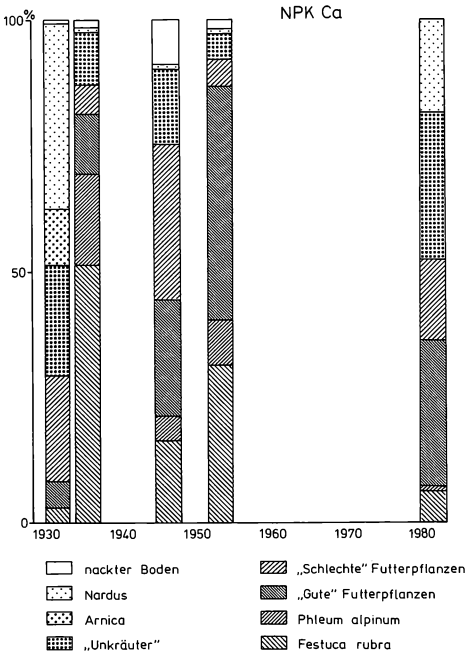
6

Ca → NPK
100%
50
0
1930
1940
1950
1960
1970
1980
nackter Boden
Nardus
Arnica
„Unkräuter"
„Schlechte" Futterpflanzen
„Gute" Futterpflanzen
Phleum alpinum
Festuca rubra

7



8



9

Abb. 4-9: Langzeitwirkungen der verschiedenen Düngungen.
Natürliche Rasen mit Düngung in den Perioden 1930-36 und 1948-54. Seit 1956 wurden die Flächen alle gleichmäßig beweidet.

5. Diskussion

Mit diesem kleinen Ausschnitt aus den Resultaten der Versuchsweide von LÜDI soll gezeigt werden, daß ein relativ einfacher Eingriff, nämlich eine normale Düngung, das Artengefüge einer Borstgrasweide ganz erstaunlich kräftig und vor allem langwirkend verändern kann. Eine sechsmalige Düngung mit 50 kg Kalk pro Hektar, die später wiederum sechsmal wiederholt wird, bringt eine Veränderung der Artengarnitur zustande, die noch 25 Jahre nach der letzten Düngung eindeutig feststellbar bleibt und die sich in den gezeigten Beispielen in den Deckungsanteilen von *Arnica montana, Nardus stricta, Phleum alpinum* und anderen Arten äußert.

Auf die noch kräftigeren Nachwirkungen, die auf das Zerstören der ehemaligen Vegetationsdecke ohne Gefährdung durch Erosion folgen, kann im Rahmen dieser Darstellung nicht eingegangen werden; sie wird an anderer Stelle publiziert. Die vorliegende Arbeit will vor allem deutlich machen, wie lange Zeit menschliche Eingriffe in der natürlichen Vegetation nachwirken, wie lange deshalb mit einer abschließenden Bewertung dieser Eingriffe zugewartet werden muß, wenn nicht Fehlschlüsse gezogen werden sollen. Sie soll im wesentlichen als Warnung dienen vor Fehlschlüssen nach zu kurzer Untersuchungszeit und vor Eingriffen, die sich erst später rächen könnten.

Den Herren Professoren H. Ellenberg (Göttingen), E. Landolt (Zürich), M. Welten (Bern), H. Zoller (Basel) danke ich für viele wertvolle Diskussionsbeiträge und für das zur Verfügungstellen von Material; den Herren W. Meier (Oeschberg) und Dr. W. Gigon (Interlaken) für die Unterstützung durch den Alpengarten. Die Assistentinnen I. Bisang, M. Dumermuth, G. Stolz und E. Styner und die Assistenten R. Quillet und R. Stampfli unterstützten mich tatkräftig bei den Aufnahmen 1982, die durch einen Beitrag des Schweizerischen Nationalfonds ermöglicht wurden. Ihnen allen und der Direktion der Schynigen Platte-Bahn danke ich für die wertvolle Unterstützung ganz herzlich.

Literatur

AICHINGER E., 1933: Vegetationskunde der Karawanken. Pflanzensoziologie 2 [Jena]: 329 S.

LÜDI W., 1921: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 9: 350 S.

LÜDI W., 1948: Die Pflanzengesellschaften der Schinigeplatte bei Interlaken und ihre Beziehung zur Umwelt. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 23: 400 S.

LÜDI W., 1959: Versuche zur Alpweideverbesserung auf der Schynigen Platte bei Interlaken. Beil. Jahresber. Verein Alpengarten Schynige Platte 1958: 8 S.

Adresse

Dr. Otto Hegg
System.-Geobot. Inst. Univ.
Altenbergrain 21
CH-3013 Bern

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Das Stabilitätspotential alpiner Geoökosysteme gegenüber Bodenstörungen durch Skipistenbau

Thomas Mosimann

First the actual situation is described and the main problems of terrain corrections on ski runs (particularly done in form of levellings) are discussed. Then the significance of erosion and of the recovering of the soils are pointed out. Thereby the influence of both the mentioned factors on the stabilization of alpine slopes is explained. The factors which influence the intensity of erosion and their limiting values are summarized and the good correlation between the activity of erosion and the recovering of the soil by the vegetation is illustrated by diagrams.

Three zones of the regeneration of the vegetation are discernible. They are subjected to the climate and show different conditions: An immediate regeneration occurs up to a height of 1600 m, but in the zone from 1600 m to 2200 m grassing only results in a regeneration of the vegetation if the local site conditions are very good, that means if the soils are built up by the original weathering material. Above 2200 m there is no regeneration. At the end the results of the research are shown in a scheme of a slope's section which is potentially stable.

Alpweide, Begrünung, Beweidung, Boden, Erosion, Regeneration, Skipisten, Stabilität, Vegetationszerstörung.

1. Einführung

Geländeeingriffe für Skianlagen sind im Gebirgsraum zu einem ökologischen Instabilitätsfaktor erster Ordnung geworden. Seit 1969 wurden im schweizerischen Alpenraum in sehr vielen Gebieten und zum Teil in großem Umfang Planierungen durchgeführt, welche die vorhandene Vegetations- und Bodendecke in Mitleidenschaft zogen oder vollständig zerstörten. Die Gesamtfläche der planierten Pisten beträgt allein im Kanton Graubünden gegen 500 ha. Zahlen aus anderen Kantonen sind nicht bekannt. Das Schwergewicht der Erschließungen befindet sich auf Grund der räumlichen Struktur der Skigebiete oberhalb der Waldgrenze. Die Geländekorrekturen sind dabei - und dies ist landschaftshaushaltlich von nicht geringer Bedeutung - in vielen Fällen sehr konzentriert angelegt. Sie erstrecken sich spinnenartig über ganze Erschließungsgebiete oder flächenhaft über ganze Geländekammern. So werden in einzelnen Hangeinzugsgebieten oder Höhenstufen Planierungsanteile von bis zu 15% der Gesamtfläche erreicht.

Nachdem ein wesentlicher Teil der Eingriffe einige Jahre ökologischer Entwicklung - oder Stagnation - erlebt hat, präsentiert sich die Situation auf den planierten Pisten heute sehr differenziert. Weitgehend vegetationslosen, aber in bezug auf erosive Abtragsprozesse stabilen Flächen stehen Planierungen gegenüber, welche durch Abspülung zerfurcht wurden und deren Erosionsgräben ins ungestörte Nachbargelände hinauswachsen. Daneben lassen sich aber in den tieferen Lagen auch Flächen finden, welche nach wenigen Jahren durch Begrünung wieder gut bewachsen sind, so daß selbst anfängliche Schmelzwassererosion wieder zum Stillstand kommt. Diese Extrembeispiele und alle erdenklichen Zwischenstufen zeigen, daß die ökologische Tragfähigkeit alpiner Hänge für Geländeeingriffe sehr variabel ist.

Seit Mitte der siebziger Jahre sind zum Thema 'Skipistenplanierungen' eine Reihe von Arbeiten erschienen, wovon stellvertretend die Detailuntersuchungen von CERNUSCA (1976) und MEISTERHANS (1982) erwähnt werden sollen.

Das Geographische Institut der Universität Basel untersucht seit 1979 Erosionsausmaß und -ursachen, Bodenzustand und Wiederbewachsungszustand in neun Skigebieten der Kantone Graubünden und Wallis (Crap Sogn Gion, Corviglia, Corvatsch, Davos, Riederalp-Bettmeralp, Saas-Fee, Crans-Montana, Thyon 2000, Verbier). Nachdem verschiedene Arbeiten publiziert sind (MOSIMANN, LUDER 1980; MOSIMANN 1981, 1983) und soeben ein weiteres Gesamtinventar im Feld abgeschlossen worden ist (Davos), können im folgenden einige zusammenfassende Überlegungen vorgelegt werden. Sie sollen für die Praxis bedeutsame ökologische Randbedingungen illustrieren, welche die weitere Entwicklung von Geländeeingriffen beeinflussen.

2. Voraussetzungen und Randbedingungen der Stabilisierung von Gebirgsökosystemen mit Bodeneingriffen

Stabilität ist nach STÖCKER (1974) "die Eigenschaft oder der Zustand eines Systems, demzufolge es befähigt ist, gegenüber Einflüssen aus der Umgebung seinen Zustand zu wahren oder Störungen zu bewältigen und in seinen Gleichgewichtszustand zurückzukehren." "Ein System ist stabil, wenn eine durch Störung hervorgerufene Änderung nach der Zeit t wieder verschwindet." Der Bau einer Skipiste bedeutet eine sehr tiefgreifende Störung für das betroffene Ökosystem. Vegetations- und Bodensubstanz werden ganz oder teilweise zerstört, die durch das Wurzelgeflecht gegebene Oberflächenfestigkeit geht weitgehend verloren, Prozesse des Wasser- und Nährstoffhaushaltes laufen völlig verändert ab. Ein Hangabschnitt ist stabil oder verfügt gegen einen bestimmten Eingriff über ein ausreichendes Stabilitätspotential, wenn er fähig ist, diese Störungen auszugleichen unter Beibehaltung seiner für das Wachstum wichtigen Bodensubstanz und unter Beibehaltung seiner Funktionen im Nutzungs- und Haushaltsgefüge der Landschaft. Im einzelnen ergibt sich daraus, daß ein vom Pistenbau betroffener Geländeabschnitt

- raschen Wiederbewuchs nötig hat, um eine ausreichende Oberflächenbefestigung und günstige Wasserhaushaltsregulation zu gewährleisten,
- seine ursprüngliche Nutzungsmöglichkeit wieder erlangen soll, weil diese Pflege- und Schutzfunktionen ausübt und
- den Hangabtrag nicht beschleunigen darf, damit Feinmaterialsubstanz erhalten bleibt und keine zerstörenden Prozesse sich auf Nachbarflächen ausbreiten.

Die Regenerationsfähigkeit planierter Flächen hängt natürlich von einer Fülle ökologischer Randbedingungen ab. Verallgemeinert lassen sich diese mit einem Schema (Abb. 1) darstellen. Ausdruck einer Regeneration ist die Wiederbewachsung (und damit langfristig verbunden die Humus- und Bodenbildung). Als wichtigster Einflußfaktor wirkt im Rahmen klimatisch vorgegebener absoluter Höhengrenzen auf Gebirgshängen die Erosionsaktivität. Die beiden sich gegenseitig eng, aber

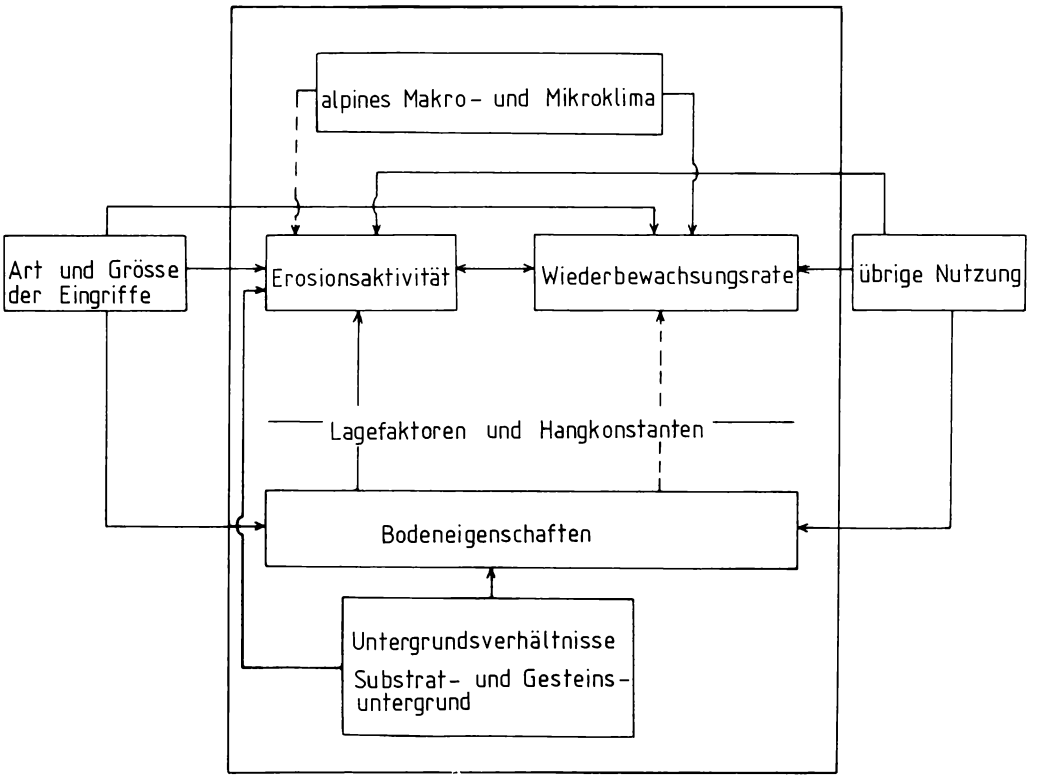


Abb. 1: Schema der betrachteten geoökologischen Standortszusammenhänge mit den wirksamen Außeneinflüssen.

mit wechselnder Stärke beeinflussenden Faktoren (s. Kap. 4) sind deshalb ins Zentrum der Betrachtung gestellt. Sie ordnen sich ins Geflecht der Standortshauptfaktoren mit ihren Teilelementen ein, welche in Gesamtwirkung oder einzeln begrenzend auf das Verhalten des Systems wirken. Das Verhalten des naturgegebenen Standortsgefüges erfährt zudem entscheidende Beeinflussung von außen. Besonders die Art und Größe der Eingriffe bestimmen das spätere Regenerationsverhalten entscheidend. Die folgenden Ausführungen sind wichtigen Zusammenhängen der Regenerationsproblematik gewidmet.

3. Der Problemkreis 'Erosionsgefährdung'

Über den Zusammenhang zwischen den lokalen Standortsbedingungen und der Erosionsanfälligkeit planierter Pistenflächen liegt eine Untersuchung vor (MOSIMANN 1981). Auf der Basis einer Bearbeitung von über 200 Pistenabschnitten bringt diese Arbeit folgende Teilfragen einer Klärung näher:

- das Ausmaß der Abtragsprozesse,
- den Zusammenhang zwischen Erosionsstärke und bekannten Haupteinflußfaktoren (Hangwasser, Gesteinsuntergrund usw.),
- besondere Bedingungen der Erosionsprozesse unter alpinen Standortsvoraussetzungen,
- die Rangordnung der Einflußfaktoren,
- die Bewertungsmöglichkeiten und
- den Einfluß der Anlage und Größe der Eingriffe auf das Erosionsausmaß.

Eine Verteilung der Untersuchungen auf insgesamt neun Skigebiete ermöglicht zudem auch Aussagen über unterschiedliche flächenmäßige Dichten der Erosionsschäden. Eine erhebliche Differenzierung von Skigebiet zu Skigebiet zeigt dabei, daß die natürlichen Geländevoraussetzungen und die Anlage der Eingriffe sehr stark auf das Ausmaß des zu erwartenden Boden- und Hangabtrags wirken. Große Schäden werden sehr oft an Stellen festgestellt, wo sie auf Grund der geoökologischen Situation voraussehbar waren. Zusammenfassend ergibt sich in bezug auf den Einfluß wichtiger Faktoren folgendes Bild:

1. Die wichtigsten Gefährdungsfaktoren sind die Hangform, die Wassereinflußstufe und die Größe des morphographischen Einzugsgebietes. Das mittlere Abtragsmaximum (entsprechend einer relativen Dichtezahl von 13 Erosionsrinnen von 10 m Länge und 10 cm Tiefe pro Ar) wird - unabhängig vom Gesteinsuntergrund - in langgestreckten, konkaven, ganzjährig feuchten Tiefenlinien mit mehr als 5 ha Einzugsgebiet erreicht. Das Abtragsminimum liegt entsprechend - und logischerweise - in Rücken- oder Buckellagen.

2. Nur eine grobe Differenzierung läßt der Einflußfaktor Grundgestein zu: Auf der einen Seite stehen die geringdurchlässigen, weicheren Gesteine (meist auch zu Rutschungen neigende Schiefer oder Mergel wechselnder Zusammensetzung) und deren Schuttbildungen, auf der anderen Seite die übrigen Gesteinsgruppen. Erstere sind a priori extrem erosionsgefährdet. Bei den übrigen Gesteinsgruppen bestimmt die Mächtigkeit der Lockersediment- oder Verwitterungsdecke über dem Festgestein die Abtragsintensität weit mehr als der einzelne Gesteinstyp (Ausnahme: durchlässige, reine Kalke). Große Schäden durch linienhafte Rinnen- und Grabenbildung, welche fortschreitend sind und auf Nachbarflächen hinauswachsen, treten außer auf weichen, undurchlässigen Gesteinen vor allem auf oberflächennah anstehenden Gneisen auf.

3. Der differenzierende Einfluß der Neigung ist im allgemeinen gering und wirkt sich nur bei Schmelzwasser- oder Starkregenabtrag aus (sommer'trockene' Hänge). Pistenflächen mit Neigungen über 25° zeigen leicht erhöhte Abtragsintensität.

4. Oberflächenabfluß wird durch geringe Speicherfähigkeit flachgründiger und feinmaterialarmer Pistenböden gefördert. Er muß infolge der sehr unterschiedlichen Mächtigkeit und Zusammensetzung der Pistenböden (MOSIMANN 1983) sehr variieren. Ein Einfluß von Verdichtungen kann nicht nachgewiesen werden. Wegen der i.d.R. hohen Skelettgehalte ('stützende' Wirkung) wirkt sich der Druck der Baumaschinen bei der Pistenanlage auf die Planierungsböden nicht nachweisbar verdichtend aus.

5. Es besteht ein nachweisbarer Zusammenhang zwischen der Planierungslänge in Fallinie und der relativen Abtragsintensität. Die Erosionsaktivität steigt bis zu Planierungslängen von 150-180 m stetig und bei größeren Längen sprunghaft an.

Aus diesen zusammenfassenden Aussagen lassen sich Erosionsgefährdungsstufen ableiten und Standortsbedingungen definieren, welche minimale Voraussetzungen geringer Abtragswahrscheinlichkeit bilden. Einige verallgemeinerte Angaben dazu liefert das Schlußkapitel (Abb. 5).

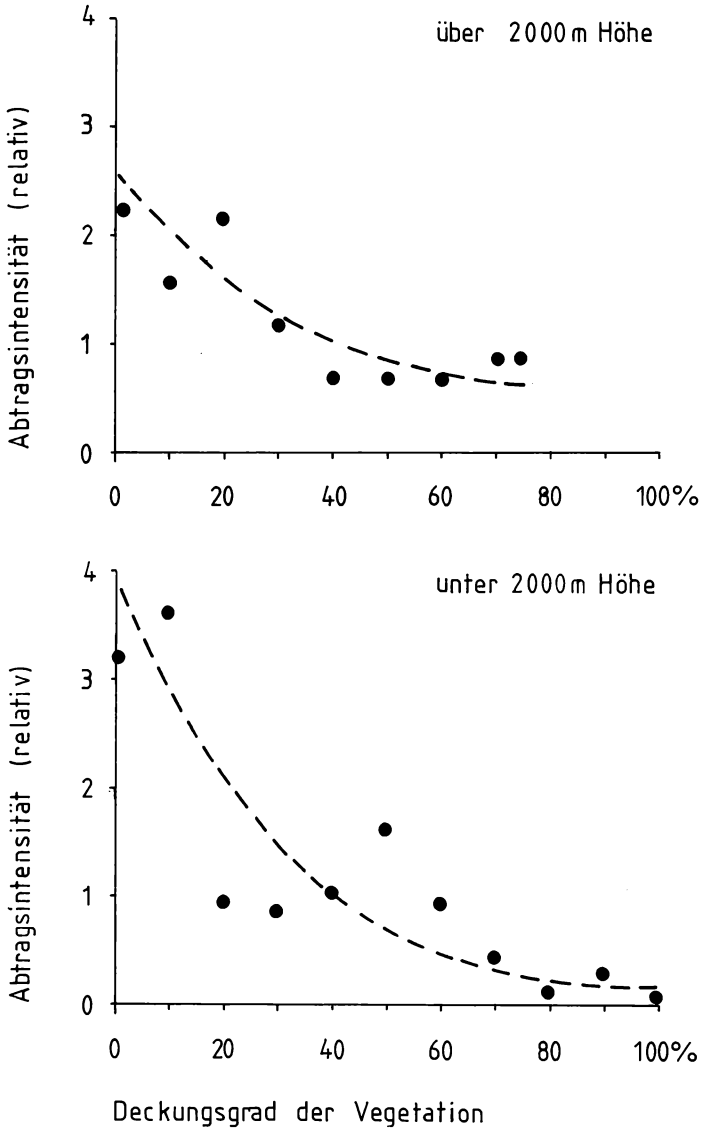


Abb. 2: Der Zusammenhang zwischen der Abtragsintensität auf planierten Pistenflächen und dem Vegetationszustand.
Der Darstellung liegen rund 250 Fälle zu Grunde. Die gestrichelte Beziehung zwischen den Mittelwertspunkten hat hypothetischen Charakter. Die Abtragsintensität ist eine Relativgröße.
Die Berechnung des Abtragssystems erfolgt nach der Formel Anzahl Rinnen x Länge der Rinnen x mittlere Rinnentiefe : Fläche. Der Wert 1 entspricht schematisch einer 10 m langen und 10 cm tiefen Rinne pro Ar; nähere Erklärungen bei MOSIMANN (1981).

4. Der Zusammenhang 'Erosionsaktivität - Wiederbewachsung'

Es liegt auf der Hand, daß Abspülungsvorgänge auf Planierungsflächen die Wiederbewachsung stören, verzögern oder ganz verhindern können. Die dabei beteiligten Prozesse und Wirkungen sind verschieden. Abspülung von verbliebenem Feinmaterial an der Oberfläche und die durch Rinnennetze entstehende Zerteilung von Wuchsflächen in kleinste Einzelabschnitte bedeuten eine Verschlechterung der Wuchs-

standortsbedingungen. Diese Vorgänge verhindern eine Wiederbewachsung in vielen Fällen endgültig. Die Abspülung von Ansaaten und von aufgebrachten Binde- und Düngemitteln, die Überspülung aufkeimender Vegetation im Akkumulationsbereich sowie lokale Materialumlagerungen stören in erster Linie den Wiederbewachsungsvorgang. Diese Vorgänge wirken verzögernd, unter klimatischen Streßbedingungen auch entscheidend erschwerend, auf das Aufkommen der Vegetation. In letzter Konsequenz können sehr umfangreiche Abtragsvorgänge (Grabenbildung) eine erneute Planierung nötig machen und damit jegliche Sukzession verunmöglichen.

Die geschilderten Zusammenhänge sind im einzelnen natürlich sehr differenziert ausgeprägt, und die Einflüsse können sich mit der Entwicklung einer Planierung auch ändern. Die allgemeinen Tendenzen werden jedoch durch Mittelwertsbeziehungen klar wiedergegeben (Abb. 2). Flächenspülung, die ja mit Rinnenspülung in gewissem Maße einhergeht, ist bei diesen Auswertungen nur indirekt berücksichtigt, weil sie sich einer Vermessung und quantitativen Beschreibung weitgehend entzieht.

Abb. 2 zeigt für die Höhenlage unter 2000 m ein klares Bild. Dies liegt natürlich daran, daß hier eine kurz- bis mittelfristige Wiederbewachsung von den Klima- und Bodenvoraussetzungen her eher möglich ist (s. Kap. 5). Fehlende Wiederbewachsung läßt sich also überwiegend auf Erosionseinfluß zurückführen. Abb. 2 illustriert insbesondere die engen Erosionsintensitätsbereiche, innerhalb derer in fünf bis acht Jahren nach einer Begrünung ein relativ dichter Bewuchs festgestellt wird.

Hohe Deckungsgrade der Vegetation, welche auch einen beginnenden Oberflächenstabilisierungseffekt anzeigen, werden nur bei sehr niedriger Erosionsaktivität erreicht. Schwache Rinnenspülung (schematisch entsprechend einer Rinne von 10 m Länge und 5 cm Tiefe pro Ar) stellt hier bereits eine Grenze dar.

Generell kann Vegetation innerhalb kurzer Zeit nur auf Flächen mit Abtragsintensitäten in der unteren Hälfte der Mittelwertskala Fuß fassen. Überdurchschnittlicher Abtrag verunmöglicht im Normalfall Wiederbewachsung.

Für die Höhenlagen oberhalb 2000 m verläuft die Beziehung weniger eindeutig. Die relativen Erosionsintensitätsmaxima vegetationsfreier oder annähernd vegetationsfreier Flächen sind wesentlich geringer, weil viele Planierungsflächen ohne Erosionsprozesse aus klimatischen Gründen keinen Bewuchs zeigen. Für die wenigen Abschnitte, welche vorläufig einen relativ günstigen Verlauf der Wiederbewachsung zeigen, gilt jedoch das für die tieferen Lagen bereits Gesagte.

5. Höhenlage und Wiederbewachsung

Begrünungen in Hochlagen sind außerordentlich problematisch. Zu Recht wurde deshalb schon vor Jahren darauf hingewiesen, daß im alpinen Bereich Ansaaten kaum Erfolg haben dürften. Dies liegt einerseits natürlich an den besonderen Umweltbedingungen, andererseits aber auch daran, daß keine für die alpine Stufe geeigneten Saatmischungen verfügbar sind. Innerhalb dieser Sachlage stellt sich nun die Frage nach Höhengrenzen. Unter welchen Bedingungen und bis in welche maximale Höhe kann mittels einer Ansaat eine rasche Wiederbewachsung erreicht werden? Die folgenden Aussagen basieren auf eigenen Untersuchungen und einigen Angaben von SCHAUER (1981).

Abb. 3 zeigt das Gesamtbild der auf ungefähr 250 Planierungsflächen nach fünf bis zehn Jahren erreichten Vegetationsdeckungsgrade. Erwartungsgemäß tritt eine relativ große Streuung auf, da Flächen unterschiedlicher Ausdehnung mit sehr verschiedenen Standortsbedingungen beteiligt sind. Daneben fällt aber auf, daß sich die Werte von SCHAUER (1981) nahtlos ins Bild der in den Zentralalpen gewonnenen Daten einfügen. Folgende Feststellungen können herausgestellt werden:

- Im Mittel ist oberhalb ungefähr 2200 m auch nach einer Begrünung (Spritzsaat) nach einigen Jahren keine oder nur sehr geringe Wiederbewachsung feststellbar.
- Bis ungefähr 1600 m Meereshöhe zeigen sämtliche untersuchten Flächen relativ gute Wiederbewachsung mit Deckungsgraden, welche oberflächenstabilisierend wirken.
- Oberhalb 2200 m wurden bisher lediglich in zwei Einzelfällen gut deckende Begrünungen (frische An- bzw. Nachsaat) gefunden.
- Oberhalb 1600 m nimmt der Anteil der gut wiederbewachsenen Flächen mit der Höhe sehr rasch ab. Die Wahrscheinlichkeit, daß eine Ansaat schnell Fuß faßt, geht also stark zurück.

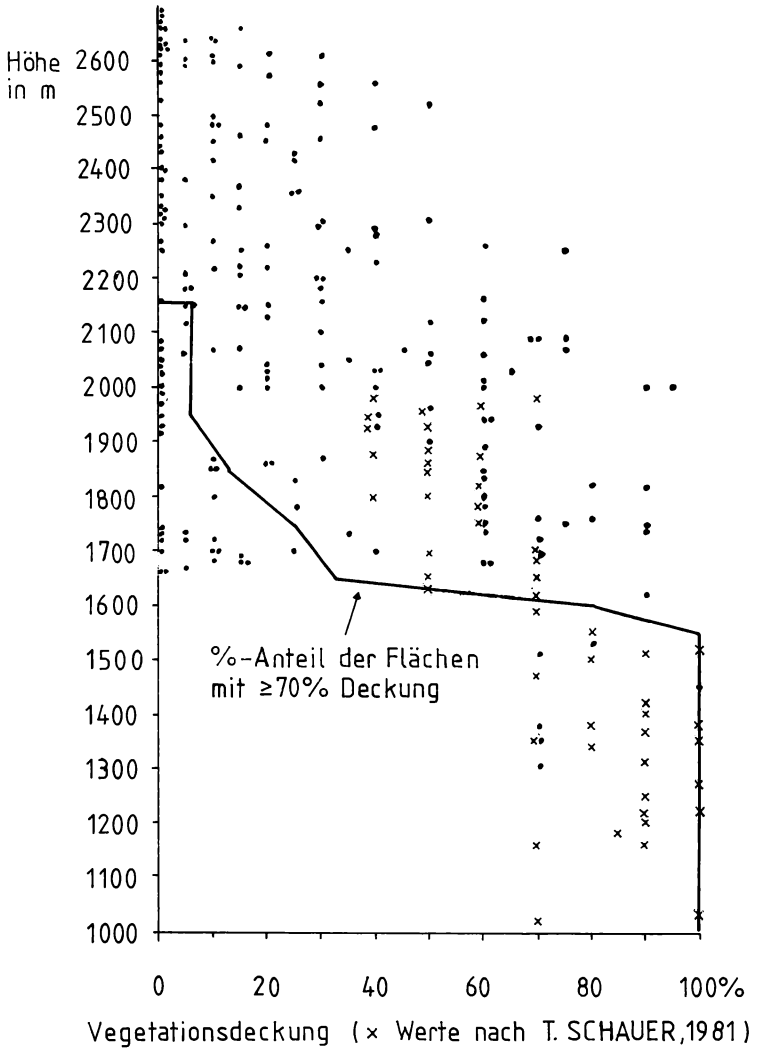


Abb. 3: Vegetationsdeckungsgrade auf planierten Skipisten in verschiedenen Höhenlagen.

Diese Feststellungen haben vorläufigen Charakter, da nicht gesichert ist, ob sich die angesäte Vegetation auf den vorerst gut bewachsenen Begrünungsflächen langfristig auch halten kann. Je nach Region verschieben sich auch die für den Zentralalpenraum gültigen mittleren Höhenangaben entsprechend der Lage der natürlichen Höhengrenzen.

Eine Interpretation dieser Aussagen, auch im Zusammenhang mit der Geländeerfahrung, erlaubt eine Hauptfeststellung: Eine obere (2200 m) und eine untere (1600 m) klimatische Grenze trennen drei Höhenbereiche mit grundverschiedenen Voraussetzungen für die Wiederbewachsung ab. Oberhalb 2200 m findet keine kurz- bis mittelfristige Wiederbewachsung statt: Begrünungen sind im allgemeinen erfolglos. Unterhalb etwa 1600 m geht die Wiederbewachsung nach einer Begrünung im allgemeinen rasch voran, die Planierungsflächen festigen sich innerhalb weniger Jahre, sofern sie nicht auf sehr feuchten bis nassen Hängen (intensive Erosion) angelegt sind. Dazwischen liegt ein mittlerer Höhenbereich von 1600-2200 m mit großklimatisch noch ausreichenden Wuchsvoraussetzungen, der sehr differenzierte Verhältnisse aufweist.

Annähernd vegetationsfreie Flächen liegen innerhalb eines Gebietes neben gut bewachsenen Abschnitten, wobei die Flächen mit hohen Deckungsgraden mit zunehmender Höhe allerdings stark zurücktreten. In diesen mittleren Höhenlagen verzögert sich die Wiederbewachsung bereits deutlich, wodurch sich der Bodenabtrag stärker auswirkt. Wichtiger sind jedoch die lokalen Standortsbedingungen. Dies zeigt sich daran, daß viele der erosionsfreien Flächen kaum bewachsen sind. Hier wirken sich in erster Linie ungünstige Bodeneigenschaften und in zweiter Linie exponierte Relieflagen negativ aus. Allgemein läßt sich deshalb festhalten, daß im mittleren Höhenbereich bis 2200 m günstige Standortsvoraussetzungen für eine rasche Regeneration äußerst entscheidend sind. Über den Einfluß der Bodenqualität gibt das folgende Kapitel Auskunft.

6. Der Einfluß von Bodenfaktoren auf die Wiederbewachsung im klimatischen Übergangsbereich

Auf einige Jahre alten, gesamthaft begrünten Planierungsflächen lassen sich oft sehr scharfe Vegetationsgrenzen finden. Diese verlaufen im Ober-, Mittel- oder Unterhang und trennen sehr gut bewachsene untere Flächen von schütter bewachsenen oberen Flächen ab (Beispiel s. Abb. 4). Da in allen Fällen von der Lage der Grenzen her klimatische Ursachen außer Betracht fallen, wurden im Crap Sogn-Gion-Gebiet entlang dieser Abschnitte sehr ausführliche Bodenuntersuchungen durchgeführt (MOSIMANN 1983).

Böden entstehen beim Skipistenbau mehr oder weniger zufällig. Je nach Vorgehensweise, Geländelage und Substrat wird Verwitterungs- und Gesteinsmaterial abgetragen und in wechselnder Zusammensetzung aufgebaggert oder aufgeschüttet. Eine detaillierte Beschreibung der dabei gebildeten Profiltypen läßt sich bei MOSIMANN (1983) finden. Das im allgemeinen ungeordnete - um nicht zu sagen chaotische - Vorgehen läßt aber doch gewisse, durch die Planierung bedingte Bodenabfolgen erkennen. Vorsprünge werden gekappt, Mulden aufgeschüttet; Lockermaterial wird vom Bagger von oben nach unten verschoben. Dies ist die Ursache von Profilabfolgen, wie sie Abb. 4 exemplarisch zeigt. Das im Oberhang gekappte Bodenmaterial wird im Unterhang völlig vermischt in mehr oder weniger mächtigen Lagen aufgebaggert. Die dadurch vorgegebenen Bodenunterschiede lassen eine Beurteilung des Einflusses verschiedener Bodenfaktoren auf die Wiederbewachsung zu.

Abb. 4 stellt die wesentlichen systematischen Bodenunterschiede entlang der Deckungsgradgrenzen der Begrünungen dar. Alle Untersuchungen wurden auf silikatischen Gesteinen (serizitische Schiefer und Serizitgneise) und daraus entstandenen Moränen und Gehängeschutt durchgeführt. Zur besseren Vergleichbarkeit und Veranschaulichung erscheinen die Angaben für die Nährstoffreserven und die Wasserkapazität in % der Durchschnittswerte ungestörter Profile (saure Braunerden, Braunpodsole und Eisenhumuspodsole). Folgende Aussagen lassen sich kurz zusammenstellen:

- Die größten Nährstoffunterschiede ergeben sich bei den Gesamtstickstoffreserven. Pistenböden unter gut entwickelten Begrünungen enthalten 10-20% der ursprünglichen Stickstoffmenge, was einem Mindestgehalt an Stickstoff von 0.1% N in der Schicht von 0-10 cm entspricht.
- Geringere, jedoch systematische Unterschiede zeigen sich auch bei den austauschbaren Phosphorreserven (Austausch mit Ammonium-Laktat-Essigsäure). Böden unter gut entwickelten Begrünungen enthalten 2-3 mal mehr PO_4 als die übrigen Profile.
- Die genannten N- und PO_4-Reserven werden bereits bei geringen Gehalten an eingemischtem Humus von 1-3% erreicht. Eine minimale Erhaltung der Humussubstanz wirkt sich also entscheidend aus.
- Die mit der Begrünung (Spritzsaat) aufgebrachten Düngernährstoffe können wegen der hohen Auswaschungsverluste in den Pistenböden erwartungsgemäß nicht nachgewiesen werden.
- Die maximale Wasserspeicherkapazität erreicht im potentiellen Wurzelraum unter gut entwickelten Begrünungen mindestens 80 mm, oft über 100 mm. Die Gesteinszersatzschichten und die geringmächtigen Feinmaterialauflagen, welche durch Profilkappung entstehen, sind jedoch wenig speicherfähig (10-40 mm).
- Die im Mittel für die gut und schlecht bewachsenen Flächen gleichen Skelettgehalte wirken sich bei Minima von 40% und Maxima von 70% nicht differenzierend aus.
- Eindeutige Substratunterschiede ergeben sich bei der Feinmaterialzusammensetzung. Gut begrünte Flächen sind schluff- und tonreicher. Ihre Substrate enthalten mindestens 40-50% Schluff und 4-5% Ton.

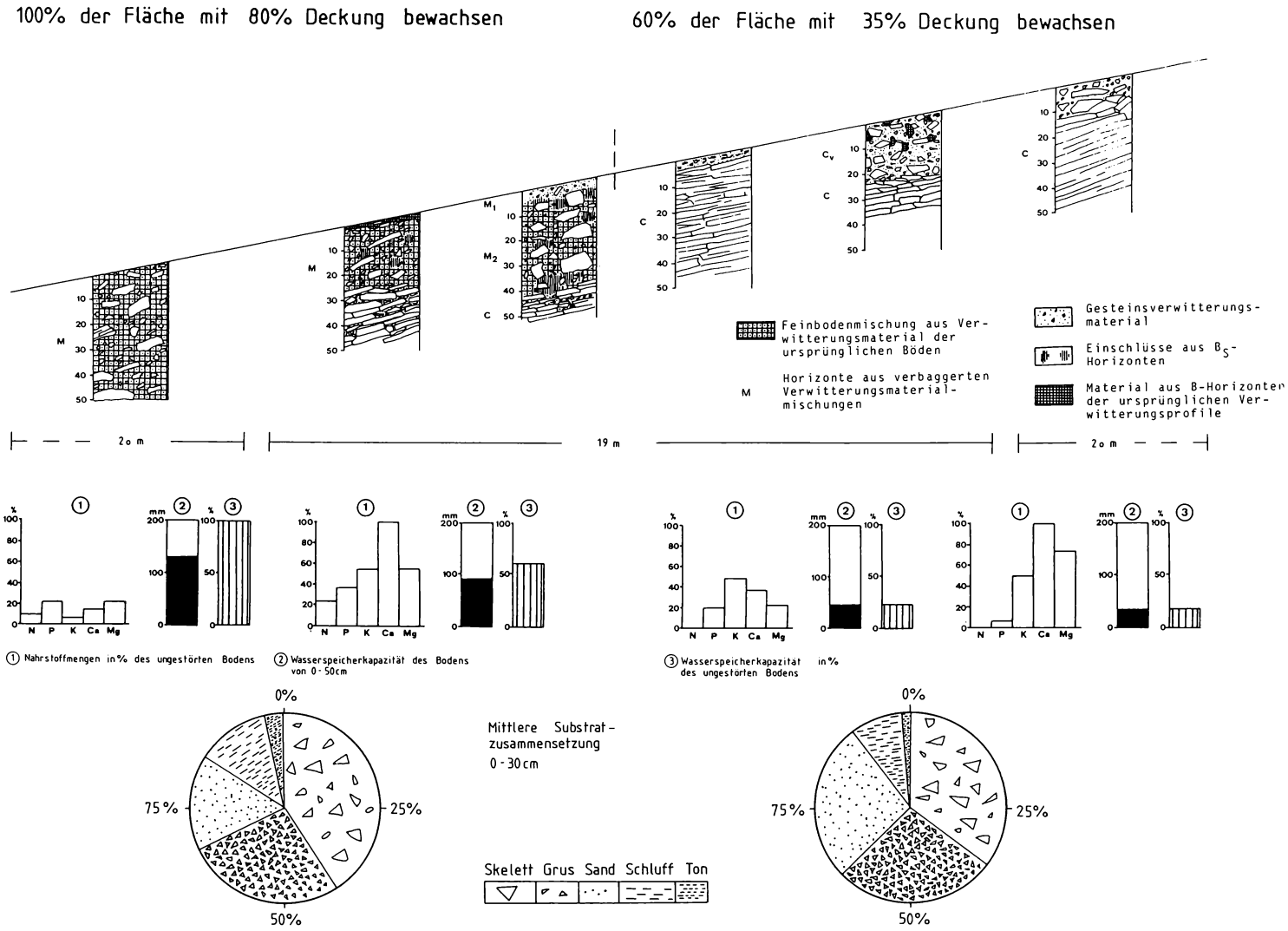


Abb. 4: Bodenabfolge, Vegetationszustand und zugehörige typische Bodeneigenschaften auf planierten Flächen.

7. Fazit: Die geoökologischen Voraussetzungen potentiell stabiler Geländeabschnitte und eine Höhenstufencharakteristik

In den vorangegangenen Abschnitten wurde eine Reihe von Einzelzusammenhängen aus Platzgründen sehr knapp dargestellt. Die dabei entwickelten Aussagen sollten zeigen, daß in einer ersten Annäherung einzelne Grenzwerte für voraussichtliche Abtragsvorgänge und Wiederbewachsungschancen formulierbar sind. Das abschließende Fazit faßt nun die Eigenschaften eines gegenüber einer maßvollen Planierung potentiell 'stabilen' Hangabschnittes zusammen. Dies geschieht auf der Basis des geoökologischen Betrachtungsschemas, welches in Kap. 2 erläutert wurde.

Abb. 5 stellt Standortseigenschaften zusammen, die gemeinsam und in einem kausal nicht restlos klärbaren Zusammenwirken zu einer minimalen Erosionsaktivität und günstigen Wiederbewachsungsbedingungen beitragen. Die angegebenen Voraussetzungen können jedoch nicht den stabilen Hang an sich definieren. Sie geben lediglich einen Rahmen an, innerhalb dessen eine Regeneration wahrscheinlich oder wahrscheinlicher ist als anderswo. Die unterschiedliche Flächenhaftigkeit und Konzentration der Bodeneingriffe ist dabei nicht berücksichtigt. Daß die ökologische Tragfähigkeit für großflächige Eingriffe weit geringer ist, liegt auf der Hand. Dies schon deshalb, weil bei großen Planierungen im kleinräumigen alpinen Standortsmosaik fast gezwungenermaßen ungünstige Standorte mit einbezogen werden. Auf Grund der bisherigen Untersuchung ist mit Ausnahme der extremen Erosionsgefährdungsfaktoren auch keine Gewichtung der Einzelfaktoren oder Standortseigenschaften im Gesamtzusammenhang möglich. Es ist deshalb schwierig zu sagen, wie weit einzelne Standortseigenschaften vom angegebenen Rahmen abweichen dürfen, ohne daß die Regenerationswahrscheinlichkeit sinkt. Insgesamt besteht jedoch kein Zweifel, daß bei einer Beachtung der angegebenen standörtlichen Voraussetzung viele Erosionsschäden vermieden werden könnten und Begrünungen bis in die Höhenlagen von 2200 m erfolgreicher wären.

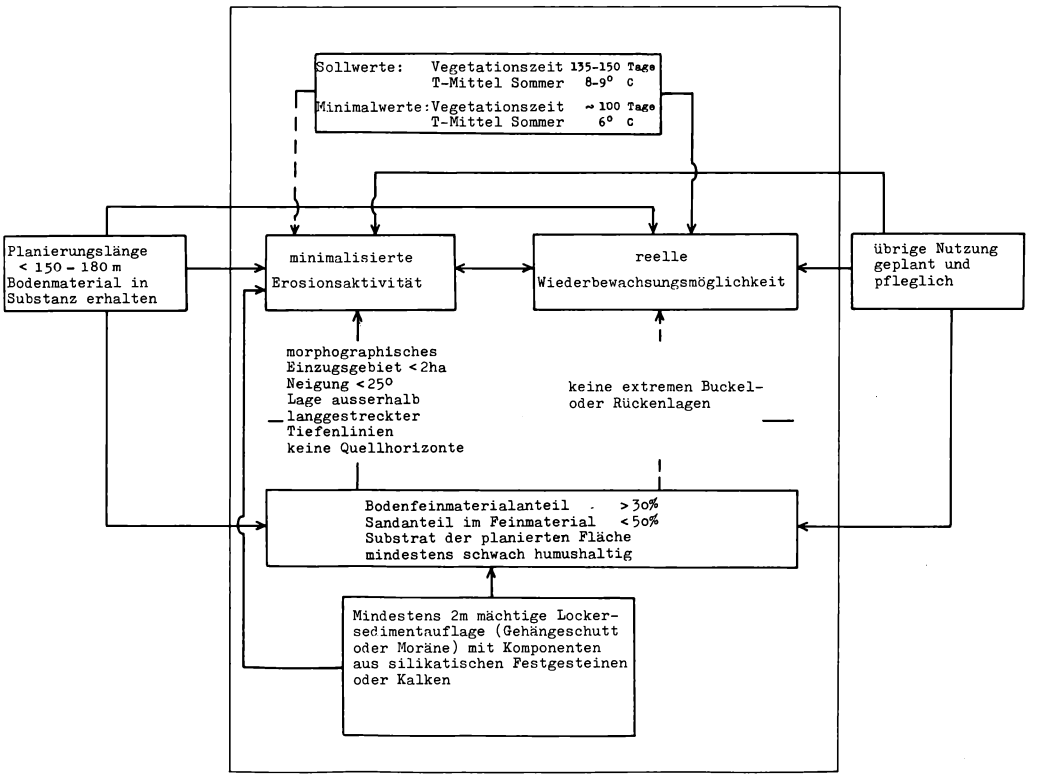


Abb. 5: Grenzwerte und Standortseigenschaften alpiner Hanglagen mit potentiell großer Stabilität gegenüber Bodeneingriffen (s. auch Abb. 1).

Tab. 1: Charakterisierung von Haupthöhenstufen in bezug auf Landschaftseingriffe für Skipistenbau.

STUFE	CHARAKTERISIERUNG	HAUPTPROBLEMATIK
bis ~1600m	Begrünungserfolg wahrscheinlich Schmelzwasserabtrag kontrollierbar	Starkschäden und Hangzerstörung durch Hangwasserabtrag (abschätzbar) Waldschädigung
~ 1600m bis ~ 2200m	Begrünungserfolg nur unter sehr günstigen Standortsbedingungen erreichbar nur schwacher Schmelzwasserabtrag kontrollierbar	generelles Erosionsrisiko Schaffung günstiger Standortsvoraussetzungen
> 2200m	Begrünungserfolg unwahrscheinlich bis unmöglich ausgelöste Erosion fortschreitend	Zerstörung mehr oder weniger endgültig

Die geschilderten Standortsvoraussetzungen müssen innerhalb der Höhenlage differenziert gesehen werden. Dies gilt nicht nur für die klimatische Obergrenze der Begrünungsmöglichkeit. Im Rahmen der Fragestellung nach dem Stabilitätspotential ergeben sich in den verschiedenen Höhenstufen unterschiedliche Aspekte. Die Problematik einer Planierung stellt sich in Lagen oberhalb 2200 m in bezug auf Planung, Anlage, Berücksichtigung der Standortsverhältnisse, Durchführung, Pflege usw. anders dar als unterhalb der Waldgrenze. Bei der Beurteilung von Eingriffen sollte man sich dies verstärkt vor Augen halten. Mindestens drei Höhenstufenbereiche, für deren Begrenzung die in Kap. 5 genannten Ergänzungen gelten, lassen sich dabei trennen. Tab. 1 charakterisiert sie und faßt die Hauptproblematik zusammen.

Literatur

CERNUSCA A., 1976: Ökologische Veränderungen durch das Anlegen von Skiabfahrten an Waldhängen. In: (Ed. SPRUNG R., KÖNIG B.): Das österreichische Skirecht. Innsbruck: 81-150.

MEISTERHANS E., 1982: Entwicklungsmöglichkeiten für Vegetation und Boden auf Skipistenplanierungen. Fachbeiträge Schweiz. MAB-Inf. 10 [Bern]: 13-26.

MOSIMANN T., LUDER P., 1980: Landschaftsökologischer Einfluss von Anlagen für den Massenskisport. I. Gesamtaufnahme des Pistenzustandes (Relief, Boden, Vegetation, rezente Morphodynamik) im Skigebiet Crap Sogn Gion/Laax GR. Mat. Physiogeogr. 1 [Basel]: 57 S., 1 Karte.

MOSIMANN T., 1981: Geoökologische Standortsindikatoren für die Erosionsanfälligkeit alpiner Hänge nach Geländeeingriffen für Pistenanlagen. Geomethodica 6: 143-174.

MOSIMANN T., 1983: Landschaftsökologischer Einfluss von Anlagen für den Massenskisport. II. Bodenzustand und Bodenstörungen auf Skipisten in verschiedenen Lagen am Beispiel des Crap Sogn Gion/Laax GR. Mat. Physiogeogr. 3 [Basel]: 72 S.

SCHAUER T., 1981: Vegetationsveränderungen und Florenverlust auf Skipisten in den bayerischen Alpen. Jahrb. Ver. Schutz Bergwelt 46: 149-179.

STÖCKER G., 1974: Zur Stabilität und Belastbarkeit von Ökosystemen. Arch. Naturschutz Landschaftsforschung 14(4): 237-261.

Adresse

Dr. Thomas Mosimann
Geographisches Institut Universität
Klingelbergstr. 16

CH-4056 Basel

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Der Einfluß des Skibetriebes auf die Vegetation in der alpinen Stufe

- René Quillet -

In three plant communities changes of vegetation due to skiing were analysed. In the *Caricetum curvulae* and in the *Sieversio-Nardetum* snow is compressed by skiing and melts away later than in the non-influenced reference areas. In skiing areas the number of species is diminished. In the *Sieversio-Nardetum* species with high frequency can expand while those with low frequency are repressed. In the *Caricetum curvulae* there is no correlation between the frequency of a species and its reaction on skiing. Most species (58%) have a lower frequency on skiing ground than on the reference areas. In the *Rhododendro-Vaccinietum* grievous damages on the dwarf-shrubs caused by the sharp-edged skis can be observed. Therefore the dwarf-shrubs show a lower cover on skiing ground than on reference areas and, as a result, some herbs and grass species (from the *Nardetum)* have a better chance to spread out.

Alpweide, Belastung, Erosion, MAB 6, Rhododendron ferrugineum, Schweiz, Skipisten, Zwergstrauchheide.

1. Einführung

Grundsätzlich gilt es bei einer Untersuchung über den Einfluß des Skibetriebes auf die Vegetation zwischen verschiedenen Einwirkungstypen zu unterscheiden (SCHAUER 1981):

- Planiertes Gelände.
  Über die Auswirkungen großflächiger Planien auf Vegetation und Boden liegen eine Reihe z.T. recht umfangreicher Untersuchungen vor (ein zusammenfassender Literaturüberblick findet sich bei CERNUSCA 1977).
- Mechanische Schädigung der Vegetation durch die Skikanten an Extremlagen wie Geländekuppen und Steilhängen oder aber bei geringer Schneehöhe (SPATZ 1978; KÖRNER 1980; KÖCK, SCHNITZER 1980).
- Verdichtung der Schneedecke auf Pistengebiet verursacht späteres Ausapern und Verkürzung der Vegetationsperiode: PFIFFNER (1978), SCHAUER (1981).

In diesem Bericht steht die Frage im Vordergrund, wie Pflanzengemeinschaften auf das verspätete Ausapern der durch die Skifahrer und Pistenfahrzeuge komprimierten Schneedecke reagieren. Dargestellt werden die Resultate einer Untersuchung im Krummseggenrasen *(Caricetum curvulae)* und in einer Borstgrasweide *(Sieversio-Nardetum)*.

Außerdem wird der Frage nachgegangen, welche Veränderungen im Artengefüge man in einer Zwergstrauchheide *(Rhododendro-Vaccinietum)* feststellen kann, die durch die mechanische Schädigung durch Skikanten und Pistenfahrzeuge schwer gestört ist.

2. Untersuchungsgebiet

Die dargestellten Ergebnisse sind Teil einer Diplomarbeit am Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Bern und stammen aus einer Untersuchung, welche in der Gemeinde Grindelwald (Berner Oberland) im Rahmen des MAB-Projektes durchgeführt wurde. Folgende Lokalitäten wurden untersucht:

- 'Oberjoch', 2480 m ü.d.M.: Krummseggenrasen auf ziemlich flachgründigem, mäßig stauendem Pseudogley. Als Skipiste seit 1961 beansprucht (Eröffnung Skilift First-Oberjoch).
- 'First', 2100 m ü.d.M.: Bei der Endstation des Sesselliftes Grindelwald-First. Borstgrasweide auf ziemlich flachgründiger, saurer Braunerde. Als Skipiste seit 1961 intensiv beansprucht (Eröffnung Skilift Egg-First). Vermutlich führte aber bereits in den vorangehenden Jahren eine Piste darüber.
- 'Bustligen', 1960 m ü.d.M.: Nordhang unter Kleiner Scheidegg. Zwergstrauchheide auf ziemlich flachgründigem Podsol. Als Piste intensiv seit 1961 beansprucht (Eröffnung Sesselift Bustligen-Kl. Scheidegg). Vermutlich führte aber bereits in den vorangehenden Jahren eine Piste darüber. Der Schnee ist an dieser Stelle jeweils früh ausgeapert. Eine planierte Umfahrung ermöglicht dem Skifahrer das Überwinden dieses Hindernisses.

3. Methoden

3.1 Feldaufnahmen

Die Resultate stammen aus einem Vergleich zwischen Pistengebiet und vom Skibetrieb nicht tangiertem Nebengelände (Vergleichsfläche). In den Gebieten Oberjoch und First bildet der Skilift eine Grenze zwischen Piste und Vergleichsfläche, während im Gebiet Bustligen die naturräumlichen Verhältnisse den Skifahrer zwingen, an einer bestimmten Stelle durchzufahren, falls er nicht ein Stück gehen will. Dadurch läßt sich klar eine Vergleichsfläche abtrennen.

Es wurden Vegetationsaufnahmen nach der Methode BRAUN-BLANQUET (1964) gemacht. Im Gebiet Bustligen genügte die Genauigkeit dieser Aufnahmemethode, da die Unterschiede zwischen den Vergleichsflächen und den Pistenflächen recht groß sind und man bereits mit wenigen Aufnahmen recht gute Aussagen machen kann. Es wurden in dem erwähnten Gebiet auf Piste und Vergleichsfläche je 5 solche Aufnahmen gemacht.

In den beiden anderen Lokalitäten (Oberjoch, First) wäre aber eine viel größere Zahl solcher Aufnahmen nötig gewesen, um einigermaßen gesicherte Aussagen machen zu können, da die mechanische Beanspruchung wegfällt und die Unterschiede zwischen Piste und Vergleichsfläche viel kleiner sind. Infolge der flächenmäßigen Begrenztheit der beiden Untersuchungsgebiete (Vergleichbarkeit zwischen Piste und Vergleichsfläche bei einer flächenmäßigen Erweiterung nicht mehr gewährleistet) war folgendes Vorgehen nötig: Im Pistengebiet und auf den Vergleichsflächen wurden auf 100 m² normale Vegetationsaufnahmen nach BRAUN-BLANQUET (1964) gemacht (Oberjoch je 6, First je 5). Zusätzlich dazu wurden in diesen Aufnahmeflächen in 60 Teilflächen à 1 dm² die vorhandenen Arten notiert: Auf Piste und Vergleichsfläche ergab das am Oberjoch 720, auf First 600 solche 'Mini'- Aufnahmen.

3.2 Statistische Auswertung

In den beiden Rasengesellschaften wurde in jeder Aufnahme für jede Art das prozentuale Vorkommen in den 60 'Mini'-Aufnahmen bestimmt (Frequenz), die Werte von Piste und Vergleichsfläche einander gegenüberstellt und die Testgröße 'W' des modifizierten Rangsummentests nach Wilcoxon (RIEDWYL 1975) berechnet. In der Zwergstrauchheide wurde der gleiche Wert mit der Artmächtigkeit bestimmt.

$$W = 2R_v - n_v(n_v + n_p + 1)$$

R_v: Rangsumme der Vergleichsfläche. Alle Werte werden unabhängig von der Zugehörigkeit zu Pistengebiet oder Vergleichsfläche geordnet und mit den Rangzahlen 1, 2, 3, ..., $n_v + n_p$ versehen. Die Summe der Ränge aller Werte der Vergleichsfläche ergibt den Wert R_v.

n: Stichprobenumfang der Vergleichsfläche (n_v) und der Pistenfläche (n_p).

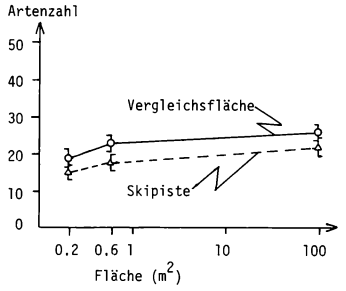
Arten der Gruppe 'Starke Zunahme' resp. 'Starke Abnahme' (Tab. 2, 3, 4) zeigen einen statistisch signifikanten Frequenz- oder Artmächtigkeitsunterschied zwischen Piste und Vergleichsfläche, während Arten der Gruppe 'Zunahme' resp. 'Abnahme' wohl Veränderungen in ihrer Frequenz oder Artmächtigkeit zeigen, die sich aber nicht statistisch absichern lassen.

4. Ergebnisse

4.1 Artenvielfalt

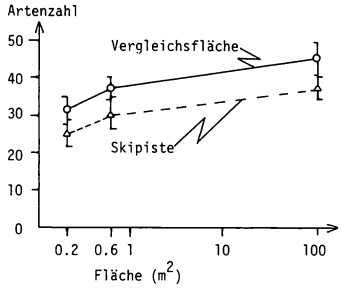
Grundsätzlich verhalten sich die für den Krummseggenrasen (Abb. 1) und die Borstgrasweide (Abb. 2) ermittelten Artenzahlen pro Flächeneinheit gleich. Auf der Skipiste findet man durchschnittlich weniger Arten als auf den Vergleichsflächen. Die Differenzen liegen jeweils zwischen 15% und 20% (Tab. 1).

In der Zwergstrauchheide stellt man ein gegenteiliges Verhalten fest (Abb. 3, Tab. 1). Dort findet man auf der Piste pro 100 m² durchschnittlich 19% mehr Arten. Eine Auftrennung der Arten in Zwergsträucher, Kräuter und Grasartige zeigt, daß an dieser Zunahme hauptsächlich die Kräuter und Grasartigen beteiligt sind (im Mittel je 3 Arten mehr auf der Piste), während man bei den Zwergsträuchern auf Pistengebiet im Mittel 1 Art weniger findet.



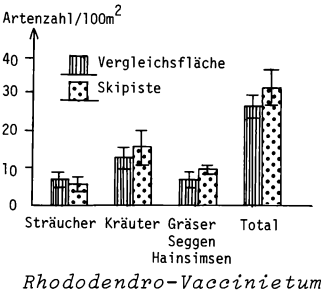
Caricetum curvulae

Abb. 1: Halblogarithmische Darstellung der Anzahl gefundener Arten pro Flächeneinheit in einem Krummseggenrasen am 'Oberjoch'.



Sieversio-Nardetum

Abb. 2: Halblogarithmische Darstellung der Anzahl gefundener Arten pro Flächeneinheit in einer Borstgrasweide auf 'First'.



Rhododendro-Vaccinietum

Abb. 3: Auf 100 m vorhandene Arten in einer Zwergstrauchgesellschaft bei 'Bustligen'.

Tab. 1: Differenz der Artenzahlen zwischen Skipiste und Vergleichsfläche in % bei unterschiedlicher Flächengröße.

	Fläche (m^2)		
	$0.2m^2$	$0.6m^2$	$100m^2$
Krummseggenrasen	-19%	-20%	-15%
Borstgrasweide	-19%	-17%	-18%
Zwergstrauchgesellschaft			+19%

4.2 Verhalten der einzelnen Arten - Änderungen in der Frequenz resp. Artmächtigkeit

In den beiden Rasengesellschaften finden sich auf Pistengebiet mehr Arten mit einer 'Starken Abnahme' (Krummseggenrasen: 10, Borstgrasweide: 8) als mit einer 'Starken Zunahme' (1/3). (Tab. 2, 3).

Im Krummseggenrasen findet man mit *Soldanella pusilla* eine hochfrequente Art (größer als 80%), welche auf Pistengebiet eine 'Starke Abnahme' zeigt, die restlichen Arten dieser Gruppe verteilen sich auf die beiden anderen Frequenzklassen (20-80%: 5 Arten, kleiner als 20%: 4 Arten). In der Borstgrasweide zeigen durchweg Arten mit einer Frequenz kleiner als 20% eine 'Starke Abnahme'.

Faßt man die Gruppen 'Starke Zunahme'/'Zunahme' resp. 'Starke Abnahme'/'Abnahme' zusammen, zeigt sich, daß im Krummseggenrasen 58% der ausgewerteten Arten unter Pisteneinfluß zurückgehen, während nur etwa 13% zunehmen und 29% unverändert bleiben. Ähnlich, wenn auch weniger kraß, sind die Verhältnisse in der Borstgrasweide: 46% abnehmenden Arten stehen 20% zunehmende Arten gegenüber, unverändert bleiben 34% der Arten.

Tab. 2: Verhalten der einzelnen Arten unter Pisteneinfluß in einem Krummseggenrasen am Oberjoch.
Der Schnee bleibt länger liegen und verkürzt so auf Pistengebiet die Vegetationsperiode. In Klammern sind jeweils die Frequenz in den Vergleichsflächen und der 'W'-Wert angegeben.

FREQUENZ IN DEN VERGLEICHS-FLAECHEN / TENDENZ AUF PISTEN-FLAECHEN	CARICETUM CURVULAE		
	> 80 %	20 % - 80 %	< 20 %
Starke Zunahme $22 \leq W$		Luzula spadicea(28%/26)	
Zunahme $10 < W < 22$		Chrysanthemum alpinum(56%/13) Carex curvula(65%/13)	
Keine Aenderung $-10 \leq W \leq 10$		Alchemilla pentaphyllea(46%/-2) Ligusticum Mutellina(44%/-10) Gnaphalium supinum(43%/0) Salix herbacea(20%/4)	Phyteuma hemisphaericum(9%/-7) Nardus stricta(2%/1) Silene acaulis(2%/-10)
Abnahme $-22 < W < -10$	Plantago alpina(92%/-21) Leontodon helveticus(89%/-21)	Agrostis rupestris(52%/-13)	Viola calcarata(3%/-18)
Starke Abnahme $W \leq -22$	Soldanella pusilla(86%/-29)	Euphrasia minima(68%/-36) Potentilla aurea(51%/-27) Homogyne alpina(39%/-27) Poa alpina(37%/-23) Polygonum viviparum(28%/-28)	Campanula Scheuchzeri(10%/-35) Sibbaldia procumbens(6%/-23) Trifolium alpinum(3%/-36) Veronica alpina(3%/-24)

Tab. 3: Verhalten der einzelnen Arten unter Pisteneinfluß in einer Borstgrasweide auf First.
Der Schnee bleibt länger liegen und verkürzt so auf Pistengebiet die Vegetationsperiode. In Klammern sind jeweils die Frequenz in den Vergleichsflächen und der 'W'-Wert angegeben.

FREQUENZ IN DEN VERGLEICHSFLAECHEN / TENDENZ AUF PISTENFLAECHEN	S I E V E R S I O - N A R D E T U M		
	> 8 0 %	2 0 % - 8 0 %	< 2 0 %
Starke Zunahme 17 ≦ W		Potentilla aurea(74%/25) Nardus stricta(73%/19) Soldanella alpina(39%/17)	
Zunahme 10 ≦ W < 17		Plantago alpina(68%/10) Ligusticum Mutellina(56%/15) Agrostis tenuis(45%/11)	Poa alpina(14%/11) Veronica alpina(3%/15)
Keine Aenderung -10 < W < 10	Leontodon helveticus(86%/-3) Ranunculus montanus(84%/-7)	Campanula Scheuchzeri(47%/-7) Trifolium alpinum(37%/3) Anthoxanthum odoratum(37%/-2) Polygonum viviparum(27%/-3)	Trifolium repens(19%/-7) Phleum alpinum(18%/5) Viola calcarata(12%/-1) Plantago atrata(12%/-2) Hieracium Auricula(8%/6) Luzula multiflora(11%/-5) Vaccinium Myrtillus(5%/-1) Gymnadenia albida(1%/9)
Abnahme -17 < W ≦ -10		Alchemilla vulgaris(44%/-13) Carex sempervirens(37%/-10) Homogyne alpina(37%/-11) Festuca rubra(37%/-12) Potentilla erecta(36%/-11) Chrysanthemum praecox(27%/-12) Gentiana Kochiana(21%/-12)	Campanula barbata(16%/-14) Leontodon hispidus(7%/-15) Crepis aurea(6%/-15) Arnika montana(1%/-10)
Starke Abnahme W ≦ -17			Crocus albiflorus(19%/-21) Trifolium pratense(16%/-18) Euphrasia minima(14%/-25) Selaginella Selaginoides(14%/-17) Lotus alpinus(13%/-17) Bartsia alpina(6%/-20) Pedicularis tuberosa(5%/-20) Gentiana verna(5%/-22)

In der Zwergstrauchheide (Tab. 4) geht die Gesamtdeckung auf Pistengebiet auf 75% zurück (Vergleichsfläche: 100%). Betroffen davon sind hauptsächlich die Zwergsträucher, deren Anteil an der Deckung von 75% auf 50% sinkt. Am stärksten betroffen sind die Jungpflanzen der Arve *(Pinus cembra)*, welche auf Pistengebiet fehlt. Ebenfalls fehlt auf Pistengebiet der sonst recht häufige Waldwachtelweizen *(Melampyrum silvaticum)*. Eine signifikante Abnahme zeigen auch *Vaccinium uliginosum* und *Homogyne alpina;* beide sind aber noch auf Pistengebiet zu finden. Eine signifikante Zunahme in ihrer Artmächtigkeit zeigen bei den Gräsern nur 2 Arten, bei den Kräutern nur 1 Art. Ein Großteil der Arten zeigt keine erfaßbaren Änderungen (Aufnahmemethode!)

Tab. 4: Verhalten der einzelnen Arten unter Pisteneinfluß in einer Zwergstrauchgesellschaft bei Bustligen.
Der Schnee wird vorzeitig im Winter durch die Skifahrer weggeschabt und die Vegetation zum Teil schwer geschädigt. In Klammern angegeben ist der 'W'-Wert.

	RHODODENDRO - VACCINIETUM		
TENDENZ AUF PISTENFLAECHEN	STRAEUCHER	HAINSIMSEN GRAESER, SEGGEN	KRAEUTER
Starke Zunahme 17 ≦ W		Festuca rubra(22) Carex pallescens(20)	Trifolium alpinum(17)
Zunahme 10 ≦ W < 17		Agrostis tenuis(12) Avena versicolor(10) Juncus filiformis(10) Phleum alpinum(10)	Arnika montana(13) Polygonum Bistorta(10) Alchemilla vulgaris(10) Veronica alpina(10)
Keine Aenderung -10 < W < 10	Vaccinium Myrtillus(-7) Vaccinium Vitis-idaea(-8) Empetrum hermaphroditum(-4) Calluna vulgaris(-1) Juniperus nana(2)	Nardus stricta(-6) Deschampsia flexuosa(5) Carex fusca(6) Luzula sudetica(6) Luzula spadicea(5) Anthoxanthum odoratum(0) Luzula multiflora(3)	Ranunculus montanus(7) Gentiana purpurea(9) Gymnadenia albida(-3) Campanula Scheuchzeri(5) Hieracium alpinum(-6) Leontodon helveticus(3) Potentilla aurea(8) Potentilla erecta(1) Sieversia montana(5) Solidago Virga-aurea(-4) Alchemilla conjuncta(6) Alchemilla pentaphyllea(5) Campanula barbata(0) Euphrasia minima(-5) Hypericum maculatum(0) Ligusticum Mutellina(0) Plantago alpina(3)
Abnahme -17 < W ≦ -10	Rhododendron ferrugineum(-10) Sorbus aucuparia(-10)	Carex brunnescens(-11)	
Starke Abnahme W ≦ -17	Vaccinium uliginosum(-21) Pinus cembra juv.(-25)		Homogyne alpina(-20) Melampyrum silvaticum(-25)

5. Diskussion

Interessant ist die Feststellung, daß sich in den beiden Rasengesellschaften hochfrequente und konkurrenzfähige Arten auf Pistengebiet stärker behaupten können und sich sogar auszubreiten vermögen. In der Borstgrasweide handelt es sich um *Nardus stricta, Potentilla aurea, Soldanella alpina, Plantago alpina* und *Ligusticum mutellina*. Im Krummseggenrasen spielt dieser Mechanismus nicht ganz: Von den bestandbildenden Arten nimmt nur *Carex curvula* auf Pistengebiet zu, während *Plantago alpina, Leontodon helveticus* und *Soldanella pusilla* in ihrer Frequenz eine Abnahme auf Pistengebiet zeigen. Gerade das Beispiel von *Plantago alpina* zeigt, welche Bedeutung der Pflanzengesellschaft zukommt ('Zunahme' in der Borstgrasweide, 'Abnahme' im Krummseggenrasen). Diese Feststellungen decken sich im Prinzip mit Ergebnissen von SPATZ (1978). Abweichungen in der Verhaltensweise einzelner Arten lassen sich mit den unterschiedlichen Pflanzengesellschaften erklären.

Eine Analyse der ökologischen Zeigerwerte (LANDOLT 1977) der verschiedenen Artengruppen in der Borstgrasweide zeigt, daß auf Pistengebiet eine Tendenz zur Versauerung und Vernässung des Bodens besteht. Im Krummseggenrasen entfällt eine solche Auswertung, da die einzelnen Artengruppen zu wenige Arten enthalten.

In der Zwergstrauchheide sind durch die Art der Beeinflussung (Skikantenschnitt) hauptsächlich die Zwergsträucher betroffen. Die Auflichtung des Zwergstrauchbestandes (Abnahme der Deckung auf Piste von 75% auf 50%) ermöglicht einer Reihe von Kräutern und Grasartigen, hauptsächlich aus dem *Nardetum*, das Aufkommen. Erwähnenswert ist das besondere Verhalten von *Melampyrum silvaticum* (Charakterart der Ordnung *Vaccinio-Piceetalia)*, welche infolge des fehlenden Schattenwurfs durch die Sträucher und wegen der fehlenden winterlichen Schneedecke auf Pistengebiet verschwindet oder zumindest stark zurückgedrüngt wird. Im Unterschied zu den beiden Rasengesellschaften, wo die mechanische Belastung durch Skikanten wegfällt und so die Vegetation einen geschlossenen Bestand bildet, wird in dem Gebiet der Zwergstrauchheide früher oder später mit Erosion zu rechnen sein. Ansätze dazu sind bereits sichtbar. Selbst wenn der Skibetrieb in diesem Gebiet wegfällt, wird sich der ursprüngliche Zustand wohl nicht mehr einstellen. Die Forderung lautet in diesem Fall, daß extreme Stellen wie Geländekuppen und Steilhänge, vor allem bei geringer Schneehöhe, nicht als Skipiste verwendet werden dürfen und durch geeignete Maßnahmen (Absperren, keine mechanische Präparierung) eine Benützung dieser Gebiete durch den Skifahrer unmöglich gemacht oder zumindest erschwert wird.

Literatur

BRAUN-BLANQUET J., 1964: Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien/New York (Springer): 865 S.

CERNUSCA A., 1977: Ökologische Veränderungen im Bereich von Schipisten. In: (Ed. SRPUNG R., KÖNIG B.): Das österreichische Schirecht. Innsbruck (Wagner): 81-150.

KÖCK L., SCHNITZER R., 1980: Quantitative und qualitative Veränderungen der Vegetation durch den Einfluß des Schisports. Z. Vegetationstechnik 3: 113-119.

KÖRNER C., 1980: Zur anthropogenen Belastbarkeit der alpinen Vegetation. Verh. Ges. Ökol. 8: 451-461.

LANDOLT E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 64: 208 S.

PFIFFNER A., 1978: Skipistenschäden und deren Entschädigung. Europ. Hochschulschriften R. 35, 1. Bern/Frankfurt : 178 S.

RIEDWYL H., 1975: Angewandte mathematische Statistik in Wissenschaft und Technik. 1. Aufl. Bern/Stuttgart (Haupt): 204 S.

SCHAUER T., 1981: Vegetationsveränderungen und Florenverlust auf Skipisten in den bayrischen Alpen. Jahrb. Ver. Schutz Bergwelt 46: 149-171.

SPATZ G., 1978: Die Beeinflussung des Artengefüges einer Almweide im Bereich der Schiabfahrt Stubnerkogel. In: (Ed. CERNUSCA A.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal. Veröff. Österr. MAB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern 2: 335-340.

Adresse

René Quillet
Syst.-Geobot. Inst. Univ.
Altenbergrain 21

CH-3013 Bern

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): I. Die klimatischen Verhältnisse

Manfred Meurer

The data of an annual course from 13 meteorological stations demonstrate the favourable conditions of solar radiation and temperature of the middle and upper Kali Gandaki Valley. Air and soil temperatures show distinctly differentiations depending on exposition and altitude.
Characteristics of the continental climate in that area are the high amplitudes of the annual and daily temperatures as well as the low annual rainfall. The continental climate also will be indicated by the increase of several natural and cultural high altitude limits.
Another important aspect in this transverse valley is the high average velocity of the wind as a result of the diurnal valley wind system and the large scale atmospheric exchange between the Indian lowlands and the Tibetan Plateau.
Important geoecological factors in the research area are finally high daily amplitudes of the relative air humidity with very low minima and depending on that fact high data of evaporation. Desert-like data will be found on the arid valley bottom and on the sunexposed slopes.

Feuchte, Himalaya, Klima, Mikroklima, Nepal, Niederschlag, Temperatur, Wind.

1. Das Untersuchungsgebiet

Nordwestlich von Pokhara durchbricht die Kali Gandaki die Hauptkette des Nepal-Himalayas. Das tief eingeschnittene meridionale Durchbruchstal trennt die Dhaulagiri-Gruppe im Westen (8167 m ü.M.) von der Annapurna-Gruppe im Osten (s. Abb. 1). In den mächtigen, weitgehend vegetationsfreien Schotterkörper der Talsohle haben sich mehrere mäandrierende Flußarme eingeschnitten. Die flache Sohle wird begrenzt von steil ansteigenden Talflanken. Daraus resultiert bei einer Horizontalentfernung von weniger als 20 km eine Höhendifferenz von über 5000 m zwischen der trocken-warmen Talsohle bei Tukuche (2485 m ü.M.) und den nivalen Gipfelregionen. Diese enorme Vertikalerstreckung spiegelt sich deutlich in einer relativ kleinräumigen Differenzierung von Klima, Böden, Vegetation und Landnutzung wider. Die insbesondere thermisch geprägte Höhenstufung wird in diesem großen Durchbruchstal durch Lagebeziehungen zum benachbarten tibetischen Hochland beeinflußt, und zwar durch den hohen Massenerhebungseffekt und den stark kontinental getönten Klimacharakter. Landschaftsprägende Indikatoren dieser besonders gearteten Klimabedingungen sind hochgelegene Anbaugrenzen von Weinrebe, Aprikose und Getreide sowie die oberen Höhengrenzen des Wald- und Baumwuchses, der alpinen Matten, der Froststrukturböden und der klimatischen Schneegrenze.

Neben dieser thermisch bedingten Höhenstufung zeigt sich auch eine physiognomisch deutlich hervortretende hygrische Differenzierung von talabwärts gelegenen humiden Regionen mit artenreichen, feuchteliebenden Wäldern bis hin zum semiariden, wüstenartigen Hochtal, wo zwischen Marpha und Jomosom die untere Trockengrenze des Waldes auf der Talsohle erreicht wird. Weitere klimatische Charakteristika dieses wie auch anderer großer meridionaler Durchbruchstäler sind Strahlungsreichtum, die Ausbildung einer trockenen Talsohle sowie z.T. komplizierte Windsysteme (vgl. TROLL 1952, SCHWEINFURTH 1956, FLOHN 1970). Dieses Bündel klimatischer Besonderheiten, das im Kali-Gandaki-Tal manifest wird, fordert zu intensiveren, d.h. zu messend-analytischen Untersuchungen der räumlich differenzierten Klimabedingungen geradezu heraus. Dabei sind die zu ermittelnden Klimadaten nicht Selbstzweck, sondern sie stehen vielmehr in engem Zusammenhang mit den parallel verlaufenden Studien der Pflanzendecke, der pflanzlichen Stoffproduktion sowie der Bodenaktivität in verschiedenen Höhenstufen.

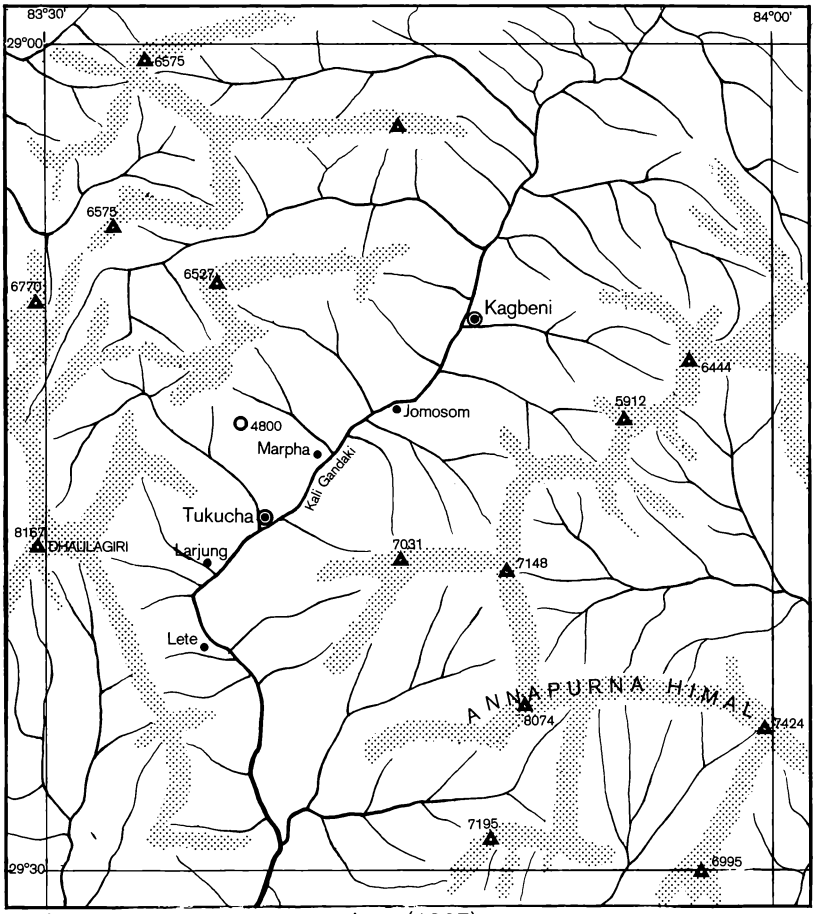


Abb. 1: Die Lage des Untersuchungsgebietes.

2. Zum Kenntnisstand, zur Vorgehensweise und Methodik

Die bisherigen Kenntnisse über die klimatischen Bedingungen in diesem Abschnitt des Kali-Gandaki-Tales beruhten fast ausschließlich auf qualitativ abschätzenden Beobachtungen. Diese Feststellung gilt insbesondere für die Hanglagen und die Gipfelregion, auf die die in Marpha und Jomosom auf der Talsohle registrierten Klimadaten nicht oder nur mit sehr großen Einschränkungen übertragen werden können. Wurden bei früheren Forschungsprojekten im Nepal-Himalaya meteorologische Meßinstrumente eingesetzt, wie beispielsweise in sehr umfangreichem Maße auf der Alm Chukhung im Everest-Gebiet, dann waren diese Untersuchungen i.a. nur auf einen engbegrenzten Standort beschränkt und sehr kostenintensiv.

Bei unseren geoökologischen Untersuchungen sollten, abweichend von der bisherigen Praxis, Klimameßstationen in verschiedenen Höhenstufen während mehrerer Monate gleichzeitig betrieben werden. Durch diese Messungen sollten vor allem der Wechsel zwischen Trocken- und Regenzeit erfaßt und klimatische Querbeziehungen zur Bodenaktivität, Pflanzenproduktion und Pflanzendecke hergestellt werden.

Die ursprünglich vorgesehenen fünf wurden auf zwölf Meßstationen erweitert sowie der Meßzeitraum von mehreren Monaten auf ein Jahr ausgedehnt. Bei der Einrichtung dieser Stationen mußte jedoch ein uneinheitlicher Instrumentenbesatz in Kauf genommen werden. Auch ergaben sich bei der Aufzeichnung der Klimadaten immer wieder Meßlücken durch witterungsbedingten Ausfall oder aber Beschädigung der Meßgeräte durch Weidevieh oder Hirten. Dabei stellte uns die Ersatzteilbeschaffung - sechs Tagesmärsche bis nach Pokhara, der nächsten größeren Siedlung - vor wesentlich größere Probleme, als dies bei entsprechenden Untersuchungen in den Alpen der Fall gewesen wäre.

Dieser Umstand schloß von vornherein den Einsatz komplizierter, störungsanfälliger elektronischer Meßgeräte aus, wie sie Cernusca beispielsweise erfolgreich in den Alpen erprobt und verwendet hat.

Dennoch waren und sind wir der Auffassung, daß bereits mit Hilfe unserer relativ einfachen Meßstationen Ergebnisse erzielt werden konnten, die die bis dahin häufig nur beschreibenden Angaben und Schätzungen zum Lokal-, Mikro- und Bodenklima auf besser fundierte Grundlagen stellen.

Im folgenden sollen wesentliche Ergebnisse der Klimauntersuchungen in stark gestraffter Form diskutiert werden. Von den Daten der insgesamt zwölf Stationen werden daher nur fünf Stationen ausführlicher behandelt, an denen während ausgewählter witterungsbedingter Standardtage vergleichende stündliche Messungen vorgenommen worden sind, die zu einem späteren Zeitpunkt veröffentlicht werden sollen.

3. Zur Lage und instrumentellen Ausstattung der Meßstationen

Unsere Grundüberlegung bei der Auswahl der Meßstandorte bestand darin, die bisherigen Kenntnisse über die klimatischen Differenzierungen im Längsprofil durch die Errichtung mehrerer Meßstationen in einem entsprechenden Querprofil im oberen Kali-Gandaki-Tal zwischen Tukuche und Jomosom zu erweitern. Auf Grund unserer Geländebegehungen erschien uns Tukuche als geeigneter Ausgangsstandort. Dort wurde auf der Talsohle (2485 m ü.M.) die Basisstation (1) eingerichtet. Hangaufwärts folgten auf dem weitgehend entwaldeten Steilhang in 3020 m ü.M. (2) und 3740 m ü.M. (3 und 4) weitere Standorte in der subalpinen Bergwiesenstufe. Die Stationen 3 und 4 wurden räumlich eng benachbart an einem kleinen Bergsporn eingerichtet. Durch diese Standortswahl sollte der hier deutlich hervortretende, kleinräumig wirksam werdende Expositionseinfluß messend erfaßt werden. Zusätzliche Bedeutung erlangte die gegensätzliche Windexposition: Standort 3 in Leelage, Standort 4 in extremer Luvlage. Ca. 200 Höhenmeter oberhalb der allgemeinklimatischen Waldgrenze wurde in der alpinen Mattenstufe die Station 5 eingerichtet. Die oberste Station (6) lag schließlich bereits in der subnivalen Polsterpflanzenstufe. Am Gegenhang, der noch weitgehend bewaldet ist, wurden zwei Standorte inmitten des Mischwaldes ausgewählt. Während der tiefere Standort (8) im lichten Hochwald (3300 m ü.M.) lag ('Waldlichtungsstation'), war am benachbarten oberen Standort in 3370 m Meereshöhe (9) die Kronenschicht weitgehend geschlossen, so daß letztere Station als charakteristisch für einen schattseitigen subalpinen Waldstandort mit speziellem Bestandesinnenklima gelten kann. Als Station 12 wurde schließlich die nepalesische Klimastation bei Marpha (2550 m ü.M.) bezeichnet, die seit mehreren Jahren arbeitet und von uns zu Vergleichszwecken herangezogen wurde.

Die instrumentelle Ausstattung unserer Meßstationen ist zur besseren Übersicht tabellarisch zusammengefaßt worden (Tab. 1). Daraus wird ersichtlich, daß fast alle Stationen mit einem Thermo-Hygrographen und Bodentemperaturschreiber, die meisten mit Regenmesser, fünf Stationen mit einem zusätzlichen Nebelmesser und einem Windwegmesser sowie drei Stationen (1, 6, 13) mit einem Aktinographen bestückt waren.

Tab. 1: Instrumentelle Ausstattung der Meßstationen.
RM = Regenmesser, NM = Nebelnetz, T = Thermo-Hygrograph, BT = Bodentemperaturmeßgerät, P = Piche-Evaporimeter, A = Aktinograph, L = Luxmeter, W = Windwegmesser.
[1] Gerät nur an Standardtagen eingesetzt, [2] Gerät beschädigt oder zerstört.

Station	Meereshöhe m	Lage	Bestückung							
1	2485	Talsohle/Tukuche	RM	NM[2]	T	BT	P[1]	A	L[1]	W
2	3020	S-Expos., Hangneigung: 45°	RM	NM	T	BT	P[1]		L[1]	W
3	3740	NE-Expos., Hangneigung: 30°	RM	NM	T	BT				
4	3740	WSW-Expos., Hangneigung: 15°	RM	NM	T	BT	P[1]		L[1]	W
5	4160	SSE-Expos., Hangneigung: 20°	RM	NM	T	BT				
6	4800		RM	NM	T	BT	P[1]	A	L[1]	W
7	3600	Talsohle/Jarikot	RM		T	BT				
8	3300	NNW-Expos., Hangneigung: 35°	RM		T					
9	3370	N-Expos., Hangneigung: 45°	RM	NM	T	BT	P[1]		L[1]	W
10	3100	Dhampus-Tal/Nähe Talgletscher			T					
11	2800	Dhampus-Tal/Schlucht			T					
12	2550	Talsohle/Marpha (nepalesische Klimastation)								
13	2807	Talsohle/Kagbeni						A		

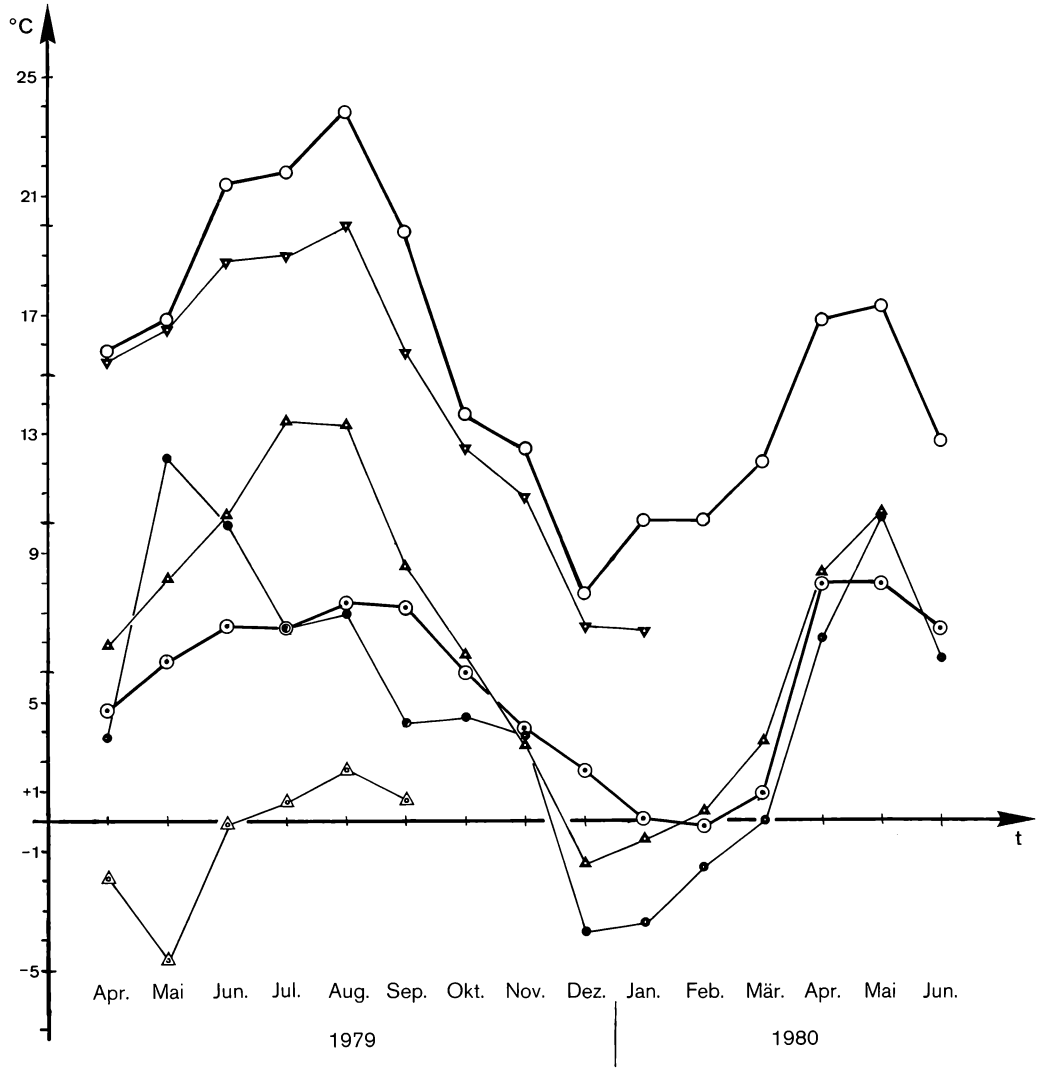


Abb. 2: Monatsmittel der Lufttemperatur (April 1979 - Juni 1980).

▼ Station 1, 2485 m ü.M. Talaue Tukuche (resthafte Auenvegetation)
O Station 2, 3020 m ü.M. S-Exp. 45° Bergwiesen
⊙ Station 4, 3740 m ü.M. WSW-Exp. 15° Bergwiesen
• Station 5, 4160 m ü.M. SSE-Exp. 20° alpine Matten
▲ Station 6, 4800 m ü.M. subnivale Polsterpflanzenstufe
Δ Station 9, 3370 m ü.M. N-Exp. 45° Nadelhochwald mit Birkengruppen

4. Ergebnisse der Klimauntersuchung

4.1 Zum Strahlungsgang

In verschiedenen klima-ökologischen Studien aus Hochgebirgstälern (vgl. FLOHN 1955, 1956, 1970; SCHWEINFURTH 1956; TROLL 1959) wurde immer wieder die vorrangige Bedeutung der Strahlungsverhältnisse für naturhaushaltliche Prozesse betont. Mittels dreier Meßgeräte wurde der Globalstrahlungsgang mehrmonatig registriert (vgl. MEURER 1982). Nach diesen Messungen treten an allen Stationen die höchsten Strahlungswerte im Mai vor Einsetzen der monsunalen Niederschläge auf. An den Stationen 6 und 13 wird in diesem Monat auch das höchste Monatsmittel erreicht, während es in Tukuche (1) zum Juli hin verschoben ist.

Bei diesen Untersuchungen über den Globalstrahlungsgang konnte ein vorherrschendes Einstrahlungsklima mit z.T. sehr hohen Strahlungsintensitäten von bis zu 1717 W/m² nachgewiesen werden, die damit den Wert der Solarkonstanten weit übertreffen. Die hohen Momentanintensitäten waren das Ergebnis von Reflexionsvorgängen an hellen Unterseiten vertikal mächtiger Cumuluswolken. Zu ähnlichen Resultaten kamen TURNER et al. (1963: 89) an der Basisstation Waldgrenze (2070 m ü.M.) im Gurglertal, als sie im Mai 1955 eine maximale tägliche Momentanintensität der Globalstrahlung von 1542 W/m² feststellten. Diese Ereignisse nehmen zum Hochsommer hin bei verstärktem Einfluß der Konvektionsbewölkung zu, wobei deren vertikale Mächtigkeit, deren Bedeckungsgrad und Höhe die Einstrahlungswerte modifiziert (vgl. WEISCHET 1977). Für diese Jahreszeit ist ein starkes Oszillieren der Strahlung typisch. Dadurch wird die Hochgebirgsvegetation einer recht großen und z.T. sehr sprunghaften Schwankungsbreite von Strahlung und Lufttemperatur in der bodennahen Luftschicht ausgesetzt. Ein Beleg dafür sind folgende vergleichende Strahlungs- und Temperaturmessungen, die Herr Prof. Haffner am 28.8. und 29.8.79 an der Hochlagenstation (6) vorgenommen hat:

Tab. 2: Strahlungs- und Temperaturverhältnisse an der Höhenstation (29.8.1979)

Zeit	Strahlung W/m²	Luft +5 cm	Luft +150 cm	Temperaturen (in °C) *Potentilla*-Polsteroberfläche	*Potentilla*-Polsterinnen	Schieferoberfl.	Boden -2 cm
11°°	1326	6.0	3.5	15.4	11.4	16.8	10.4
12°°	1256	10.0	7.5	25.0	14.6	31.0	17.0
13°°	482	7.0	4.8	10.5	13.8	12.4	9.2

Diese starken Strahlungs- und Temperaturschwankungen erfordern von den Pflanzen dieser Höhenstufe eine schnelle physiologische Anpassungsfähigkeit. Polsterpflanzen, die in dieser subnivalen Höhenstufe dominieren, sind optimal an diese besonderen Strahlungs- und Temperaturbedingungen sowie an den ständig starken Windeinfluß angepaßt (vgl. auch WALTER 1970). Sie bauen innerhalb der Polster ein günstiges Mikroklima auf. Derartige stark vom Großklima abweichende mikro- und bodenklimatische Standortsbedingungen, die z.T. sehr kleinräumig, mosaikartig wechseln, sind in den verschiedensten Hochgebirgen, insbesondere aber in den Alpen gemessen und beschrieben worden (vgl. MOSER 1973). Der Strahlungstyp bewölkungsfreier Meßtage mit typischem symmetrischen Verlauf tritt dagegen jahreszeitlich am häufigsten während des Herbstes und Winters bei Schönwetterperioden mit Hochdruckwetterlage auf. Zusätzlich differenzierend wirken sich dabei auf den Strahlungsgang aus das typische räumliche Verteilungsmuster der Bewölkung zwischen Talsohle und Hanglagen sowie die besonders weiter talaufwärts erhöhte Lufttrübung der unteren Luftschichten bei zunehmender Staubfracht.

4.2 Die thermischen Bedingungen

Lufttemperatur und relative Luftfeuchte wurde mit Thermo-Hygrographen in selbstgebauten Wetterhütten bodennah gemessen (Registrierhöhe 20 cm). Dadurch erscheint im Vergleich zu den Meßwerten der normalen Klimastationen (Registrierhöhe 200 cm) der Klimacharakter kontinentaler, d.h. die gemessenen Minima sind vergleichsweise tiefer, die Maxima höher. Dementsprechend sind die Lufttemperaturmittel Tukuches (1) im Meßzeitraum gegenüber denen von Marpha (12) um 2.5 °C erhöht.

Die erhebliche Vertikaldifferenz zwischen den Meßstationen im Talquerprofil äußert sich in einer deutlichen höhenbedingten Temperaturabnahme (s. Abb. 2). Zwischen April und August 1979 betrug der thermische Höhengradient zwischen der Talsohlen- (1) und der Höhenstation (6) 0.9 °C/100 m (weitgehend trockenadiabatisch), während er im September 1979 auf 0.6 °C/100 m (feuchtadiabatisch) zurückging.

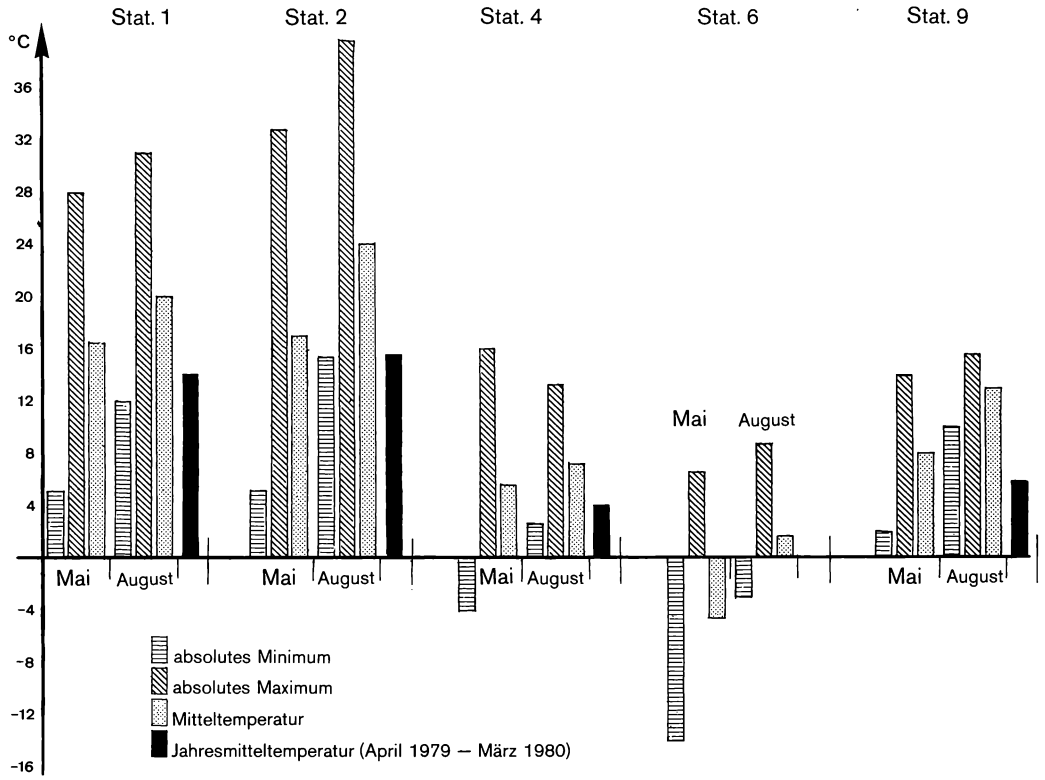


Abb. 3: Thermischer Vergleich der Meßstationen im Querprofil.

Von der allgemeinen höhenbedingten Temperaturabnahme weichen die Werte der Stationen 2 und 5 erheblich ab. Die relative Temperaturgunst dieser Meßstationen resultiert aus dem dem Niveaueffekt aufgelagerten Expositionseffekt. Entsprechend ihrer Exposition und Hangneigung kommen diese sonnseitigen Standorte insbesondere im Frühjahr in einen erhöhten Strahlungs- und Temperaturgenuß. Gemäß den stark erhöhten Lufttemperaturmaxima treten an diesen Standorten größere Jahrestemperaturschwankungen auf (jährliche Lufttemperaturamplitude an Stat. 1 36 °C, Stat. 2 44 °C, Stat. 6 27.5 °C und an Stat. 9 26 °C); sie besitzen ein kontinentaler getöntes Klima.

An Station 4 nehmen die Lufttemperaturen höhenbedingt weiter ab. Dabei zeigt sich aber an einem Vergleich mit der benachbarten leeseitigen Station 3, daß die nächtlichen Temperaturen an Station 4 nicht gleich stark absinken. Durch die starken Luftturbulenzen am windexponierten Standort wird eine stabile Kaltluftschichtung verhindert. Daraus ergibt sich beispielsweise folgender erhebliche Unterschied: Während das absolute Lufttemperaturminimum im November 1979 an der leeseitigen Station 3 auf -16 °C absank, fiel es an der benachbarten luvseitigen Station 4 nur auf -4.5 °C ab. An der Höhenstation (6) treten erwartungsgemäß die niedrigsten Lufttemperaturen auf, während die Station am bewaldeten Gegenhang (9) eine insgesamt geringere Tages- und Jahrestemperaturschwankung aufweist, entsprechend dem speziellen Bestandesinnenklima.

Die höhen- und expositionsabhängige Differenzierung der Lufttemperatur ist zusammenfassend in zwei Querprofilen (Abb. 3 u. 4) am Beispiel der Monate Mai und August 1979 sowie der Jahresmitteltemperatur dargestellt worden (s. Abb. 3). Während im Mai 1979 (Abb. 4) die Lufttemperaturen an der sonnseitigen Station (2) an 6 Tagen auf über 30 °C anstiegen, erreichten die Temperaturen an der Höhenstation (6) an keinem Tag einen Wert von 10 °C oder mehr. Vielmehr wurden dort im gleichen Monat 31 Frost- und 13 Eistage registriert. Eine Analyse des Jahresganges der Lufttemperatur zeigt, daß an den Meßstationen ein deutlicher Temperaturanstieg zwischen Mai und Juni zu verzeichnen ist. Ein merklicher Temperaturabfall tritt erst im September auf. Die niedrigsten Temperaturen werden im Dezember erreicht.

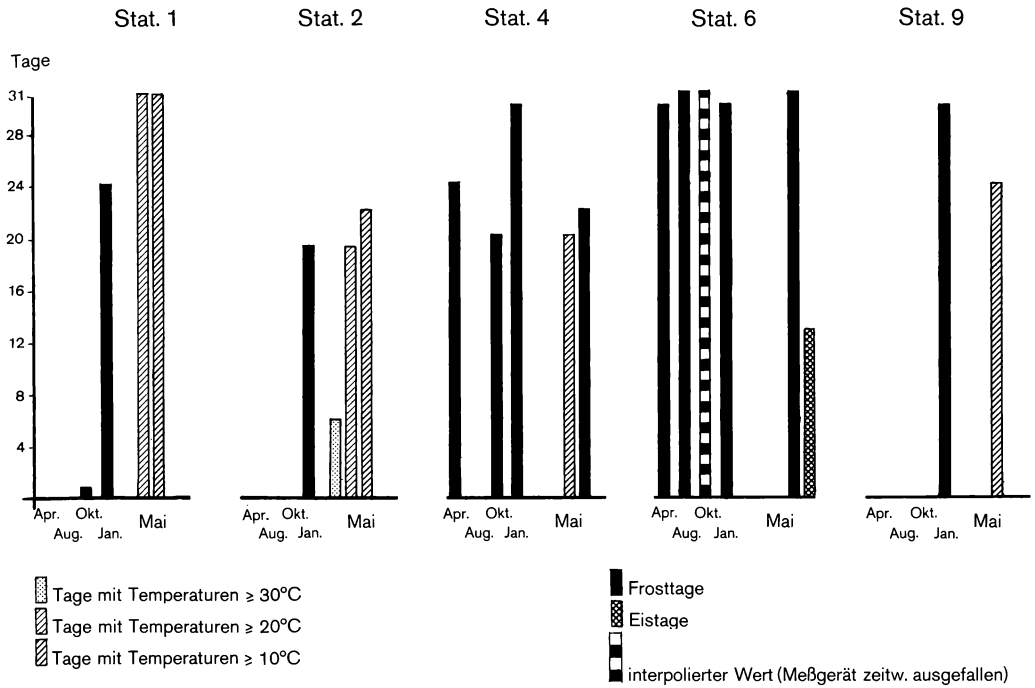


Abb. 4: Vergleichende Betrachtung der Temperaturverhältnisse im Querprofil.
a) Frosttage im April, August, Oktober 1979 sowie im Januar 1980.
b) Vergleich der Temperaturverhältnisse im Mai 1979.

Interessante Aufschlüsse ergeben sich auch aus einem Vergleich der hypsometrischen Verkürzung der frostfreien Zeit. Die höhenbedingte Zunahme an Frosttagen ist für vier Vergleichsmonate im Querprofil gegenübergestellt worden (Abb. 4a). Auffallend ist im Vergleich zur höher gelegenen Station 2 die größere Anzahl an Frosttagen auf der Talsohle. Sie ist das Ergebnis häufiger Kaltluftansammlungen bzw. Kaltluftseen. Insgesamt kann festgestellt werden, daß an der Höhenstation in jedem Monat Fröste auftreten, während Station 5 einen, Station 3 und 4 je zwei, Station 1 sieben und Station 2 acht frostfreie Monate im Untersuchungszeitraum (April 1979 - März 1980) aufweisen, d.h. mit zunehmender Höhe verkürzt sich erwartungsgemäß die Vegetationsperiode.

Abschließend soll zur thermischen Charakterisierung der Meßstationen ein Vergleich zwischen Luft- und Bodentemperatur gezogen werden. Nach BRAUN-BLANQUET (1964) ist die Bodentemperatur ökologisch bedeutungsvoller als die Lufttemperatur. Vergleicht man beide Temperaturwerte im Jahresgang auf dem Querprofil, dann zeigt sich ein wichtiger Unterschied: Während die Jahresmittel der Bodentemperatur (Meßtiefe 5 cm) an den Stationen 1, 2, 4 und 6 um 2-4 °C gegenüber der Lufttemperatur erhöht sind, bleibt die Bodentemperatur am bewaldeten Gegenhang im Jahresmittel um 2 °C unter dem Lufttemperaturmittel. Ursache dafür ist m.E., daß am stark beschatteten Waldstandort die Bodenfeuchtewerte mit zunehmenden monsunalen Niederschlägen bei gleichzeitig erheblich eingeschränkter Verdunstung durch die weitgehende Abschirmung der direkten Sonnenstrahlung stark ansteigen. Gemäß der erhöhten Wärmekapazität von feuchtem bis nassem Boden erwärmt sich der Waldboden daher im Vergleich zur Luft nur langsamer und schwächer. An den übrigen, waldfreien Standorten können dagegen die Böden bei intensiver ungehinderter Einstrahlung relativ schnell abtrocknen und sich stärker erwärmen.

4.3 Die relative Luftfeuchte

Neben der Erfassung der Verdunstungswerte ergaben sich die größten meßtechnischen Schwierigkeiten bei der Registrierung der relativen Luftfeuchte. Ursache dafür waren die z.T. sehr großen täglichen Amplituden, insbesondere die äußerst niedrigen Minima. Besonders für die Auen- (1) und Sonnhangstation (2) ist ein häufiges Unterschreiten des relativen Feuchteminimums unter den 20 %-Wert typisch. Bei diesen niedrigen Werten wird aber eine Regeneration der Haarharfen sowie wiederholtes Nacheichen der Meßgeräte erforderlich, was den Sherpas trotz mehrmaliger Anleitung große Schwierigkeiten während unserer Abwesenheit bereitete. Daher sind längere Datenreihen unbrauchbar. Doch bereits aus den restlichen Feuchtedaten lassen sich die zum Teil sehr niedrigen Werte ablesen. Im Mai 1979 wurden beispielsweise auf der trockenen Talsohle bei Tukuche (1) folgende Werte registriert:

Tab. 3: Minima und Maxima der relativen Luftfeuchte (%) im Mai 1979 auf der trockenen Talsohle.

	Min.	Max.
4.5.	12	100
5.5.	10	85
6.5.	13	90
7.5.	15	82
29.5.	14	92

Diese Minima um 10% zeigen bereits wüstenartige Feuchteverhältnisse an. Auswirkungen der wasserdampfarmen Atmosphäre über der trockenen Talsohle sind eine geringere Dämpfung der einfallenden Strahlung, d.h. die gemessenen Globalstrahlungswerte sind höher, sowie eine starke effektive nächtliche Ausstrahlung. Letztlich resultieren daraus hohe Tages- und Jahresschwankungen der Lufttemperatur. Zum hypsometrischen Vergleich im Querprofil sollen zwei Apriltage sowie das Mittel dieses Monats herangezogen werden:

Tab. 4: Ausgewählte Minima und Maxima der relativen Luftfeuchte (%) im Talquerprofil.

	7.4.79		24.4.79		April 79	
Stat.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.
1	14	91	13	95	28	93
2	23	88	13	84	28	89
3	23	90	19	85	31	83
4	20	93	16	90	39	87
5	18	92	17	87	45	90
8	41	98	-	-	66	95
9	61	100	32	100	72	95

Entsprechend dem hygrischen Querprofil läßt sich auch bei der relativen Luftfeuchte eine hypsometrische Feuchtigkeitszunahme beobachten. Dagegen nimmt der absolute Wasserdampfgehalt der Luft mit steigender Höhenlage exponentiell ab (vgl. FLOHN 1970). Deutlich heben sich die Waldstationen durch ihre höheren relativen Luftfeuchten und ihre geringeren Schwankungsbreiten von den übrigen Stationen ab.

4.4 Die Windverhältnisse

Auf WAGNER (1932) geht die Theorie der Hangwindzirkulation zurück, wonach sich bei Einstrahlung thermisch bedingt Hangwindsysteme bilden. In meridionalen Tälern konvergieren die etwa gleich starken Äste über der Talachse und sinken dort ab. Aus dieser Abwärtsbewegung mit Erwärmung im Gefolge resultiert eine wolkenfreie Zone in der Talmitte. Die Hangwindzirkulation zusammen mit dem tagesperiodischen Tal-Berg-Windsystem wirken sich wiederum auf die räumliche Differenzierung der Niederschläge aus: Die niederschlagsarme, trockene Talsohle wird umsäumt von relativ feuchten Hanglagen.

Durch den sich überlagernden Ausgleichswind zwischen nordindischer Tiefebene und tibetischem Hochland werden die Windverhältnisse im Kali-Gandaki-Tal noch komplizierter. In ihrer kumulativen Wirkung können das autochthone und das allochthone Windsystem zu orkanartigen Windgeschwindigkeiten führen, die ein Charakteristikum derartiger großer Durchbruchstäler sind (vgl. TROLL 1952, SCHWEINFURTH 1956, FLOHN 1970). Gegen 10 Uhr morgens setzt der i.a. starke bis sehr starke Talwind ein. Er erreicht seine maximale Stärke zwischen 12 und 15 Uhr OZ. Auf der Talsohle sind Windgeschwindigkeiten bis zu 20 m/s keine Seltenheit. Die Dominanz des Talwindes belegen die einheitlich talaufwärts ausgerichteten Windformen insbesondere zwischen Tukuche und Marpha. Proportional zur Stärke des Talwindes wird feines Material aus dem weitgehend vegetationsfreien Schotterkörper der Talsohle ausgeblasen, wodurch die Lufttrübung erhöht und damit die auftreffende Globalstrahlungsintensität erniedrigt wird. Gegen Sonnenuntergang legt sich der Talwind und weicht dann dem wesentlich schwächeren Bergwind, der i.a. bis gegen 8 Uhr morgens vorherrscht. Diese Beobachtung steht allerdings im Gegensatz zu DITTMANN (1970), der für das obere Kali-Gandaki-Tal die Existenz eines Bergwindes bestreitet. Es mag jedoch durchaus sein, daß dieser im Vergleich zum Talwind schwächere Bergwind nur auf eine seichte Bodenschicht - FLOHN (1970) nimmt ca. 200 m an - beschränkt ist und in der Höhe von einem durch Ausgleichsströmungen hervorgerufenen Talwind überlagert wird. Zwischen 8 und 10 Uhr OZ herrscht mehr oder weniger Windstille vor. Orographisch bedingt ist die Windstärke am südexponierten Standort (2) sowie an den Standorten 3 und 5 im Vergleich zur Talsohle gering. An Station 9 wird das Windfeld durch die erhöhte Rauhigkeit des Waldbestandes stark gebremst. Die höchsten Intensitäten weisen neben der Talsohle die Stationen 4 und 6 auf.

Tab. 5: Jahresmittel der Windstärke (m/s)
(April 79 - März 1980)

Stat. 1:	4.5
2:	0.9
4:	10.5
6:	5.8
9:	0.9

Am Standort 4 nimmt die Windgeschwindigkeit reliefbedingt durch einen Stromlinienverengungseffekt (Düseneffekt), verglichen mit den übrigen Stationen, sprunghaft zu. Diese extreme Windexposition hält ganzjährig an. Bezeichnenderweise wird dieser Standort von den Einheimischen 'badassedara' (d.h. Windberg) genannt. Durch den permanent starken Windeinfluß werden dort steile vertikale Lufttemperaturgradienten in der bodennahen Luftschicht verhindert. Andererseits wird durch den erhöhten Windeinfluß die Verdunstungsrate gesteigert, während die im Regenmesser aufgefangenen Niederschläge durch Düsen- und Verwirbelungseffekte im Vergleich zur benachbarten Station 3 deutlich geringer sind.

4.5 Der Niederschlagsgang

Wenn man dem Tal der Kali Gandaki von Tatopani aus nach Norden folgt, läßt sich eine deutliche hygrische Differenzierung im Längsprofil beobachten. Das hygrische Profil verläuft dabei genau entgegengesetzt zum topographischen. Talaufwärts nehmen die Niederschläge vom humiden bewaldeten Tatopani aus kommend über Lete und dem semiariden Marpha bis hin zum semiariden/ariden wüstenartigen Kagbeni, Jomosom und Mustang permanent ab. Tukuche liegt im Grenzbereich zwischen semihumidem und semiaridem Talbereich. Diese Niederschlagsdifferenzierung soll an Hand zweier Meßjahre verdeutlicht werden:

Die Daten belegen zum einen die talaufwärts erfolgende Niederschlagsabnahme und zum anderen die große Variabilität der Niederschläge, die von maßgeblicher Bedeutung für die Pflanzendecke und die Landnutzung sind.

Tab. 6: Längsprofil der Niederschlagsdifferenzierung (mm)
im Kali-Gandaki-Tal.

	Tatopani (1243 m)	Lete (2438 m)	Marpha (2566 m)	Jomosom (2615 m)
1970	1322	822	499	189
1973	1455	1007	392	451

Das Maximum der Niederschläge fällt in den Monaten Juni bis Oktober und ist damit monsunaler Herkunft. Wie in Jomosom (Meßperiode 1958-1966), so ist auch an den Stationen 5 und 6 während unseres Meßzeitraumes der August der niederschlagsreichste Monat. Die tiefer gelegenen Stationen erhalten ihr Maximum bereits im Juli. Die trockensten Monate sind November und Dezember. Kleinere Nebengipfel im Januar sowie im März/April mit größerer Variabilität sind nach FLOHN (1970) dem Niederschlags-Haupttyp mit Winter-Frühjahrsregen zuzuordnen. Diese vormonsunalen Niederschläge sind nach KRAUS (1966) konvektiver Art. Es galt nun die Frage zu klären, welche Gesetzmäßigkeiten bei der hypsometrischen Niederschlagsverteilung im Talquerprofil vorliegen. Wie für die meisten Hochgebirge typisch, werden auch im Kali-Gandaki-Tal die Niederschläge nur an Meßstationen auf der Talsohle erfaßt. Gerade in den meridionalen Durchbruchstälern des Himalayas können diese Niederschlagsdaten wegen des bereits erwähnten Phänomens der trockenen Talsohle nicht als repräsentativ für die gesamte Talregion gelten. Im Vergleich zum Gebietsmittel ist die Talsohle zu trocken, während die Hanglagen zu feucht sind.

Entsprechend der tagesperiodischen Hangwindzirkulation bilden sich im Hochsommer bei feuchtlabiler Luftschichtung von den späten Vormittagsstunden an Quellwolken an den Hanglagen. Daraus resultieren konvektive Niederschläge an den Hängen und Kämmen, während die Talsohle weitgehend niederschlagsfrei bleibt (Talsohlen-Minimum) (vgl. FLOHN 1958, 1970; WEISCHET 1969). Demzufolge müßten die Niederschläge auf den Hängen bis zu einer Zone maximalen Niederschlages ansteigen (vgl. WEISCHET 1965, 1969). Nach einem Vergleich der Halbjahreswerte (April-September 1979) liegt diese Zone im Untersuchungsgebiet in der Höhenlage von Station 5 (s. Abb. 5). Die oberhalb gelegene Station 6 weist bereits wieder geringere Niederschläge auf. Berücksichtigt man verschiedene meßtechnische Fehlerquellen, wie insbesondere das Fehlen von Gebirgstotalisatoren und dadurch auftretende Verdunstungsfehler bei nur einmaligem wöchentlichen Ablesen, so kann wohl insgesamt von tatsächlich höher gefallenen Niederschlägen ausgegangen werden. Bei den im Vergleich zu entsprechenden Höhenlagen der Alpen dennoch geringen Niederschlagssummen erschien uns die Erfassung des Größenbetrags der zusätzlichen Nebelkomponente unter Umständen von größerer ökologischer Bedeutung für die Pflanzendecke

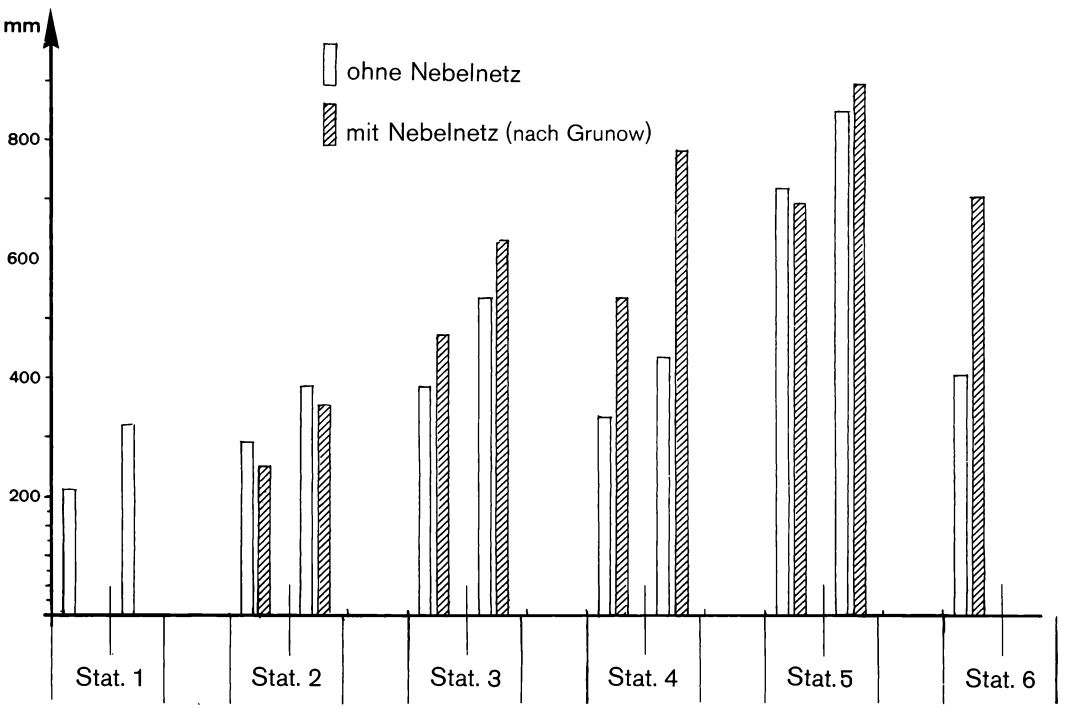


Abb. 5: Vergleichende Betrachtung der Niederschläge (ohne und mit Nebelnetz) im Halbjahr April - September 1979 (I) sowie von April 1979 - März 1980 (II).

zu sein. Zu diesem Zweck wurden weitere Regenmesser, mit einem Nebelnetz nach GRUNOW versehen, an mehreren Klimastationen aufgestellt. Die erzielten Ergebnisse lassen folgende Schlüsse zu: Bei geringen Niederschlagssummen und fehlender oder nur schwacher Luftbewegung sind die mit zusätzlichen Nebelnetzen gemessenen Gesamtniederschläge geringer als im bloßen Regenmesser, da ein Teil des Niederschlags am Netz haften bleibt und verdunstet (Interzeptionsverlust). Diese Situation war insgesamt kennzeichnend für die windgeschützte, warme Station 2. Der mit Nebelnetz gemessene Gesamtbetrag war an diesem Standort insbesondere im heißen August durch Verdunstungsverluste um 22% verringert. Von April 1979 bis März 1980 ergab sich eine mittlere Abnahme von 9%. Im Gegensatz dazu ließen sich an den oberhalb gelegenen Standorten 3 (+ 12%), 4 (+ 80%), 5 (+ 5%) und Station 6 (Halbjahr April-Sept. 1979: + 76%) z.T. ganz erhebliche Steigerungsquoten nachweisen. Dabei treten besonders die stark windexponierten Stationen 4 und 6 hervor. An diesen ergaben sich sehr große Meßfehler durch Strömungseffekte am Regenmesser, während die Nebelnetze erhebliche zusätzliche Niederschlagsmengen 'auskämmten'. Ökologisch bedeutungsvoll dürfte dieser zusätzliche Betrag vor allem an Standort 4 sein. Die dort vorhandene Vegetation wirkt ähnlich feuchtigkeitsausfilternd wie die Nebelnetze, wodurch ihre Feuchtigkeitsversorgung bei entsprechenden Wetterlagen im Vergleich zum benachbarten leeseitigen Standort 3 beträchtlich gesteigert wird. Dadurch können die höheren Verdunstungsverluste durch die größere Windeinwirkung z.T. kompensiert und an manchen Tagen auch überkompensiert werden.

5. Vergleichende klimatische Kennzeichnung der Meßstationen

Faßt man abschließend die einzelnen analysierten Klimaelemente vergleichend formelhaft für jede Station des Querprofils zusammen, dann können die Meßstationen untereinander folgendermaßen klimatisch gekennzeichnet und abgegrenzt werden (s. Tab. 7):

Tab. 7: Vergleichende klimatische Kennzeichnung der Meßstationen.

S = Globalstrahlung
LT = Lufttemperatur
BT = Bodentemperatur
rLF = relative Luftfeuchte
V = potentielle Verdunstung
N = Niederschlag
W = Windexposition
I = niedrigster Wert
V = höchster Wert

Station	Charakteristik	Wertung						
		S	LT	BT	rLF	V	N	W
1	strahlungsreicher, trocken-warmer, windexponierter Standort	V	IV	IV	II-I	IV-V	I	III
2	strahlungsreicher, sehr trocken-warmer, windschwacher Standort	III	V	V	I-II	V-IV	II	I
4	strahlungsärmerer, feucht-kühler, sehr windexponierter Standort	II	III	III-II	III	III	V	V
6	strahlungsreicher, feucht-kalter, windexponierter Standort	IV	I	I	IV	II-I	IV	IV
9	strahlungsarmer, feucht-kühler, windschwacher Standort	I	II	II-III	V	I-II	III	II

6. Zusammenfassung

Am Oberlauf des nepalesischen Kali-Gandaki-Tales wurde bei Tukuche ein Talquerprofil mit mehreren Klimastationen eingerichtet, um im tief eingeschnittenen Durchbruchstal die hypsometrisch bedingte Differenzierung des Lokal- und Mikroklimas während eines Meßjahres erfassen zu können. Die von Niveau- und Expositionseffekten geprägten relativ hohen Luft- und Bodentemperaturen sowie die niedrigen relativen Luftfeuchten belegen den stark kontinentalen Klimacharakter des strahlungsreichen Untersuchungsgebietes ebenso wie der auffallende Anstieg mehrerer Höhengrenzen. Abweichend von der markanten Niederschlagsabnahme im topographischen Längsprofil nehmen die Niederschläge im hypsometrischen Querprofil bis zu einer Zone maximaler Niederschläge zu. Hinzu treten z.T. erhebliche Nebelniederschläge. Die charakteristischen hohen bis orkanartigen Windstärken resultieren aus dem lokalen Windsystem und dem überregionalen Ausgleichswind zwischen nordindischer Tiefebene und tibetischem Hochland.

Die Untersuchungen wären ohne den unermüdlichen Einsatz unserer Sherpas während dieses langen Zeitraumes nicht möglich gewesen. Ihnen gilt daher an dieser Stelle unser besonderer Dank.

Literatur

BRAUN-BLANQUET J., 1964: Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien (Springer): 865 S.

DITTMANN E., 1970: Statistische Untersuchungen zur Struktur der Niederschläge in Nepal. Khumbu Himal. 7: 47-60.

FLOHN H., 1955: Zur vergleichenden Meteorologie der Hochgebirge. Arch. Meteor. Geophys. Biokl. B 6: 193-206.

FLOHN H., 1956: Zum Klima der Hochgebirge Zentralasiens II. Met. Rundschau 9: 85-88.

FLOHN H., 1958: Beiträge zur Klimakunde von Hochasien. Erdkunde 12: 294-308.

FLOHN H., 1970: Beiträge zur Meteorologie des Himalaya. Khumbu Himal. 7: 25-45.

KRAUS H., 1966: Freie und bedeckte Ablation. Khumbu Himal. 1: 203-235.

MEURER M., 1982: Untersuchungen zum Globalstrahlungsgang im nepalesischen Kali-Gandaki-Tal. Erdkundliches Wissen 59: 51-62.

MOSER W., 1973: Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station "Hoher Nebelkogel" (3184 m). In: (Ed. ELLENBERG H.): Ökosystemforschung. Heidelberg/New York: 203-224.

SCHWEINFURTH U., 1956: Über klimatische Trockentäler im Himalaya. Erdkunde 10: 297-302.

TROLL C., 1952: Die Lokalwinde der Tropengebirge und ihr Einfluß auf Niederschlag und Vegetation. Bonner Geogr. Abh. 9: 142-182.

TROLL C., 1959: Die tropischen Gebirge, ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bonner Geogr. Abh. 25: 93 S.

TURNER H., TRANQUILLINI W., 1963: Die Strahlungsverhältnisse und ihr Einfluß auf die Photosynthese der Pflanzen. Mitt. forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn. 2. Aufl. Wien: 69-104.

WAGNER A., 1932: Hangwind - Ausgleichsströmung - Berg- und Talwind. Meteor. Z. 49: 209-217.

WALTER H., 1970: Vegetationszonen und Klima. 1. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 244 S.

WEISCHET W., 1965: Der tropisch-konvektive und außertropisch-advektive Typ der vertikalen Niederschlagsverteilung. Erdkunde 19: 6-14.

WEISCHET W., 1969: Klimatologische Regeln zur Vertikalverteilung der Niederschläge in den Tropengebirgen. Erde 100: 287-306.

WEISCHET W., 1977: Einführung in die allgemeine Klimatologie. 1. Aufl. Stuttgart (Teubner): 247 S.

Adresse

Dr. Manfred Meurer
Fach Geographie, Abt. 16 Univ.
Emil-Figge-Str. 50

D-4600 Dortmund

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): II. Bodenbiologische Aktivität

Christian Kunze

Comparative measurements of the biological soil activity at ten different sites located in Kali-Gandaki valley (Nepal) revealed, that both forest sites (9 and 10) as well as the sites in high altitudes (1 and 2) showed the highest activities. The lowest values were found at sample sites with the poorest water supply (5, 6, 7 and 8). Criteria for the determination of the biological soil activity were the release of CO_2 from the soil samples as well as the activity of the enzymes catalase, urease, dehydrogenase, phosphatase, and saccharase.

Bodenaktivität (biol.), Bodenenzyme, Himalaya, Nepal.

1. Einführung

Ziel der in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Untersuchungen war es, die im Rahmen eines geoökologischen Forschungsprojektes ausgewählten Standorte in bezug auf ihre bodenbiologische Aktivität miteinander zu vergleichen.

In der Literatur findet man die verschiedensten Verfahren, die zur Charakterisierung der bodenbiologischen Aktivität eingesetzt wurden. Hauptsächlich wurden folgende Möglichkeiten gewählt:

I. Ermittlung der Gesamtkeimzahl der Bodenproben
II. Bestimmung des Stoffwechselendproduktes CO_2
III. Messung der Abbaugeschwindigkeit verschiedener organischer Verbindungen im Boden
IV. Bestimmung von Boden-Enzymaktivitäten.

Es kann heute als sicher angesehen werden, daß für fast alle bodenökologischen Fragestellungen die Zahl der Bodenorganismen weit weniger wichtig ist als ihre physiologische Aktivität.

Über die Bestimmung der CO_2-Abgabe von Bodenproben liegt umfangreiches Literaturmaterial vor. Zusammenfassungen geben HABER (1958), DOMSCH (1963) und BECK (1968). Auch sei an dieser Stelle auf die Arbeiten von NOVAK (1963, 1972) hingewiesen, der sich mit der Möglichkeit befaßt hat, biochemische Tests in der Bodenmikrobiologie einzusetzen. Als Leistungskriterium diente ihm die Atmungsintensität der Bodenmikroflora. Die Abbaugeschwindigkeit organischer Stoffe ist für die verschiedensten Testsubstanzen ermittelt worden. Eine ausführliche Zusammenstellung dieser Arbeiten findet sich bei KUNZE (1970).

In zunehmendem Maße sind auch Enzymaktivitäten im Boden bestimmt worden. Literaturzusammenstellungen dazu findet man u.a. bei DURAND (1965), SKUJINS (1967), BECK (1968) und KUNZE (1970). Oft sind die Enzymaktivitäten untereinander, aber auch mit der CO_2-Abgabe der Bodenproben verglichen worden, um so ihren Indikatorwert für die biologische Bodenaktivität festzustellen. Aus der Fülle der Arbeiten zu diesem Problemkreis seien hier nur aufgeführt: KUNZE (1977), VERSTRAET u. VOETS (1977), BLASCHKE (1981), MÖLLER (1981a) und SCHINNER (1982).

Bodenenzyme unterscheiden sich hinsichtlich ihres Aufbaues nicht von gleichen Enzymen anderer Herkunft. Sie besitzen als Biokatalysatoren eine bedeutende Funktion für den Stoffkreislauf der Elemente, und zwar speziell für die Mineralisierungsvorgänge im Boden. Nach KOZLOV (1962), VÖETS u. DEDEKEN (1966) sowie KISS et al. (1972) sind Bodenenzyme im wesentlichen mikrobieller Herkunft, gehen die festgestellten Enzymaktivitäten doch oft parallel mit den von der Bodenmikrobiologie schon seit Jahrzehnten festgestellten Verhältnissen über Vorkommen und Verteilung der Mikroorganismen in verschiedenen Böden und Bodentiefen (HOFMANN 1963).

In der Bestimmung der Enzymaktivitäten ist gegenüber anderen Verfahren zur Bestimmung der bodenbiologischen Aktivität u.a. ein Vorteil darin zu sehen, daß die Enzymaktivität in einem Boden relativ konstant ist, da die von den Mikroorganismen produzierten und nach außen abgegebenen oder nach Autolyse frei werdenden Enzyme weitgehend durch Ton- und Humuskolloide sorbiert und damit vor einer Inaktivierung geschützt werden (KUNZE 1972, MÜLLER 1981b). Nach HOFMANN (1963) hat es sich gezeigt, daß es zur Bestimmung der Aktivität von Bodenenzymen nicht notwendig ist, diese dazu aus dem Boden zu isolieren - was auf Grund ihrer schon erwähnten, mehr oder weniger starken Adsorption an die Bodenkolloide quantitativ wohl auch nicht möglich sein dürfte. Der Nachweis und die quantitative Aktivitätsbestimmung von Bodenenzymen ist also direkt in einer Bodensuspension möglich.

2. Material und Methoden

Die Bodenproben entstammen alle den obersten 10 cm (ohne Streuauflage) der betreffenden Standorte. Bei den Standorten 9 und 10 handelt es sich vermutlich um Braunerden auf Serizit Quarzit, alle anderen sind A-C Böden auf Quarzphyllit (FRANZ 1974). Eine ausführlichere Charakterisierung der Standorte, mit entsprechenden Angaben zur Vegetation, findet sich bei KIRSCHBAUM (1984): Die Bestimmung der CO_2-Abgabe war mit der relativ einfachen Methode nach ISERMEYER (1952) gut durchzuführen. Hier gibt es mit Sicherheit bessere Methoden, doch unter den ausgesprochen schwierigen Bedingungen, unter denen diese Untersuchungen durchgeführt worden sind, blieb zur Ermittlung der CO_2-Abgabe der Bodenproben eben nur das genannte Verfahren. Ebenso bereitete die Bestimmung der Kataloseaktivität über die volumetrische Messung des gebildeten Sauerstoffs keine Probleme (ml O_2/min · 1 g Boden). Die Aktivität der Urease wurde titrimetrisch über das abgespaltene NH_3 ermittelt (mg NH_3/h · 100 g Boden), und die der Dehydrogenase nach THALMANN (1966) photometrisch mit TTC (E bei 546 nm/24 h · 1 g Boden). Während die bisher genannten Aktivitäten praktisch am Standort mit standortfeuchten, auf 2 mm gesiebten Bodenproben ermittelt wurden, ist die Aktivität von Saccharase und Phosphatase an luftgetrockneten, ebenfalls auf 2 mm gesiebten Bodenproben nach der Rückkehr im Labor gemessen worden, und zwar die Saccharase titrimetrisch mit Natriumthiosulfat nach Zugabe von Fehlingscher Lösung (ml 0.1 n $Na_2S_2O_3$/24 h · 1 g Boden) und die Phosphatasen photometrisch bei 600 nm mit 2.6 Dibromchinon-4-chlorimid über das abgespaltene Phenol nach Zugabe von Dinatriumphenylphosphat als Substrat (mg Phenol/24 h · 1 g Boden) nach KUNZE et al. (1975). Der Zelluloseabbau wurde gravimetrisch an Chromatographiepapier verfolgt. Alle anderen Bestimmungen wie Kohlenstoffgehalt, Wassergehalt und -kapazität der Bodenproben und der *Azotobacter*-Test wurden nach STEUBING (1965) durchgeführt. Als Bezugsgröße diente, wenn nicht ausdrücklich anders beschrieben, das Bodentrockengewicht.

3. Ergebnisse

Das Untersuchungsgebiet liegt in Zentral-Nepal, im Kali-Gandaki-Tal bei Tukuche im Distrikt Mustang (Abb. 1). In den Beiträgen von KIRSCHBAUM (1984) und von MEURER (1984) wird das Gebiet mit seinen Besonderheiten ausführlich vorgestellt. In Abb. 2 wird die Lage der einzelnen untersuchten Standorte an den Hängen oberhalb der Ortschaft Tukuche verdeutlicht.

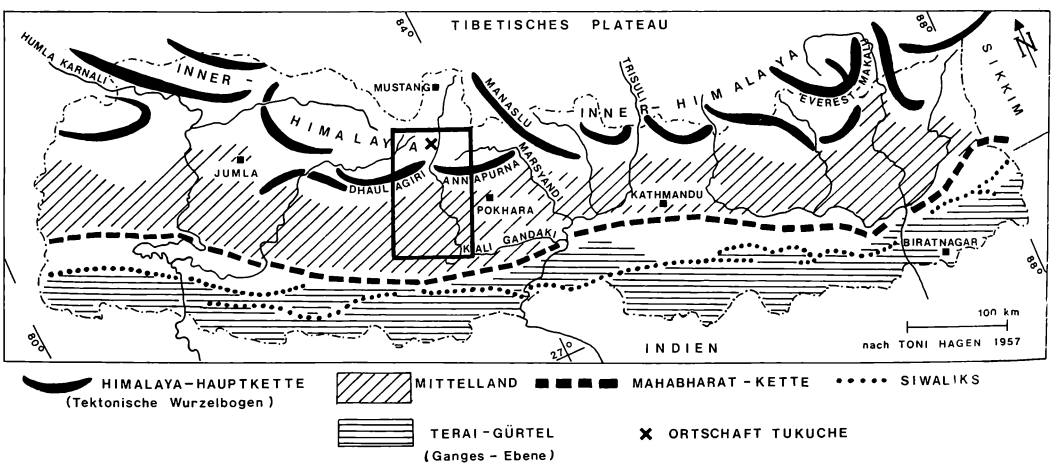


Abb. 1: Nepal mit der Ortschaft Tukuche (2500 m) im Kali-Gandaki-Tal zwischen Dhaulagiri (8172 m) und Annapurna (8078 m). Nach HAGEN (1975).

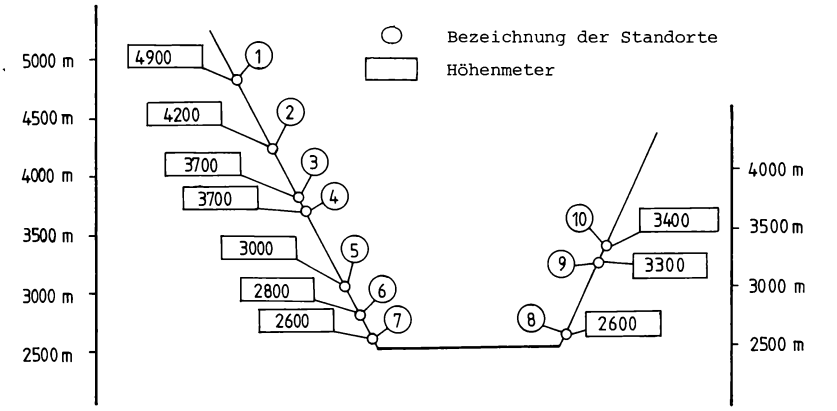


Abb. 2: Die Lage der untersuchten Standorte an den Hängen oberhalb von Tukuche.

Die Untersuchungen, über die in der vorliegenden Arbeit berichtet werden soll, sind in zwei Abschnitten durchgeführt worden, und zwar einmal in den Monaten März und April, also nach der trockenen Zeit, und zum anderen im August und September, die Zeit des ausklingenden Monsuns. Es herrschten demnach grundsätzlich verschiedene Feuchtigkeitsverhältnisse. Wie aus Tab. 1 zu ersehen ist, wirkte sich dies besonders auf die beiden Waldstandorte 9 und 10 aus.

Tab. 1: Vergleich der beiden Meßperioden (MP).
TG = Boden-Trockengewicht.

Standort	Wassergehalt (%)		CO_2-Abgabe (mg CO_2/100 g TG · 24 h)		Zelluloseabbau (%)	
	1. MP	2. MP	1. MP	2. MP	1. MP	2. MP
1	67	45	33.3	82.1	10	21
2	45	40	36.0	43.9	10	17
3	20	27	11.7	30.2	3	16
4	22	20	7.1	35.8	2	36
5	4	5	7.0	11.3	8	28
6	7	21	4.8	25.2	11	20
7	3	3	1.9	7.0	9	19
8	3	4	3.1	10.1	8	19
9	35	57	28.8	79.9	6	18
10	45	50	38.0	48.5	5	21

Der Standort 1 nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als hier während der ersten Meßperiode noch Frost herrschte. Bei den Standorten 2, 3 und 4 ist die Situation während der beiden Meßperioden ähnlich in bezug auf den Wassergehalt, während die 'trockenen' Standorte 5, 7 und 8 natürlich auch keine Unterschiede aufweisen. Der Standort 6 fällt völlig heraus, hier ist bewässert worden. Obwohl sich also der Monsun nicht bei allen Standorten in einem höheren Wassergehalt der untersuchten Bodenproben bemerkbar gemacht hat, waren doch grundsätzlich alle Parameter, die zur Charakterisierung der biologischen Bodenaktivität gemessen wurden, in der zweiten Meßperiode deutlich höher als in der ersten. Zu erklären ist das wohl damit, daß während der Monsunzeit durch die Niederschläge die Aktivität stimuliert worden ist und dieses sich auch nach der Normalisierung der Feuchtigkeitsverhältnisse noch bemerkbar macht. In Tab. 1 sind die Ergebnisse für den Wassergehalt, die CO_2-Abgabe der Bodenproben und den Zellulose-Abbau dargestellt worden, und zwar für beide Meßperioden. Ohne Ausnahme wurden für diese Parameter in der 2. Meßperiode die signifikant höheren Aktivitätswerte

ermittelt. Bei der Betrachtung der Werte für die CO_2-Abgabe fällt auf, daß man drei Gruppen von Standorten bilden kann:

- hohe Werte bei den Standorten 1, 2, 9 und 10
- niedrige Werte bei den Standorten 5, 7 und 8
- und dazwischen liegende Werte für die Standorte 3, 4 und 6.

Hier besteht eine deutliche Korrelation mit dem Wassergehalt der Bodenproben (Tab. 1). Die Stellung der Probe 6 ist nicht so ganz deutlich, was sicher auf die Bewässerung zurückzuführen ist.

In Tab. 2 ist der Kohlenstoffgehalt der Bodenproben angegeben: Deutlich ist zu erkennen, daß auch hier die Standorte 1, 2, 9 und 10 die höchsten Werte aufweisen. Das hat natürlich einen Einfluß auf die maximale Wasserkapazität der Böden, die entsprechend den C-Werten an den vier genannten Standorten ebenfalls deutlich über den Werten der anderen Standorte liegt. Wird die CO_2-Abgabe der Bodenproben

Tab. 2: Indices der Bodenproben aus der 2. Meßperiode.

Standort	C-Gehalt (%)	Maximale Wasserkapazität (%)	CO_2-Abgabe C-Gehalt
1	13.7	145	6.0
2	11.2	104	3.9
3	6.9	84	4.5
4	3.5	44	10.2
5	9.3	82	1.2
6	3.3	46	7.7
7	3.2	12	2.2
8	3.7	40	2.7
9	24.5	140	3.3
10	16.4	116	3.0

nicht auf das Bodentrockengewicht, sondern auf den Kohlenstoffgehalt der entsprechenden Probe bezogen - dieser stellt ja mit gewissen Einschränkungen die Grundlage der Mikroorganismentätigkeit dar - so zeigt sich, daß die meisten der ermittelten Werte ausgesprochen dicht beeinander liegen, was bedeutet, daß die CO_2-Abgabe pro Einheit Kohlenstoff fast überall etwa gleich ist. Heraus fällt Standort 4, was unerklärlich ist. Der hohe Wert von 1 kommt vermutlich durch die extreme Lage zustande: Hier sind u.U. Autolysevorgänge für die relativ hohe CO_2-Abgabe, bezogen auf den Kohlenstoffanteil, verantwortlich. Auf Standort 6 ist schon hingewiesen worden; dieser 'Kulturboden' hat demnach eine hohe Aktivität in bezug auf seine C-Gehalte. Nur in Bodenproben dieses Standortes konnte nach dem 'Krümeltest' *Azotobacter* nachgewiesen werden, alle anderen Standorte zeigten in bezug auf diese N-bindenden Bakterien einen negativen Befund.

Was für den Zelluloseabbau und die CO_2-Abgabe galt, zeigte sich auch bei den gemessenen Enzymaktivitäten. In fast alle Fällen lagen die Aktivitäten der zweiten Meßperiode deutlich über denen der Ersten. Im folgenden wird deshalb nur auf die zweite Meßperiode eingegangen werden.

Betrachten wir zunächst die am Standort gemessenen Aktivitäten von Katalase, Urease und Dehydrogenase (Tab. 3). Um die Werte für die verschiedenen Enzymaktivitäten miteinander vergleichen zu können, sind die relativen Werte angegeben worden, und zwar ist der jeweils höchste Wert für eine Enzymaktivität = 100 gesetzt worden. Es ist deutlich zu erkennen, daß sich die Dehydrogenaseaktivität grundsätzlich anders verhält als die beiden anderen Enzymaktivitäten. Zu einem entsprechenden Ergebnis sind auch SCHINNER u. GURTSCHLER (1978) gekommen. Für die Katalase und die Urease wurden die mit Abstand höchsten Aktivitäswerte an den beiden Waldstandorten 9 und 10 gemessen. Daneben ist auch noch die Aktivität des Höhenstandortes 1 recht hoch. Im Falle der Katalase zeigt auch Standort 5 eine hohe Aktivität, während dies im Falle der Urease für den Standort 4 gilt. Beide Enzymaktivitäten korrelieren auch recht gut miteinander.

Vergleichen wir damit (Tab. 4) die Aktivitäten der Enzyme, die in lufttrockenen Bodenproben nach der Rückkehr gemessen wurden, so zeigt sich, daß die Phosphatase durchaus ein ähnliches Verhalten zeigt wie Katalase und Urease. Die Saccharase

Tab. 3: Enzymaktivitäten aus der 2. Meßperiode.
Angaben in relativen Werten; der höchste gemessene Wert = 100.
( ) = absoluter Aktivitätswert - Einheit s.

Standort	Katalase (K)	Urease (U)	Dehydrogenase (D)
1	33	45	17
2	17	13	3
3	27	14	22
4	30	49	49
5	53	19	54
6	21	18	37
7	22	37	40
8	36	16	100 (0.41)
9	100 (15.5)	100 (17.00)	3
10	72	62	5

Tab. 4: Enzymaktivitäten aus der 2. Meßperiode.
Angabe in relativen Werten, der höchste gemessene Wert = 100.
( ) = absoluter Aktivitätswert - Einheit s.S.

Standort	Phosphatase (P)	Saccharase (S)	$\frac{K+U+P+S}{4}$
1	79	100 (2.41)	64
2	66	42	35
3	38	23	25
4	19	49	39
5	34	14	30
6	5	18	16
7	8	14	20
8	23	27	26
9	100 (1.55)	22	81
10	95	15	61

zeigt dagegen ein etwas anderes Bild. Bei ihr fällt besonders der extrem hohe Wert für den Standort 1 auf. MÖLLER (1981b) nimmt an, daß im Falle der Saccharase durch Wurzeln der höheren Pflanzen Saccharase in die Bodenprobe gelangen kann - und gerade die Probe von diesem Höhenstandort war ausgesprochen stark durchwurzelt.

Wenn man nun die relativen Werte für vier Enzymaktivitäten von Katalase, Urease, Phosphatase und Saccharase zu einer 'Gesamtaktivität' zusammenfaßt, so erhalten wir eine Kennzahl, die das bestätigt, was sich bereits bei der Betrachtung der Einzelaktivitäten angedeutet hat, nämlich hohe Werte für die Standorte 1, 9 und 10. Diese hier errechnete Kennzahl für eine relative 'Gesamt-Enzymaktivität' korreliert jetzt auch ausgesprochen gut mit der CO_2-Abgabe der Bodenproben ($r = 0.92$), so daß wohl alle verwendeten Parameter als gute Indikatoren für die biologische Bodenaktivität angesehen werden können.

MÖLLER (1979) hat an völlig anderen Standorten festgestellt, daß sich mit einer verstärkten biologischen Aktivität die Saccharaseaktivität vermindert und die Ureaseaktivität sich erhöhen kann. In Tab. 5 ist dieser Quotient für die hier untersuchten Standorte errechnet worden, und es zeigt sich, daß die mit Abstand höchsten Werte sich für die Standorte 9 und 10 ergeben. Auf die besondere Situation des Standortes in bezug auf die Saccharaseaktivität ist bereits hingewiesen worden, so daß der niedrige Quotient hier erklärbar ist. Außerdem sind in Tab. 5 die Respirationswerte aufgeführt, die nach Zugabe leicht aufnehmbarer Nährstoffe (Ammoniumsulfat und Glukose) gemessen wurden, und zwar in Relation zur Basalatmung (= ohne N- und ohne C-Zugabe) der entsprechenden Probe.

Tab. 5: Relation von Urease (U) zu Saccharaseaktivität (S) und von potentieller (NG) zu basaler (B) Respiration.

Standort	U : S	NG : B
1	0.45	2.5
2	0.31	1.4
3	0.61	5.1
4	1.00	8.3
5	1.36	5.2
6	1.00	8.6
7	2.64	4.5
8	0.59	5.7
9	4.55	2.6
10	4.13	2.0

Diese nach NOVAK (1963) und MARENDIAK (1977) durchgeführten Versuche geben Auskunft darüber, inwieweit das potentielle Mineralisierungsvermögen ausgeschöpft worden ist. Weiterhin läßt dieser Quotient NG:B Rückschlüsse auf die Stabilität der organischen Stoffe der betreffenden Probe zu. Je größer der Quotient ist, desto höher wird die Stabilität der organischen Stoffe sein, da in diesem Fall zwar ein großes potentielles Vermögen der Mikroflora gegeben ist, dem dann aber die schwere Zersetzbarkeit der organischen Stoffe entgegen steht. Extrem hohe Quotienten finden sich für die Standorte 4 und 6, relativ hohe aber auch für alle anderen 'trockenen' Standorte. Eine geringe Stabilität der organischen Stoffe findet man dagegen bei den Standorten 1, 2, 9 und 10, den Standorten mit hoher biologischer Aktivität.

Tab. 6: CO_2-Abgabe und Enzymaktivitäten bezogen auf den Kohlenstoff-Gehalt.

		relative Werte				
Standort	CO_2:C	KAT:C	U:C	D:C	P:C	S:C
1	1.79	0.59	0.80	0.30	1.41	1.79
2	1.15	0.37	0.28	0.07	1.43	0.91
3	1.32	0.96	0.50	0.79	1.36	0.82
4	3.14	2.14	3.50	3.50	1.36	3.50
5	0.37	1.39	0.50	1.42	0.89	0.37
6	2.38	1.62	1.38	2.85	0.38	1.38
7	0.69	1.69	2.85	3.08	0.62	1.08
8	0.80	2.40	1.07	6.67	1.53	1.80
9	0.97	1.00	1.00	0.03	1.00	0.22
10	0.88	1.07	0.93	0.07	1.42	0.22

In Tab. 2 ist bereits die CO_2-Abgabe der Bodenproben auf den Kohlenstoffgehalt der betreffenden Probe bezogen worden. Die Bezugsgröße C-Gehalt ist jetzt auch in Tab. 6 gewählt worden, allerdings sind hier alle verwendeten Werte als relative Größen eingesetzt worden, wie schon beschrieben, wurde also der höchste Wert einer Meßreihe als '100' gesetzt. Da dieses Verfahren auch für den Kohlenstoffgehalt angewendet wurde, muß für den Fall, daß die höchste Aktivität mit dem höchsten C-Gehalt zusammenfällt, der Quotient '1' erscheinen. Dies gilt zum Beispiel für den Standort 9 im Falle der Katalase, Urease- und Phosphataseaktivität. Liegen die Quotienten über 1, so bedeutet dies, daß die betreffende Probe in Relation zu den anderen eine hohe Aktivität in bezug auf ihren C-Gehalt hat; ganz auffällig gilt dies für den Standort 4, die Zwergstrauchheide und, mit Abstrichen, für die 'trockenen' Standorte 6, 7 und 8. Die geringsten Schwankungen, sieht man einmal von der Dehydrogenaseaktivität ab, weisen die Standorte mit der höchsten bodenbiologischen Aktivität auf, nämlich 9 und 10.

Auf die Beziehungen zwischen diesen Befunden zur bodenbiologischen Aktivität und der Pflanzenproduktion der betreffenden Standorte wird bei KIRSCHBAUM (1984) eingegangen werden.

Literatur

BECK T., 1968: Mikrobiologie des Bodens. München (BLV): 452 S.

BLASCHKE H., 1981: Biotische Aktivitäten und Auswaschung organischer Komponenten in der Nadelförna. Oikos 27: 210-215.

DOMSCH K.H., 1963: Bodenatmung. Zbl. Bakt. II. Abt. 116: 33-78.

DURAND G., 1965: Les enzymes dans le sol. Rev. Ecol. Biol. sol II/2: 141-205.

FRANZ G., 1974: Mikrobiologische Untersuchungen an Böden aus Nepal: Pedobiologia 14: 372-401.

HABER W., 1958: Ökologische Untersuchung der Bodenatmung. Flora 146: 109-157.

HAGEN T., 1975: Nepal. 3. Aufl. Bern (Kümmerly u. Frey): 183 S.

HOFMANN E., 1963: Die Analyse von Enzymen im Boden. In: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse 6 [Berlin/Göttingen/Heidelberg (Springer)].

ISERMEYER H., 1952: Eine einfache Methode zur Bestimmung der Bodenatmung und Karbonate im Boden. Z. Pflanzenern., Düng., Bodenkd. 56: 26-38.

KIRSCHBAUM U., 1984: Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal). III. Stoffproduktion, Stoff-, Energie- und Wasserhaushalt der Pflanzen. Verh. Ges. Ökol. 12: 205-218.

KISS S., DRAGAN-BULARDA, RĂDULESCO D., 1972: Biological significance of enzymes accumulated in soil. Third Symposium on Soil Biology (Bucharest): 19-77.

KOZLOV K.A., 1962: Study of the biological activity of soils of Eastern Siberia. Pocvovedenie 4: 40-47.

KUNZE C., 1970: Die Bedeutung der Enzyme für die Beurteilung der bodenbiologischen Aktivität. Zbl. Bakt. II. 125: 385-395.

KUNZE C., 1972: Die Beeinflussung zellfreier Katalase im Boden. Landw. Forschung 27 (II): 91-94.

KUNZE C., DÜRRSCHMIDT M., LOTZ G., 1975: Die bodenenzymatische Aktivität unter zwei Waldgesellschaften in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Angew. Botanik 49: 229-235.

KUNZE C., 1977: Die bodenbiologische Aktivität unter zwei Waldgesellschaften in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Zbl. Bakt. II. 132: 655-658.

MARENDIAK D., 1977: Beitrag zum Studium der Respiration im Boden und in der Winterweizenrhizosphäre. Zbl. Bakt. II. 132: 461-471.

MEURER M., 1984: Geoökologische Untersuchungen in Kali-Gandaki-Tal (Nepal). I. Die klimatischen Verhältnisse. Verh. Ges. Ökol. 12: 185-196.

MÖLLER H., 1979: Untersuchungen zum Saccharase- und Ureasegehalt von Bruchwaldtorfen und Anmoorhumus nordwestdeutscher Erlenwälder. Telma 9: 175-192.

MÖLLER H., 1981a: Untersuchungen zu den Beziehungen zwischen der Urease- und Saccharaseaktivität des Bodens und der Humusform, vorgenommen an drei Melica-Fagetum-Ökosystemen des Deisters. Ein Beitrag zur Indikatorfunktion von Enzymen für die biologische Aktivität des Bodens. Flora 171: 367-386.

MÖLLER H., 1981b: Untersuchungen zwischen Enzymaktivität und Humusqualität in Böden des Luzulo-Fagetum und seiner Fichten-Ersatzgesellschaft im Deister. Zur Indikatorfunktion von Enzymen für die biologische Aktivität des Bodens. Oecol. Gen. 2: 313-325.

NOVAK B., 1963: Beitrag zur Methodik des Studiums mikrobieller Umwandlung organischer Stoffe im Boden. Thaer Arch. 7: 553-563.

NOVAK B., 1972: Ausnutzung biochemischer Teste in der Bodenmikrobiologie. I. Verwendete Methoden. Zbl. Bakt. II. 127: 699-705.

SCHINNER F., GURTSCHLER A., 1978: Saccharase- und Dehydrogenaseaktivitätsmessungen in verschiedenen Böden der oberen subalpinen Stufe. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern: Bd. 2. Innsbruck (Wagner): 275-288.

SCHINNER F., 1982: CO_2-Freisetzung, Enzymaktivitäten und Bakteriendichte von Böden unter Spaliersträuchern und Polsterpflanzen in der alpinen Stufe. Oecol. Plant. 17: 49-58.

SKUJINS J.J., 1967: Enzyms in soil. In: (Ed. MCLAREN A.D., PETERSON G.H.): Soil Biochemistry. New York (Dekker): 371-416.

STEUBING L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin/Hamburg (Parey): 262 S.

THALMANN A., 1966: Zur Bestimmung der Dehydrogenaseaktivität im Boden mittels TTC (Triphenyltetrazoliumchlorid). Diss. Gießen.

VERSTRAETE W., VOETS J.P., 1977: Soil microbial and biochemical characteristics in relation to soil management and fertility. Soil Biol. Biochem. 9: 253-258.

VOETS J.P., DEDEKEN M., 1966: The origin of soil enzymes. Med. Rijkstac. Landbouwetenschappen Gent. 31(2): 177-190.

Adresse

Prof. Dr. Christian Kunze
Lehrstuhl für Biogeographie
Universität des Saarlandes

D-6600 Saarbrücken

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): III. Stoffproduktion, Stoff-, Energie- und Wasserhaushalt der Pflanzen

Ulrich Kirschbaum

Ecological studies of the aboveground vegetation at different altitudes in the Central Himalaya (Kali Gandaki Valley, Nepal) yielded the following results: The net primary production - measured by harvest methods - is directly related to the climatical conditions in the research area: in the valley (2600-3000 m) it was very low (50-100 g/m²) caused by the extreme aridity in this part of the region. At altitudes from 3700 to 4200 m P_n gained the highest values (110-170 g/m²). At altitudes higher than 4500 m the production rate is decreasing again (100 g/m²) corresponding with falling temperatures. In comparison with the Alps the vegetation belts in our research area are remarkably higher (1500-2000 m) according to the subtropical climate in Nepal. The comparable plant communities are more xeric in the northern part of the Himalaya. In contrast to the Alps lichens are almost lacking in the grassland and dwarf shrub heath communities of the nepalese research areas. Because of the dry and cold climate the degree of litter decomposition is extremely low. In relation to the increasing coldness at higher altitudes the quantities of plant components with high energy content (e.g. lipids, lignin) are increasing, while carbohydrate fraction is decreasing respectively.

Beweidung, Energiegehalt, Himalaya, Kohlenhydrate, Lipide, Mineralstoffgehalt, Nepal, Pflanzennährstoffe, Primärproduktion, Rohfaser, Wasserhaushalt.

1. Einführung

Da quantitative ökologische Datenerfassung fast stets an eine Mindestausstattung technischer Hilfsmittel gebunden ist, sind Ergebnisse derartiger Untersuchungen aus den unzugänglichen und technisch weniger entwickelten Gebieten unserer Erde kaum vorhanden. Dies gilt u.a. auch für die subtropischen Hochgebirgsregionen, aus denen neben anderen auch Daten zur Stoffproduktion der Pflanzendecke völlig fehlen. Ein Ziel des von der DFG geförderten Forschungsvorhabens im Himalaya war es deshalb, Produktionsdaten in verschiedenen Höhenlagen bis zur Vegetationsgrenze zu erfassen und mit den edaphischen und klimatischen Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet zu korrelieren. Weiterhin sollte festgestellt werden, ob die pflanzliche Produktion mit der anderer Hochgebirgsregionen (z.B. der Alpen) übereinstimmt, bzw. welches die Ursachen für eventuelle Abweichungen sein können. Ein weiterer Teil des Forschungsvorhabens befaßte sich mit der Frage der Energiegehalte bzw. der Energieausnutzung der Pflanzen in verschiedenen Höhenstufen. Parallel dazu wurde untersucht, ob sich die Relationen wichtiger Pflanzeninhaltsstoffe durch die besonderen klimatischen Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet bzw. in unterschiedlicher Meereshöhe untereinander verschieben. Schließlich beschäftigte sich ein weiterer Untersuchungsschwerpunkt mit der Frage, welche Reaktionen die Vegetation auf die extrem ungünstigen Niederschlagsverhältnisse des Untersuchungsgebietes zeigt.

Die größten Schwierigkeiten bei den Untersuchungen ergaben sich aus der Abgelegenheit des Untersuchungsgebietes (es konnte nur durch mehrtägige Fußmärsche erreicht werden) sowie durch das Fehlen jeglicher technischer Hilfsmittel (z.B. elektrischer Strom, fließendes Wasser, geeignete Räumlichkeiten etc.). Diesen besonderen Gegebenheiten mußten die Untersuchungsmethoden angepaßt werden, was in mancher Hinsicht starke Einschränkungen hinsichtlich des wissenschaftlich Wünschbaren erforderlich machte.

Um die Ergebnisse der Untersuchungen untereinander möglichst vergleichbar zu machen, wurden alle Erhebungen (klimatologische, vegetationskundliche, boden- und produktionsbiologische) an den gleichen Standorten und zum gleichen Zeitpunkt durchgeführt. Eine einführende Beschreibung des Untersuchungsgebietes liegt in diesem Band vor (MEURER 1984), so daß hier auf eine erneute Darstellung verzichtet werden kann.

2. Methoden

Die Untersuchungsmethoden zur Erfassung des Biomasse-, Nekromasse- und Streuvorrates, sowie der Nettoprimärproduktion (NPP) und der Produktivität richteten sich weitgehend nach den vom IBP vorgeschlagenen Verfahren (MILNER, HUGHES 1970): An jedem Standort wurden von 10 Parallelflächen ('Ziegel' à 40 x 50 cm = 2 m^2) die gesamte oberirdische Substanz abgeerntet. Das Material wurde in Platikbeuteln verpackt so schnell, wie möglich, zur Talstation gebracht und dort von Hand in Lebendmaterial (Biomasse), anhaftende tote Pflanzenteile (Nekromasse) und Streu sortiert. Bei Bio- und Nekromasse erfolgte eine weitergehende Aufteilung in dominierende Pflanzengruppen (z.B. Flechten, Moose, Farne, Gräser, dicotyle Kräuter und Polsterpflanzen sowie Sträucher; bei letzteren wurden die Blätter von den Sprossen getrennt). Eine ursprünglich geplante Entnahme auch der unterirdischen Phytomasse erwies sich infolge der Flachgründigkeit der Böden als undurchführbar.

Nach Aufteilung wurden die einzelnen Bestandteile gewogen (Frischgewicht), bei ca. 100 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend das Trockengewicht (ohne Abzug des Aschegehaltes) bestimmt. Die Ernte erfolgte zu Beginn der Vegetationsperiode (April - Juni) sowie an ihrem Höhepunkt während des Monsuns (August - September). Aus dem Zuwachs während der Vegetationsperiode wurde die Nettoprimärproduktion nach folgender Formel ermittelt:

$$NPP = \Delta B + V_A + V_K$$

ΔB = Biomasseveränderungen zwischen den beiden Ernteterminen,
V_A = Abgestorbene Pflanzenteile,
V_K = Abgefressene Teile.

Um V_K vernachlässigen zu können, wurde der Tierfraß durch Einzäunung der Ernteflächen weitgehend unterbunden. Die zwischen den Ernteterminen produzierte Nekromasse konnte nicht direkt erfaßt werden (s. WIEGERT, EVANS 1964; LOMNICKI et al. 1968). Es kann jedoch davon ausgegangen werden, daß dieser Betrag unbedeutend gewesen sein muß, da an den meisten Stationen festzustellen war, daß Nekromasse und Streu vom Beginn der Vegetationsperiode an bis zum zweiten Erntetermin abnahmen. Auf Grund dieser Überlegungen wurde das ermittelte ΔB der NPP gleichgesetzt (s.a. GRABHERR et al. 1978). Als Konsequenz aus diesem Vorgehen können alle NPP-Werte um einen geringen Betrag zu niedrig angesetzt sein.

Die Höhenstation (4800 m) war bis in den Juni hinein schneebedeckt, so daß dort die erste Ernte erst nach unserer Abreise erfolgen konnte. Das nach Deutschland gesandte Material war nicht in Komponenten aufgeteilt, so daß hier eine Bestimmung von Biomasse und NPP nur über Interpolationen auf der Grundlage der Verhältnisse der darunter gelegenen Untersuchungsstation vorgenommen werden konnte.

Zur Bestimmung von Energiegehalten und Inhaltsstoffen wurden Teilmengen der geernteten Pflanzenmasse nach Deutschland mitgenommen und dort im Labor aufgearbeitet. Die Energiegehaltsbestimmung erfolgte in einem adiabatischen Bombenkalorimeter der Firma Jahnke und Kunkel (IKA C 400). Zur Ermittlung wichtiger organischer Inhaltsstoffe wurde das Material einer Stoffgruppenanalyse unterzogen (MC CREADY et al. 1950; BELOSERSKI 1956; HELBERT, BROWN 1957; STEUBING 1965; HEHL 1971; SCHMITZ 1975, zusammenfassende Darstellung bei ABRAHAM 1978). Dabei wurden Stärke, Zellulose und die niedermolekularen Zucker nach der Anthronmethode photometrisch und die Lipide über Äthanol-Extraktion aus einer Chloroform-Phase gravimetrisch bestimmt. Durch Zugabe von starker H_2SO_4 wurden im Pflanzenmaterial alle organischen Stoffgruppen - mit Ausnahme des Lignins - zerstört, so daß dieses anschließend gravimetrisch erfaßt werden konnte. Obwohl das angewendete Verfahren nicht frei von Fehlern ist, wurde es dennoch eingesetzt, da es die (notwendige) Möglichkeit bot, mit geringen Materialmengen auszukommen. Da ohnehin schon bei der Probenahme mit Veränderungen in der Stoffgruppenzusammensetzung gerechnet werden mußte, weil das Material nicht sofort konserviert werden konnte, sollten die Ergebnisse der Stoffgruppenanalyse nicht als 'absolute' Werte aufgefaßt werden. Da es beim Vergleich der untersuchten Standorte jedoch nur auf die Relationen untereinander ankommt, können die Daten mit dieser Einschränkung akzeptiert werden. Die Mineralstoffe Na, K und Ca wurden mit dem Flammenphotometer, Mg durch Atomabsorption bestimmt.

Aussagen zur Hydratur wurden durch Messungen des Spaltöffnungsverhaltens ausgewählter Pflanzen im Tagesverlauf ermöglicht. Die Bestimmung des Diffusionswiderstandes erfolgte mit Hilfe eines Porometers nach KÖRNER (1977).

3. Standortsbeschreibung

Die Freilanduntersuchungen wurden an insgesamt 9 Stationen durchgeführt (s. Abb. 1). Hier werden nur die Ergebnisse der sechs Standorte an der weitgehend unbewaldeten Ostflanke des Dhaulagiri-Massives vorgestellt (Abb. 2):

- Die beiden talnahen Stationen in 2600 bzw. 3000 m Höhe weisen eine schüttere (20-60% Deckung) Steppenvegetation auf, die sich vor allem aus verbißgeschützten Halbsträuchern (*Artemisia-, Caragana-, Berberis*-Arten), xerisch gebauten Kräutern und einzelnen Grashorsten zusammensetzt (DOBREMEZ 1970, 1972, 1974).

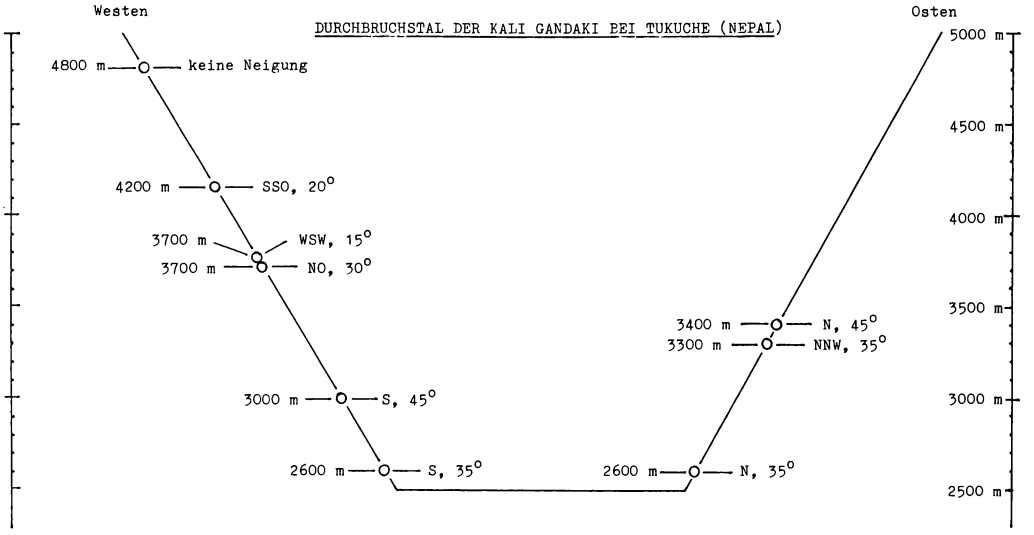


Abb. 1: Lage der Untersuchungsstandorte: Meereshöhe (m), Exposition und Hangneigung (°).

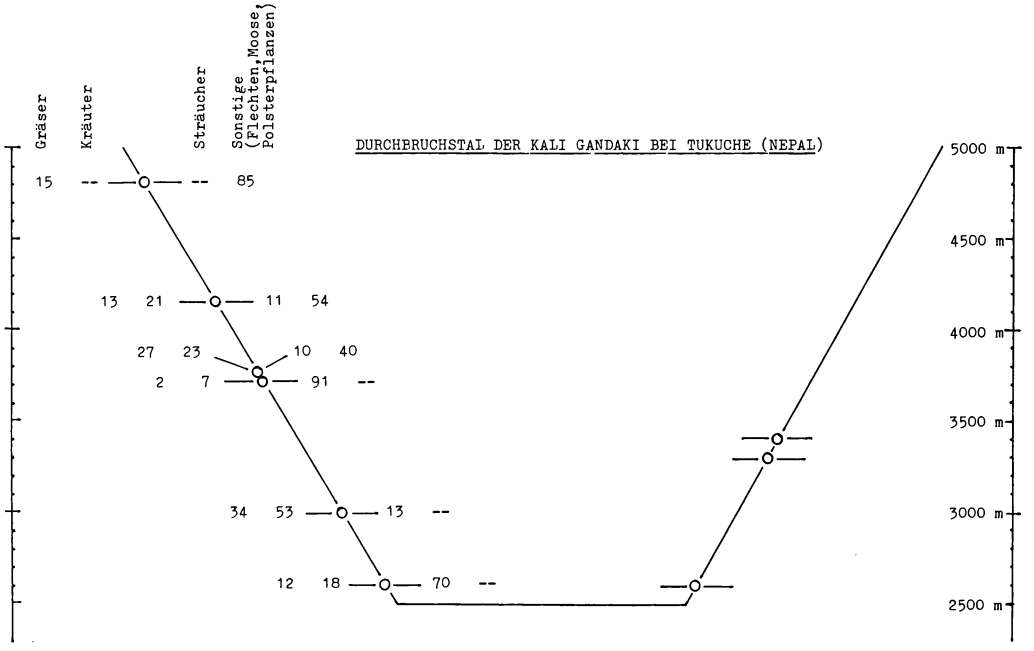


Abb. 2: Prozentuale Zusammensetzung der Phytomasse verschiedener Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal) in der Monsunzeit.

- In 3700 m Höhe finden sich auf den nordexponierten, feuchteren und windgeschützten Hängen verbißgeschützte Zwergstrauchheiden *(Rhododendron, Juniperus)*, die so dicht sind, daß Gräser und Krautartige dort kaum Existenzmöglichkeiten finden.
- Die süd- bis westexponierten Flächen tragen subalpine Grasmatten mit einem xerisch geprägten Dicotyledonenanteil (Deckung bei ca. 100%).
- Die alpine Grasmatte in 4200 m Höhe ist bereits stark mit Polsterpflanzen durchsetzt, weist aber immer noch eine 100%ige Flächendeckung auf.
- Ab 4500 m wird die Vegetationsdecke lückenhaft und in 4800 m von Polsterpflanzen dominiert. In dieser Höhe erreicht die Bedeckung auf wenig geneigten Flächen noch Werte um 15%. Alle Standorte unterliegen einer Beweidung durch Kühe, Schafe, Tragtiere und Yaks. Sie ist im Tal extrem stark und erst in 4800 m Höhe extensiv.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Bestandesvorräte, NPP und Produktivität

Wie aus Abb. 3 zu ersehen ist, sind die Biomassevorräte zu beiden Entnahmeterminen in den mittleren Stationen am größten und nehmen sowohl zum Tal hin als auch in 4800 m Höhe ab. Diese Biomasseverteilung kann als Reaktion des Pflanzenwachstums auf die klimatischen Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet aufgefaßt werden: Im Tal ist die Biomasseproduktion durch geringe Niederschläge eingeschränkt (s. MEURER 1984), während sich an der Vegetationsgrenze die Temperaturungunst negativ auf die NPP auswirkt. Diese Form der vertikalen Produktionszonierung ist charakteristisch für die vom tibetischen Klima geprägte Nordabdachung des Himalaya (HARTMANN 1972; MANI 1978), während an der monsunbeeinflußten Südseite die Biomassevorräte mit zunehmender Höhenlage - und damit Temperaturungunst - kontinuierlich abnehmen dürften (jedoch fehlen hierfür bisher vergleichbare Untersuchungen). Eine Berechnung des relativen Zuwachses, die als Ausgangsbasis

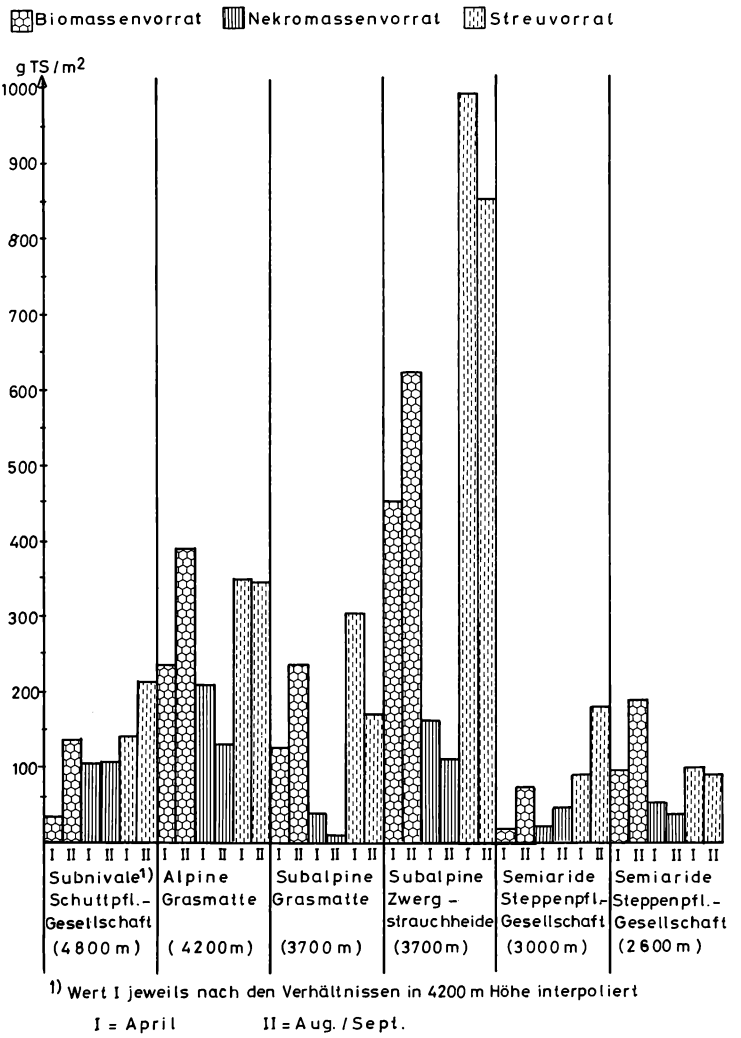


Abb. 3: Vergleich der Biomasse-, Nekromasse- und Streuvorräte unterschiedlicher Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal) zu verschiedenen Jahreszeiten.

die Biomassevorräte zu Beginn der Vegetationsperiode heranzieht, zeigt, daß die instabilen Ökosysteme der Extremstandorte (4800 m bzw. 3000 m) besonders hohe Zuwachsraten aufzuweisen haben, während die alte, im stationären Stadium ihrer Entwicklung angekommene Zwergstrauchheide in 3700 m Höhe bei höchstem Biomassevorrat den relativ geringsten Zuwachs verzeichnet.

Die generelle Abnahme von Nekromasse und Streu zwischen beiden Ernteterminen findet ihre Erklärung in der Tatsache, daß die mikrobielle Zersetzung nur in der Vegetationsperiode, die mit der Regenzeit identisch ist, stattfinden kann, während im Winter auf Grund der ungünstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse die Destruententätigkeit stark eingeschränkt wird. Eine Ausnahme von der beschriebenen Tendenz findet sich in der besonders trocken-warmen Station in 3000 m Höhe (Abb. 3): Hier ist sowohl bei der Nekromasse als auch beim Streuvorrat eine Zunahme während der Vegetationsperiode festzustellen, was auf eine ganzjährige Hemmung der Destruentenaktivität infolge der großen Trockenheit schließen läßt. Dieser Befund zeigt gute Übereinstimmung mit den bodenbiologischen Ergebnissen von KUNZE (1984), der an diesem Standort zu beiden Untersuchungszeitpunkten die geringsten Wassergehalte und auch die schwächste CO_2-Freisetzung (Maß für die Stoffwechselaktivität der Mikroorganismen) feststellte. Ähnlich dürftige Zersetzungsraten lassen sich am zweiten trockenen Standort in 2600 m sowie in der (kalten) Höhenstation erkennen.

Ein Vergleich der Produktionsdaten aus dem subtropischen Hochgebirge mit vergleichbaren Werten aus anderen Gebirgsregionen, vor allem den Alpen, ergibt folgendes Bild (Tab. 1):

- Die einander entsprechenden Vegetationsformationen treten im subtropischen Himalaya um 1500 m - 2000 m höhenverschoben auf.

Tab. 1: Vergleich von Produktionsdaten aus dem Himalaya und anderen Hochgebirgen. (oberirdische Pflanzenmasse zum Zeitpunkt des Höchststandes der Vegetation).

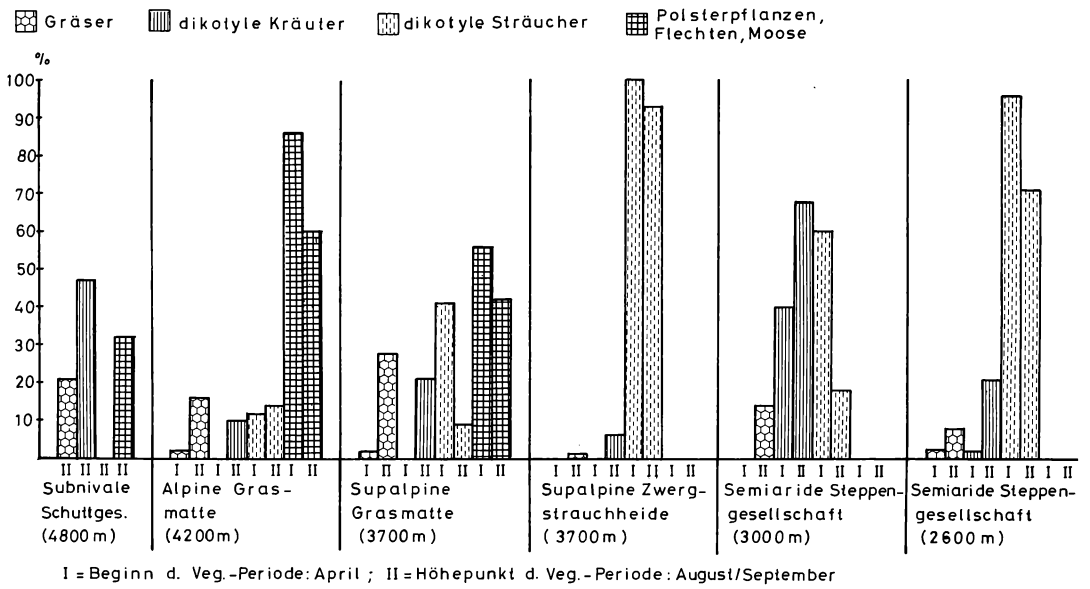
Autor u. Jahr	Unters.-Gebiet	Höhe (m ü.M.)	Vegetationstyp	Biomasse	Nekromasse (g TS/m²)	Streu	NPP	Ø Produktivität (g TS/m² · d)	Zeitraum (Tage)	Verhältnis Bio- : Nekromasse	Verhältnis Bio- : Streu masse
KIRSCHBAUM	Nepal	4800	subnivale	137	106	213	102[1]	1.11	92	1 : 0.8	1 : 1.6
BRZOSKA (1973)	Alpen	3200	Schuttgesellsch.	48			32[2]	2.28	14		
KIRSCHBAUM	Nepal	4200		387	128	345	153	1.24	123	1 : 0.3	1 : 0.9
KIRSCHBAUM	Nepal	3700	alpine und	235	8	171	110	0.80	137	1 : 0.0	1 : 0.7
GRABHERR (1978)	Alpen	2600	subalpine	475	339	90	85	1.40	60	1 : 0.7	1 : 0.2
PÜMPEL (1977)	Alpen	2300	Grasmatten	526	260	363	375	2.45	153	1 : 0.5	1 : 0.7
REHDER (1976)	Alpen	2000		250			160				
PÜMPEL (1978)	Alpen	1800		198	137	150	201	1.57	128	1 : 0.7	1 : 0.8
KIRSCHBAUM	Nepal	3700	subalpine Zwerg-	625	110	855	173	1.27	136	1 : 0.2	1 : 1.4
SCHMIDT (1977)	Alpen	2000	strauchheide	1038	311	837	470	4.10	115	1 : 0.3	1 : 0.8
KIRSCHBAUM	Nepal	3000	semiaride	73	46	180	54	0.33	164	1 : 0.7	1 : 2.5
KIRSCHBAUM	Nepal	2600	Steppenpflanzen-	189	38	90	93	0.51	182	1 : 0.2	1 : 0.5
ZECH (1982)	Anden		gesellschaft				20				

[1] Wert interpoliert.
[2] Es wurde davon ausgegangen, daß zu Beginn der Vegetationsperiode keine Biomasse vorhanden war.

- Die Biomassevorräte der subnivalen Polsterpflanzengesellschaft sind in Nepal höher als im Bereich der Alpen. In den Grasmatten der mittleren Höhenstufen weisen die verglichenen Werte annähernd gleiche Größenordnungen auf, während in den subalpinen Zwergstrauchheiden der Gewichtsanteil des lebenden Pflanzenmaterials in unserem Untersuchungsgebiet deutlich geringer ist als in der Vaccinienheide der Alpen. Dies kann als weiterer Hinweis für die nach unten zunehmende Klimaungunst (Trockenheit) an der Nordabdachung des Himalaya angesehen werden.
- Ähnliche Tendenzen sind bei der Nettoprimärproduktion zu erkennen.
- Bei allen Stationen unseres Untersuchungsgebietes fällt das vergleichsweise ungünstige Verhältnis zwischen Biomasse und Streu ins Auge: Durch die synergistische Wirkung von Trockenheit und Temperaturungunst ist die bodenbiologische Aktivität noch geringer als in den Alpen, wobei letztere in der Literatur schon als besonders niedrig beschrieben wird (GISI, OERTLI 1981). Diese Ver-

langsamung des Stoffkreislaufes muß sich negativ auf die Bodenfruchtbarkeit auswirken, zumal davon ausgegangen werden kann, daß ein Großteil der unzersetzten organischen Abfälle infolge von starker Hangneigung, herrschender Trockenheit und hohen Windgeschwindigkeiten zu Tal - also aus dem Ökosystem heraus - befördert wird.

- Ein Vergleich der Produktionsdaten aus den talnahen *Artemisia*-Steppen ist nicht möglich, da detaillierte Untersuchungen aus anderen subtropischen Hochgebirgsregionen fehlen. Nach ZECH (mündl. Mitt.) wurde auf einer Weidefläche in den kolumbianischen Anden eine NPP ermittelt, die vergleichbar niedrige Zuwachsraten ausweist wie die unserer Trockensteppenvegetation.



I = Beginn d. Veg.-Periode: April ; II = Höhepunkt d. Veg.-Periode: August/September

Abb. 4: Vergleich der prozentualen Zusammensetzung der Biomasse unterschiedlicher Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal) zu verschiedenen Jahreszeiten.

Vergleicht man die prozentualen Anteile der wichtigsten Bestandeskomponenten, die am Aufbau der jeweiligen Biomasse im Untersuchungsgebiet beteiligt sind (Abb. 4), so fällt für alle der geringe Anteil der Gräser und Kräuter auf. Diese für das Weidevieh ungünstige Zusammensetzung ist u.a. eine Folge der Tatsache, daß die Weideflächen in Nepal nicht gemäht werden. Aus der Untersuchung ergibt sich, daß besonders zu Beginn der Vegetationsperiode eine Beweidung kaum wirtschaftlich ist; erst im Verlauf der Monsunzeit wird durch starken Zuwachs der potentiellen Weidepflanzen eine intensive Nutzung als Almfläche möglich.

4.2 Inhaltsstoffe

Die Gehalte an anorganischen Stoffgruppen sind in Tab. 2 wiedergegeben. Sie bewegen sich in Größenordnungen, wie sie aus der Literaur bekannt sind (MENGEL 1972; LARCHER 1973; SPATZ, KLUG-PÜMPEL 1978). Die über dem Durchschnitt liegenden Ca-Werte dürften auf den hohen Karbonatgehalt der anstehenden Gesteine zurückzuführen sein (s.a. die pH-Werte in Tab. 2). Eine Unterversorgung mit Kalium wird von FRANZ (1978) als kennzeichnend für Pflanzen der Karbonatstandorte beschrieben.

Die Zusammensetzung der organischen Stoffgruppen im Pflanzenkörper verändert sich mit zunehmender Höhenlage und folgt dabei bestimmten aus der Literatur bekannten Gesetzmäßigkeiten. Diese höhenbedingten Veränderungen lassen sich am Beispiel der Gräser, die an allen Stationen vorkommen, am besten belegen (s. Abb. 5): Stoffe mit geringen Energiegehalten, wie niedermolekulare Zucker (ca. 17 500 J/g TS) und Zellulose (ca. 17 600 J/g TS) verlieren mit zunehmender Höhenlage an Bedeutung für den Aufbau des Pflanzenkörpers. Dagegen nimmt der Gehalt an energetisch hochwertigen Stoffen wie Fetten (ca. 40 000 J/g TS)

Tab. 2: Mineralstoffgehalte in Gräsern aus verschiedenen Jahreszeiten und Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal). Vergleich mit Literaturwerten.

Höhe m ü.M.	Vegetationstyp	Ca (mg/g TS) Apr.	Ca Aug.	Na Apr.	Na Aug.	K Apr.	K Aug.	Mg Apr.	Mg Aug.	Mittlere pH-Werte des A-Horizontes[1]
Werte aus Nepal										
4800	Schuttpfl.-Ges.		15		0.8		2.8		2.4	6.9
4200	alpine Grasmatte	12	17	0.3	1.4	2.1	7.8	1.0	2.4	5.9
3700	subalp. "	16	22	0.7	1.2	2.4	5.4	1.7	2.7	6.7
3700	Zwergstrauchheide	15	17	0.7	1.0	2.8	7.6	1.6	2.0	6.9
3000	Steppengesellsch.		20		1.2		5.0		2.3	8.1
2600	Steppengesellsch.	33	20	0.3	1.3	3.4	10.7	2.4	2.4	8.2
Literaturangaben										
SPATZ, PÜMPEL (1978): Alpine Gräser		3.7		0.4		7.2		2.9		
MENGEL (1972): Mitteleurop. Wiesengras		8.4		0.4		24.5		4.1		
LARCHER (1973): Landpflanzen (Mittelwert)		10.0				10.0		2.0		

[1] nach KUNZE (pers. Mitt.).

und Lignin (ca. 26 000 J/g TS) entsprechend zu. Die verstärkte Einlagerung von energiereichen bzw. der Festigung (Lignin) dienenden organischen Stoffgruppen ist als Anpassungsstrategie an die klimatischen Verhältnisse des Hochgebirges aufzufassen: Da bei zunehmender Höhe die Wahrscheinlichkeit von Stoffwechsel-Zwangspausen - bedingt durch Temperaturstürze oder zeitweilige Schneebedeckung - wächst, sind dort jene Pflanzen im Überlebensvorteil, die für derartige unproduktive Zeiten hochwertige Energiereserven angelegt haben. Diese Befunde stehen im Einklang mit Untersuchungen an *Saxifraga*- und *Primula*-Arten (ZACHHUBER, LARCHER 1978) sowie an Ericaceen (TSCHAGER et al. 1982) der Alpen: Auch bei diesen Pflanzen ist ein Trend zu stärkerer Fettspeicherung mit zunehmender Meereshöhe im Pflanzenkörper nachzuweisen. Da andere Pflanzengruppen, wie z.B. die Kräuter, in den untersuchten Höhenstufen weit weniger enge verwandtschaftliche Beziehungen aufweisen als die Gräser, ist bei ihnen der geschilderte Trend nicht deutlich zu erkennen. Dagegen wird bei *Rhododendron setosum*, der in 3700 m bzw. 4200 m vorkommt, die höhenbedingte Stoffgruppenverschiebung wieder offenkundig (Tab. 3). Vergleicht man die Stoffgruppenzusammensetzung der beiden Standorte in 3700 m Höhe, so verhält sich die nach Norden exponierte Zwergstrauchheide wie eine tiefer gelegene Vegetationsformation, während die südwestexponierte subalpine Grasmatte den Hochgebirgsstreß durch erhöhte Fetteinlagerungen bei gleichzeitigem Abbau von Zucker und Zellulose manifest macht. Die geschilderten Verhältnisse stellen die physiologische Antwort der Vegetation auf die mikroklimatischen Gegensätze beider Stationen dar, wie sie MEURER (mündl. Mitt.) beschreibt: Die subalpine Grasmatte ist bei hohen Windgeschwindigkeiten, stark wechselnden Temperatur- bzw. Feuchtigkeitsverhältnissen und häufiger winterlicher Entblößung von der schützenden Schneedecke ein echter Extremstandort, während im Bereich der nur wenige Meter entfernten Zwergstrauchheide die klimatischen Verhältnisse wesentlich ausgeglichener sind. Zusätzlich zur expositionsbedingten Gunstlage schafft sich der kniehohe *Rhododendron*-Bestand ein eigenes Mikroklima, das die Einzelpflanze optimal schützt, während die vereinzelten *Rhododendron*-Exemplare in der Grasmatte dazu nicht in der Lage sind.

Aus Tab. 3 ist zu ersehen, daß auch das Rohprotein (über Protein-N nach der Kjehldahl-Methode bestimmt) ähnlich wie die Fette bzw. das Lignin in größeren Höhen verstärkt am Aufbau der Pflanzen beteiligt ist.

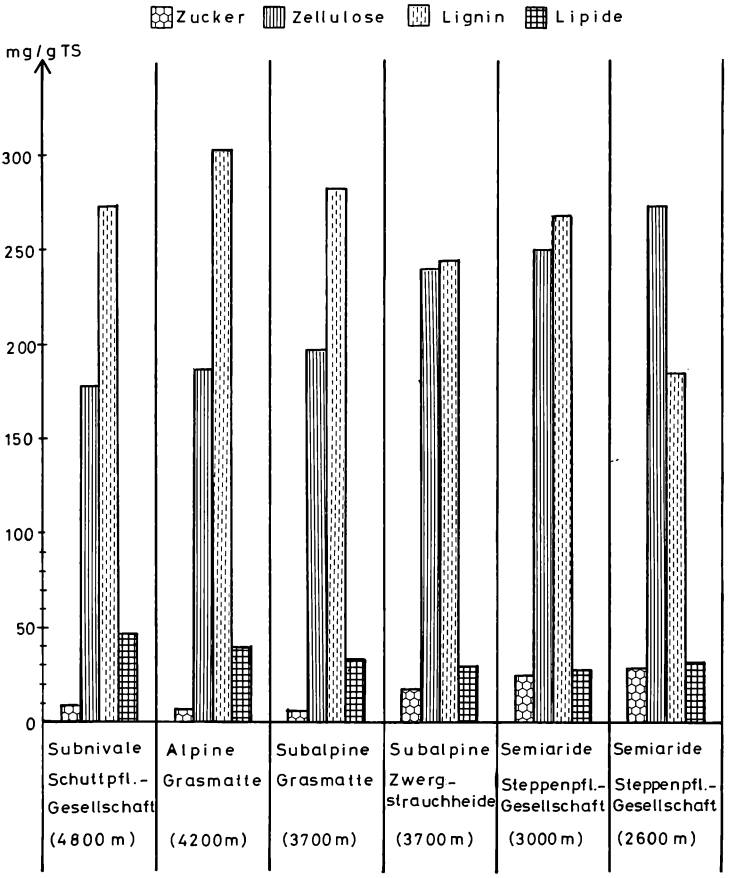


Abb. 5: Gehalte organischer Stoffgruppen in Gräsern aus verschiedenen Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal) in der Monsunzeit.

Tab. 3: Gehalte organischer Stoffgruppen bei *Rhododendron setosum* aus verschiedenen Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal) zu Beginn der Vegetationsperiode.

Höhe ü.M. (m) und Vegetationstyp	Organische Stoffgruppen (mg/g TS)											
	Zucker		Zellulose		Stärke		Lipide		Lignin		Rohprotein	
	Blatt	Sproß	Blatt	Sproß	Blatt	Sproß	Blatt	Sproß	Blatt	Sproß	Blatt	Sproß
4200: Alpine Grasmatte	75	12	119	212	26	34	152	80	394	605	108	47
3700: Subalpine Grasmatte		33		185		22		70				44
3700: Subalpine Zwergstrauch-heide	93	35	153	296	29	22	226	57	386	479	70	34

Bei der Untersuchung der Frage, wie die organischen Stoffgruppen in der Gesamtphytomasse bzw. in der Streu verteilt sind, ergab sich folgendes Bild (Abb. 6): An allen Standorten werden die niedermolekularen Zucker in der Streu offenbar sehr rasch abgebaut, denn ihr Anteil ist dort stets geringer als in der Phytomasse (durchschnittliches Verhältnis Phytomasse zu Streu wie 1 : 0.21). Ebenfalls relativ schnell abgebaut (bzw. vor dem Absterben verbraucht) werden die Fette (Verhältnis 1 : 0.55). Es folgt die Stärke (1 : 0.71) und erst dann die schwerer zersetzbaren Stoffe, wie Lignin (1 : 0.91) und Zellulose (1 : 0.95). Etwas überraschend ist auch das Rohprotein in der Streu noch in reichlichem Maß vorhanden (1 : 0.91). KUNZE u. BONNERT (1982), die bei der Zersetzung von Buchen-,

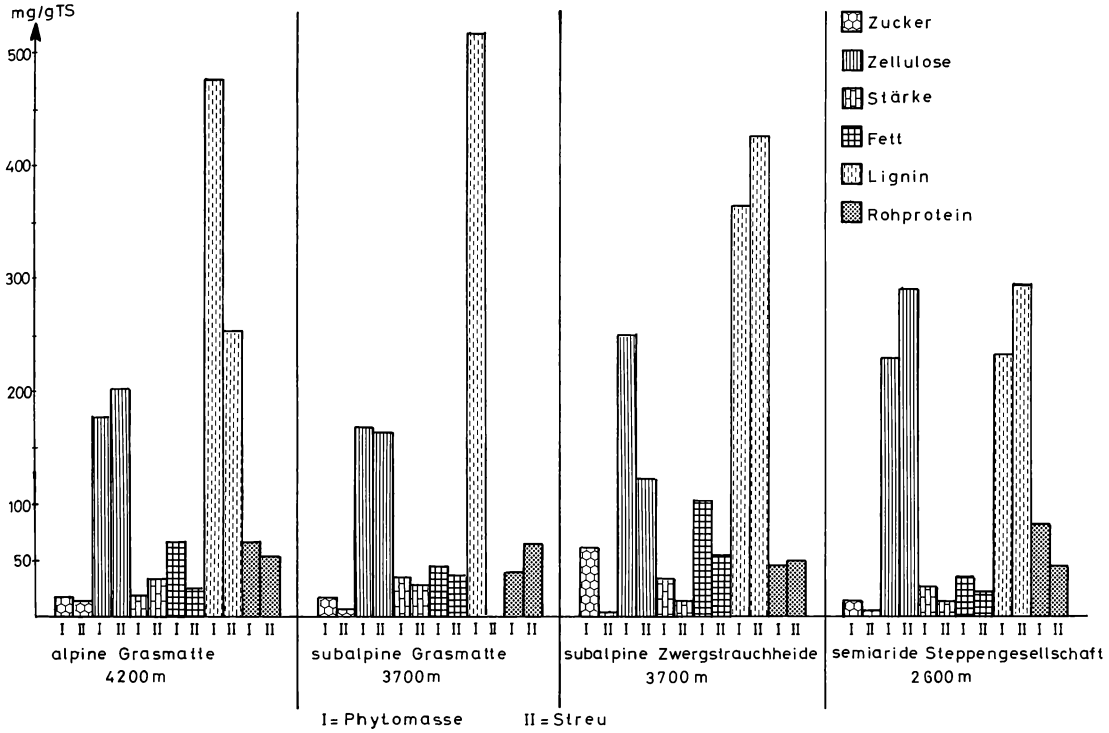


Abb. 6: Gehalte organischer Stoffgruppen in der Gesamt-Phytomasse und der Streu verschiedener Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal) zu Beginn der Vegetationsperiode.

Tab. 4: Jahreszeitliche Veränderungen organischer Stoffgruppen (mg/g TS) und Energiegehalte (kJ/g TS) bei Gräsern verschiedener Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal).

Höhe ü.M. (m)	Zucker		Zellulose		Stärke		Lignin		Fett		Energiegehalte	
	Apr.	Aug.	Apr.	Aug.	Apr.	Aug.	Apr.	Aug.	Apr.	Aug.	Apr.	Aug.
4800		9		178		16		273		47		19.9
4200	6	7	210	186	27	15	254	303	49	40	19.4	20.1
3700	33	6	197	197	52	11		281	41	33	18.8	20.3
3700	51	17	296	240	48	13	222	244	22	29	18.6	19.4
3000		24		250		6		268		27	18.6	19.5
2600	13	28	212	273	27	17	159	185	23	31	18.5	18.9

Ahorn- und Pappelblättern sogar eine Anreicherung von Rohprotein feststellten, führen dies darauf zurück, daß hierbei die Eiweiße der Destruenten mit erfaßt werden. Eine Betrachtung der jahreszeitlichen Veränderungen organischer Stoffgruppen im Pflanzenkörper zeigt (Tab. 4), daß an den höher gelegenen Stationen zu Beginn der Vegetationsperiode die Kohlenhydrate (Zucker, Zellulose und Stärke) höhere Anteile im Pflanzenkörper aufweisen als im Hochsommer. Dieser Befund findet seine Erklärung in den Untersuchungen von COGGESHALL u. HODGES (1980), die gezeigt haben, daß vor Beginn der Vegetationsperiode vor allem die leicht verfügbaren Kohlenhydrate mobilisiert und in den Austriebsstoffwechsel einbezogen werden. Aus der Tatsache, daß in der Talstation die Kohlenhydrate beim ersten Entnahmetermin absolut und relativ sehr niedrige Werte aufwiesen, kann geschlossen werden, daß zum Zeitpunkt der Probenahme der Austrieb bei den Gräsern bereits begonnen hatte, wodurch ein 'Verdünnungseffekt' bei diesen Stoffgruppen eintrat.

Die energiereichen Stoffgruppen zeigen in den Höhenlagen ein zeitliches Verteilungsmuster, das dem der Kohlenhydrate entgegengesetzt ist. Von ähnlichen Ergebnissen berichten auch TSCHAGER et al. (1982), die in Ericaceen unmittelbar vor Beginn der Vegetationsperiode hohe Kohlenhydrat- und geringe Fettgehalte, im Sommer dagegen ein umgekehrtes Muster feststellten. Ferner konstatierten sie eine drastische Assimilatverarmung nach Beginn des Austriebes.

4.3 Energiegehalte

Mit der Zunahme energiereicher Stoffgruppen steigen auch die Energiegehalte in verwandten Pflanzengruppen mit größerer Meereshöhe an (Tab. 4). Dies gilt naturgemäß nicht für die Energiegehalte der Gesamt-Biomasse, da hierbei die Menge und unterschiedliche Zusammensetzung der vorhandenen Pflanzensubstanz in das Ergebnis mit einbezogen wird: Die höchsten Energiegehalte finden sich dort, wo auch die größten Biomassevorräte vorhanden sind. Entsprechend dem zeitlichen Verlauf der Stoffgruppenverteilung finden sich an allen Standorten die höchsten Energiegehalte in der Monsunperiode.

Tab. 5: Energiegehalte (kJ/g TS, aschefrei) wichtiger Pflanzengruppen aus verschiedenen Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal).

Höhe ü.M. (m)	Vegetationstyp	Flechten	Moose	Gräser	Dicotyle Kräuter	Dic. Sträucher Blatt	Dic. Sträucher Sproß
Werte aus Nepal (Aug./Sept.)							
4800	Schuttpfl.-Ges.	16.95	18.59	19.91	18.78		
4200	alpine Grasmatte			20.13	20.17	23.27	21.38
3700	subalp. "			20.26	19.76	22.14	21.75
3700	Zwergstrauchheide			19.44	19.46	23.17	22.48
3000	Steppengesellsch.			19.46	19.69	21.84	20.06
2600	Steppengesellsch.			18.93	20.12	23.57	20.41
Werte aus den Alpen							
SCHMIDT 1977	Zwergstrauchh.	17.91	18.68		19.05	21.22	21.07
(nach FRANZ 1979)		19.12			20.41	23.69	24.64
Weitere Literaturangaben							
LARCHER		14.2 - 19.3			15.9	21.0	21.4
(nach FRANZ 1979)					18.0	23.5	24.3

Wie aus Tab. 5 hervorgeht, besitzen die an der Vegetation beteiligten Pflanzengruppen zwar sehr unterschiedliche Energiegehalte, jedoch stimmen diese innerhalb der Gruppen völlig mit aus der Literatur bekannten Werten überein.

4.4 Wasserhaushalt

Da zu Beginn unserer Untersuchungen keine quantitativen Erhebungen über die Niederschlagsverhältnisse im Untersuchungsgebiet vorlagen, wurden auch die Wassergehalte im Pflanzenmaterial mitbestimmt, um zumindest eine grobe Vorstellung über die räumliche Verteilung dieses für die Vegetation so bedeutungsvollen Faktors zu erhalten. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sind in Tab. 6 wiedergegeben. Es zeigt sich, daß in der Trockenzeit die Wassergehalte der höher gelegenen Stationen nur geringfügig über denen der Talstandorte liegen, während sie in der Monsunperiode überproportional ansteigen. Daraus läßt sich folgern, daß die talnahen Standorte kaum von den monsunalen Niederschlägen profitieren. Dieser Befund wurde später durch die Niederschlagsmessungen bestätigt: Aus beiden Untersuchungen geht die deutliche Verbesserung der Wasserverhältnisse ab ca. 3200 m Höhe hervor. Diese Grenze zwischen aridem und relativ humidem Klima läßt sich auch an der

Tab. 6: Wassergehalte der Biomasse und Niederschlagsverteilung in verschiedenen Höhenstufen der Ostflanke des Dhaulagiri (Nepal) zu Beginn bzw. am Höhepunkt der Vegetationsperiode.

Höhe ü.M. (m)	Vegetationstyp	H_2O-Gehalt Biomasse (%) April	August	Verhältnis	Niederschläge (mm)[2] April	August	Verhältnis
4800	Schuttpfl.-Ges.	50	63	1 : 1.3	34	125	1 : 3.7
4200	alpine Grasmatte	29	71	1 : 2.5	47	210	1 : 4.5
3700	subalp. "	40	68	1 : 1.7	17	87	1 : 5.1
3700	Zwergstrauchheide	38	55	1 : 1.5	30	74	1 : 2.5
3000	Steppengesellsch.	29	32	1 : 1.1	33	70	1 : 2.1
2600	Steppengesellsch.	40	47	1 : 1.2	38	36	1 : 1.0
3400	Waldbodenpflanzen[1]	50	80	1 : 1.6			
3300	Waldbodenpflanzen[1]	54	86	1 : 1.6			
2600	Steppengesellsch.[1]	29	32	1 : 1.1	38	36	1 : 1.0

[1] Nordexponierte Standorte am bewaldeten Gegenhang (Annapurna-Massiv).
[2] Nach Meurer (pers. Mitt.).

Vegetationszonierung erkennen: Ab 3200 m Höhe verlieren die xerischen Vertreter der *Artemisia*-Steppe deutlich an Einfluß auf die Zusammensetzung der Pflanzendecke; zudem treten von dieser Höhe an, wenn auch spärlich, feuchtigkeitsanzeigende Bartflechten an Bäumen auf (z.B. *Usnea barbata, U. articulata, Alectoria* spec.). Folgt man den Beschreibungen von DOBREMEZ (1970, 1972), der berichtet, daß im wenige Kilometer nordwärts unseres Untersuchungsgebietes gelegenen Jomosom die *Artemisia*-Steppe bis in 4200 m Höhe hinaufreicht, so findet sich hier wohl ein bisher einmaliger Fall von niederschlagsbedingter Höhenverschiebung der Vegetationsformationen auf kürzester Entfernung. Es muß allerdings betont werden, daß auch in Höhen über 3200 m die Wassergehalte (und Niederschläge) noch deutlich unter den Werten vergleichbarer Standorte der Alpen liegen: Selbst am bewaldeten östlichen Hang des Kali-Gandaki-Tales erreichen die Wassergehalte in der Krautschicht wesentlich höhere Werte. Die insgesamt ungünstigen Wasserverhältnisse im Untersuchungsgebiet dürften auch die Ursache dafür sein, daß epigäische Flechten an keinem der untersuchten Standorte quantitativ am Aufbau der Biomasse beteiligt sind. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den Verhältnissen alpiner und arktischer Vegetationsformationen, in denen der Gewichtsanteil der Kryptogamen weit über 50% der Gesamtpflanzenmasse ausmachen kann.

Da angenommen werden mußte, daß insbesondere die Pflanzen des Tales ganzjährig Wasserhaushaltsprobleme haben, wurde an einem besonders windexponierten Standort im Talgrund das Spaltöffnungsverhalten von zwei krautigen Pflanzen (*Urtica* spec., *Malva* spec.) zu repräsentativen Zeiten beobachtet. Die Brennesseln wurzelten in den Ritzen einer Lesesteinmauer. Dieser Umstand dürfte die Wasserbeschaffung zusätzlich - im Sinne der Versuchsplanung - erschwert haben. Der Malvenbestand befand sich am Boden nahe der Mauer. Die Ergebnisse von zwei charakteristischen Tagesverläufen des Diffusionswiderstandes der Blätter aus der Trocken- bzw. der Regenzeit sind in den Abb. 7 und 8 dargestellt: Das Resultat dieser Untersuchung überrascht insofern, als die Pflanzen zu beiden Untersuchungszeiten offenbar trotz der ungünstigen Feuchtigkeitsverhältnisse ihre Stomata tagsüber weit öffnen. Zwar sind die Diffusionswiderstände in der Trockenzeit insgesamt höher als während des Monsuns, doch läßt sich bei beiden Tagesgängen weder eine Reaktion auf die extrem hohen Windgeschwindigkeiten, noch auf die geringe relative Luftfeuchte erkennen. Aus der paradox erscheinenden Tatsache, daß die Pflanzen auch während der Trockenzeit ihr Spaltöffnungsverhalten überwiegend den herrschenden Strahlungsbedingungen anpassen, kann man schließen, daß ihre Wasserbilanz durch Weitständigkeit und xeromorphen Bau im positiven Bereich gehalten wird. Die laubabwerfenden Sträucher der *Artemisia*-Steppe entgehen dem Wasserproblem offensichtlich dadurch, daß sich ihr Blattaustrieb trotz optimaler Temperaturen so lange hinauszögert, bis die ersten Monsunniederschläge einsetzen.

Die chemischen Untersuchungen wurden am Institut für Pflanzenökologie der Universität Gießen durchgeführt. Mein Dank gilt Frau Prof. Dr. L. Steubing, die dafür ihr Labor zur Verfügung stellte. Für seine Mitarbeit bei den produktionsbiologischen Untersuchungen vor Ort danke ich Herrn Khadka, Dozent am Biologischen Institut der Universität in Kathmandu (Nepal).

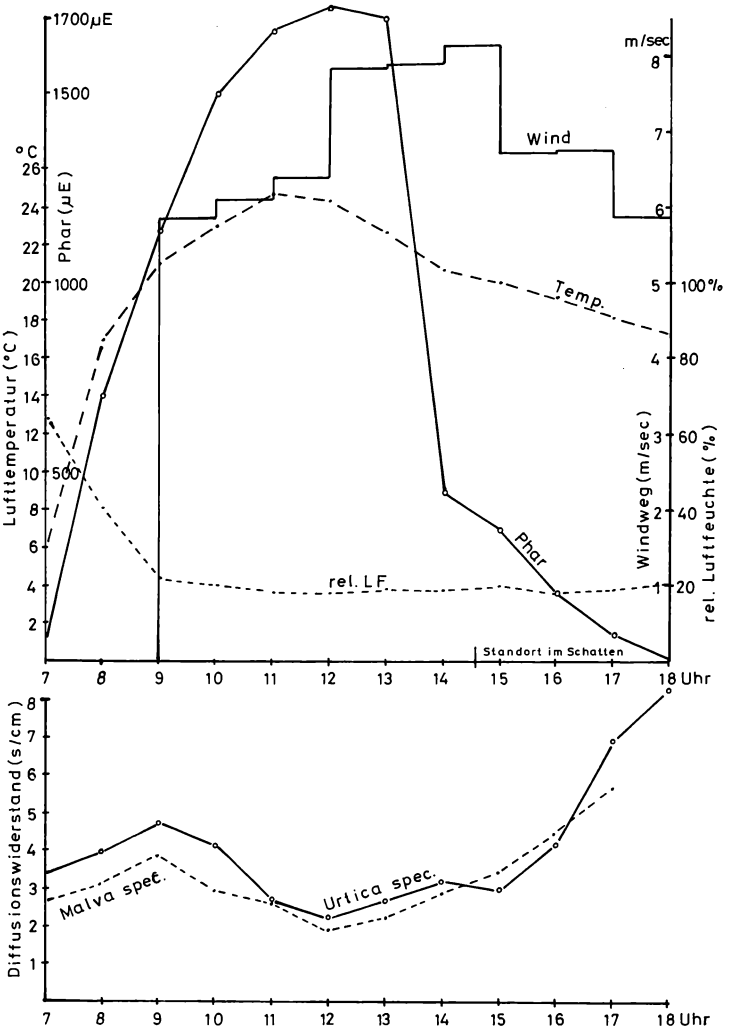


Abb. 7: Mikroklima und Blattdiffusionswiderstände von *Urtica* spec. und *Malva* spec. an einem windexponierten, trockenen Standort bei Tukuche (Nepal) während der Trockenzeit (4.4.79).

Literatur

ABRAHAM G., 1978: Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen der Vegetation auf Karbonat, Silikat und Serpentin im Bereich von Davos. Staatsexamensarbeit (unveröff.) Gießen.

BELOSERSKI A.N., 1956: Praktikum der Biochemie der Pflanzen. Berlin (Dt. Verl. Wiss.).

BRZOSKA W., 1973: Dry matter production and energy utilization of high mountain plants in the Austrian Alps. Oecol. Plant. 8: 63-70.

COGGESHALL B.M., HODGES H.F., 1980: The effect of carbohydrate concentration on the respiration rate of soy bean. Crop. Sci. 20: 86-90.

DOBREMEZ J.F., 1970: Biogéographie du Centre Népal. Bull. Ass. Géogr. 379/380: 79-90.

DOBREMEZ J.F., 1972: Les grandes divisions phytogéographiques du Népal et de l'Himalaya. Bull. Soc. Bot. France 119: 111-120.

DOBREMEZ J.F., 1974: Le milieu himalayen. Obj. Mond. 14: 219-230.

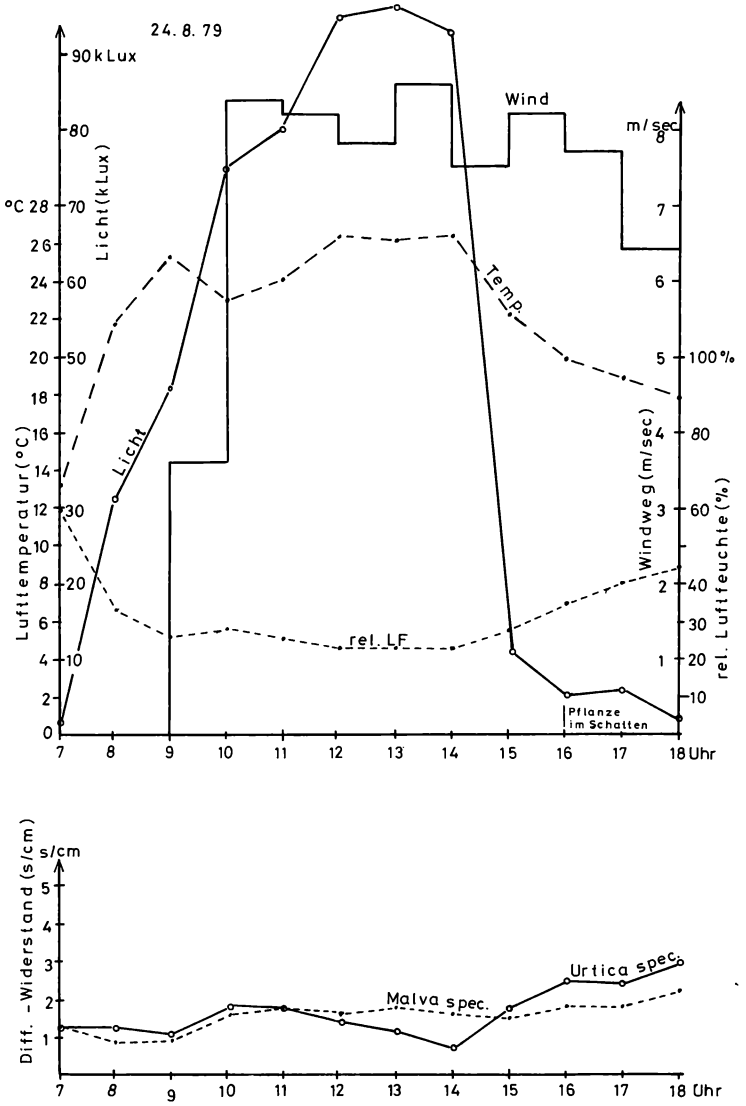


Abb. 8: Mikroklima und Blattdiffusionswiderstände von *Urtica* spec. und *Malva* spec. an einem windexponierten, trockenen Standort bei Tukuche (Nepal) während der Regenzeit (24.8.79).

FRANZ G., 1979: Ökologie der Hochgebirge. Stuttgart (Ulmer): 495 S.

GISI U., OERTLI J.J., 1981: Ökologische Entwicklung im Brachland verglichen mit Kulturwiesen. Oecol. Plant. 2: 79-86.

GRABHERR G., MÄHR E., REISIGL H., 1978: Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen. Oecol. Plant. 13: 227-251.

HARTMANN H., 1972: Über die Vegetation des Karakorum. Vegetatio 24: 91-157.

HEHL G., 1971: Der Einfluß der Ernährung und des physiologischen Alters auf den Kohlenhydratgehalt sowie die einzelnen Kohlenhydratfraktionen bei einigen Gramineen und Leguminosen. Diss. Univ. Gießen: 103 S.

HELBERT J.R., BROWN K.D., 1957: Color reaction of anthrone with monosaccharid mixtures and oligopolysaccharides containing hexuronic acids. Analyt. Chem. 29: 1464-1466.

KÖRNER C., 1977: Blattdiffusionswiderstände verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Innsbruck (Wagner): 69-81.

KUNZE C., BONNERT R., 1982: Blattabbau in Wasserproben aus einem belasteten Fließgewässer. Angew. Bot. 56: 237-242.

KUNZE C., 1984: Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): III. Biologische Bodenaktivität. Verh. Ges. Ökol. 12: 197-204.

LARCHER W., 1973: Ökologie der Pflanzen. 1. Aufl. Stuttgart (Ulmer, UTB): 320 S.

LARCHER W., 1976: Ökologie der Pflanzen. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer, UTB): 320 S.

LOMNICKI A., BANDOLA E., PANKOWSKA K., 1968: Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production. Ecology 49: 147-149.

MANI M.S., 1978: Ecology and phytogeography of high altitude plants of the Northwest Himalaya. London (Chapman, Hall): 205 pp.

MC CREADY R.M., GUGGOLZ J., SILVIERA V., OWENS H.S., 1950: Determination of starch and amylose in vegetables. Analyt. Chem. 22: 1156-1158.

MENGEL K., 1972: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen. 4. Aufl. Stuttgart (Fischer): 470 S.

MEURER M., 1984: Geoökologische Untersuchungen im Kali-Gandaki-Tal (Nepal): I. Die klimatischen Verhältnisse. Verh. Ges. Ökol. 12: 185-196.

MILNER C., HUGHES R., 1970: Methods for the measurement of the primary production of grassland. IBP Handbook 6. 2. Aufl. Oxford/Edinburgh (Blackwell): 70 pp.

PÜMPEL B., 1977: Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. In: (Ed. CERNUSCA A.): Alpine Grasheide Hohe Tauern. Innsbruck (Wagner): 83-101.

PÜMPEL B., 1978: Phytomasse und Primärproduktion von unterschiedlich bewirtschafteten Almflächen im Gasteinertal. In: (Ed. CERNUSCA A.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteinertal. Innsbruck (Wagner): 123-142.

REHDER H., 1976: Nutrient turnover studies in Alpine ecosystems. Oecologia 23: 49-62.

SCHMIDT L., 1977: Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. Oecol. Plant. 12: 195-213.

SCHMITZ M., 1975: Die Stoffakkumulation bei Sonnen- und Schattenzweigen der Blutbuche. Diss. Univ. Bonn: 149 S.

SPATZ G., KLUG-PÜMPEL B., 1978: Zum Futterwert verschiedener Bestände im Bereich der Zitterauer und Stubneralm über Badgastein. In: (Ed. CERNUSCA A.): Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteinertal. Innsbruck (Wagner): 155-162.

STEUBING L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin/Hamburg (Parey): 262 S.

TSCHAGER A., HILSCHER H., FRANZ S., KULL U., LARCHER W., 1982: Jahreszeitliche Dynamik der Fettspeicherung von Loiseleuria procumbens und anderer Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide. Oecol. Plant. 3: 119-134.

WIEGERT R.G., EVANS F.C., 1964: Primary production and the disappearance of dead vegetation in an old field south-eastern Michigan. Ecology 45: 49-63.

ZACHHUBER K., LARCHER W., 1978: Energy contents of different alpine species of Saxifraga and Primula depending on their altitudinal distribution. Photosynthetica 12: 436-439.

Adresse

Prof. Dr. U. Kirschbaum
FB Technisches Gesundheitswesen
Fachhochschule Gießen-Friedberg
Wiesenstr. 14

D-6300 Gießen

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Multiregressive Abschätzung von Windsystemkomponenten am Beispiel der Colorado Front Range/USA

Ekkehard Petzold, Klaus Ruwisch, Friedrich-Karl Holtmeier

The alpine belt of the Colorado Front Range is strongly influenced by permanent winds from west. In connection with timberline studies some investigations were carried out on local windflow in the upper Fourth of July-Valley. Since the number of recording instruments was restricted by our modest financial situation, we had to find out a method which allows to extrapolate the results from the very small investigation area to a larger terrain. All data have been checked for redundancy, using correlation and multiple linear regression methods.

Instrumentierung, Klima, Regression (multiple), USA (Colorado Front Range), Wind, Windformen.

1. Problemstellung und Zielsetzung

Durch Steigerung der Verdunstung, mechanische Einwirkungen (Erosion, Abrasion) und Umlagerung der winterlichen Schneedecke beeinflußt der Wind Verteilung und Wachstum der Vegetation und somit auch den Wasserhaushalt der Böden. Auf die Zerstörung der Vegetationsdecke (Holzeinschlag, Bau von Straßen und Schipisten, wildes Campen, Moto-Cross-Fahren, intensive Bewanderung, Waldbrände, Lawinen) folgt eine rapide Austrocknung der Böden. Diese wiederum kann sich auf die Wasserversorgung der am Rande der trockenen Plains gelegenen Städte (z.B. Denver), die fast ihr gesamtes Wasser aus der Front Range erhalten, sehr nachteilig auswirken. In den Hochlagen der Colorado Front Range mit ihren geringen Niederschlägen (ca. 1000 mm/a in 3750 m Meereshöhe) sowie ihren relativ geringen jährlichen Globalstrahlungsschwankungen ist der Wind das dominierende Klimaelement.

Trotz umfangreicher, langjähriger Forschungsarbeiten in der Front Range sind die Windverhältnisse aber bislang nur wenig untersucht worden. HOLTMEIER (1978) kartierte in den Jahren 1974-77 die Windrichtungsverteilung im Gelände an Hand der Auswirkungen der Winde (Baumdeformation, Vegetationsverbreitung, Schneedeckenverteilung u.a.). Letztlich werden aber auf diese Weise nur Gesamtwirkungen kartiert (Windrichtung, Windstärke). Er hebt dabei hervor, daß die kartierte Windrichtungsverteilung nicht mit einem wirklichen Strömungsmuster gleichgesetzt werden darf.

Im Rahmen von Felduntersuchungen hat Ruwisch untersucht, in welchem Maße das von HOLTMEIER (1978) kartierte Windrichtungsverteilungsmuster im Einzelfall und im Mittel mit dem wirklichen Windströmungsverlauf übereinstimmt und wie sich das bodennahe Windsystem bei sich ändernden Höhenwinden verhält. Da aus Kostengründen ein flächendeckendes Meßnetz nicht zu verwirklichen war, galt es mit möglichst geringem Geräteaufwand eine größtmögliche Aussagekraft der gewonnenen Daten zu erreichen. Zwei Methoden des Meßstationsaufbaus standen zur Diskussion:

I. Man errichtet die Stationen an Standorten, an denen die Windwirkungsindikatoren ganz spezielle (z.B. gegenläufige oder divergierende) Strömungsverhältnisse erwarten lassen. Ein solches Vorgehen kann dazu führen, daß die Meßstellen sehr weit auseinander liegen. Außerdem werden zwar besonders auffällige Beobachtungen registriert, doch ist es kaum möglich, im lebhaft reliefierten Gebirgsgelände bei dieser nur punktförmigen Datenerfassung verläßliche Aussagen über den Verlauf einer zusammenhängenden Luftströmung zu machen.

II. Der Aufbau erfolgt in einem eng begrenzten und für das Untersuchungsgebiet typischen Areal der Windwirkungsindikatoren. Alle Stationen werden dabei relativ dicht beieinander aufgestellt. Hier können die von Relief und Bodenbedeckung beeinflußten Windrichtungen erfaßt und zu einem, wenn auch kleinräumigen Windströmungsmuster zusammengesetzt werden.

Da aus finanziellen Gründen sowohl die Meßperiode als auch die Anzahl der Meßgeräte limitiert werden muß, war es bislang nicht möglich, innerhalb einer kurzen Zeitspanne einen Überblick über die klimatologischen Verhältnisse eines größeren Gebietes zu bekommen. Die statistische Auswertung der im oberen Fourth of July-Tal gewonnenen Klimainformationen ließ eine Möglichkeit erkennen, wie man bei geringem Instrumenteneinsatz eine Vervielfachung der zu ermittelnden Klimadaten erreichen könnte.

Dieses wird möglich, wenn man einzelne Meßgrößen aus anderen herleiten kann, d.h. wenn zwischen beiden eine hohe Korrelation nachweisbar ist. In einem zweiten Schritt wird der Zusammenhang zwischen diesen Variablen durch eine Regressionsrechnung quantifiziert. Falls mehr als nur eine Steuervariable (Variable, aus der die Zielvariable berechnet werden soll) vorhanden ist (so ist z.B. die Windgeschwindigkeit u.a. abhängig von der Windrichtung und der Lufttemperatur), ist eine multiple Regression erforderlich. Die Standortsfaktoren wie Exposition, Meereshöhe oder Reliefgestaltung sind bereits in den registrierten Beobachtungen enthalten. Bei dem Verfahren der Regression handelt es sich um ein statistisches Schätzverfahren; die Ergebnisse sind bestmöglich angepaßt. Diese Methode hat dort ihre Grenzen, wo es auf eine absolute Genauigkeit ankommt. Bei einem Windrichtungsmuster, durch Böigkeit des Windes ohnehin relativiert, benötigt man z.B. keine Meßgenauigkeit von Zehntelprozenten, um eine sinnvolle Aussage zu gewährleisten. Die bei den Messungen im Fourth of July-Tal angefallene Datenmenge (ca. 500 000 Werte) konnte nur mit Hilfe der EDV bewältigt werden.

2. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Talschluß des der Ostabdachung der Colorado Front Range folgenden, NW-SO-streichenden Fourth of July-Valley in 3350 bis 4085 m Meereshöhe. Es erstreckt sich somit vom 'forest-tundra-ecotone' bis in die alpine (z.T. subnivale) Stufe.

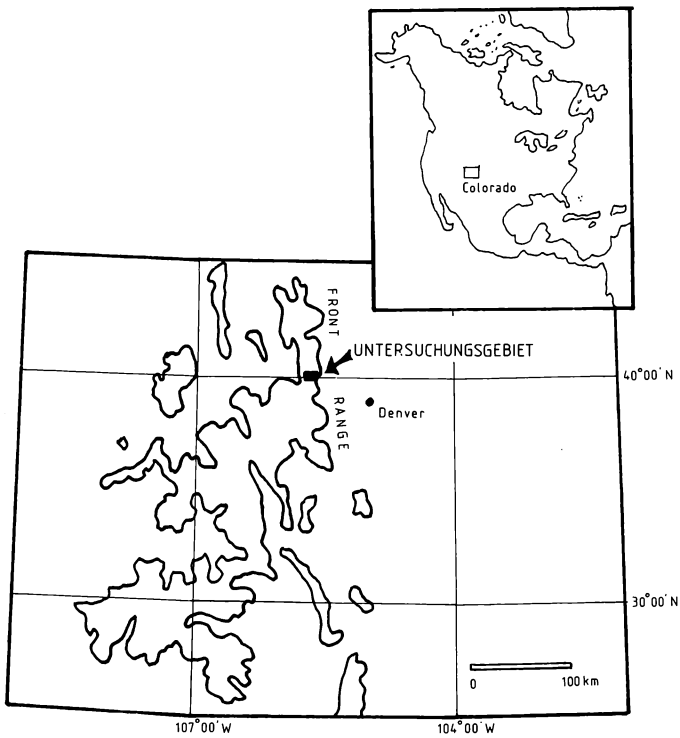


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes.

Trotz der Binnenlage der Front Range (37-41 °N, 1400 km vom Pazifik, 1400 km vom Golf von Mexiko) wird das klimatische Geschehen ganzjährig durch starke westliche Winde geprägt (vgl. HOLTMEIER 1978).

Das Untersuchungsgebiet weist ein sehr bewegtes, im wesentlichen glazial geprägtes Kleinrelief auf: Felsschwellen, Rundhöcker, Wannen, Mulden, Abflußrinnen. Als Folge der völlig ungehindert

über den Arapaho-Paß (3629 m) das Tal herab wehenden Winde erstreckt sich zwischen dem hochmontanen Nadelwald und der alpinen Stufe eine zum Teil sehr breite Krüppelholzzone. Sie wird von den gleichen Baumarten gebildet wie der tiefergelegene Hochwald und ist somit nicht vergleichbar mit der von *Pinus mugo* (und z.T. auch *Alnus viridis*) gebildeten Krummholzstufe der europäischen Alpen (vgl. HOLTMEIER 1981).

3. Rechenverfahren

Zunächst müssen die Abhängigkeiten der Werte der einzelnen Meßsensoren erfaßt werden. Dieses geschieht durch Prüfung der Daten auf Redundanz, d.h. inwieweit enthalten gemessene Variable gleiche oder ähnliche Informationen und lassen sich gegebenenfalls aus anderen Meßgrößen herleiten? Eine schrittweise multiple Regression bietet die Möglichkeit, neben der Berechnung von Korrelationskoeffizienten den Wert der Zielvariablen durch schrittweise Einbeziehung weiterer Steuervariablen noch genauer zu schätzen. Zunächst wurden alle an einer Station gemessenen Variablen nacheinander als Zielvariablen betrachtet. Bei diesem Verfahren werden alle vorhandenen Steuervariablen nicht gleichzeitig einbezogen. Vielmehr geht zunächst diejenige Variable ein, die den größten Teil der noch nicht erklärten Varianz beschreibt. Dieses Vorgehen wird bis zur letzten Variablen wiederholt, falls nicht vorher ein Stopkriterium vorgegeben wurde. Als Gütekriterium dient das erreichte multiple Bestimmtheitsmaß R^2 bzw. dessen Zuwachs.

Von den insgesamt 4 Meßstationen mit je 9 angeschlossenen Meßfühlern soll hier exemplarisch Station 1 vorgestellt werden. Die in 10-Minuten-Intervallen registrierten Daten der rund 100tägigen Meßperiode wurden auf Magnetband gespeichert. Station 1 liegt an einer Verflachung eines SO-exponierten, flach abfallenden Hanges (Abb. 2). Gemessen wurde je ein Vertikalprofil der Windrichtung und Windgeschwindigkeit in 4, 2 und 0.5 m Höhe sowie die Windgeschwindigkeit im Kronenbereich einer Krüppelholzhecke (vgl. HOLTMEIER 1978, 1982). Die Lufttemperatur wurde in 0.3 m Höhe über kiesigem Untergrund und in ca. 2 m Höhe in der Krüppelholzhecke gemessen.

Infolge begrenzter EDV-Kapazität erfolgten die Regressionsrechnungen für jeweils eine Woche. Die wochenspezifischen Rechnungen weichen in ihren Ergebnissen nur unwesentlich voneinander ab.

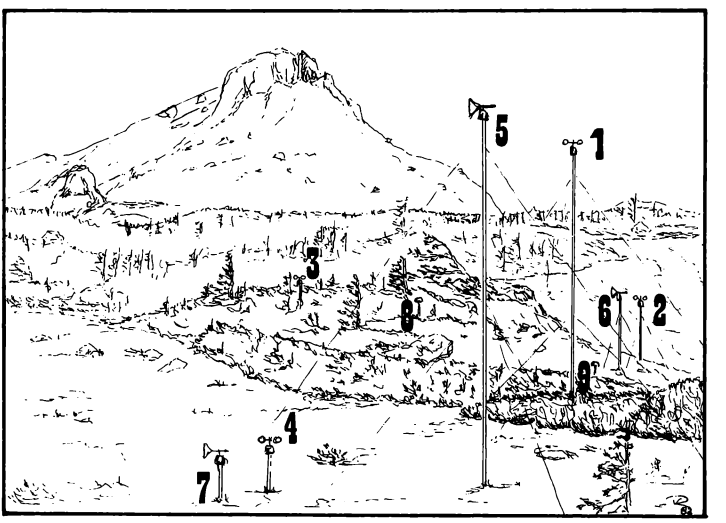


Abb. 2: Situation und Aufbau der Station 1.

Sensor	Variable		
1	V1	Windgeschwindigkeit in 4 m Höhe	(m/s)
2	V2	Windgeschwindigkeit in 2 m Höhe	
3	V3	Windgeschwindigkeit in einer Krüppelholzhecke	
4	V4	Windgeschwindigkeit in 0.5 m Höhe	
5	V5	Windrichtung in 4 m Höhe	(Altgrad)
6	V6	Windrichtung in 2 m Höhe	
7	V7	Windrichtung in 0.5 m Höhe	
8	V8	Lufttemperatur in einer Krüppelholzhecke (ca. 2 m)	(°C)
9	V9	Lufttemperatur in 0.3 m Höhe	

Als Beispiel seien hier zunächst die Resultate der Korrelationsmatrix für die Woche vom 8. bis 15.9.1980 wiedergegeben (Abb. 3):

Variable	1/4S	2/2S	3/2S	4/05S	5/4D	6/2D	7/05D	8/TL	9/TL
1/4S	1.000	0.862	0.850	0.842	0.334	0.319	0.324	-0.215	-0.245
2/2S		1.000	0.970	0.974	0.448	0.432	0.439	-0.230	-0.266
3/2S			1.000	0.939	0.315	0.295	0.298	-0.188	-0.229
4/05S				1.000	0.491	0.477	0.486	-0.218	-0.256
5/4D					1.000	0.964	0.965	0.037	0.013
6/2D						1.000	0.947	0.033	0.008
7/05D							1.000	0.032	0.008
8/TL								1.000	0.983
9/TL									1.000

Abb. 3: Korrelationsmatrix für die Woche vom 8.-15.9.80.

I. Die Korrelationskoeffizienten innerhalb der Variablengruppen Windgeschwindigkeit, Windrichtung und Lufttemperatur sind sehr hoch (zwischen 0.84 und 0.98).

II. Die Korrelationskoeffizienten zwischen den Gruppen Windrichtung und Windgeschwindigkeit sind zwar hochsignifikant auf dem 0.1%-Niveau, befriedigen insgesamt aber nicht, da sie nur zwischen 0.3 und 0.5 liegen.

III. Die Korrelation zwischen Windgeschwindigkeit und Lufttemperatur ist minimal (ca. 0.25), zwischen Windrichtung und Lufttemperatur praktisch gleich Null.

4. Ergebnisse

4.1 Windgeschwindigkeit

Wie aus dem Vorhergegangenen ersichtlich, wurden für die Regressionsrechnungen Variablen aller drei Gruppen als mögliche Prädiktoren (zur Erklärung der Zielvariablen herangezogene Steuervariablen) zugelassen. Es wurden aber letztlich nur Windgeschwindigkeitsvariablen als Steuervariablen ermittelt. Es zeigte sich, daß sich besonders die Variable 1 (4 m Meßhöhe) zur Erklärung der Windgeschwindigkeiten an tieferen Meßpunkten eignet:

$V2 = 0.2 + 0.8 \cdot V1$ $\quad R^2$: 95%
$V3 = -0.7 + 0.7 \cdot V1$ $\quad R^2$: 92%
$V4 = 0.6 \cdot V1$ $\quad R^2$: 92%

Die Variable V2 beispielsweise läßt sich somit aus der Addition einer Regressionskonstanten 0.2 mit dem Produkt des Regressionskoeffizienten und dem gemessenen Wert der Variablen 1 errechnen. Die Genauigkeit des gewonnenen Wertes ergibt sich mit 95% aus dem multiplen Bestimmtheitsmaß R^2. Die Einbeziehung der Lufttemperatur hätte bei V3 eine Erhöhung des Bestimmtheitsmaßes um 1-2% ermöglicht. Eine derart minimale Verbesserung rechtfertigt jedoch nicht den erhöhten Aufwand bei dem ohnehin sehr hohen Bestimmtheitsmaß von 92%.

Die Regressionsbeziehungen zeigen

- eine Verminderung der Windgeschwindigkeit in 2 m Höhe durch Vegetation und Relief in Höhe des Regressionskoeffizienten (0.8) auf 80% der Windgeschwindigkeit in 4 m Höhe
- eine Abbremsung auf 70% im Kronenbereich der Krüppelholzhecke
- eine Abbremsung auf 60% der Windgeschwindigkeit im bodennahen Bereich (0.5 m) der 4 m Meßhöhe.

4.2 Windrichtung

Im Gegensatz zu den Windgeschwindigkeitsvariablen war es bei der Windrichtung nicht möglich, eine Zielvariable durch nur einen Prädiktor bei hinreichend hohem Bestimmtheitsmaß zu erklären. Die Hinzunahme einer zweiten Steuervariablen erlaubt einen Zuwachs der erklärbaren Varianz um fast 10%.

$V5 = 80 + 0.7 \cdot V6$ $\quad R^2$: 59%
$V6 = 50 + 0.8 \cdot V7$ $\quad R^2$: 59%
$V7 = 57 + 0.8 \cdot V6$ $\quad R^2$: 62%

Regression mit zwei Prädiktoren:

$$V5 = 45 + 0.4 \cdot V6 + 0.5 \cdot V7 \qquad R^2: 68\%$$
$$V6 = 20 + 0.4 \cdot V5 + 0.5 \cdot V7 \qquad R^2: 68\%$$
$$V7 = 36 + 0.5 \cdot V5 + 0.5 \cdot V6 \qquad R^2: 70\%$$

Das im Vergleich zur Windgeschwindigkeit scheinbar niedrige Bestimmtheitsmaß läßt sich u.a. durch das Meßverfahren erklären: Das Meßgerät registriert die Windrichtung als Momentwert nach einem 10-Minuten-Intervall. Trotz vorherrschender Westrichtung können auf Grund der Böigkeit des Windes vor allem bei niedrigen Windgeschwindigkeiten zum tatsächlichen Meßzeitpunkt andere Richtungen erfaßt werden. Dieses vermindert natürlich die Korrelationskoeffizienten. Ein Blick auf den Plot (Abb. 4) zeigt jedoch die trendmäßige Übereinstimmung aller Windrichtungsvariablen. Gegenwärtig laufende Arbeiten befassen sich mit der Möglichkeit, durch Verwendung gleitender Mittelwerte zu einer Glättung der Kurven und damit zu einem besseren Bestimmtheitsmaß zu gelangen.

Aus den Regressionsbeziehungen folgt

- zur Berechnung einer Windrichtungsvariablen sind mindestens zwei Prädiktoren derselben Variablengruppe erforderlich.
- Das multiple Bestimmtheitsmaß von ca. 70% ist unbefriedigend.

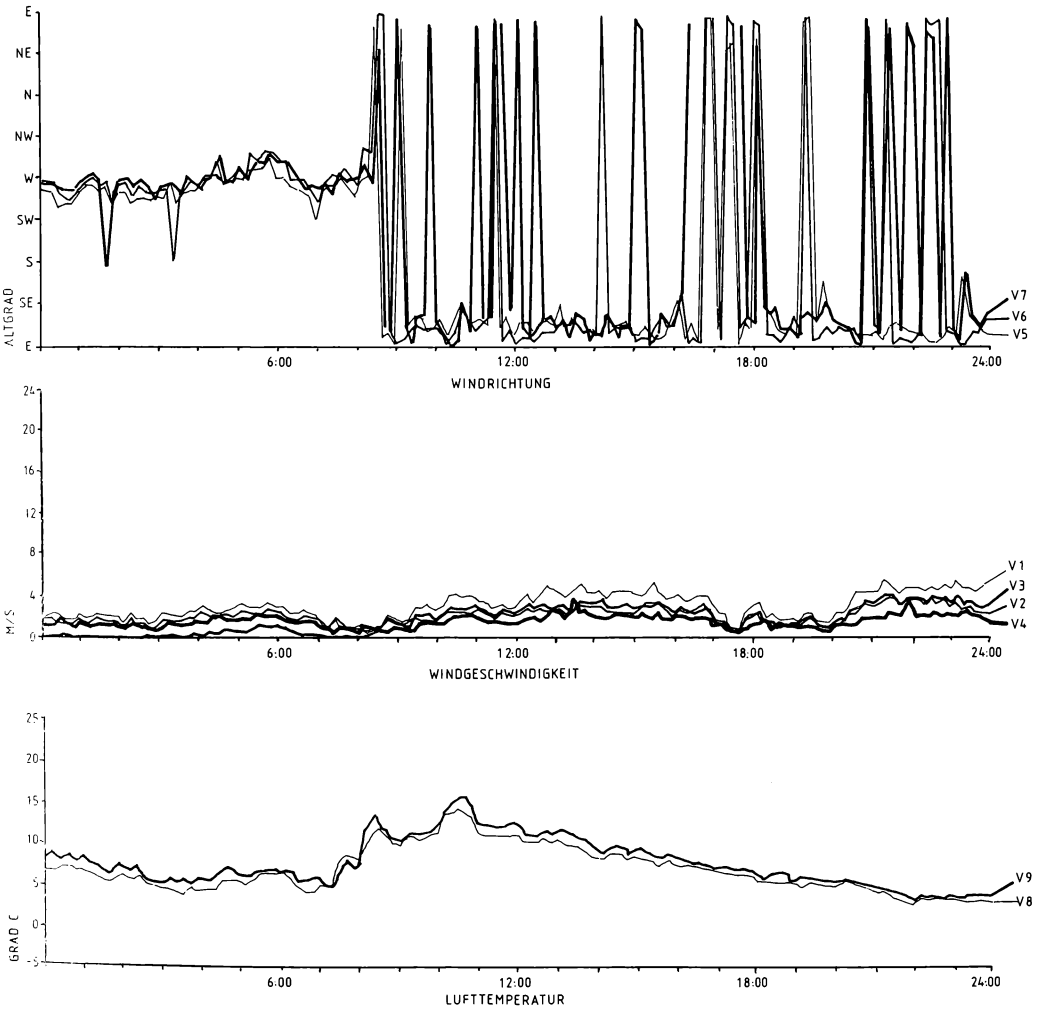


Abb. 4: Tagesgang (8.9.80) in 10-Minuten-Intervallen (Station 1).

4.3 Lufttemperatur

Von allen Variablengruppen zeigen die Lufttemperaturen die höchste Korrelation (0.98); die gegenseitige Herleitung durch Regression ist leicht möglich:

$$V8 = 0.1 + 1.0 \cdot V9 \qquad R^2: 97\%$$

Der Regressionskoeffizient von annähernd 1.0 bei einer Regressionskonstanten von fast 0 zeigt, daß die gemessenen Werte praktisch identisch sind.

4.4 Bodentemperatur

Bodentemperaturen wurden nur an zwei Stationen (2, 4) gemessen. Die Ergebnisse sind aber untereinander nur schwach korreliert. Zieht man jedoch drei bis vier Prädiktoren des gleichen Typs hinzu, erreicht man ein multiples Bestimmtheitsmaß von 80 bis 90%. Läßt man aber nur einen Prädiktor weg, hat das einen hohen Verlust (bis über 20%) an erklärter Varianz (= multiples Bestimmtheitsmaß) zur Folge.

5. Schlußfolgerungen

Die vorgestellten Regressionsansätze lassen erkennen, daß sich die Informationen der Variablengruppen Windgeschwindigkeit, Lufttemperatur und - bei teilweise nur geringem Informationsverlust - auch Windrichtung und Bodentemperatur innerhalb einer Meßstation gegenseitig abschätzen lassen. Für die vier Variablengruppen gilt:

- Die an verschiedenen Stellen bzw. in verschiedenen Höhen gemessenen Lufttemperaturen unterscheiden sich praktisch nicht.
- Bei der Variablengruppe Windgeschwindigkeit können Daten mit einer Sicherheit von weit über 90% aus den Variablen der gleichen Gruppe hergeleitet werden.
- Bei den Bodentemperaturen ist nur mit mehreren Prädiktoren ein hohes multiples Bestimmtheitsmaß zu erzielen.
- Bei den Windrichtungsvariablen ist ohne weitere Bearbeitung der Daten nur ein Bestimmtheitsmaß von ca. 70-80% zu erreichen.

In gleicher Weise lassen sich die an einer Station gemessenen Variablen aus den entsprechenden Variablen einer anderen Meßstation berechnen; aus Platzgründen wird hier auf eine Darstellung der Regressionsgleichungen verzichtet. Auf Grund dieser, den oben vorgestellten Gleichungen hinsichtlich der Koeffizienten und Konstanten sehr ähnlichen Regressionsbeziehungen ist nun eine gezielte Vervielfachung der zu gewinnenden Informationen nach folgendem Modell möglich:

I. Eine Basisstation registriert während der gesamten Meßperiode Daten über Windgeschwindigkeit, Windrichtung, Luft- und Bodentemperatur (verschiedene Meßhöhen, verschiedene Bodenbedeckung) sowie weitere erwünschte Klimafaktoren (Strahlung, Niederschlag etc.).

   Durch Korrelations- und Regressionsrechnung lassen sich die Beziehungen zwischen den gemessenen Variablen durch einen mathematischen Ausdruck darstellen.

II. Verschiedene 'Wanderstationen' werden errichtet. Ihre Anzahl richtet sich nach der Größe des Untersuchungsgebietes (bzw. nach der finanziellen Situation). Gemessen werden die entsprechenden Variablen Windgeschwindigkeit, Windrichtung, Temperatur etc. in vorgegebenen Meßhöhen. Größere Differenzen der Standortsfaktoren zwischen der Basisstation und der Wanderstation fließen als Konstante automatisch in das Regressionsmodell ein (z.B. Temperaturabnahme mit zunehmender Meereshöhe bei entsprechender Hanglage). Die Geräte bleiben während einer gewissen Eichzeit an ihrem Standort. Die Länge der Eichzeit hängt von folgenden Faktoren ab:

   - Konstanz der Großwetterlagen: Es gilt, möglichst typische Witterungsverhältnisse zu erfassen. Ist das Gebiet durch schnelle Wechsel der Wetterlagen charakterisiert, muß entsprechend dieser Wechsel in die Eichzeit einfließen.
   - Langjährige Mittel: Bei atypischen Witterungsverhältnissen (große Abweichungen vom langjährigen Mittel) ist die Eichzeit entsprechend zu verändern. Das setzt eine konstante Beobachtung des Wetters oder nahegelegener Klimastationen voraus.

III. Mit Hilfe der Regressionsanalyse lassen sich die Variablen innerhalb der Wanderstationen gegenseitig bestimmen. Nach Ablauf der Eichzeit werden die Stationen ab- und an anderer Stelle wieder aufgebaut.

Durch Regressionsrechnung lassen sich die Daten der Wanderstation aus den Daten der Basisstation generieren; die Eichung des Regressionsmodells erfolgt mit den während der Eichzeit gewonnenen Daten. Es gibt somit keinen Informationsverlust vor bzw. nach dem Auf- und Abbau. Für den ersten Standort der Wanderstationen lassen sich also fortwährend die Meßwerte abschätzen, ohne daß ein Meßfühler Daten registriert.

Bei genügender Anzahl von Wanderstationen und genügender Häufigkeit der Verlegung (abhängig von der Eichzeit und der Gesamtmeßzeit) ergibt sich eine Vielzahl von Meßpunkten mit entsprechenden gemessenen und generierten Werten. Diese Daten können dabei als Stützstellen für räumliche Extrapolationen klimatologischer Daten (z.B. für Trendflächenanalysen, räumliche Regressionsrechnungen oder andere autoprojektive Verfahren) dienen (vgl. PETZOLD 1982; SCHWENTKER et al. 1981).

Am Beispiel des oberen Fourth of July-Valleys soll der Vorteil dieses Stationsaufbaus kurz aufgezeigt werden. Ohne Steilhänge beinhaltet das Gebiet eine Fläche von ca. 1.2 km². Wollte man dieses Gelände mit einem dichten Meßnetz (Gitternetzabstand von ca. 300 m) überziehen, wären dazu rund 20 Meßstationen (Gewicht: ca. 1 Tonne; Materialkosten: ca. 250 000 DM) nötig. Bei einer Gesamtmeßperiode von 4 Monaten würde man beim vorgestellten Modell neben der Basisstation bei einer 4wöchigen Eichzeit 5 Wanderstationen, bei einer 3wöchigen Eichzeit (in der Colorado Front Range durchaus realistisch) nur 4 Wanderstationen benötigen. Dieses Verfahren ermöglicht es, mit nur geringem Meßgeräteaufwand ein großes Gebiet flächendeckend klimatisch zu beschreiben.

Der zentralen Kommission der Graduiertenförderung der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster sei an dieser Stelle für die finanzielle Unterstützung der Feldarbeiten gedankt.

Literatur

HOLTMEIER F.-K., 1978: Die bodennahen Winde in den Hochlagen der Indian Peaks Section (Colorado Front Range). Münstersche Geogr. Arb. 5: 5-47.

HOLTMEIER F.-K., 1981: "What does the term "Krummholz" really mean?" Observations with special reference to the Alps and the Colorado Front Range. Mountain Res. Development 1: 253-260.

HOLTMEIER F.-K., 1982: "Ribbon-Forest" und "Hecken" - streifenförmige Verbreitungsmuster des Baumwuchses an der oberen Waldgrenze in den Rocky Mountains. Erdkunde 36(3):

PETZOLD E., 1982: Einsatzmöglichkeiten EDV-gestützter räumlicher Informationssysteme für hydrologische Planungszwecke. Münstersche Geogr. Arb. 14: 82 S.

SCHWENTKER F., STREIT U., WIENEKE G., 1981: Geostatistik: Fortran-Programme zur statistischen Bearbeitung raumbezogener Daten. Teil 1: Räumliche Autokorrelationskoeffizienten, Variogramm, Punkt-Kriging. Arbeitsber. Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster 4: 81 S.

Adresse

Dr. Ekkehard Petzold
Dr. Klaus Ruwisch
Prof. Dr. Friedrich-Karl Holtmeier
Arbeitsgebiet Hochgebirgs- und Polarforschung
Institut für Geographie Univ.
Robert-Koch-Str. 26

D-4400 Münster

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Die natürliche und anthropogene Bedingtheit wüstenhafter Ökotope des isländischen Hochlandes

- Jörg-Friedhelm Venzke -

The primary, i.e. naturally desert-like ecotope communities in the Icelandic highlands are characterized by their main geo-ecological complexes as there are soil and soil-water, vegetation, and morpho-dynamics. Most of the surrounding originally woodland and tundra eco-systems have been deserted by different human activities and changed into secondary desert-like areas. The already well-known negative effects of over-grazing by sheep and the associated degradation of vegetation and soil erosion are described as well as the road and other constructions and the increasing tourism in the highlands as modern forms of eco-system destruction. The desert-like landscapes caused by human impact are to be distinguished from the natural edaphically caused deserts.

Beweidung, Bodenwasser, Erosion, Island, Morphodynamik, Schaf, Straßenbau, Tourismus, Vegetationszerstörung, Wüste (durch Erosion).

1. Einführung

Das zentralisländische Hochland, das sowohl oberhalb der rezenten potentiell natürlichen Waldgrenze (400-500 m ü.d.M.), oberhalb der Untergrenze rezenter periglaziärer Morphodynamik als auch oberhalb der letzteiszeitlichen Schneegrenze liegt - somit der Hochgebirgsdefinition nach TROLL (1955, vgl. RATHJENS 1982) entspricht - stellt sich in weiten Bereichen als nahezu vegetationslos, als physiognomisch wüstenhaft dar.

Im allgemeinen wird die Wüstenhaftigkeit, d.h. das Fehlen flächendeckender Vegetation und entwickelter Böden der menschlichen Einflußnahme auf die Wald- und Hochgebirgsökosysteme durch Rodung, Überweidung etc. nach der wikingischen Landnahme im 9. Jahrhundert zugeschrieben. Es ist jedoch zu bedenken, daß im Raum der neovulkanischen Zone Islands, in der bestimmte vulkanische Substrate den oberflächennahen Untergrund bilden, eine edaphisch begingte, d.h. natürliche Wüstenhaftigkeit schon immer bestanden hat.

2. Geoökologische Charakteristik der primär wüstenhaften Ökotope

Diese sog. primär wüstenhaften Ökotope sind wie folgt zu charakterisieren:

Boden: Locker- bzw. Festgesteinssyroseme aus vulkanischen Aschen bzw. Laven, häufig mit periglaziär und äolisch bedingtem Steinpanzer. Hoher Anteil (70-80 Gew.%) sandiger und kiesiger Bestandteile, geringer Schluff-, kaum Tongehalt. Gesamtporenvolumen ca. 50-60% bei 47-52% Grobporen- und 6-10% Feinporenanteil. Einzelkornstruktur; Kornstruktur durch posteruptive Entgasung und Erkaltung mit relativ großem 'korninneren' Porenvolumen. Niedrige Gehalte an organischer Substanz (meist unter 1 Gew.%), diese in Form von Syrosemhumus. Bodenreaktion bei ca. 5.0 - 5.5 pH. Tendenz zur Auswaschung von Eisenionen. Niedrige Stickstoffnettomineralisationsrate von 0.9 - 2.7 mg $N\text{-}NH_4^+$/100 g Boden und 3.1 - 9.3 mg $N\text{-}NO_3^-$/ 100 g Boden. Niedrige Phosphor-Gehalte (vgl. STEUBING, KNEIDING 1975).

Bodenwasserhaushalt: Er ist bestimmt durch sehr hohe Infiltrations- und Perkolationsraten des Niederschlags- und Schmelzwassers (k_f-Werte von ca. 1.3 - 7.8 / 10^2 cm/s), so daß der größte Teil des in die Ökotope einkommenden Wassers schnell an geoökologisch irrelevante Tiefen abgegeben wird. Ferner wirkt sich die geringe Wasserbindekapazität aus, die bedingt ist durch die niedrigen Ton- und Humusgehalte. Die nutzbare Feldkapazität liegt bei nur 8-9 Volum% Wassergehalt. Es kommt während der frostfreien Periode des Jahres zu einem Bodenfeuchtedefizit, das in den oberen Zentimetern des Solums durch die Evaporation sehr verstärkt wird. Saugspannungen von über pF 4.2 (PWP) sind deshalb während des Sommers keine Seltenheit. Diese bodenariden Verhältnisse berechtigen den Terminus 'edaphisch bedingte Wüste' (vgl. SCHWARZBACH 1963, 1964) für dieses natürliche Ökotopengefüge.

Morphodynamik: Die aquatische bzw. fluviale Morphodynamik des Frühjahrs bereitet die erodierten Substrate durch Korngrößendifferenzierung für die äolische Abtragung vor. Erst durch den Wind geschehen die wesentlichen großräumigen Materialumlagerungen - auch in benachbarten, nicht wüstenhaften Ökotopengesellschaften. Die sommerlichen Niederschläge sowie die Schmelzwässer bei nicht mehr vorhandenem Bodenfrost haben keine morphodynamische Relevanz. Flächen-

hafte Reliefteile sind weitestgehend durch periglaziär/äolisch entstandene Steinpanzer morphodynamisch inaktiviert. Wegen der häufig zu geringen Bodenfeuchte während der Frostwechselzeiten ist der periglaziäre Formenschatz wenig ausgeprägt (vgl. SCHUNKE 1975).

Vegetation: Sog. 'melur'-Vegetation mit *Cardaminopsis petraea* +.1, *Armeria maritima* +.1, *Silene vulgaris* +.1; daneben *Festuca rubra*, *Silene acaulis*, *Luzula spicata*, *Cerastium alpinum* und *Carex capitata*. In diesem Vegetationstyp sind - pflanzengeographisch gesehen - Arten mit arktisch-hocharktischer Verbreitung besonders stark vertreten (MØLHOLM HANSEN 1930). Wurzelkonkurrenz um Wasser bestimmt den Abstand der Einzelpflanzen zueinander (ca. 1-5 m). - Sandflächenvegetation mit *Leymus arenarius* +.1 - 2.3 als Kleindünenbildner, *Festuca rubra* +.1 - 1.2 und *Equisetum arvense* +.1 (vgl. Aufn. v. Böttcher in TÜXEN 1970). Diese Vegetationstypen weisen Trockenphytomassen von ca. 5 - 29 g/m² (≙ 0.05 - 0.29 t/ha) auf. An saisonal kurzfristig durchflossenen Gerinnen *Chamaenerion latifolium*, in bodenfeuchten Blockschuttstandorten *Oxyria digyna* und *Poa alpina*. Stellenweise Moosheide auf morphodynamisch stabilen Grobasche- und Kiesflächen mit *Rhacomitrium canescens* und *Stereocaulon* spec.

Diese Charakterisierung gilt im wesentlichen für vier verschiedene Landschaftstypen oder Ökotopengesellschaften, die sich durch die Genese des oberflächennahen Untergrundes unterscheiden lassen, sich jedoch in der Dynamik ihres (Boden-)Wasserhaushaltes und damit der Ursache der natürlichen Wüstenhaftigkeit stark ähneln:

I. Mehr oder weniger stark übersandete holozäne Lavafelder
II. Fluviale und glazi-fluviale Akkumulationen ohne rezente fluviale Morphodynamik
III. Lockersubstratverkleidete, glaziär überformte Palagonithügel
IV. Aschefelder.

Eine kartographische Darstellung dieser Raumtypen und ausführliche Beschreibung ist VENZKE (1982a, b) zu entnehmen.

3. Nicht wüstenhafte Ökotope und deren 'desertification'

Die charakterisierten primär wüstenhaften Ökotope nehmen nur einen kleinen Teil der nahezu vegetations- und bodenfreien Gebiete der isländischen Hochländer ein. Weite Flächen zeigten vor der Landnahme ebenso wenig primär wüstenhafte Verhältnisse wie heute zu den Wüsten peripher gelegene Räume. Diese hier sog. primär nicht wüstenhaften Ökotope lassen sich folgendermaßen kennzeichnen:

Boden und Bodenwasserhaushalt: Braunerdeartige Waldböden aus Sandlöß ('móhella') mit relativ hohem Humus- und Nährstoffgehalt sowie Ausbildung eines humosen A-Horizontes bzw. - in größerer Höhenlage - Tundrenranker. Insgesamt feinkörnige Textur, z.B. Geschiebelehm, Frostschuttmatrix (typische Korngrößenverteilung für Sandlöß nach JOHANNESSON 1960: 57% Sand, 32% Schluff, 11% Ton). Günstigerer Bodenwasserhaushalt (höhere Wasserspeicherkapazität, geringere Wasserleitfähigkeit), allerdings auch höhere Frostanfälligkeit. Höhere Evapotranspiration durch dichte Pflanzendecke.

Morphodynamik: Unter Wald weitgehend aquatische und äolische Formungsinaktivität ('Erosionsschutz'). Unter offenerer Vegetation verstärktes Auftreten periglaziärer Morphodynamik: gebundene Gelisolifluktion, Frostbodenmusterung, Kryoturbationen, stellenweise Permafrostformen (Palsen etc., vgl. PRIESNITZ, SCHUNKE 1978).

Vegetation: In tieferen Lagen (unter ca. 400 m ü.d.M.) ursprünglich mehrschichtiger *Betula pubescens*-Gebüschwald, heute jedoch anthropogene Ersatzgesellschaften: Zwergstrauchheiden und verschieden alte Grünlandgesellschaften (vgl. BÖTTCHER 1979). In höheren Lagen und grundwassernahen Standorten max. 1 m hohe Gebüsche aus *Salix phylicifolia* und *S. lanata* mit reicher Krautvegetation (vgl. KRISTINSSON 1979). Oberhalb der Waldgrenze zwei- bis dreischichtige tundrenartige Zwergstrauchvegetation oder Schneetälchen- und Felsschuttvegetation. Ursprüngliche Vegetation ohne Einfluß herbivorer Großsäuger.

Die dramatische Ausweitung der wüstenhaften Gebiete über die Areale der natürlichen Wüstenhaftigkeit hinaus - ein Prozeßgefüge, das in den klimatisch semiariden Randtropen der Erde als 'desertification' (vgl. z.B. MENSCHING 1979) bezeichnet wird und hier m.E. analog verwendet werden darf - wird durch verschiedene Einzelvorgänge bewirkt, die z.T. wohl bekannt und diskutiert, z.T. jedoch bislang wenig beachtet worden sind.

Wichtigster Prozeß ist die initiale Vegetationszerstörung durch die extensive Schafweide (unter zahlreichen Publikationen vgl. z.B. PREUSSER 1974). Gegenwärtig werden 891 000 Schafe (NORDIC STATISTICAL SECRETARIAT 1979) auf ca. 23 100 km² Dauergrünland incl. Naturweide (d.h. rechn. 38.6 Schafe/km²) gehalten. Die hohe Weidepräferenz der Schafe für *Poa* spec., *Festuca* spec. und *Carex bigelowii* auf trockenen Standorten im Hochland (vgl. OLAFSSON 1973; THORSTEINSSON 1980) führt zur Reduktion der wichtigsten Wurzelfilzbildner. Schaftritt, verstärkte Kammeisbildung an baren Stellen, Mikrosolifluktion und Deflation ('Gelideflation', vgl. TROLL 1973) lassen die für isländische Bodenerosionslandschaften typischen sog. 'rofbards' entstehen. Durch diese Vorgänge gehen

jährlich ca. 20 km² vegetationsbedeckten Gebietes verloren (FRIDRIKSSON 1972, S. 787).

Bisher viel weniger beachtet und m.W. noch nie detailliert untersucht worden ist hingegen die Vegetationszerstörung und darauffolgende Bodenerosion durch die Anlage von Autopisten und großflächigen Erdbaumaßnahmen in den Marginalräumen des wüstenhaften Inlandes sowie durch unkontrolliertes, 'wildes' Autofahren in noch vegetationstragenden Ökotopen des Hochlandes. Es können hier lediglich auf viele Beobachtungen gegründete Beschreibungen typischer Formungsabläufe wiedergegeben werden.

Straßen- bzw. Pistenkörper wie großflächige Planierungen für Gebäudeanlagen (z.B. für Bauarbeitercamps bei Kraftwerksbauten) werden durch das Zusammenschieben von Oberflächenmaterial aus der nahen Umgebung erstellt, um ein gut drainendes und damit nicht frostanfälliges Fundament zu erhalten. Die Folge dieser Maßnahmen ist jedoch, daß die Pisten kilometerlang beiderseits von mehrere Dutzend Meter breiten vegetations- und bodenfreien Streifen begleitet werden. Diese Barstreifen stellen hervorragende Initialflächen für die oben im Zusammenhang mit der Überweidung charakterisierten Deflationsprozesse dar. Aus linienhaften Eingriffen werden flächenhafte Zerstörungen. Da diese Art von Ökosystemzerstörung im Zusammenhang mit den in den letzten Jahren expandierenden wasserwirtschaftlichen Baumaßnahmen im Hochland und seinen randlichen Bereichen steht, ist in Zukunft aus diesem Grund mit verstärkter Bodenerosion zu rechnen, falls man nicht rechtzeitig gezielte Schutzmaßnahmen trifft.

Ähnliche Prozesse und damit ähnliche Auswirkungen folgen aus dem sich besonders im Hochland fatal auswirkenden zunehmenden Tourismus mit geländegängigen Fahrzeugen. Zielorte des z.T. unkontrollierten Fahrens sind die vereinzelten 'oasen'-artigen, (noch) vegetationsbedeckten Areale, die ihre Existenz dem wasserstauenden Permafrost oder dem hohen Grundwasserstand in Flußnähe verdanken. Besonders das Verlassen der verschlammten Pisten und das Befahren der auftauenden schluffreicheren Substrate im frühen Sommer vernichtet die Vegetation an den Pisten und legt die Flächen für die Schmelzwassererosion und spätsommerliche Deflation frei.

Die genannten anthropogenen Ursachen für die Wüstenausbreitung werden durch verschiedene natürliche Bedingungen begünstigt. Während der vergangenen 30 Jahre hat sich das Frostklima Islands verschärft (SCHUNKE 1979), d.h. es kommt zur Intensivierung der frostdynamischen Pflanzenschädigung und Substrataufbereitung für die Erosion sowie zur Verkürzung der Vegetationsperiode und zur Verringerung der Wärmesumme während dieser Zeit (Absenkung der Jahresmitteltemperatur im Hochland um ca. 1 °C, Abnahme der jährlichen Wärmesumme um 16% im Zeitraum 1961 - 1975 gegenüber 1931 - 1960). Darüber hinaus werden Vegetationsflächen immer wieder durch vulkanische Tephraproduktion zerstört. Der Hekla-Ausbruch 1980 vernichtete z.B. durch Ascheauswurf 5000 ha Weideland und schädigte weitere 11 500 ha erheblich (vgl. VENZKE, FUGE 1981).

Die aus den genannten, vom Menschen induzierten und durch die klimatische Ungunst geförderten Prozessen entstandenen, sekundär wüstenhaften Ökotope lassen sich wie folgt charakterisieren:

Boden und Bodenwasserhaushalt: Syroseme ohne Profildifferenzierung. Sehr niedrige Humus- und Nährstoffgehalte. Im allgemeinen feinkörnigere Textur, deshalb günstigere Bodenwasserhaushaltsbedingungen. Große Frostanfälligkeit; kryoturbate Substratdurchmischung. Höhere Evaporationsrate.

Morphodynamik: Starke periglaziäre Formung mit rascher Ausbildung von Frostmusterböden und ungebundener Gelisolifluktion. Verstärkte aquatische Hangformung. Hohe Anfälligkeit gegenüber Deflation und Korrosion.

Vegetation: Artenarme und produktionsschwache 'melur'-Vegetation, häufig mit Bindung der Einzelpflanzen an die Frostmusterböden und ihre lokale Beeinflussung des Bodenwasserhaushaltes (z.B. *Juncus trifidus, Luzula spicata)*. Oft vergesellschaftet mit den Relikten der zerstörten moos- und zwergstrauchreichen Vegetation (charakterisiert u.a. durch *Salix herbacea* und *Bistorta vivipara)*. Die Moospolster zeigen häufig winderodierte Ränder mit Orientierung zum lokalen Gletscherwindsystem.

4. Schlußbemerkung

Zum Abschluß bleibt zu vermerken, daß sowohl die primär als auch die sekundär wüstenhaften Gebiete Islands sich entgegen dem subjektiven Eindruck als stabile Ökosysteme darzustellen scheinen: Veränderungen bzw. Entwicklungen in der Pedogenese oder Vegetation kommen kaum oder nicht vor. Einer Bodenentwicklung über das Stadium des Rohbodens hinaus sowie einer durch zunehmende Biomasse, Artenzahl und Flächendeckung gekennzeichneten Vegetationsentwicklung wirken nicht nur die klimatischen Verhältnisse, sondern vor allem die morphodynamischen

Prozesse entgegen. Bei den natürlichen, edaphisch bedingten Wüsten dürfte es sich vor der Beeinflussung durch den Menschen um eine 'konstante Stabilität' gehandelt haben, während heute diese wie die anthropozoogen bedingten Wüsten meistens resistent auf Beweidung bzw. Rekultivierung 'reagieren' (Begriffe 'Konstanz' und 'Resistenz' i.S.v. GIGON 1984).

Literatur

BÖTTCHER H., 1979: Zur Entstehungsgeschichte isländischer Grünlandgesellschaften. In: (Ed. WILMANNS O., TÜXEN R.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk. Rinteln 1978: 469-482.

FRIDRIKSSON S., 1972: Grass and grass utilization in Iceland. Ecology 53(5): 785-796.

GIGON A., 1984: Veränderungen von Hochgebirgsökosystemen; ökologische Stabilität und Instabilität. Verh. Ges. Ökol. 12:

JOHANNESSON B., 1960: The soils of Iceland. Rep. B 13 (Univ. Res. Inst. Dept. Agriculture Reykjavik): 1-140.

KRISTINSSON H., 1979: Gróður í beitarfriðudum hólmum á Auðkúluheiði og í Svartárbugum (The vegetation in islands protected from grazing in the Icelandic highlands) [isl.]. Týli 9(2) [Akureyri]: 33-46.

MENSCHING H., 1979: Desertification - ein aktuelles geographisches Forschungsproblem. Geogr. Rundsch. 31(9): 350-355.

MØLHOLM HANSEN H., 1930: Studies on the vegetation of Iceland. In: The botany of Iceland III (I, 10) (Kopenhagen): 1-186.

NORDIC STATISTICAL SECRETARIAT (Hrsg.), 1979: Yearbook of nordic statistics 18 (Kopenhagen): 1-366.

OLAFSSON G., 1973: Nutritional studies of range plants in Iceland. Isl. Landbún. 5(1-2). Reykjavík : 3-63.

PREUSSER H., 1974: Die Deflation in Island. Dt.-isl. Jb. 7: 32-48.

PRIESNITZ K., SCHUNKE E., 1978: An approach to the ecology of permafrost in Central Iceland. Proc. Third Int. Conf. Permafrost 1: 473-479.

RATHJENS C., 1982: Geographie des Hochgebirges 1: Der Naturraum. Stuttgart (Teubner): 1-210.

SCHUNKE E., 1975: Die Periglazialerscheinungen Islands in Abhängigkeit von Klima und Substrat. Abh. Akad. Wiss. Göttingen Math.-Phys. Kl. 3 F(30): 1-275.

SCHUNKE E., 1979: Aktuelle thermische Klimaveränderungen am Polarrand der Ökumene Europas - Ausmaß, Ursachen und Auswirkungen. Erdkunde 33: 282-291.

SCHWARZBACH M., 1963: Zur Verbreitung der Strukturböden und Wüsten in Island. Eiszeitalter Gegenwart 14: 85-95.

SCHWARZBACH M., 1964: Edaphisch bedingte Wüsten. Mit Beispielen aus Island, Teneriffa und Hawaii. Z. Geomorph. 4: 440-452.

STEUBING L., KNEIDING U., 1975: Untersuchungen zur Rekultivierung von Grünland auf winderodierten Böden Islands. Ber. Forschungsstelle Nedri Ás Hveragerdi 21: 1-48.

THORSTEINSSON I., 1980: Gróðurskilyrði, gróðurfar, uppskera gróðurlenda og plontuval búfjár (Environmental data, botanical composition and production of plant communities and the plant preference of sheep) [isl.]. Isl. Landbún. Reykjavík 12(2): 85-99.

TROLL C., 1955: Über das Wesen der Hochgebirgsnatur. Jahrb. Dt. Alpenver. 80: 142-157.

TROLL C., 1973: Rasenabschälung (Turf exfoliation) als periglaziales Phänomen der subpolaren Zonen und der Hochgebirge. Z. Geomorph. N.F. Suppl. 17: 1-32.

TÜXEN R., 1970: Pflanzensoziologische Beobachtungen an isländischen Dünengesellschaften. Vegetatio 20(5-6): 251-278.

VENZKE J.F., 1982a: Geoökologische Charakteristik der wüstenhaften Gebiete Islands. Essener Geogr. Arb. 3: 1-206.

VENZKE J.F., 1982b: Die Böden wüstenhafter Ökotope in Island mit besonderer Berücksichtigung des Bodenwasserhaushaltes. Ber. Forschungsstelle Nedri Ás Hveragerdi 37: 1-66.

VENZKE J.F., FUGE K., 1981: Aktueller Vulkanismus in Nordost-Island. Geogr. Rundsch. 33(6): 234-236, 245-247.

Adresse

Dr. Jörg-Friedhelm Venzke
Fachbereich 9 - Geographie
Universität GHS
Universitätsstr. 15
D-4300 Essen 1

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Experimentelle Untersuchungen zur Ernährungsökologie einer alpinen Milbe *(Oribatida, Acari)* des Schweizerischen Nationalparks

- Peter Reutimann, Bruno Streit und Willy Matthey* -

Food-choice experiments with the microphytophagous mite *Epidamaeus diversipilis (Damaeidae, Oribatida, Acari)* from an alpine meadow show that preferences of adults for microorganism species depended partly on temperature, time and food quality. Causes for significantly different preferences in parallel experiments under the same conditions are discussed and related to a 'random-walk'-like pattern.

Acari, alpine Rasen, Ernährungsökologie, Nahrungsökologie, Oribatidae, Phytophage, Pilze.

1. Problemstellung

Seit 1976 wird ein alpines Rasenökosystem auf dem Munt la Schera im Schweizerischen Nationalpark, 2550 m ü.d.M., ein *Caricetum firmae* (Kerner) Br.-Bl. 26, untersucht (MATTHEY et al. 1981). Unter den Moosmilben *(Oribatida, Acari)* ist *Epidamaeus diversipilis* (Willmann 1951) eine der größten (Länge ca. 620 µm) und häufigsten Arten. Die relativ langbeinige, oberflächenbewohnende Art lebt in Vegetationspolstern, die von *Carex firma (Cyperaceae)* und *Sesleria coerulea (Gramineae)* dominiert sind. Die Polster haben eine durchschnittliche Fläche von 0.5 - 2 m^2, sind voneinander teilweise durch vegetationslose Zonen getrennt und bilden unregelmäßig verteilte Einheiten innerhalb des gesamten Rasens (GALLAND 1982). Wir untersuchten die Frage, ob in der Nahrungspräferenz und in der Nahrungsfindung dieser Art Anpassungen festgestellt werden können, die der speziellen räumlichen Verteilung ihres Habitats gerecht werden. Ist *Epidamaeus diversipilis* als Spezialist oder als Generalist anzusprechen?

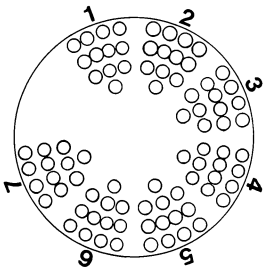
2. Material und Methode

Aus dem natürlichen Habitat isolierte Mikroorganismen wurden auf Fertig-Agar-Nährböden gezüchtet. In Vorversuchen wurden unter 28 Pilzkulturen vier stark befressene (Nr. 3, 5, 6, 7, Abb. 1) und drei gemiedene Arten (Nr. 1, 2, 4) ermittelt. Agarscheiben, die mit diesen sieben Mikroorganismenarten bewachsen waren, bildeten die Grundlage des Nahrungswahlversuchs. Jede Art wurde auf drei verschiedenen Agartypen in Form von Kreisflächen zu je 16 mm^2 in einem Sektor des Versuchsgefäßes verteilt angeboten (Abb. 1). Innerhalb jedes Agartyps waren jüngere und ältere Myzelien vertreten, die bei 10 °C resp. 20 °C gezüchtet worden waren. Die Aufzuchtbedingungen waren für die sieben Arten identisch. Polystyrolbehälter mit Gipsboden (Fläche 2650 mm^2) dienten als Versuchsgefäße. Durch Abdeckung mit Parafilm blieb die rel. Luftfeuchtigkeit konstant bei ca. 99%. Je fünf von 10 Gefäßen wurden bei 17.5 °C und bei 7.5 °C aufbewahrt. Die Aufenthaltsorte und das Freßverhalten von 100 frischgeschlüpften Imagines (je 10 pro Gefäß) konnten während 20 Tagen regelmäßig protokolliert werden. Die Präferenzen wurden mit dem χ^2-Test auf ihre Signifikanz geprüft.

3. Ergebnisse

Die Futterscheiben betragen 49.3% der Gesamtfläche. Bei Zufallsverteilung wäre der Erwartungswert für den Aufenthalt auf den Futterscheiben rund 50%. Oft bewegte sich mehr als die Hälfte der Individuen wandernd zwischen den Scheiben.

* Projekt des Schweizerischen Nationalfonds (Projekt Matthey, Nr. 3.600-0.79).



1 Actinomycetes spec.
2 Fungus steril
3 Fusarium spec.
4 Myrothecium spec.
5 Epicoccum purpurascens
6 Paecilomyces spec.
7 Penicillium spec.

Abb. 1: Versuchsanordnung.

Bei 7.5 °C weicht diese Verteilung signifikant vom Erwartungswert ab ($p < 0.01$), d.h. die Milben weichen aktiv den mit Futter versehenen Flächen aus. Bei 17.5 °C dagegen wich die Verteilung nicht signifikant von einer Zufallsverteilung ab. Sehr häufig bewegten sich die Individuen am Rand einer Scheibe und weideten die frischen Hyphen ab. Vergleicht man die Werte einer Mikroorganismenart bei 17.5 °C und 7.5 °C, so zeigt sich nur bei Pilz Nr. 7 *(Penicillium* sp., $p < 0.0001$) und bei Pilz Nr. 2 (steril, $p < 0.025$) ein signifikanter Unterschied bezüglich der Attraktivität. Die Daten von Abb. 2 sind Durchschnittswerte über den ganzen zeitlichen Ablauf des Versuchs. Im Lauf des Versuchs änderten sich jedoch die Präferenzen innerhalb eines Versuchsgefäßes und verliefen bei den fünf Parallelversuchen unterschiedlich. Nur in einem von fünf Parallelversuchen bei 17.5 °C ist eine signifikante Bevorzugung für eine Mikroorganismenart festzustellen (Nr. 7, *Penicillium* sp., $p < 0.001$). In den Versuchen bei 7.5 °C dagegen werden in zwei Fällen der Pilz 3 *(Fusarium verticillatum)* und in einem Fall Pilz Nr. 6 *(Paecilomyces* sp.) signifikant bevorzugt ($p < 0.001$).

4. Diskussion

Die *Damaeidae* können nach LUXTON (1972) gemäß ihrer vorwiegenden Nahrungsaufnahme zu den mikrophytophagen Oribatiden gerechnet werden, d.h. sie fressen vor allem Pilzhyphen und Sporen. Daneben werden auch gelegentlich Bakterien und coccale Grünalgen aufgenommen (REUTIMANN unpubl.). Während die drei Mikroorganismenarten (Nr. 1, 2, 4) in den Vorversuchen gemieden wurden, zeigten sie in allen Hauptversuchen eine gewisse Attraktivität. Offenbar verringerte sich bei kleinerer Auswahl die Selektivität der Milbe. Dies würde die ähnliche Annahme von LUXTON (1972) bestätigen. Ob die im Labor verwendeten Pilzarten für den alpinen Standort von *Epidamaeus* repräsentativ sind, bleibt offen. Die nur zum kleinen Teil gesicherten Präferenzen, die große Streuung der Werte sowie die unterschiedlichen Präferenzverschiebungen im Lauf des Versuchs lassen aber vermuten, daß die Nahrungswahl von eher zufälligen Kontakt- und Nahrungsverteilungsmustern und nur in gewissen Fällen von der Qualität der Nahrung, mitbedingt durch die Versuchstemperatur, abhängt. *Epidamaeus diversipilis* ist also Generalist. Daß bei 7.5 °C mehr signifikante Präferenzen auftreten als bei 17.5 °C, kann als ökologische Aussage noch nicht gewichtet werden. Vielleicht richten sich die Tiere auch nach anderen als den getesteten Parametern, wie etwa dem Eiweißgehalt oder der Menge toxischer Stoffwechselprodukte. Mögliche wichtige Parameter sind auch die mit der unterschiedlichen physiologischen Aktivität korrelierte CO_2-Produktion der Mikrooganismen und die zufällig entstandene Besiedlung mit Bakterien.

Der große Anteil der nicht fressenden Individuen läßt sich mit den von BERTHET (1964) bei mehreren Oribatidenarten festgestellten, ungerichteten Wanderungen im Boden erklären. Laboruntersuchungen lassen vermuten, daß bei den Imagines endogen gesteuert zwei Bewegungsphasen auftreten: I. Langsame Fortbewegung im Bereich der Nahrung während der Nahrungsaufnahme. II. Rasche Fortbewegung außerhalb der Nahrungsscheiben. Dabei erfolgt die Fortbewegung nach einer Art "Random-Walk"-Prinzip (STREIT, REUTIMANN 1983). Der große Anteil der bei 7.5 °C nicht fressenden Individuen läßt vermuten, daß während der Wanderphase die Futterscheiben aktiv gemieden werden. Daß während weniger Stunden neue Vegetationspolster besiedelt werden können, bestätigen Einzelfunde in der vegetationslosen Zone (ROHRER, in Vorb.).

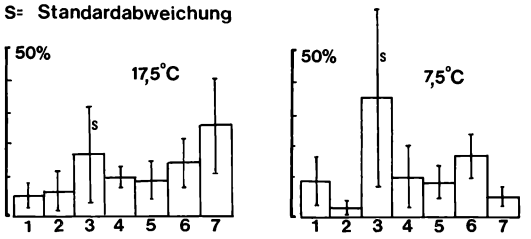


Abb. 2: Mittelwerte der Präferenzen in % aller Beobachtungen von fressenden Individuen bei 17.5 °C und 7.5 °C.
Die Summe aller Mittelwerte beträgt 100%; s = Standardabweichung.

Die vorliegenden Resultate unterscheiden sich in gewissen Aspekten von denen anderer Autoren. Waldbewohnende Oribatiden, wie *Belba kingi*, *Damaeus clavipes*, *Belba corynopus*, meiden gewisse Mikroorganismen konsequent und bevorzugen Pilze einer bestimmten Schicht des Bodenprofils (HARTENSTEIN 1962, LUXTON 1972). Im *Caricetum firmae* geht der Streuabbau langsamer vor sich, und der größte Teil der Streu bleibt als Nekromasse längere Zeit mit der Pflanze verbunden (GALLAND 1982). Schon in diesem Stadium findet die Besiedlung mit Mikroorganismen statt. So entstehen für die Oribatiden Hohlräume, die bereits im Bereich einer einzigen *Carex*-Pflanze eine beträchtliche Mikroheterogenität aufweisen.

Andere Oribatiden der alpinen Stufe wurden in bezug auf ihre Ernährung von SCHATZ (1979) untersucht. Auch dort zeigte sich, daß viele Arten mit nicht spezialisierter Ernährung auftraten. Dieser generelle Trend zur größeren Anpassungsfähigkeit ist auch bei *E. diversipilis* zu beobachten und dürfte mit den ökologischen Voraussetzungen im alpinen Rasen im Zusammenhang stehen.

Doz. Dr. F. Bärlocher, Universität Basel und Prof. Dr. G.L. Hennebert, Université Catholique de Louvain la Neuve, Belgique, sei für ihre Beratung sowie für die Bestimmungen der Mikroorganismen herzlich gedankt. Ebenfalls besten Dank an N. Rohrer und Doz. Dr. P. Duelli. Diese Studie wurde durch den Schweizerischen Nationalfonds (an P.R.) sowie durch einen Beitrag der Emilia-Guggenheim-Stiftung (an B.S.) finanziert.

Literatur

BERTHET P., 1964: Field study of the mobility of Oribatei using radioactive tagging. J. anim. Ecol. 33: 443-449.

GALLAND P., 1982: Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc National Suisse. Diss. Univ. Neuchâtel.

HARTENSTEIN R., 1962: Feeding specifity among forest soil Oribatei (Acarina). Ann. Ent. Soc. Am. 55(2): 202-206.

LUXTON M., 1972: Studies on the Oribatid mites of a Danish beech wood soil. Pedobiologia 12: 434-463.

MATTHEY W., DETHIER M., GALLAND P., LIENHARD C., ROHRER N., SCHIESS T., 1981: Etude écologique et biocénotique d'une pelouse alpine au Parc National Suisse. Bull. Ecol. 12: 339-354.

SCHATZ H., 1979: Über Ernährungsbiologie von Oribatiden (Acari) im Hochgebirge (Obergurgl, Tirol). Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 66: 7-20.

STREIT B., REUTIMANN P., 1983: Laboratory studies on feeding ecology of an Oribatid mite from an alpine meadow ecosystem of Swiss National Park. In: (Ed. LEBRUN P. et al.): New Trends in Soil Biology (8th Int. Soil Zoology Coll.).

Adresse

Peter Reutimann
Zoologisches Institut Univ.
Rheinsprung 9

CH-4051 Basel

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Umwelteinflüsse auf Algenbiozönosen im Schweizerischen Nationalpark

Ferdinand Schanz

The Swiss National Park is situated in the east of Switzerland (Fig. 1). The area of algological investigations stretches from Buffalora (2000 m above sea level) down to Il Fuorn (1794 m above sea level). The spring horizon near the Wegerhaus was chosen to investigate the influence of wastewater, light and current on four algal biocoenoses (sampling stations A - D, Fig. 2). Chemical and physical analyses were also carried out (Table 1). Selected results are summarized in Fig. 3: The influence of wastewater on algal quantity and diversity is evident. Periods of sunny weather resulted in mass developments of *Tribonema*, *Mougeotia*, *Spirogyra* and *Zygnema*. More species of algae were found at high than at low current speed.

Abwasser, Algen, Gewässer (fließend), Licht, Nationalpark, Quellhorizont, Strömung.

1. Einführung und Problemstellung

Der Schweizerische Nationalpark liegt im östlichen Teil der Schweiz im Kanton Graubünden (Abb. 1, links unten). Er umfaßt eine Fläche von 170 km², erstreckt sich von 1700 bis 3164 m ü.M. und ist zu 30% bewaldet.

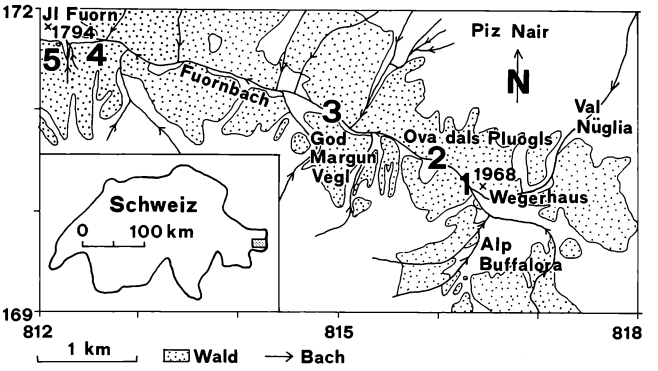


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes (unten links) und Lage der Algenbiozönosen 1 bis 5 im Gebiet von Buffalora bis Il Fuorn.
Abszisse und Ordinate: Koordinaten der Schweizerischen Landeskarte.

Für die Untersuchungen wurden Algenbiozönosen im Gebiet des Ofenpasses vom Wegerhaus, 1968 m ü.M., bis Il Fuorn, 1794 m ü.M., ausgewählt (Abb. 1). Im folgenden sollen Einflüsse von Umweltfaktoren auf die Algenbiozönosen des Quellhorizontes beim Wegerhaus besprochen werden. Mit den Algologen JAAG (1938), BEHRE u. WEHRLE (1942) sowie KANN (1978) wird dabei angenommen, daß die Zusammensetzung von Algengemeinschaften durch die Besiedlungsgeschichte und die vorherrschenden langfristigen Wachstumsbedingungen bestimmt wird und deshalb für einen Probenahmeort charakteristisch ist. Kurzfristige Umwelteinflüsse bewirken hauptsächlich Änderungen der quantitativen Zusammensetzung und weniger der Diversität (SCHANZ 1983).

2. Material und Methoden

2.1 Algologische Untersuchungen

Für die Untersuchungen wurden an 5 Orten Proben genommen: Areal 1, Quellhorizont beim Wegerhaus; Areal 2, Zufluß zum Fuornbach; Areal 3 und 4, Quellhorizonte; Areal 5, Limnokrene mit Mineralwasser-Zufluß. Näher eingegangen wird hier auf Areal 1.

Folgende Informationen wurden im Gelände gesammelt: a) Genauer Entnahmeort (evtl. mit Planskizze); b) Charakterisierung der Fundstelle und deren näheren Umgebung; c) Fließgeschwindigkeit des Wassers; d) Art der Probenahme; e) Deckungsgrad dominanter Algengruppen.

Jede Probe wurde vorerst im unfixierten Zustand untersucht, dann dauerten die Bestimmungen so lange an, bis keine neuen Arten mehr auftraten. Die Artenlisten dienten - zusammen mit den Informationen aus dem Gelände - als Grundlage für die ökologische Auswertung.

2.2 Physikalische und chemische Untersuchungen

Temperatur: Geeichte Quecksilberthermometer. - pH-Wert: Metrohm (Herisau, Schweiz) E 488 mit Elektrode EA 152. - Leitfähigkeit: Philips PW 9504 mit Elektrode PW 9510. - P (PO_4^{3-}), N (NO_3^-, NO_2^-, NH_4^+) nach EIDG. DEP. INNERN (1971). - SBV, SO_4^{2-} nach den DEUTSCHEN EINHEITS-VERFAHREN (1981).

3. Ergebnisse

3.1 Probenahmestellen

Der Quellhorizont beim Wegerhaus (Abb. 1: Areal 1) befindet sich an der Grenze des Nationalparks. Er dehnt sich auf einer Länge von etwa 120 Metern aus und liegt 1 Meter über der heutigen Schotterebene des Fuornbaches. Nach BOESCH (1937) soll es sich um Moränenquellen handeln. BADER (1977) vermutet, daß eine unterirdische Verbindung mit dem Bach aus der Val Nüglia besteht (Abb. 1), dessen Wasser zum großen Teil weit oberhalb des Wegerhauses im Schotter versickert.

Anläßlich der ersten Probenahme hatte sich gezeigt, daß der Quellhorizont für die algologischen Untersuchungen in 4 Abschnitte unterteilt werden muß (Abb. 2):

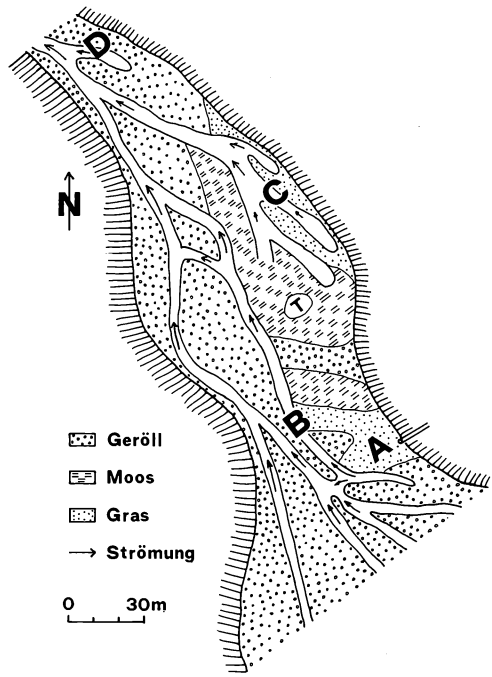


Abb. 2: Planskizze des Quellhorizontes beim Wegerhaus (Abb. 1: Areal 1) mit den Probenahmestellen A, B, C und D (Situation am 21.8.1979). T = Teich (zeitweise trocken).

- Stelle A umfaßt eine grasbewachsene Schotterfläche mit dem Abwasserbächlein des Wegerhauses, das meist schon wenige Meter nach dem Austritt aus der Röhre versickert war.
- Stelle B bezeichnet den obersten Teil eines Parallelbaches zum Fuornbach; das Wasser stammt aus Hangquellen oberhalb von Stelle A.
- Stelle C umfaßt die ergiebigsten Hangquellen, die nach Beobachtungen von BADER (1977) auch während des Winters nie ganz zufrieren. Charakteristisch sind hier die großen, zusammenhängenden Moosflächen. Das Wasser der verschiedenen Hangquellen vereinigt sich zu einem Bach, der nach etwa 30 Metern in den Fuornbach mündet.
- Stelle D befindet sich am unteren Rand des Untersuchungsgebietes. Die Hangquellen dieses Standortes waren in Trockenperioden häufig versiegt. Verglichen mit Stelle C traten bezüglich Algenbewuchs nur geringe Unterschiede auf, so daß hier weniger Algenproben erhoben wurden und physikalische sowie chemische Untersuchungen unterblieben.

3.2 Wichtige Ergebnisse der physikalischen und chemischen Untersuchungen

Tab. 1 zeigt die Ergebnisse der Untersuchungen vom 21.8.1979, die durch weitere physikalische und chemische Messungen bestätigt wurden. In allen untersuchten Parametern unterschied sich das Wasser der Stelle A deutlich von den übrigen Proben. An Stelle B zeigte das Wasser, verglichen mit demjenigen des Fuornbaches und dem der Quellen bei Stelle C, eine erhöhte Leitfähigkeit sowie höhere Nitrat- und Phosphat-Konzentrationen. Es ist deshalb anzunehmen, daß Stelle B durch Abwasser des Wegerhauses beeinflußt wurde.

Tab. 1: Resultate von physikalischen und chemischen Untersuchungen der Quellen beim Wegerhaus (21.8.1979).
PA = Phenolphthalein-Alkalinität (Titrations-Endpunkt, pH: 8.1); TA = Total Alkalinität.

Stelle	Temp. °C	pH	Leitf. µS/cm	NO_3^--N µg/l	NO_2^--N µg/l	NH_4^+-N µg/l	PO_4^{3-}-P µg/l	SBV (mmol/l) PA	SBV (mmol/l) TA	SO_4^{2-} mg/l
A	11.0	7.3	482	27 300	46	155	12 200	-.27	1.05	37
B	4.5	7.95	226	1 900	<1	<40	460	-.02	2.05	15
C	6.5	8.3	170	500	<1	<40	7	<.02	1.71	<10
Fuornbach	6.0	8.25	175	350	-	-	4	.02	1.71	12

BADER (1977) untersuchte den Temperaturverlauf der Hangquellen von Stelle C in den Jahren 1970/71. Das Minimum von 0.6 °C wurde im Mai erreicht, das Maximum von 6.9 °C Anfang Oktober. Während Säurebindungsvermögen (SBV) und Sulfatgehalt etwa dem Fuornbach entsprachen, wurden erhöhte Nitrat- und Phosphatwerte gemessen. Es ist denkbar, daß Nitrate und Phosphate beim Durchqueren der Schotterebene aufgenommen wurden.

3.3 Ergebnisse der algologischen Untersuchungen

Im folgenden sollen diejenigen Resultate dargelegt werden, welche den Einfluß folgender Faktoren auf die Algenbiozönosen zeigen: Abwasser, Licht und Strömung.

3.31 Abwassereinfluß des Wegerhauses

Der Abwassereinfluß des Wegerhauses zeigte sich an den Stellen A und B. Nach den Ergebnissen der chemischen Untersuchungen (Tab. 1) ist anzunehmen, daß Stelle C nicht von Abwasser beeinflußt war.

An Stelle A entwickelten sich Blaualgen *(Oscillatoria-* und *Phormidium*-Arten) sowie kokkale Grünalgen reichlich *(Chlorococcum botryoides, Desmococcus vulgaris, Cosmarium obtusatum)*. Die Organismen bildeten auf den Schlammoberflächen meist einen grünen bis blaugrünen Überzug. Die Steine wiesen sattgrüne Beläge auf, die hauptsächlich aus *Chlorococcum botryoides* bestanden. Sowohl Beobachtungen an natürlichen Algenbiozönosen (THOMAS 1944, KANN 1966) als auch an Algenbiozönosen aus Biotesten (BETSCHART 1979) bestätigen, daß schon bei geringfügig erhöhtem Nährstoffgehalt des Wassers Blau- und Grünalgen im Wachstum stark gefördert sind. Bemerkenswert ist zudem, daß *Hydrurus foetidus* sowie die Gattungen *Mougeotia, Spirogyra* und *Zygnema* an Stelle A fehlten (Abb. 3). Sie sind auf nährstoffarmes Wasser angewiesen.

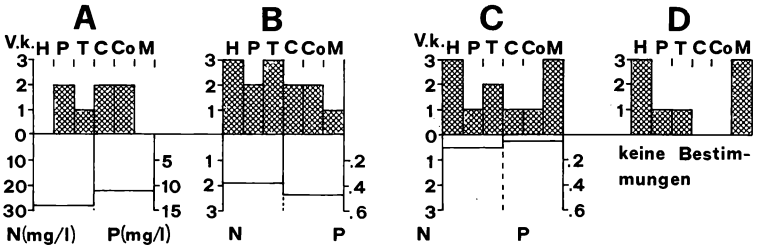


Abb. 3: Zusammenfassende Übersicht über die Probenahmestellen A bis D des Quellhorizontes beim Wegerhaus.
V.k. = maximales Vorkommen der Algen (schraffierte Flächen).
H = *Hydrurus foetidus*; P = *Phormidium autumnale, Calothrix* sp. u.a. Krustenalgen; T = *Tribonema* sp.; C = *Chlorococcum botryoides, Desmococcus vulgaris*; Co = *Cosmarium obtusatum*; M = *Mougeotia* sp., *Spirogyra* sp., *Zygnema* sp.;
1 = vereinzelt auftretend; 2 = kleine Bestände vorhanden; 3 = Massenentwicklungen beobachtet.
N(mg/l), Säule links = NO_3^--N; P(mg/l), Säule rechts = PO_4^{3-}-P.

An Stelle B wechselte der Abwassereinfluß während der Untersuchungsperiode je nach Abwasseranfall, Wasserführung und der vorherrschenden Fließrichtung des Seitenbaches. Am 31.7.1976 hatten kokkale Grünalgen *(Chlorococcum botryoides, Desmococcus vulgaris)* dominiert, was auf starken Abwassereinfluß hindeutete. Bei geringer oder fehlender Abwasserzufuhr wuchs *Hydrurus foetidus* üppig. Massenentwicklungen von *Tribonema gayanum* traten ausschließlich an Stelle B auf. Es scheint, daß die Art besonders üppig gedieh, wenn der Nährstoffgehalt des Wassers, verglichen mit den Stellen C oder D, leicht erhöht war. Abb. 3 zeigt, daß die Diversität an Stelle B groß ist und fast alle berücksichtigten Gruppen häufig vorkamen, eine Folge der stark wechselnden Nährstoffkonzentrationen.

3.32 Licht

Oft ist es schwierig, Temperatur- und Lichteinfluß auf das Algenwachstum auseinanderzuhalten. Im Falle der Quellbäche beim Wegerhaus sind die jährlichen Temperaturschwankungen jedoch klein (Differenz Max.-Min. = 6.3 °C). Man darf annehmen, daß dies nur geringe Auswirkungen auf das Algenwachstum hatte, da sich viele Arten bei kleinen Schwankungen rasch an die veränderte Temperatur adaptieren können (SOEDER, STENGEL 1974). Der Einfluß der Strahlung müßte deshalb gut erkennbar sein.

Im Jahre 1975 war *Hydrurus foetidus* mit röhrenförmigem Habitus nach einer Schönwetterperiode häufig. Die Art erträgt in dieser Modifikation stärkere Lichtintensitäten als im Zottenstadium (HORNUNG 1959). Nach einer Schlechtwetterperiode 1976 waren ausschließlich *Hydrurus*-Zotten aufgetreten.

Starke Einstrahlung förderte das Wachstum der fädigen Algen *Tribonema gayanum* (hauptsächlich Stelle B), *Zygnema* sowie vermutlich auch von *Mougeotia* und *Spirogyra* (hauptsächlich Stellen C und D). Die entstandenen Algenwatten konnten jedoch eine Schlechtwetterperiode von 4 Wochen nicht ertragen und waren im Stadium fortgeschrittener Zersetzung.

3.33 Strömung

An den Stellen B und C schwankte die Fließgeschwindigkeit von wenigen Zentimetern bis zu etwa 1 Meter pro Sekunde; außerdem waren bei jeder Probenahme Regionen zu beobachten, wo die Strömungsgeschwindigkeit fast Null war. An solchen Orten waren *Mougeotia-*, *Spirogyra-* oder *Zygnema*-Fäden häufig, und es konnten auch Massenentwicklungen von Blaualgen und kokkalen Grünalgen auftreten. Während *Tetrasporopsis perforata* und *Tribonema gayanum* lediglich in schwach fließendem Wasser angetroffen wurden, wuchs *Hydrurus foetidus* auch bei starker Strömung intensiv. Im Gegensatz zu den von GESSNER (1955) gemachten Angaben wurden mehr Arten an den strömungsarmen Stellen gefunden als an den strömungsreichen.

4. Zusammenfassung

Im Schweizerischen Nationalpark wurden im Gebiet von Buffalora bis Il Fuorn verschiedene Algenbiozönosen untersucht (Abb. 1). Im Areal 1 (Abb. 2), dem Quellhorizont beim Wegerhaus, wurde der Einfluß von Abwasser, Licht und Strömung untersucht. Chemische und physikalische Daten zeigen (Tab. 1), daß die Stellen A und B des Quellhorizontes beim Wegerhaus abwasserbeeinflußt sind. An Stelle B schwankte die Abwasserkonzentration stark. Das Wasser der Stellen C und D war nährstoffarm. Abwasser förderte das Wachstum von Blau- und kokkalen Grünalgen und begünstigte die Massenentwicklung von *Tribonema gayanum* an Stelle B. *Hydrurus foetidus* und die Gattungen *Mougeotia, Spirogyra* und *Zygnema* gediehen nur bei geringen Nährstoffkonzentrationen.

Starke Einstrahlung hatte die Ausbildung der röhrenförmigen Modifikation von *Hydrurus foetidus,* üppiges Wachstum der fädigen Algen *Tribonema gayanum, Zygnema* sowie vermutlich von *Mougeotia* und *Spirogyra* zur Folge. Nach einer Schlechtwetterperiode traten ausschließlich Zotten von *Hydrurus foetidus* auf.

Im Gegensatz zu den Befunden anderer Autoren wurden an strömungsarmen Stellen mehr Arten gefunden als an strömungsreichen.

Prof. Dr. E.A. Thomas danke ich für wertvolle Anregungen, Dr. C. Örn für die Durchsicht des Manuskriptes und D. Livingstone B.Sc., M.S. für die Korrektur des Abstract.

Literatur

BADER C., 1977: Die Wassermilben des Schweizerischen Nationalparks. 3. Populationsdynamische Untersuchungen zweier hochalpiner Quellen. Ergeb. wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalpark 15: 1-127.

BEHRE K., WEHRLE E., 1942: Welche Faktoren entscheiden über die Zusammensetzung von Algengemeinschaften? Arch. Hydrobiol. 34: 1-23.

BETSCHART B., 1979: Die Verwendung von Biotesten zur Untersuchung des eutrophierenden Einflusses der Zürcher Abwässer auf die Limmat. Zürich (Aku-Fotodruck): 84 S.

BOESCH H., 1937: Geologie der zentralen Unterengadiner Dolomiten zwischen Ofenpasshöhe und V. Laschadura. Zürich (Börsigs Erben AG): 110 S.

DEUTSCHE EINHEITSVERFAHREN zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung, 1981: Lieferung 1-9. Weinheim (Verlag Chemie).

EIDG. DEP. INNERN, 1971: Richtlinien für Probenahmen und Normung von Wasseruntersuchungsmethoden. Bern.

GESSNER F., 1955: Hydrobotanik I. Energiehaushalt. 1. Aufl. Berlin (VEB Dt. Verl. Wiss.): 517 S.

HORNUNG H., 1959: Floristisch-ökologische Untersuchungen an der Echarz unter besonderer Berücksichtigung der Verunreinigung durch Abwässer. Arch. Hydrobiol. 55: 52-126.

JAAG O., 1938: Die Kryptogamenflora des Rheinfalls und des Hochrheins von Stein bis Eglisau. Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 14: 1-158.

KANN E., 1966: Der Algenaufwuchs in einigen Bächen Österreichs. Verh. Int. Ver. Limnol. 16: 646-654.

KANN E., 1978: Systematik und Ökologie der Algen österreichischer Bergbäche. Arch. Hydrobiol./ Suppl. 53: 405-643.

SCHANZ F., 1983: Zur Ökologie der Algen in Quellbächen des Schweizerischen Nationalparks (von Buffalora bis Il Fuorn). Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nat. Park 16: 45-138.

SOEDER C.J., STENGEL E., 1974: Physico-chemical factors affecting metabolism and growth rate. In: (Ed. STEWART W.D.P.): Algal physiology and biochemistry. 1. Aufl. Oxford (Blackwell): 989 pp.

THOMAS E.A., 1944: Versuche über die Selbstreinigung fliessenden Wassers; Beitrag zur Kenntnis der Saprobienstufen. Mitt. Lebensmittelunters. Hyg. 35: 199-218.

Adresse

Dr. F. Schanz
Hydrobiologisch-limnologische Station
Universität Zürich
Seestr. 187

CH-8802 Kilchberg

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Verbreitungsmuster in der Familie der Lemnaceae und ihre ökologische Deutung

Elias Landolt

The distribution area of different species of *Lemnaceae* correlates to some of the following climatic factors:

I. Number of days with mean temperature of at least 10 °C
II. Mean temperature of the three coolest months
III. Mean temperature of the three warmest months
IV. Aridity factor of Martonne ($i = \frac{\text{annual precipitation in mm}}{\text{annual mean temperature in °C + 10}}$)

The limiting role of these climatic factors is exemplified by the distribution of 6 species of *Lemnaceae: Lemna trisulca, Spirodela polyrrhiza, Lemna gibba, L. aequinoctialis, Wolffiella welwitschii, Wolffia australiana.* It has been shown that the limiting factors are in relation to some physiological characteristics: minimum and maximum growing temperature; ability to form turions; tolerance against cold temperatures; ability to use nutrients in low concentrations and tolerance against high concentrations of minerals. Competition between morphologically similar species is also an important factor for the distribution of the species.

Klima, Lemnaceae, Verbreitungsmuster.

1. Einführung

Die Familie der *Lemnaceae* (Wasserlinsen) umfaßt die kleinsten Blütenpflanzen der Erde; ihre Vertreter schwimmen auf oder knapp unter der Wasseroberfläche. Sie sind weltweit verbreitet und gruppieren sich in 4 Gattungen und 35 Arten (LANDOLT 1980).

Die Lemnaceen werden durch Bewegungen des Wassers, durch kleine Säuger und Amphibien und vor allem durch Vögel verbreitet. Da die Glieder (auch Turionen) relativ rasch austrocknen - je nach Art zwischen 20 Minuten und 2 1/2 Stunden (WOŁEK 1982) -, kann die Verbreitung meist nur über kürzere Strecken stattfinden (wenige Kilometer, nur in seltenen Fällen wohl über 100 km). Gegen Austrocknung widerstandfähig sind die Samen einzelner Arten. Für wenige Arten wie *Lemna aequinoctialis* oder *L. gibba,* die häufig Samen bilden, ist auf diese Weise eine Ausbreitung durch Vögel über weite Strecken denkbar; allerdings bleiben die Samen weniger oft als die Glieder am Gefieder der Vögel hängen. Für andere Arten, die äußerst selten blühen und noch viel seltener Früchte bilden, wie z.B. *Spirodela polyrrhiza, Lemna trisulca, L. minor,* ist diese Langstreckenausbreitung sehr unwahrscheinlich, aber, über Millionen von Jahren hinweg gesehen, nicht ganz unmöglich. Eine ebenfalls sehr geringe Wahrscheinlichkeit besteht, daß die Glieder auf irgendeine Weise unter hoher Luftfeuchtigkeit eingeschlossen bleiben (z.B. unter den Bauchfedern der Vögel) und, derart lebend, verfrachtet werden können. In den letzten 200-300 Jahren hat vor allem der Mensch die Arten über Kontinente verschleppt (mit Aquarienkulturen, Fischzuchten, Gartenteichen usw.). Die ursprüngliche Verbreitung ist deshalb für viele Arten kaum mehr feststellbar.

Heute gelten Lemnaceen oft als klimatisch wenig differenzierte Kosmopoliten. Indessen beruhen die Meldungen über ein klimatisch weit verbreitetes Vorkommen von Lemnaceen-Arten oft auf falschen Bestimmungen. Die folgenden Ausführungen, deren Grundlagen im Rahmen einer monographischen Bearbeitung der Familie zusammengestellt wurden, sollen am Beispiel von 6 Arten zeigen, daß jede Art ökologisch begrenzt und gut umschreibbar ist.

2. Material und Methoden

Nach Durchsicht von über 20 000 Herbarbelegen aus der ganzen Welt wurden Verbreitungskarten hergestellt und die Verbreitung mit dem Vorkommen von bestimmten Klimafaktoren verglichen. Die ungefähren Werte der Klimafaktoren wurden aus dem Atlas von WALTER u. LIETH (1967) herausgelesen. Dadurch war es möglich, Arealgrenzen von Lemnaceen mit bestimmten Faktoren zu korrelieren. Durch Messungen von Ionen-Konzentrationen in Gewässern mit und ohne Lemnaceen wurden im Gelände die Grenzen des Vorkomens von Lemnaceen gesucht. Schließlich konnten Literaturangaben und eigene Forschungsresultate über physiologische Grenzen für die einzelnen Arten zusammengetragen und mit den ökologischen Vorkommen verglichen werden.

3. Klimafaktoren und ihr Einfluß auf die Verbreitung

3.1 Grenzen der Anwendung

Bevor auf die einzelnen Klimafaktoren eingegangen wird, sollen noch kurz einige einschränkende Bemerkungen über die Beziehungen zwischen großklimatischen Faktoren und dem Verbreitungsareal von Lemnaceen angebracht werden:

I. Die Kenntnis der klimatischen Faktoren ist in verschiedenen Gebieten der Erde noch recht mangelhaft; die graphische Darstellung der Faktoren auf den Übersichts-Weltkarten kann kaum regionalen Besonderheiten und kleinflächigen Unterschieden Rechnung tragen.

II. Lokale Verhältnisse können für bestimmte Pflanzen günstiger oder weniger günstig sein als es den makroklimatischen Bedingungen entspricht. Beispielsweise ermöglichen lokal wärmere Wässer (warme Quellen, aus warmen Klimagebieten stammendes Flußwasser) bestimmten Arten das Auftreten, für die das allgemeine Klima sonst zu kalt wäre. Das gleiche gilt für dem Klima entsprechend zu kühle Gewässer. Aber auch die chemische Zusammensetzung eines Gewässers entspricht dann nicht dem allgemeinen Klima, wenn das Wasser aus einem trockeneren oder feuchteren Klimagebiet zufließt oder das vorherrschende Gestein einer Gegend übermäßig mineralreich oder mineralarm ist.

III. Da Lemnaceen leicht durch Vögel und durch den Menschen verbreitet werden, ist die Möglichkeit kurzzeitiger Einschleppung von Arten gegeben, für die das allgemeine Klima nicht oder nur während kürzerer Zeit günstig ist. Von den Herbarproben kann man nicht entscheiden, ob die Arten an einem Ort über lange Zeit vorhanden sind, oder ob es sich nur um momentane Vorkommen handelt. So kenne ich aus der Schweiz viele Herbarbelege von *Lemna gibba*, obwohl vom Klima her gesehen diese Art kaum mehr gedeihen kann und mîr hier auch kein Ort bekannt ist, wo *L. gibba* sich über längere Zeit hält.

IV. Die Konkurrenz ist auch bei Lemnaceen ein wichtiger begrenzender Faktor, der das Auftreten von Arten in klimatisch besiedelbaren Gegenden verhindern kann, wenn dort eine ähnliche, aber an die betreffenden Bedingungen besser angepaßte Art vorhanden ist (vgl. die Verbreitung von *Spirodela polyrrhiza*).

3.2 Für die Grenzen der Verbreitung wichtige Klimafaktoren und ihre ökologische Bedeutung

Für die Kennzeichnung der ökologisch-geographischen Grenzen der Lemnaceen erwiesen sich die folgenden 5 Faktoren als zweckmäßig.

I. Dauer der Mitteltemperaturen über 10 °C
II. Mittlere Wintertemperaturen
III. Absolute Tiefstwerte der Temperaturen
IV. Mittlere Sommertemperaturen
V. Martonn'scher Ariditätsfaktor $i = \frac{\text{Jahresniederschlagssumme in cm}}{\text{mittlere Jahrestemperatur in °C} + 10}$

Im folgenden soll versucht werden, die Bedeutung dieser Faktoren für die Begrenzung des Lemnaceen-Vorkommens zu erklären. Gleichzeitig sollen jene physiologischen Merkmale der Lemnaceen hervorgehoben werden, die für diese klimatischen Begrenzungen wenigstens teilweise verantwortlich sind.

Zu I. Dauer der Mitteltemperaturen über 10 °C (Abb. 1): Lemnaceen können in einem Klima nur dann überleben, wenn die Temperaturen für eine gewisse Zeit so hoch sind, daß sie sich genügend vermehren können, um die ungünstige Zeit mit genügend Gliedern zu überdauern, da jeweils nur ein kleiner Prozentsatz der Glieder überlebt. Diese Begrenzung gegenüber im Sommer zu wenig warmen Gebieten hängt mit der physiologischen Minimumtemperatur zusammen, unter der die betreffende Art sich langfristig gerade noch vermehren kann. Je höher diese Minimumtemperatur ist, desto längere Wärmeperioden benötigt die Pflanze, um sich in einer Gegend zu behaupten.

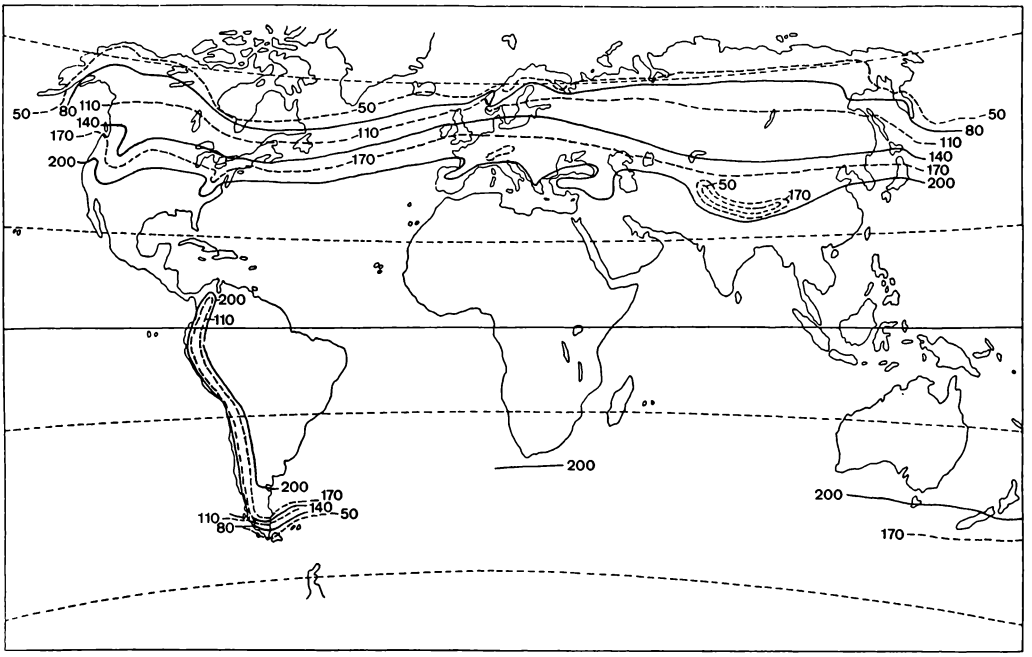


Abb. 1: Anzahl Tage mit Mitteltemperaturen über 10 °C.

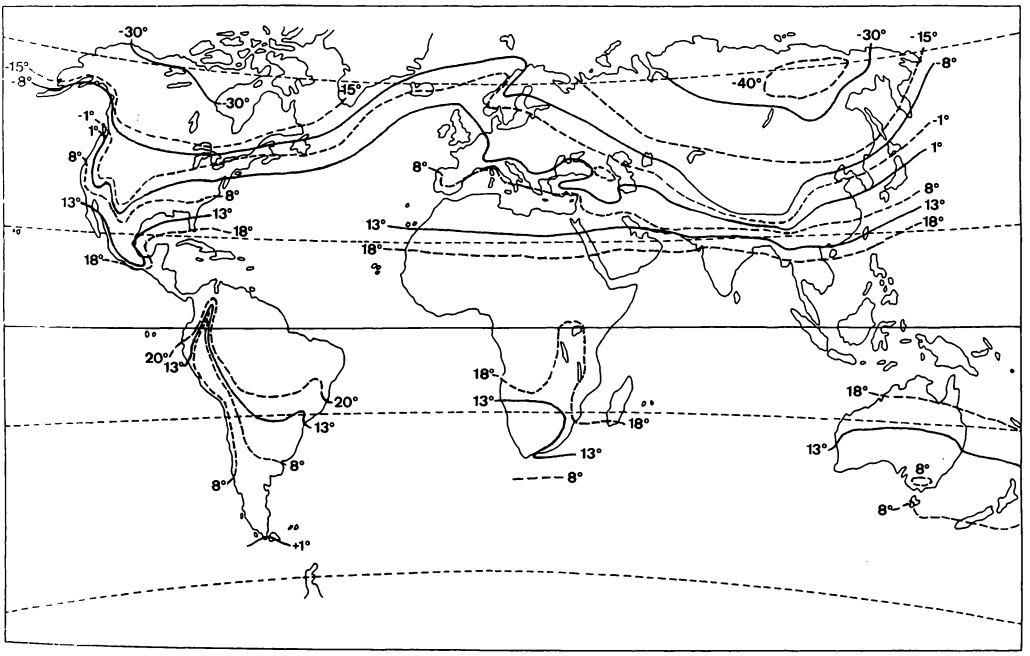


Abb. 2: Mitteltemperaturen der 3 kältesten Monate.

Zu II. Mittlere Wintertemperaturen (Abb. 2): Die mittleren Temperaturen der 3 kühlsten Monate (auf der Nordhalbkugel meist Dezember, Januar, Februar) begrenzen das Vorkommen gegen zu winterkalte Gebiete. Für diese Grenze spielt die Kälteresistenz eine Rolle; ferner ist wichtig, ob die Pflanze die Wintermonate an der Oberfläche oder am Grunde des Gewässers überdauert. Je tiefere Temperaturen noch ertragen werden, desto weiter rücken die Pflanzen gegen winterkalte Gebiete vor. Da nach bisherigen Literaturangaben keine der untersuchten Arten tiefe und lange Fröste ertragen kann, weichen Arten, die in winterkalten Gebieten wachsen, in die tieferen Schichten des Gewässers aus, wo die Temperaturen kaum unter 0 °C sinken. Turionen von *Wolffia arrhiza* ertragen beispielsweise nur 4-6 Tage -2 °C oder 10-16 Tage +1 °C (GODZIEMBA-CZYZ 1970), Turionen von *Spirodela polyrrhiza* wenige Tage -8 °C, aber mindestens 3 Monate -4 °C (HENSSEN 1954). Sofern die Art nicht ohnehin unter der Oberfläche flutet, bildet sie zum Ausweichen besondere, zu Boden sinkende Ruheknospen (Turionen) aus.

Zu III. Absolute Tiefstwerte der Temperaturen: Absolute Tiefstwerte sind nur dort begrenzend, wo bereits relativ hohe Wintertemperaturen vorhanden sind, aber trotzdem noch Fröste vorkommen. Nur wenige tropisch-subtropische Arten, die auch kurzfristig keine tiefen Temperaturen ertragen, werden von diesem Faktor betroffen (vor allem einige *Wolffiella*-Arten). Über die kurzfristige Temperaturtoleranz gegenüber kalten Temperaturen gibt es keine Untersuchungen.

Zu IV. Mittlere Sommertemperaturen (Abb. 3): Die mittleren Temperaturen der 3 wärmsten Monate (auf der Nordhalbkugel meist Juni, Juli und August) begrenzen das Vorkommen gegen zu warme Gebiete. Arten, die sich durch relativ tiefe Maximumtemperaturen (Höchsttemperaturen, unter denen die Pflanze langfristig gerade noch gedeihen kann) auszeichnen, fehlen in Gebieten mit relativ hohen mittleren Sommertemperaturen. Langfristige Maximumtemperaturen schwanken bei Lemnaceen zwischen 26 °C und 37 °C (LANDOLT 1957).

Zu V. Martonn'scher Ariditätsfaktor (Abb. 4): Der Ariditätsfaktor stellt die Niederschläge in eine Beziehung zur Temperatur und damit zur Verdunstung. Er korreliert deshalb besser mit dem allgemeinen Ionen-Gehalt der Gewässer als die Niederschlagssumme. Eine Auftrennung der Niederschlagsverhältnisse nach Jahreszeiten könnte diese Korrelation allenfalls noch verbessern, doch würde dann die Darstellung recht kompliziert. Der Martonn'sche Ariditätsfaktor begrenzt also die Vorkommen gegen zu nasse bzw. zu trockene Gebiete. Unter nassen Klimaverhältnissen sind die Gewässer für Lemnaceen zu oligotroph (nährstoffarm), unter trockenen Verhältnissen gibt es entweder keine oder nur periodisch austrocknende oder zeitweilig sehr salzreiche Gewässer, die das Lemnaceen-Wachstum beschränken.

Die ungefähren Grenzen der Lemnaceen gegenüber zu wenig Nährstoffen und zu konzentrierten Nährlösungen kennen wir aus einer Reihe von Untersuchungen. In Tab. 1 sind die Resultate von Gewässeranalysen zusammengestellt und nach Konzentrationsklassen von einigen wichtigeren Nährstoffen geordnet. Insgesamt wurden aus Nordamerika (LANDOLT, WILDI 1977; LANDOLT 1981) und aus Südostasien und Australien (LANDOLT n.publ.) 190 Gewässer mit Lemnaceen und 52 ohne Lemnaceen untersucht. Gewässer mit Lemnaceen sind im Unterschied zu solchen ohne Lemnaceen in den niederen Klassen kaum vertreten. Bei den Gewässern handelte es sich fast durchweg um ähnlich aussehende stehende Kleingewässer und Kanäle oder langsam fließende Bäche. Ausgesprochen salzige Gewässer wurden nicht analysiert. Die Gewässer ohne Lemnaceen stehen zu 75% mindestens für 1 Faktor in der niedersten Konzentrationsklasse, während es bei den Gewässern mit Lemnaceen gerade 9% sind. Aus verschiedenen Kulturversuchen kennen wir den ungefähren physiologischen Minimum-, Optimum- und Maximumbedarf einzelner Lemnaceen für bestimmte Nährstoffe (Tab. 2). Die angeführten Zahlen sind keine scharfen Grenzwerte, da die Versuche nicht langfristig genug durchgeführt wurden (in der Regel nur wenige Wochen) und die Werte auch von der übrigen Zusammensetzung der Nährlösung abhängig sind. Mit dem Minimum- und Maximumgehalt ist gerade noch ein geringes mehrwöchiges, mit dem Optimumgehalt ein kontinuierliches rasches Wachstum möglich. In Tab. 3 wird der physiologisch ermittelte Minimum- und Maximumbedarf der Lemnaceen verglichen mit den entsprechenden Grenzwerten in natürlichen Gewässern, bei denen noch Lemnaceen vorkommen. Die Grenzwerte für den Minimumbedarf sind in der Natur durchweg höher als im physiologischen Versuch (mit Ausnahme des Phosphors). Dies hängt wohl damit zusammen, daß die physiologischen Versuche nur kurzfristig, aber unter sonst optimalen Bedingungen unternommen wurden. In der Natur sind die Bedingungen in bezug auf viele andere Faktoren oft auch an der Grenze der Vermehrungsmöglichkeit.

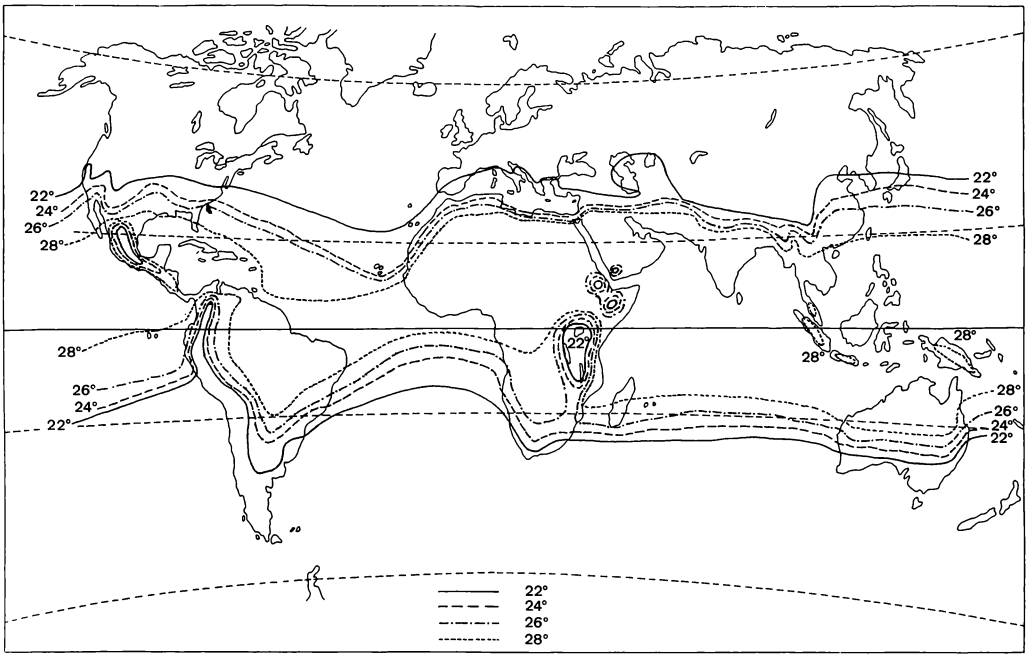


Abb. 3: Mitteltemperaturen der 3 wärmsten Monate.

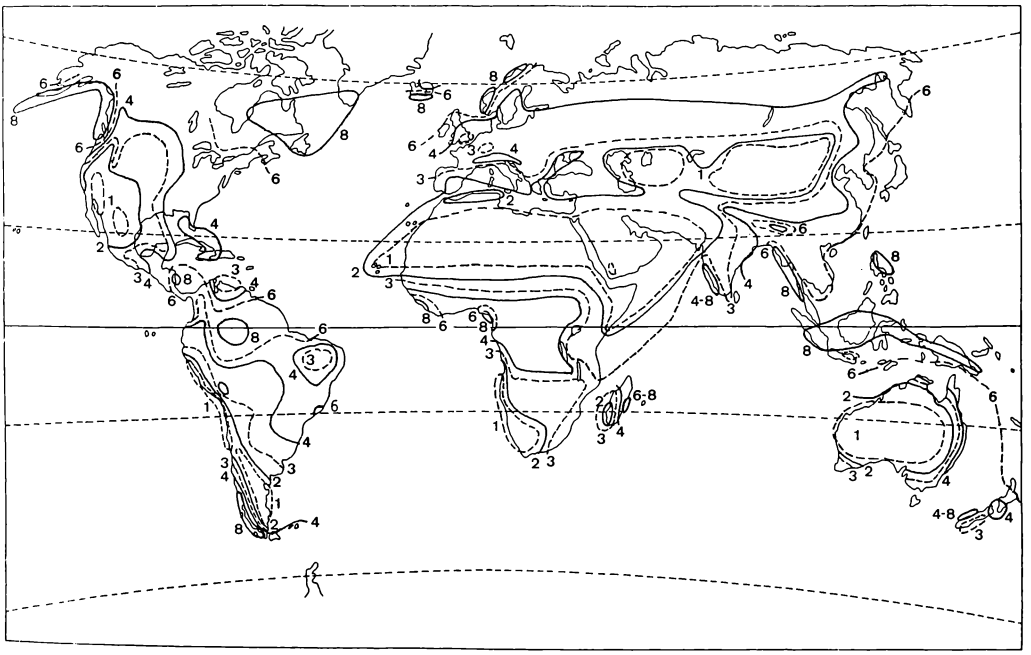


Abb. 4: Martonn'scher Aridităts faktor $i = \frac{\text{Jahresniederschlagssumme in cm}}{\text{mittlere Jahrestemperatur in °C + 10}}$

Tab. 1: Prozentuale Verteilung von Gewässerproben aus Nordamerika, Südostasien und Australien auf Konzentrationsstufen einiger Nährionen.

Nährionen in mg/l			Gewässer (190) mit Lemnaceen in %	Gewässer (52) ohne Lemnaceen in %
K	20	- 200	10	2
	2	- 20	82	52
	0.2	- 2	8	46
Ca	40	- 400	26	13
	4	- 40	70	57
	< 4		4	30
Mg		> 100	3	4
	10	- 100	45	30
	1	- 10	49	47
	< 1		3	19
N	4	- 40	4	0
	0.4	- 4	63	33
	0.04	- 0.4	31	44
	0.004	- 0.04	2	17
	< 0.004		0	6
P	1	- 10	6	0
	0.1	- 1	12	2
	0.01	- 0.1	31	41
	0.001	- 0.01	48	47
	< 0.001		3	10

Tab. 2: Minimale, optimale und maximale Konzentrationen an wichtigen Nährstoffen für *Spirodela polyrrhiza* in mg/l in einer ausgewogenen Nährlösung.

	Minimum	Optimum	Maximum
N	0.004[1]	14 - 350[1]	1000[3]
P	0.003[1]	0.4 - 55[1]	1500[3]
K	0.2[3]	10 - 800[3]	2000[3]
Ca	2.4[2]*	20 - 400[2]	2000[2]
Mg	0.04[2]	5 - 120[2]	1200[2]
Ca/Mg	0.05[2]	0.25 - 70[2]	> 70[2]

[1] nach LÜÖND (1980 n.publ.)
[2] nach ZIMMERMANN (1981)
[3] nach EYSTER (1966)
* bei gleichzeitig geringen Konzentrationen von Mg genügen 0.5 mg/l Ca.

Tab. 3: Vergleich der physiologischen Grenzwerte von *Spirodela polyrrhiza* für fünf Nährstoffe mit ökologischen Grenzwerten in stehenden Gewässern mit Lemnaceen.
1 physiologische Angaben
(nach EYSTER 1966; LÜÖND 1980 n.publ.; ZIMMERMANN 1981)
2 ökologische Messungen
(nach LANDOLT, WILDI 1977; LANDOLT 1981 n.publ.).

	Minimum		Maximum	
	1	2	1	2
K	0.2	1.3	2000	100
Ca	0.5	3.2	2000	168
Mg	0.04	0.8	1200	145
Ca/Mg	0.05	0.12	> 70	65
N	0.004	0.02	1000	16.9
P	0.003	0.000	1500	9.9

Zudem sind die Analysen Momentanaufnahmen und die Nährstoffe möglicherweise zu anderen Zeiten in größeren Mengen vorhanden. Der Phosphor schwankt sehr stark in Gewässern mit Lemnaceen (LÜÖND 1978), so daß ein zeitweises Fehlen dieses Stoffes nichts Absolutes aussagt. LÜÖND (1978) fand eine ungefähre untere Grenze des Phosphorgehaltes bei einem Jahresmittelwert von 0.001 mg/l. IVERSEN u. OLSON (1946) beobachteten bereits in Gewässern mit weniger als 0.015 mg P/l keine Lemnaceen mehr. Die anderen Faktoren mit Ausnahme des Stickstoffgehaltes schwanken weniger stark. Da der Calciumgehalt in Gebieten mit entsprechenden Gesteinen auch bei großem Niederschlagsreichtum in den Gewässern ziemlich hoch sein kann, sind es neben dem Phosphor vor allem das Kalium und das Magnesium, die in niederschlagsreichen Gebieten das Wachstum beschränken. Auffallend ist auf der anderen Seite, daß von den untersuchten Gewässern keines auch nur annähernd den physiologischen Maximumgehalt eines Nährstoffes erreicht. Mit Ausnahme von Mg wurde sogar das physiologische Optimum nirgends überschritten. Allerdings sind keine salzreichen Gewässer untersucht worden.

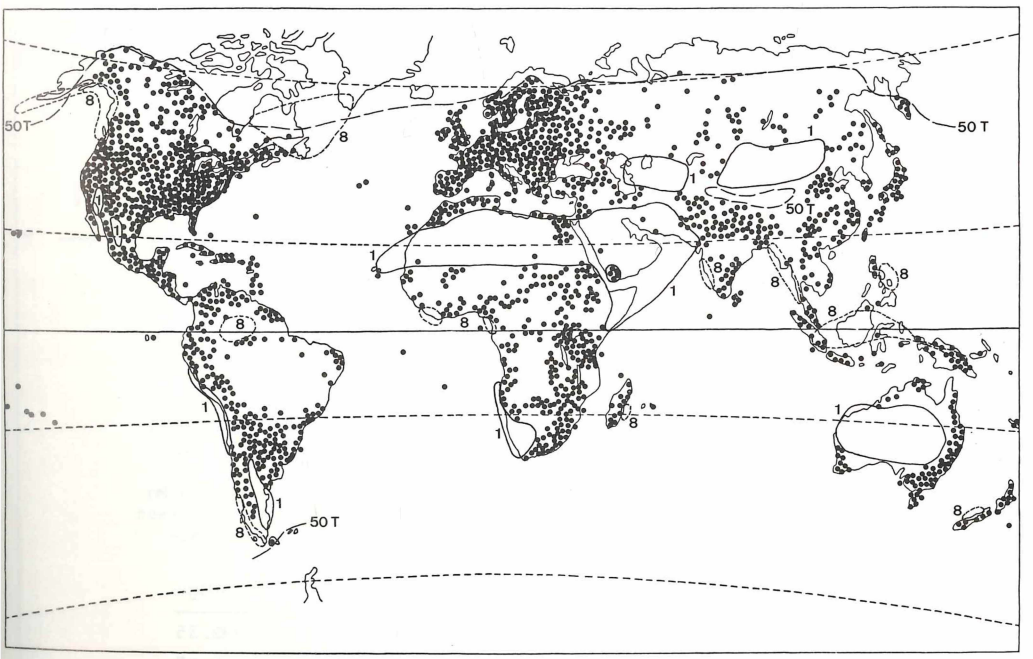


Abb. 5: Gesamtverbreitung der Familie der *Lemnaceae*.
50 T: Tage mit Mitteltemperaturen über 10 °C;
1 und 8: Martonn'sche Faktoren.

3.3 Die Verbreitung der *Lemnaceae* und einiger ausgewählter Arten

Wie wir aus Abb. 5 ersehen, sind für die Lemnaceen als Ganzes die folgenden Faktoren begrenzend:

I. 50 Tage mit mittleren Temperaturen über 10 °C

II. und III. ein Martonn'scher Faktor von 2 und 8.

In einigen Gebieten, in denen Lemnaceen eigentlich vorkommen sollten, sind auf der Karte Lücken vorhanden: Sibirien, Teile von Zentralafrika, Brasilien. Wie weit es sich hier nur um Sammlungslücken handelt, kann nicht eindeutig entschieden werden. Möglicherweise sind in den tropischen Gebieten die Böden über weite Strecken so an Nährstoffen verarmt, daß die dort vorhandenen Gewässer in ihrem Nährstoffgehalt einer humideren Klimazone entsprechen. Ähnliches wurde bereits für Gebiete mit sehr alten Böden in North Carolina aufgezeigt (vgl. LANDOLT 1981). Bei Vorkommen innerhalb zu trockener oder zu feuchter Gebiete handelt es sich um lokal abweichende Situationen.

Tab. 4: Ökologische Verbreitungsgrenzen von *Lemnaceae*.
Unterstrichen sind die für das Auftreten wahrscheinlich entscheidenden Grenzfaktoren.

	Vegetationsperiode (Tage > 10 °C)	mittlere Wintertemperatur (°C)	mittlere Sommertemperatur (°C)	Martonn'scher Ariditätsfaktor
Lemnaceae	> 50	> - 40	> 28	1 - 8
Lemna trisulca	> 50	> - 40	< 22	1 - 8 (2 - 6)
Lemna gibba	> 50	> - 1	< 26	1 - 4
Spirodela polyrrhiza	> 110	> - 40	> 28	2 - 8
Lemna aequinoctialis	> 170	> + 8 (-1)	> 28	1 - 8
Wolffiella welwitschii	365	> + 18	> 28	2 - 5
Wolffia australiana	> 200	> + 8	< 22	3 - 5

Tab. 5: Vergleich der physiologischen Maximumtemperaturen von 4 Lemnaceen-Arten mit den höchsten mittleren Sommertemperaturen, bei denen sie in der Natur noch auftreten, und der physiologischen Minimumtemperaturen mit der Anzahl Tage mit Mitteltemperatur über 10 °C, die zum Leben notwendig ist.
Maximum- und Minimumtemperaturen aus LANDOLT (1957).

	Maximumtemperatur (°C)	Sommertemperatur (°C)	Minimumtemperatur (°C)	Tage über 10 °C
Lemna trisulca	25-31	22	< 5	50
Lemna gibba	30-34	26	< 5	50
Spirodela polyrrhiza	37	> 28	10 -18	110
Lemna aequinoctialis	34-36	> 28	13.5-18	170

Tab. 6: Minimale Konzentrationen an 4 Nährstoffen (in mg/l) für 4 Lemnaceen-Arten, die noch mindestens 50% des maximalen Wachstums erlauben.
Werte für N und P nach LÜÖND (1980 u. n.publ.), für Ca und Mg nach ZIMMERMANN (1981). Die Werte sind nur Richtwerte, da fast nur Konzentrationsstufen, die sich in einem Faktor 5 unterscheiden, geprüft wurden.

	N	P	Ca	Mg
Lemna gibba	0.56	0.09	2.4	0.35
Spirodela polyrrhiza	2.8	0.09	2.4	0.07
(Lemna minor)	0.1	0.02	12.0	0.04
(Lemna minuscula)	0.02	0.02	2.4	0.04

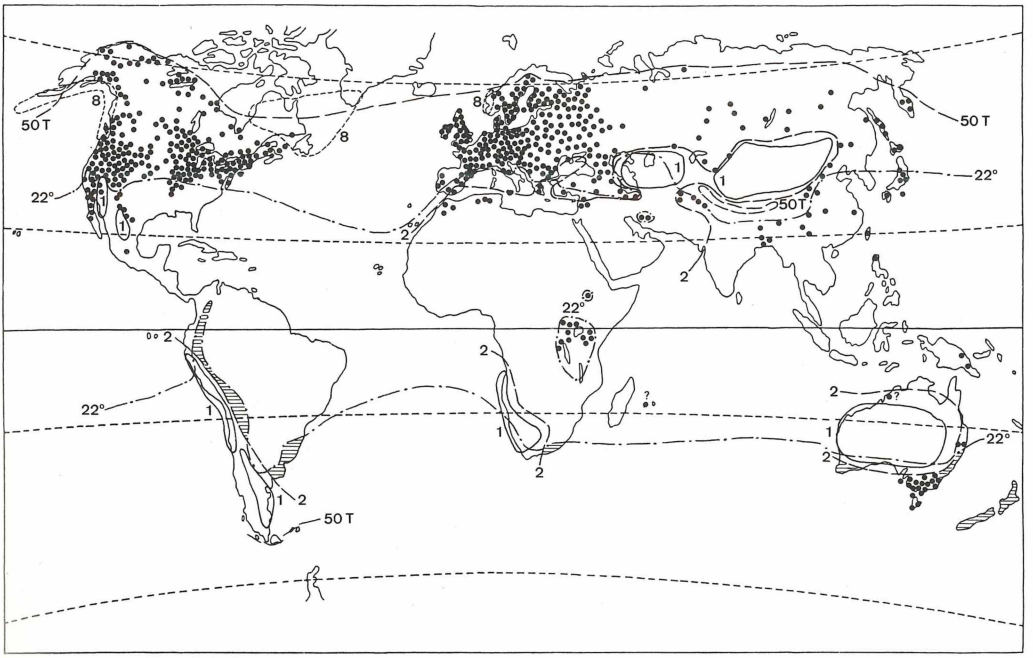


Abb. 6: Verbreitung von *Lemna trisulca*.
50 T: Tage mit Mitteltemperaturen über 10 °C;
22 °C: mittlere Sommertemperatur;
1, 2 und 8: Martonn'sche Faktoren.

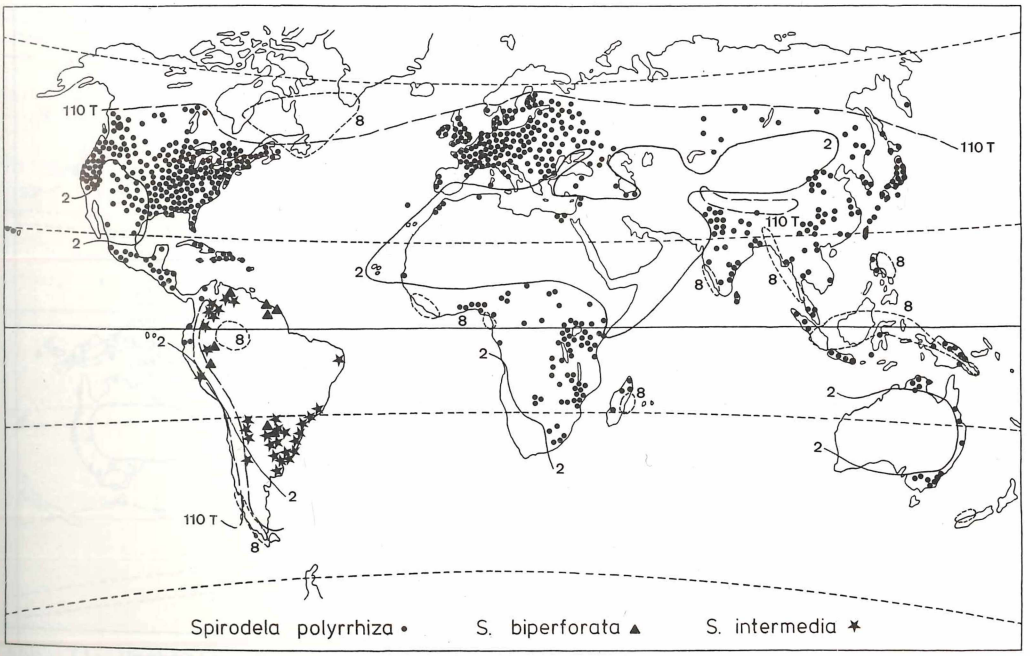


Abb. 7: Verbreitung von *Spirodela polyrrhiza*, *S. biperforata* und *S. intermedia*.
110 T: Tage mit Mitteltemperaturen über 10 °C;
2 und 8: Martonn'sche Faktoren.

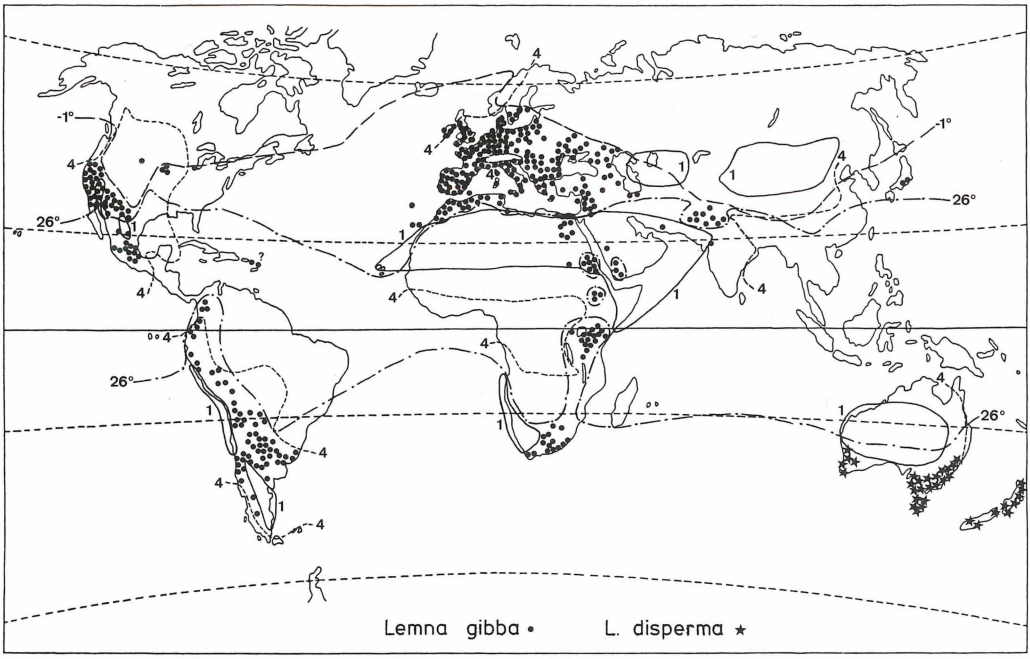


Abb. 8: Verbreitung von *Lemna gibba* und *L. disperma*.
?: sehr fragliche Vorkommen; -1 °C: mittlere Wintertemperatur;
26 °C: mittlere Sommertemperatur; 1 und 4: Martonn'sche Faktoren.

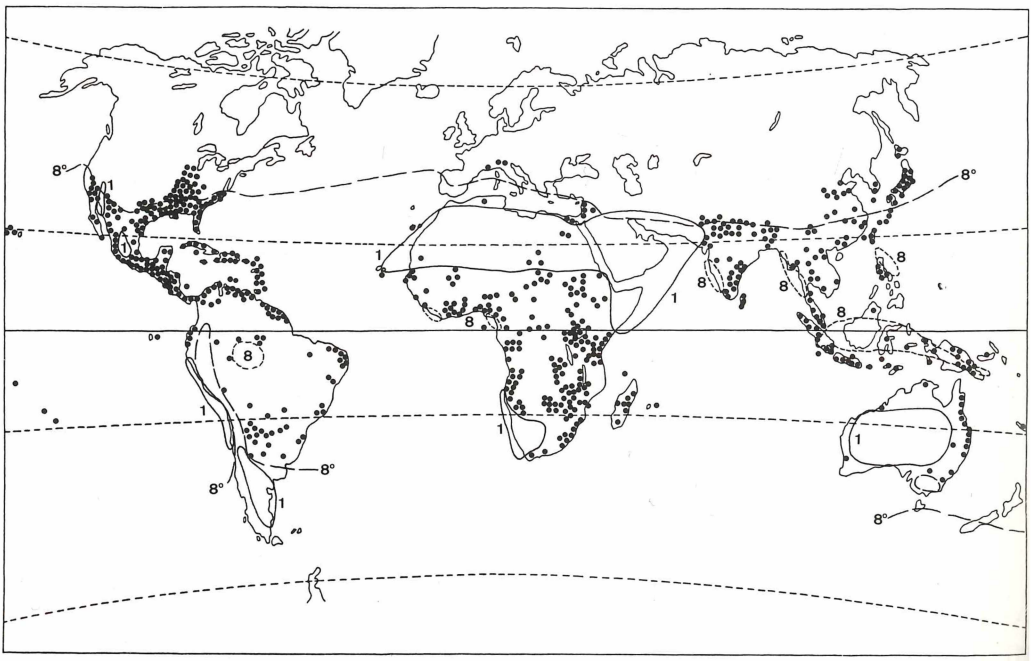


Abb. 9: Verbreitung von *Lemna aequinoctialis*.
8 °C: mittlere Wintertemperatur;
1 und 8: Martonn'sche Faktoren.

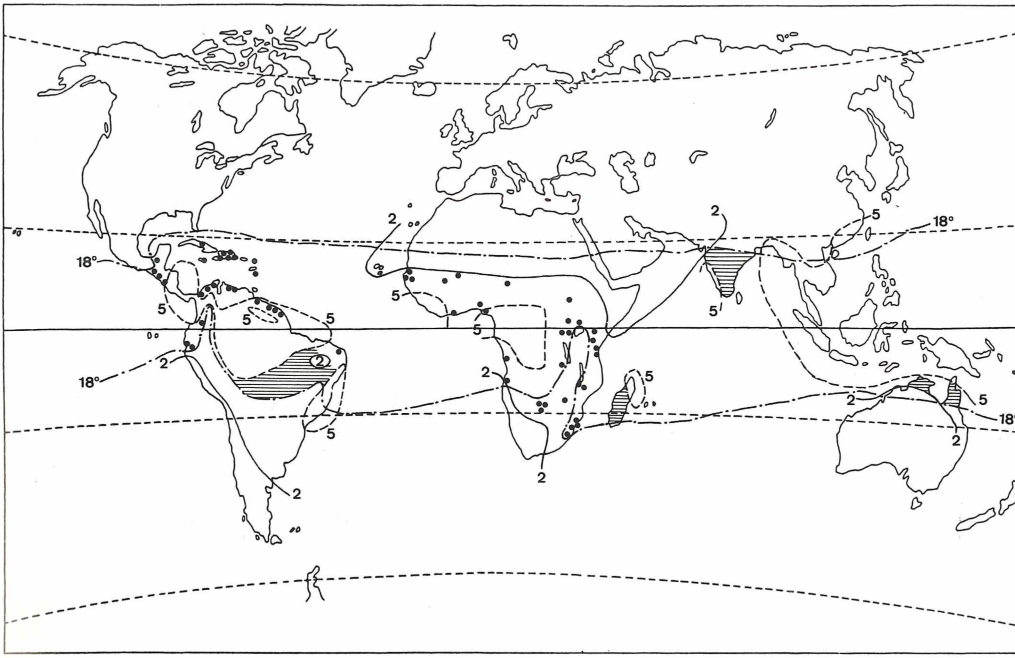


Abb. 10: Verbreitung von *Wolffiella welwitschii*.
18 °C: mittlere Temperatur der kühlsten 3 Monate;
2 und 5: Martonn'sche Faktoren; schraffiert: klimatisch günstige Gebiete, die nicht besiedelt wurden.

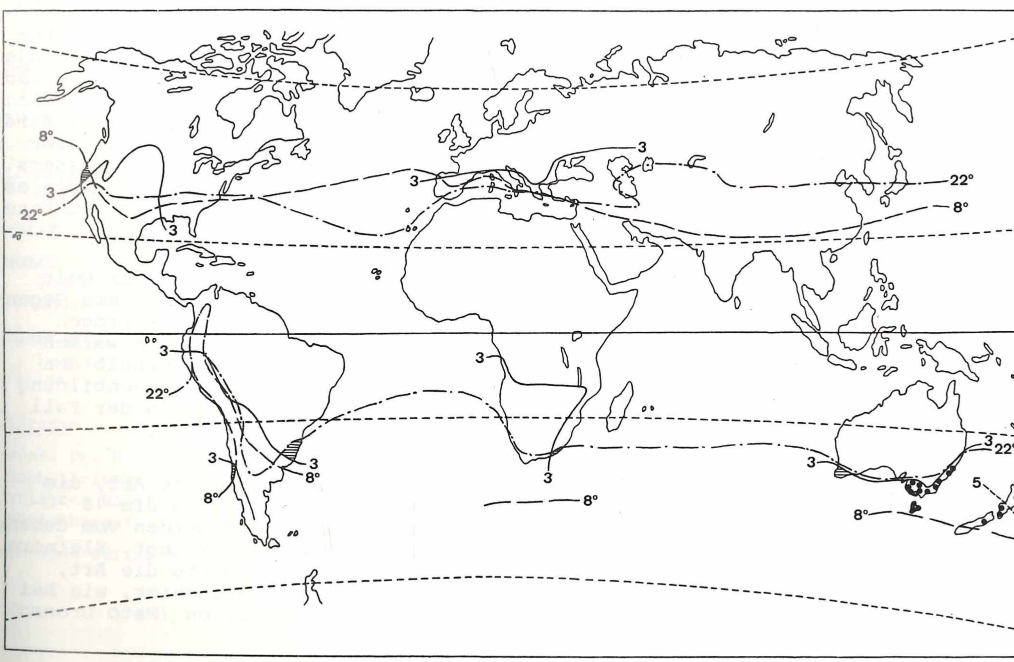


Abb. 11: Verbreitung von *Wolffia australiana*.
8 °C: mittlere Wintertemperatur; 22 °C: mittlere Sommertemperatur;
3 und 5: Martonn'sche Faktoren; schraffiert: klimatisch günstige Gebiete, die nicht besiedelt wurden.

Für einzelne Arten liegen die Grenzen enger (Tab. 4). Es soll im folgenden die Verbreitung von 6 Arten beispielhaft verglichen werden. Die Auswahl erfolgte so, daß ein möglichst repräsentativer Querschnitt durch die Verbreitungsmuster innerhalb der Familie aufgezeigt wird (für andere europäische Arten: *Lemna minor, Wolffia arrhiza* vgl. LANDOLT 1982). Daß auch bei diesen Grenzen die physiologischen Merkmale eine Rolle spielen, geht aus den Tab. 5 u. 6 hervor. Die Verbreitung der einzelnen angeführten Arten soll kurz noch erläutert werden.

Lemna trisulca (Abb. 6) ist eine holarktische Art der kühl gemäßigten Klimazonen. In Afrika, Südostasien und Australien besiedelt sie auch klimatisch günstige Gebiete der Südhemisphäre. Die beiden angegebenen Grenzwerte des Martonn'schen Faktors 1 und 8 dürften zu weit gefaßt sein. Diese Grenzen wurden aus der Verbreitung in Nordamerika (LANDOLT 1981) herausgelesen. Die Vorkommen dort in den trockeneren Gebirgen dürften wohl meist auf lokal günstigere Wasserverhältnisse zurückzuführen sein. Nach der Gesamtverbreitung entsprechen die Grenzen 2 und 6 den Verhältnissen besser. In der Schweiz liegt z.B. die Begrenzung gegen zu feuchte Gebiete bei 110-120 cm Niederschlägen im Jahr bei etwa 8 °C Mitteltemperatur. Die Art hat die klimatisch mögliche Verbreitung fast fanz realisiert. Ausnahmen sind wenige, flächenmäßig kleine und weit vom nächsten Vorkommen abgelegene Gebiete in Südamerika, Südafrika und Neuseeland. Außerhalb der 22 °C-Grenze wächst *Lemna trisulca* fast ausschließlich in kühleren Gebirgen.

Spirodela polyrrhiza (Abb. 7) ist die Art der Lemnaceen mit der weitesten Verbreitung. Ursprünglich wohl in den tropisch-subtropischen Gebieten Südamerikas entstanden, hat ihr die Fähigkeit der Turionen (Winterknospen)-Bildung das Vordringen in winterkühle Gegenden ermöglicht. Einzelne Vorkommen in ariden Gebieten sind durch lokal erhöhte Niederschläge (Gebirge) sowie durch Fremdwasser aus feuchteren Gegenden (unteres Nilgebiet) bedingt. Die Art hat fast alle ihr möglichen Standorte auf der Erde besiedelt mit Ausnahme von einzelnen Inseln (z.B. Neuseeland) und von großen Teilen Südamerikas. Dort bleibt sie auf den Nordwesten beschränkt, wohl deshalb, weil dort 2 nah verwandte Arten *(S. intermedia, S. biperforata)* vorkommen, denen gegenüber sie offenbar zu wenig konkurrenzfähig ist.

Lemna gibba (Abb. 8) meidet winterkalte und sommerheiße Gebiete und hat ihren Schwerpunkt in mediterranen Klimazonen. Auch diese Art hat fast ihr gesamtes klimatisch mögliches Gebiet besetzt. In Australien wird sie durch eine morphologisch zwischen *L. gibba* und *L. minor* stehende Art *(L. disperma)* abgelöst, die nach ihrer Verbreitung offenbar weniger hohe Temperaturen verträgt als *L. gibba* (24 °C statt 26 °C Sommertemperaturen). Im mittleren Nordamerika kommt *L. gibba* nur sehr lokal vor, wahrscheinlich wegen der Konkurrenz von *L. obscura (L. turionifera* und *L. minor)*. In einzelnen Gebieten dringt *L. gibba* in aride und sehr warme Zonen vor (z.B. unteres Niltal), wobei aber die Temperaturen des Wassers dort wahrscheinlich kühler und die Salzkonzentrationen weniger hoch sind als es dem Klima entspricht. Möglicherweise überdauert *L. gibba* dort auch die trockene und warme Jahreszeit in Samenform.

Lemna aequinoctialis (Abb. 9) ist eine in den Tropen und Subtropen sehr weit verbreitete Art. Durch Reiskulturen konnte sie ihr Areal in winterkältere Gegenden (China, Japan, Südeuropa, Mississippital) ausweiten. Die Samen ertragen kühlere Wintertemperaturen als die Glieder; sie werden aber nur unter warmen Temperaturen gebildet und keimen sofort wieder aus. Die Art kann deshalb den Winter nur in Samenform überdauern, wenn das Gewässer während der Samenbildung austrocknet (spätestens im September), was vor allem in Reisgebieten der Fall ist.

Wolffiella welwitschii (Abb. 10) ist eine amphiatlantisch-tropische Art, die keine kühleren Temperaturen erträgt. In Botswana überschreitet sie die 18 °C-Winterisotherme nach Süden. Die dort vorkommenden Sumpfgebiete werden vom Cubango/Okovango gespeist, der wärmeres Wasser aus tropischen Gebieten bringt. Kleinere, klimatisch günstige Gebiete in Indien und Nordostaustralien konnte die Art, offenbar wegen der zu großen Entfernungen, nicht besiedeln. Auch hier, wie bei der Gesamtverbreitung der Lemnaceen, fällt die Lücke in Brasilien (Mato Grosso) auf.

Wolffia australiana (Abb. 11) ist eine australische Art der ozeanisch gemäßigten Klimazone. Ähnliche wintermilde und sommerkühle Gebiete sind nur in wenigen voneinander sehr weit entfernten und flächenmäßig kleinen Gebieten vorhanden (Südafrika, Nordostargentinien, Kalifornien), die nicht besiedelt werden.

4. Folgerungen

Die Darlegungen sollen nachweisen, daß sich Lemnaceen-Arten recht gut in ihrer Verbreitung klimatisch charakterisieren lassen. Wir können Arten erkennen, die heute fast ihr gesamtes klimatisch mögliches Vorkommen einnehmen; es sind vor allem solche mit relativ weiter klimatischer Amplitude *(Spirodela polyrrhiza, Lemna trisulca, L. gibba, L. aequinoctialis)*. Arten mit engerer klimatischer Begrenzung bleiben infolge zu großer Distanzen zwischen besiedelbaren Gebieten geographisch beschränkt (z.B. *Wolffia australiana, Wolffiella welwitschii)*. Auch die Konkurrenz von ähnlichen Arten kann die weitere Ausbreitung verhindern (z.B. *Spirodela biperforata* und *S. intermedia* begrenzen das Vorkommen von *S. polyrrhiza* in Südamerika). Da die physiologischen Merkmale der Lemnaceen nur unvollständig bekannt sind, lassen sich die begrenzenden klimatischen Faktoren nur andeutungsweise mit physiologischen Eigenschaften der Arten in Beziehung bringen.

Literatur

EYSTER C., 1966: Optimization of the physiological activity (growth rate) of the giant duckweed, Spirodela polyrrhiza. Final report. Monsanto Res. Corp. Dayton Lab., Dayton, Ohio: 200 pp. [Polykopie].

GODZIEMBA-CZYZ J., 1970: Vegetative and resting forms of Wolffia arrhiza. II. Anatomy, physical and physiological properties. Acta Soc. Bot. Pol. 39: 421-444.

HENSSEN A., 1954: Die Dauerorgane von Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. in physiologischer Betrachtung. Flora 141: 523-566.

IVERSEN J., OLSON S., 1946: Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers. Bot. Tidskr. 46: 136-145.

LANDOLT E., 1957: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 67: 271-410.

LANDOLT E., WILDI O., 1977: Ökologische Felduntersuchungen bei Wasserlinsen (Lemnaceae) in den südwestlichen Staaten der USA. Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 44: 104-146.

LANDOLT E., 1980: Key to the determination of taxa within the family of Lemnaceae. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 70: 13-21.

LANDOLT E., 1981: Distribution pattern of the family Lemnaceae in North Carolina. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 77: 112-148.

LANDOLT E., 1982: Distribution pattern and ecophysiological characteristics of the European species of the Lemnaceae. Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 49: 127-145.

LÜÖND A., 1978: Unterschiedliche Nährstoffansprüche nahverwandter Arten und ihre ökologische Bedeutung. Diplomarbeit (Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel): 84 S. [Polykopie].

LÜÖND A., 1980: Effects of nitrogen and phosphorus upon the growth of some Lemnaceae. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 70: 118-141.

WALTER H., LIETH H., 1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena (Fischer).

WOŁEK J., 1982: Assessment of the possibility of exoornithochory of duckweeds (Lemnaceae) in the light of researches into the resistance of these plants to desiccation. Ekol. Polska 29: 405-419.

ZIMMERMANN A., 1981: Einfluß von Calcium und Magnesium auf das Wachstum von mitteleuropäischen Lemnaceen-Arten. Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 48: 120-160.

Adresse

Prof. Dr. Elias Landolt
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstr. 38

Ch-8044 Zürich 7

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Ackerwildkraut-Gesellschaften als Indikatoren für Nutzungsintensitäten im Raum Ingolstadt

Annette Otte

Most of the weed-communities are degraded by a high impact on filds. Therefore these communities can no longer be used for the determination in the classical phytosociological way. So it is necessary to classify the fragments of weed-communities for a practicable interpretation of the cultivation management.
Together with other disciplines the ecological landscape study 'Ingolstadt' has investigated the weed-communities in a typical rural area. They were documented in sociological vegetation tables. On this basis the plant communities are evaluated on a scale of five categories. Since a specific evaluation number can be assigned to each field area, all data existing for one field can be connected and statistically validated. This classification of the weed-communities allows a description of the degree of impact on fields under various agrarian conditions.

Bewertung, Bioindikatoren, Unkrautgesellschaft.

1. Einführung

Im Rahmen eines interdisziplinären Forschungsvorhabens 'Landschaftsökologische Modelluntersuchung Ingolstadt' wurden auch die Ackerwildkraut-Gesellschaften des Gebietes bearbeitet. Bei der Auswertung der Geländedaten wurden folgende Gesichtspunkte besonders berücksichtigt:

- wie sind die Ackerwildkraut-Gesellschaften in einer intensiv ackerbaulich genutzten Landschaft ausgebildet
- mit welcher Wirksamkeit werden sie durch extensive und intensive Bewirtschaftung geprägt und
- wie lassen sich Qualität und Verbreitung von Ackerwildkraut-Gesellschaften bewerten, um Kriterien zu bekommen, von denen sich der Belastungsgrad auf Ackerflächen ableiten läßt.

2. Methoden

Für die flächendeckende Aufnahme der Ackerwildkraut-Gesellschaften wurden zwei Flurkarten (M 1 : 5000) in einer Distanz von 8-12 km südlich von Ingolstadt ausgewählt. Die Gemeinden Freinhausen (NW 24-5) und Adelshausen (NW 25-6) liegen im Tertiären Hügelland und stellen einen Ausschnitt aus einer intensiv ackerbaulich genutzten Landschaft dar.

2.1 Erhebungsmethoden

In der Vegetationsperiode 1980 wurden sämtliche Anbauflächen auf den obenerwähnten Flurkarten mit einer für den Bestand repräsentativen pflanzensoziologischen Aufnahme dokumentiert. Die Aufnahmen wurden nach der Methode von BRAUN-BLANQUET 1964 durchgeführt; um ein vollständiges Artenspektrum zu erhalten, wurden die Flächen jeweils zweimal aufgesucht. Die Größe der Aufnahmeflächen schwankte zwischen 100 und 800 m^2; Feldränder wurden in die Aufnahmeflächen nicht mit einbezogen. Insgesamt wurden ca. 900 Flächen dokumentiert. Die Ackerwildkraut-Gesellschaften wurden in ihren Gradienten von vollständig ausgebildeten Assoziationen bis hin zu Fragment-Gesellschaften, die nur noch aus Begleitern bestehen, geordnet.

2.2 Bewertungskriterien

Um Faktoren, die für die Ausprägungen von Ackerwildkraut-Gesellschaften verantwortlich sind, analysieren und darstellen zu können, und um Aufnahmematerial aus verschiedenen Gemeinden oder Naturräumen vergleichbar zu machen, wurden die Ausprägungen der Ackerwildkraut-Gesellschaften bewertet. Da spezifische ökologische Trennarten-Gruppen (z.B. Assoziations-Kennarten) sehr empfindlich gegen Standortsveränderungen reagieren, ist es möglich, das Vorhandensein bzw. Fehlen von Trennartengruppen qualitativ einzustufen.

Bei der Erstellung der Bewertungsstufen wurden pflanzensoziologische Kriterien zugrunde gelegt, da sie fixiert und nachvollziehbar sind (OBERDORFER 1982). Flächen im Assoziationsrang wurden mit 5 bewertet; d.h. die Gesellschaften wurden nach dem abnehmenden Grad ihrer Vollkommenheit (ERZ 1978) bewertet.

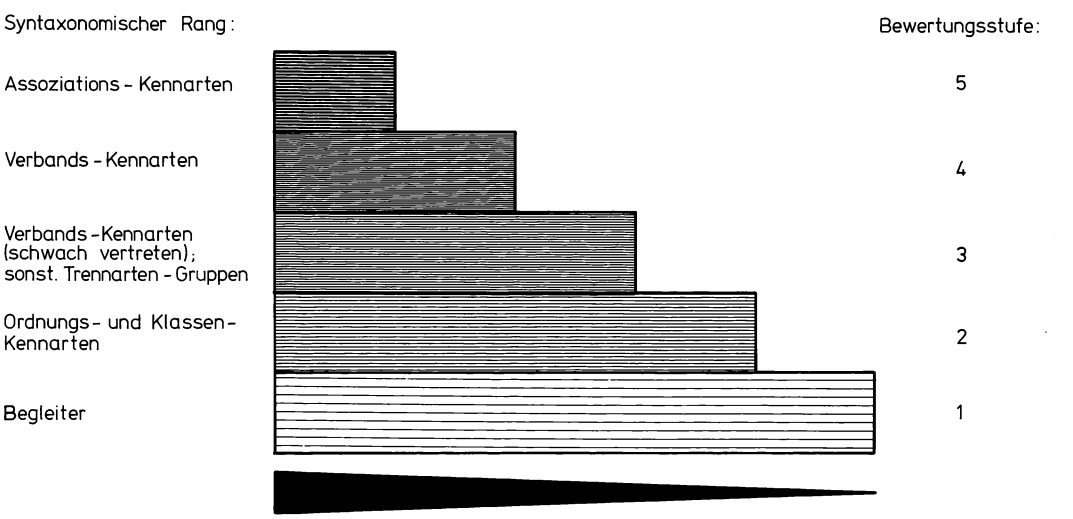


Abb. 1: Bewertungsstufen für Ackerwildkraut-Gesellschaften nach pflanzensoziologischer Hierarchie.

3. Bodenbedingte Voraussetzungen und ackerbauliche Nutzung im Tertiären Hügelland

Am Beispiel der Gemeinden Freinhausen und Adelshausen im Tertiären Hügelland soll aufgezeigt werden, mit welcher Wirksamkeit verschiedene Faktoren die Ausbildungen der Ackerwildkraut-Gesellschaften prägen und welche Faktoren für ihre Seltenheit und Häufigkeit verantwortlich sind.

Die landwirtschaftliche Nutzungsweise in einem Naturraum bestimmt den Flächenanteil an anthropogenen Pflanzengesellschaften, zu denen die Ackerwildkraut-Gesellschaften in besonderem Maße zu zählen sind. Die Böden eines Gebietes bestimmen das Kulturpflanzenspektrum und damit den Anteil der Ackerwildkraut-Gesellschaften in Halm-, Blatt- und Sonderkulturen. Das Ausmaß der Nutzungsintensität der bäuerlichen Bewirtschaftungsweise bestimmt die Zusammensetzung der einzelnen Ackerwildkraut-Gesellschaften auf dem Feld.

3.1 Bodenbedingte Voraussetzungen in Freinhausen und Adelshausen

Das Tertiäre Hügelland mit seinen Sand-, lehmigen Sand- und Lehmböden zählt zu den traditionellen Ackerbaugebieten Bayerns. In den Gemeinden Freinhausen und Adelshausen herrscht die typische Dreigliederung dieser Landschaft vor: "Wiesen im Tal, Felder an den Hängen und Wald auf Kuppen und Steilhängen" (MEYNEN, SCHMITHÜSEN 1962). Die Gemeinden Freinhausen und Adelshausen unterscheiden sich in der Qualität ihrer Ackerstandorte. Einer pleistozänen Lößlehm-Einwehung (von SW) verdankt Freinhausen seine Fruchtbarkeit; die Bodenkarte (Reichertshofen 7334; 1 : 25 000) weist die Böden als Löß-Rendzinen und Lößlehm-Braunerden aus; Adelshausen lag im Windschatten der Lößanwehung und besitzt daher überwiegend ± saure sandige Braunerden auf Molasseablagerungen. An Hand der Bodenartenverteilung in den beiden untersuchten Kartenblättern, die der Reichsbodenschätzung (1 : 5000) entnommen wurde, wird besonders deutlich, daß Freinhausen über die besseren Böden verfügt (Abb. 2).

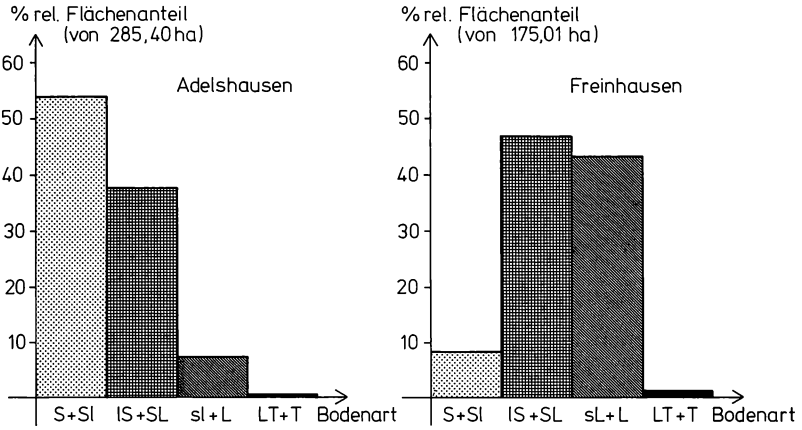


Abb. 2: Verteilung der Bodenarten in den Gemeindeausschnitten von Freinhausen und Adelshausen.

Tab. 1: Bodenarten- und Anbau-Verteilung in Freinhausen und Adelshausen

Boden-art / Anbau	Freinhausen S+Sl (ha)	lS+SL (ha)	sL+L (ha)	LT+T (ha)	Summe (ha)
Winterweizen	2.91	17.14	27.27	0.43	47.75
Winterroggen	1.14	4.33	1.26	-	6.73
Wintergerste	2.59	7.61	1.72	-	11.92
Sommergerste	2.69	9.64	12.57	-	24.90
Hafer	0.56	8.87	7.80	0.38	17.61
Sommerroggen	-	-	0.12	-	0.12
Kartoffeln	1.57	5.29	3.49	-	1o.35
Rüben	0.32	3.17	3.95	0.08	7.52
Mais	2.70	25.98	18.20	1.23	48.11
Summe (ha)	14.48	82.03	76.38	2.12	175.01

Boden-art / Anbau	Adelshausen S+Sl (ha)	lS+SL (ha)	sL+L (ha)	LT+T (ha)	Summe (ha)
Winterweizen	3.21	4.68	2.63	9.1	11.57
Winterroggen	31.36	9.37	3.33	-	44.06
Wintergerste	12.09	5.74	-	-	17.83
Sommergerste	15.42	6.66	0.78	0.36	23.22
Hafer	11.92	9.46	3.62	-	25.20
Sommerroggen	0.58	-	-	-	0.58
Kartoffeln	52.78	44.70	2.60	-	100.61
Rüben	3.37	4.63	0.43	-	8.43
Mais	23.92	21.52	7.44	0.75	53.90
Summe (ha)	154.07	107.54	20.83	1.41	285.40

3.2 Ackerbauliche Nutzung in Freinhausen und Adelshausen 1980

Entsprechend den unterschiedlichen Ackerstandorten ist auch die Nutzung in den beiden Gemeinden verschieden: Auf den fruchtbaren lehmigen Böden der Gemeinde Freinhausen wird hauptsächlich Winter-Weizen und Mais angebaut, auf den leichten sandigen Böden in Adelshausen vor allem Kartoffeln, dazu auch Mais. Aus Tab. 1 ist ersichtlich, daß die Kulturarten eine an die Bodenarten gebundene Verbreitung haben; um die Erträge zu optimieren, wird überwiegend standortsgerechter Anbau betrieben. Vom Schwergewicht des Anbaus in einer Gemeinde lassen sich Rückschlüsse auf Bodengüte und Erträge ziehen. Der zu erwartende monetäre Ertrag bestimmt den Betriebsmittelaufwand auf einer Ackerfläche. Da der Ertrag innerhalb des Kulturpflanzenspektrums verschieden ist, sind z.B. auch die Schadensschwellen bei der Verkrautung unterschiedlich (GARBURG 1974). Die Schadensschwelle ist von der wirtschaftlichen Bedeutung einer Kulturart in einer Gemeinde (Naturraum etc.) abhängig; auf dem bevorzugten Anbau (oder auf Sonderkulturen) lastet also der stärkste Bewirtschaftungsdruck. Für die Ackerwildkraut-Gesellschaften bedeutet dies, daß sie in Kulturen untergeordneter wirtschaftlicher Bedeutung weniger intensiv bekämpft werden.

3.3 Veränderungen in Betriebsorganisation und Anbaugefüge (1950-1980)

Nach 1950 setzte in Deutschland eine Umstrukturierung in der Landwirtschaft ein, die die vielförmige Ackernutzung ablöste und zum spezialisierten Feldbau überging (BACHTHALER 1979). Gleichzeitig vollzog sich damit auch eine soziale Umschichtung in der ländlichen Bevölkerungsstruktur. Im Zeitraum von 1949-1977 ist die Zahl der Landwirte (bei gleicher Bewirtschaftungsfläche) in Freinhausen um 23% und in Adelshausen um 11% gesunken; die mittlere Hofgröße ist in Freinhausen von 9 auf 11 ha und in Adelshausen von 13 auf 15 ha gestiegen. Durch Zusammenlegungen verringerte sich in den Gemarkungen die Anzahl der Ackerparzellen und damit auch die Anzahl der individuellen Bewirtschaftungsverfahren, die für die Vielfalt der Ausbildungen von Ackerwildkraut-Gesellschaften mitverantwortlich sind (Abb. 3).

Mit den verbesserten Bewirtschaftungsbedingungen veränderten sich auch traditioneller Anbau und Fruchtfolgen (Abb. 5). 1950 war Winterroggen in Freinhausen mit 27% und in Adelshausen mit 37% das am häufigsten angebaute Getreide. Durch zunehmenden Mineraldüngereinsatz wurde die Weizenanbaufläche zu Lasten des Roggenanbaus ausgedehnt; in Freinhausen wurden 1977 nur noch auf 7% der Ackerfläche Roggen angebaut und in Adelshausen auf 23.3%.

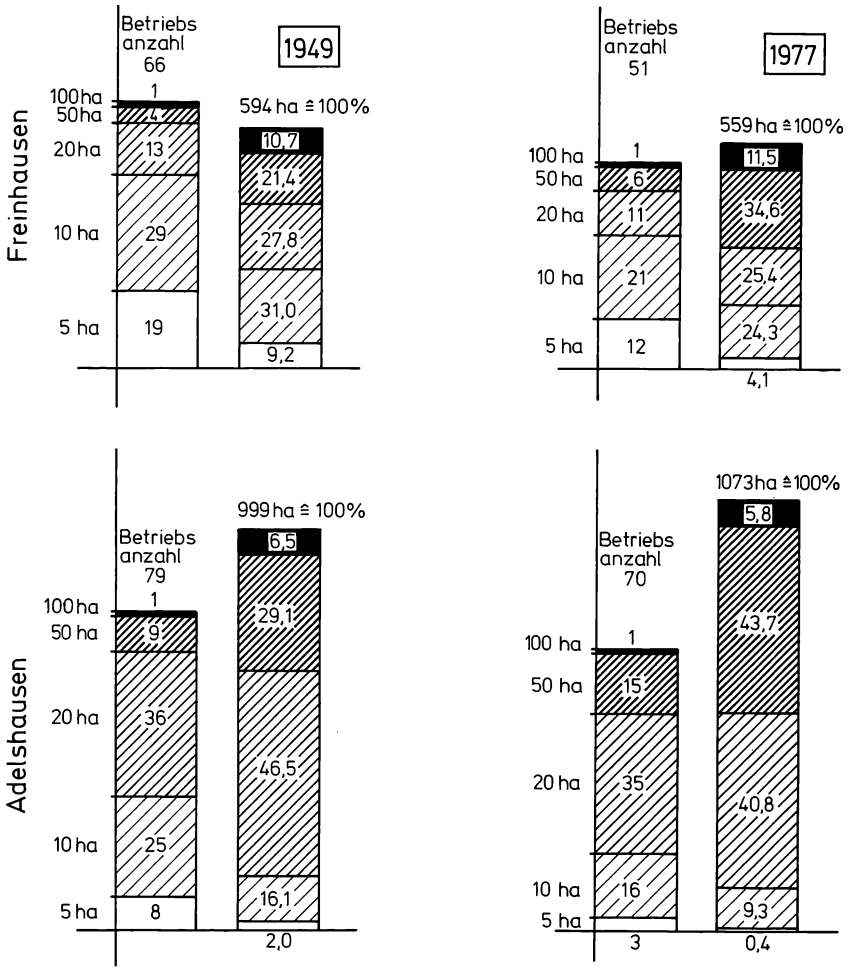


Abb. 3: Anteil der Betriebsgrößenklassen an der Landnutzung in Freinhausen und Adelshausen von 1949-1977.
Zusammengestellt nach Daten des Bayerischen Statistischen Landesamtes.

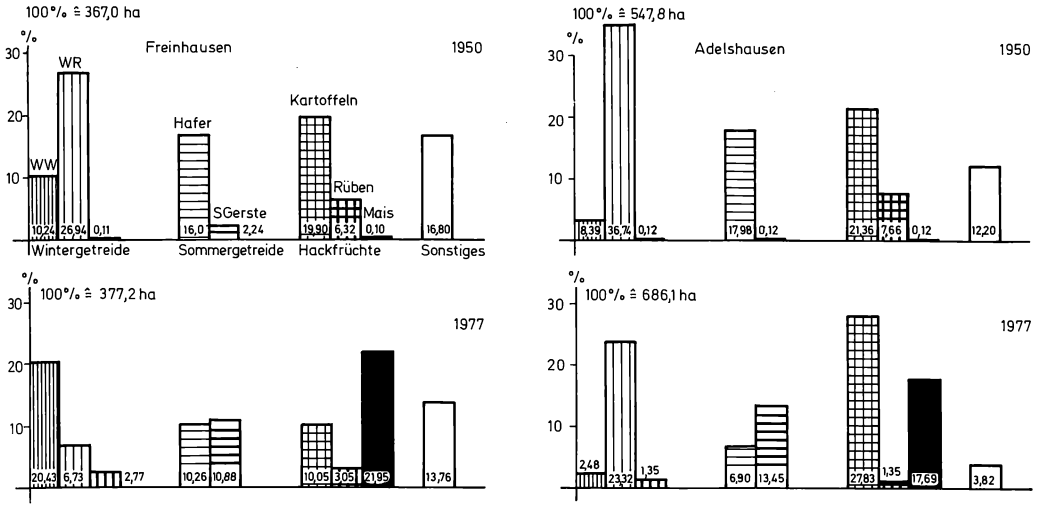


Abb. 4: Anbauveränderungen in Freinhausen und Adelshausen von 1950-1977.
Zusammengestellt nach Daten des Bayerischen Statistischen Landesamtes.

Seit 1960 wird im Untersuchungsgebiet in zunehmendem Maße Mais angebaut; er ersetzt die Rolle der Hackfrüchte (Rüben und Kartoffeln) im Fruchtwechsel und hat zudem den Vorteil, daß er auf allen Böden gute Erträge bringt. Der verstärkte Maisanbau führt zu einer Monotonierung des Anbauspektrums (er ersetzt als Futtermittel Kartoffeln, Rüben und teilweise Sommergetreide) und damit zur Reduzierung der Chance für die Ausbildung differenzierter Ackerwildkraut-Gesellschaften; außerdem sind die Ackerwildkraut-Gesellschaften in Maiskulturen auf Grund von starkem Herbizideinsatz artenarm.

4. Ergebnisse der vegetationskundlichen Untersuchungen

Da die Ackerwildkraut-Gesellschaften rein anthropogen sind, werden sie durch den Faktorenkomplex, der auf ihren Standort einwirkt, mehr oder weniger modifiziert. Die Umstellung der Anbau- und Pflegetechniken in den letzten 30 Jahren bewirkt nicht nur den Rückgang einzelner empfindlicher Arten, sondern gefährdet die Existenz der klassischen Ackerwildkraut-Gesellschaften im Sinne von OBERDORFER 1982 an sich*). Die Ausprägung der Ackerwildkraut-Gesellschaften ist ein Maß für die Intensität der auf sie einwirkenden Standortsfaktoren (STÄHLIN 1970); die flächenhafte Verbreitung der Gesellschaften ist ein Maß für die Nutzungsintensität auf den Ackerflächen in einer Gemeinde, einem Naturraum etc.

4.1 Die Ackerwildkraut-Gesellschaften in Freinhausen und Adelshausen

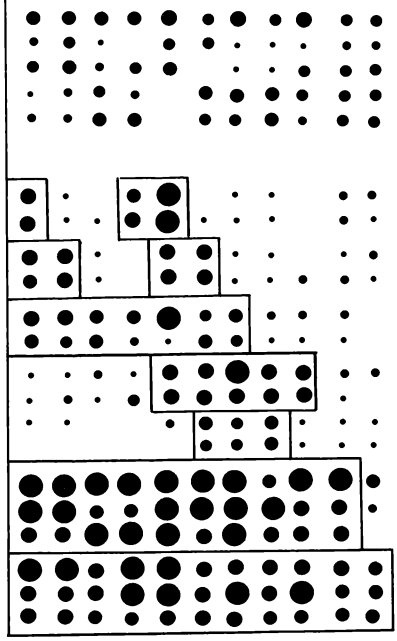
Am Beispiel der Gemeinden Freinhausen und Adelshausen soll aufgezeigt werden, wie heute die Ackerwildkraut-Gesellschaften in einem intensiv ackerbaulich genutzten Landschaftsausschnitt ausgebildet sind. In pflanzensoziologischen Tabellen werden die Gesellschaften der Halmfrucht- und Blattfruchtkulturen in ihrem Gradienten von vollständigen Assoziationen bis zu reinen Fragment-Gesellschaften, die nur noch aus Begleitern bestehen, dargestellt.

4.11 Halmfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften im Tertiären Hügelland (Tab. 2)
Tab. 2 zeigt einen Ausschnitt aus der Stetigkeitstabelle der Halmfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften. Die prozentuale Häufigkeit der Arten ist durch Punkte dargestellt. Die Gesellschaften in den Halmfruchtkulturen (Sommer- und Wintergerste) gehören auf sauren ± sandigen Standorten der Sandmohnflur *(Papaveretum argemones* (Libb. 32) Krus. et Vlieg. 39; Spalte 1 und 5) an, und auf lehmigeren, noch nicht vollständig entkalkten Böden tritt eine Gesellschaft auf, die Beziehungen zu den Kalk-Äckern des Verbandes *Caucalidion* Tx. 50 aufweist (Spalte 8, 9).

*) Über Veränderungen der Ackerwildkraut-Gesellschaften siehe ausführliches Literaturverzeichnis von BACHTHALER 1978 und LEIN 1982.

Tab. 2: Halmfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften im Tertiären Hügelland.
- *Papavereteum argemone* und Fragment-Gesellschaften -

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
mittl. Deckungsgrad (%)	24	19	17	15	21	20	25	15	11	9	6
mittl. Artenzahl	21	18	17	17	27	28	22	21	16	11	7
Zahl der Aufnahmen	35	51	30	13	13	23	31	48	29	165	17



Anbau:
- Triticum aestivum
- Hordeum vulgare
- Secale cereale
- Hordeum distichon
- Avena sativa

Kenn- und Trennarten-Gruppen:
- Veronica triphyllos, Erophila verna u.a. — ASSOZIATIONS-Kennarten des Papaveretum argemone
- Centaurea cyanus, Vicia hirsuta u.a. — ORDNUNGS-Kennarten der Centauretalia cyani
- Aphanes arvensis, Raphanus raphanistrum u.a. — VERBANDS-Kennarten des Aperenion
- Veronica persica, Veronica polita, Sheradia arvensis, Euphorbia exigua u.a. — Trennarten der Übergangsgesellschaften zum VERBAND Caucalidion
- Apera spica-venti, Fallopia convolvulus, Myosotis arvensis u.a. — ORDNUNGS- und KLASSEN-Kennarten der Centauretalia cyani und Secaletea
- Equisetum arvense, Galium aparine, Agropyron repens u.a. — Begleiter

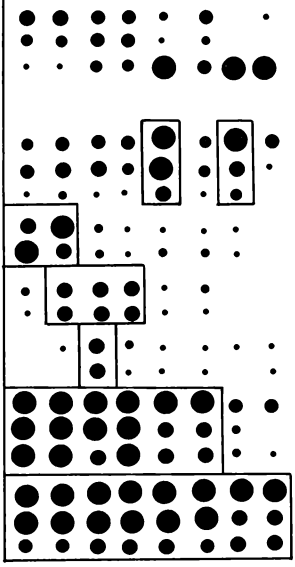
Spalte	Gesellschaften	
1	Typische Sandmohnflur	
2-4	verarmte Sandmohnflur	
5	Sandmohnflur-Subass.m.Glän.Ehrenpreis	Übergangs-Gesellschaft zur Nachtlichtnelkenflur (Caucalidion)
6+7	verarmte Sandmohnflur-Subass.m.Glän.Ehrenpreis	
8	Typische Gesellschaft des Glänzenden Ehrenpreis	
9	verarmte Gesellschaft des Glänzenden Ehrenpreis	
10	Fragment-Gesellschaft mit Ordnungs- und Klassenkennarten der Halmfruchtäcker	
11	Fragment-Gesellschaft ohne Kennarten (nur Begleiter)	

Legende:

•	r, +	zu 5 - 9 %
●	I	10 - 19 %
●	II	20 - 39 %
●	III	40 - 59 %
●	IV	60 - 79 %
●	V	80 - 100 % in der Gruppe vorkommend

Tab. 3: Blattfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften im Tertiären Hügelland.
- *Digitarietum ischaemi* und Fragment-Gesellschaften -

	1	2	3	4	5	6	7	8
mittl. Deckungsgrad (%)	18	26	20	14	20	13	15	13
mittl. Artenzahl	23	30	28	22	17	15	11	9
Zahl der Aufnahmen	42	20	32	41	72	138	62	44



Anbau:	Anbau
Solanum tuberosum Beta vulgaris Zea mays	
Kenn- und Trennarten-Gruppen:	
Digitaria ischaemum Echinochloa crus-galli u.a. Setaria viridis	ASSOZIATIONS- u. UNTERVERBANDS-Kennarten des Digitarietum ischaemi und Digitario-Setarienion
Spergula arvensis Arabidopsis thaliana u.a.	ASSOZIATIONS-Kennarten des Digitarietum ischaemi
Chenopodium polyspermum Sonchus asper u.a.	Tennarten der Übergangsgesellschaften zum
Euphorbia helioscopia Veronica polita u.a.	VERBAND Fumario-Euphorbion
Stellaria media Chenopodium album Galinsoga ciliata u.a.	ORDNUNGS- und KLASSEN-Kennarten der Polygono-Chenopodetalia und Chenopodietea
Equisetum arvense Agropoyron repens Convolvulus arvensis u.a.	Begleiter

Spalte	Gesellschaft	
1	Typische Finger-Hirsenflur	Übergangsgesellschaft zur Erdrauchflur (Fumario-Euphorbion)
2	Finger-Hirsenflur-Subass.m.Viels.Gänsefuß	
3	Finger-Hirsenflur-Subass.m.Viels.Gänsefuß - Variante der Sonnwend-Wolfsmilch	
4	Finger-Hirsenflur - Typische Variante der Subass. -	
5	Fragment-Gesellschaft mit Ordnungs- und Klassenkennarten - Variante mit Finger-Hirse -	
6	Fragment-Gesellschaft mit Ordnungs- und Klassenkennarten	
7	Fragment-Gesellschaft ohne Ordnungs- und Klassenkennarten - Variante mit Finger-Hirse -	
8	Fragment-Gesellschaft ohne Ordnungs- und Klassen-Kennarten (nur Begleiter)	

Legende:

•	r, +	zu 5 - 9 %
●	I	10 - 19 %
●	II	20 - 39 %
●	III	40 - 59 %
●	IV	60 - 79 %
●	V	80 - 100 % in der Gruppe vorkommend

Außerdem ließen sich noch zwei Fragment-Gesellschaften ausscheiden, die nur noch aus weit verbreiteten Ordnungs- und Klassenkennarten (Spalte 10) sowie aus Begleitern (Spalte 11) bestehen. Insgesamt ließen sich die 455 Aufnahmen in 11 Einheiten nach abnehmender Vollständigkeit der Gesellschaften gliedern.

4.12 Blattfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften im Tertiären Hügelland (Tab. 3)
Die Gesellschaften in den Blattfruchtkulturen lassen sich auf sauren ± sandigen Standorten der Finger-Hirsenflur *(Digitarietum ischaemi* Tx. et Prsg. (42) in Tx. 50) angliedern; auf den noch nicht entkalkten Lößlehm-Böden tritt eine zur Erdrauchflur *(Fumario-Euphorbion* Müller et Görs 66) überleitende Gesellschaft auf. Wie in den Halmfrucht-Kulturen ließen sich auch hier abgestufte Fragment-Gesellschaften ausscheiden, die nur noch aus Ordnungs- und Klassenarten (Spalte 5, 6) sowie Begleitern (Spalte 7, 8) bestehen. Innerhalb dieser Fragment-Gesellschaften ließ sich noch eine speziell anbaubedingte Trennarten-Gruppe für Maiskulturen (Spalte 5, 7) mit faziesbildenden Hirsen *(Digitaria ischaemum* und *Echinochloa crus-galli)* aussondern. 451 Aufnahmen ergaben eine Gliederung in 8 Gesellschaften.

4.2 Ackerwildkraut-Gesellschaften und Standortsfaktoren

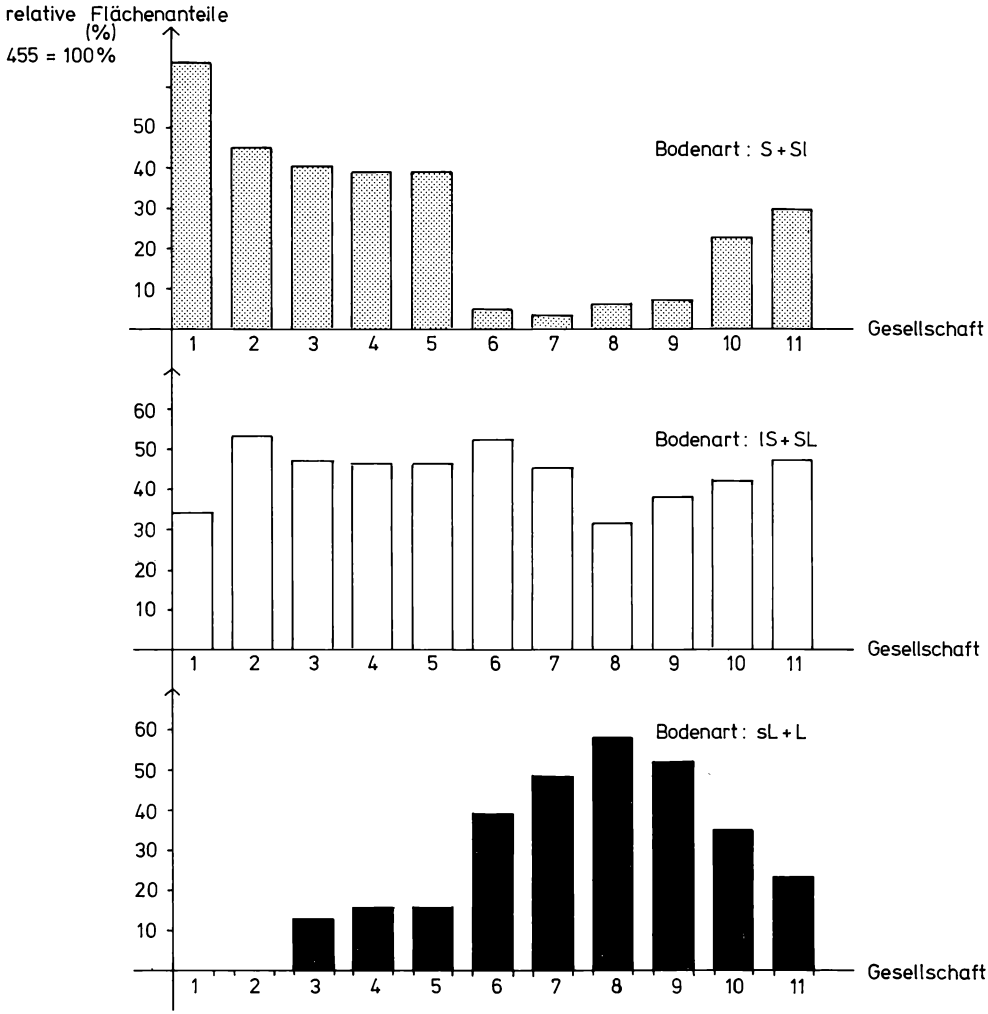
Wie STÄHLIN 1970 schreibt, werden von den Veränderungen in den Bewirtschaftungsweisen vor allem die Kennarten in den Ackerwildkraut-Gesellschaften betroffen. Ihr Zeigerwert für spezifisch ökologische Standortseigenschaften beruht auf der Empfindlichkeit gegen Veränderungen des Faktorenkomplexes, an den sie gebunden sind; anpassungsfähige Ackerwildkräuter (z.B. Wurzel-Ackerwildkräuter) werden von diesen Veränderungen nicht verdrängt, vielmehr können sie sich auf Kosten der zurückgehenden Arten ausbreiten und den Gesellschaften ein völlig anderes Aussehen geben. An den Beziehungen der Halmfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften zur Bodenart (Abb. 5) läßt sich dies deutlich erkennen.

Den Anteil der Gesellschaften im Rang von Assoziationen (1, 5) und Verbänden (2, 3, 4, 6, 7, 8, 9) kann man noch als Zeiger für natürlich bodenbedingte Faktoren (Bodentyp, Reaktion, Wasserhaushalt) verwenden. In den Fragment-Gesellschaften (10, 11) spiegelt sich die Normalverteilung der Bodenarten in den Gemeinden wider. Da die Fragment-Gesellschaften aus standortsvagen, anpassungsfähigen Arten bestehen, ist in ihnen keine besondere Bindung an einen der natürlich bedingten Standortsfaktoren erkennbar.

Hingegen lassen sich intensive anthropogene Maßnahmen in den Fragment-Gesellschaften deutlich nachweisen, wie in den Beziehungen der Pflanzengesellschaften zum Vorfruchtanbau deutlich wird. Abb. 6 zeigt, wie sich die Vorfrucht (1979) in den Ackerwildkraut-Gesellschaften (1980) verteilt. Es ist deutlich erkennbar, daß jede Vorfrucht Verbreitungsschwerpunkte hat. Vorfrucht 'Hackfrucht' ist deutlich an die Sandmohnflur und die ihr nahestehenden Gesellschaften (1-5) gebunden; Vorfrucht 'Getreide' an die Gesellschaften mit dem Glänzenden Ehrenpreis (Übergangsgesellschaften zur Nachtlichtnelkenflur; Gesellschaft 6-8), und die Vorfrucht 'Mais' kommt am häufigsten in den Fragment-Gesellschaften (9-11) vor.

Auf den sandigen Böden in Adelshausen wird noch ein relativ traditioneller Ackerbau betrieben, wobei auch die klassische Fruchtfolge Hackfrucht (→ Kartoffeln) und Halmfrucht (Winter- und Sommergetreide) noch eingehalten wird. In Gebieten mit verbreitetem Saatkartoffelanbau werden die Ackerflächen in der Fruchtfolge weniger mit Herbiziden behandelt als in reinen Getreideanbauregionen (wie z.B. auf den lehmigen Böden in Freinhausen); denn die Kartoffel ist diejenige Hackfrucht, bei welcher Unkrautvertilgung auch ohne chemische Mittel und ohne hohen Arbeitsaufwand heute gut durchführbar ist (RADEMACHER 1959). Für die Ackerwildkraut-Gesellschaften bedeutet dies, daß der Bewirtschaftungsdruck weniger intensiv ist und sie sich daher auch noch in herkömmlicher Weise formieren können.

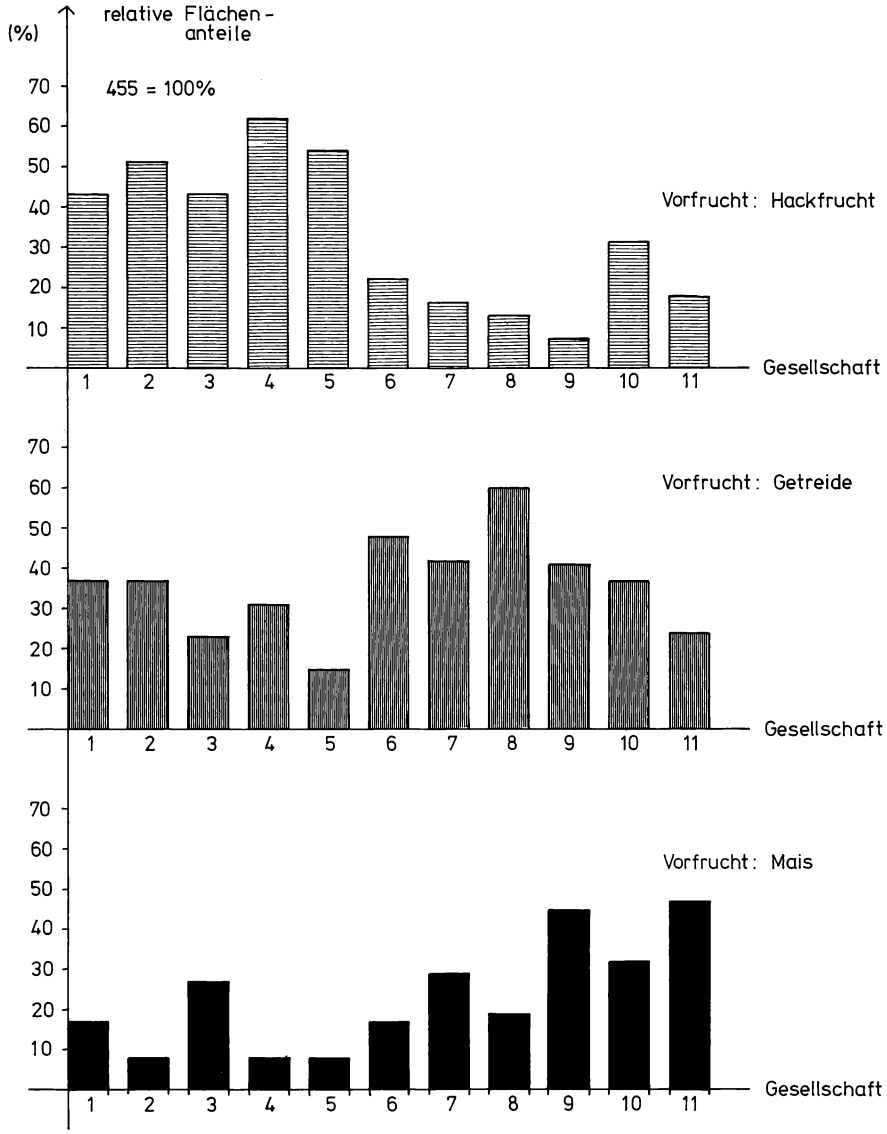
Auf den Lößlehmböden in Freinhausen wird überwiegend Getreide angebaut. Fruchtwechsel findet teilweise nur zwischen Sommergetreide und Winterweizen (Wintergerste) statt. Da alle Getreideflächen des Untersuchungsgebietes jährlich mit Herbiziden behandelt werden (Wintergetreide im allgemeinen 2-3mal; Sommergetreide 1-2mal), sind die Ackerwildkraut-Gesellschaften auf diesen Standorten durch den einseitigen Anbau und die größere Herbizidbelastung hier nicht mehr als Assoziationen - vorkommen müßte eine Nachtlichtnelken-Flur - anzusprechen, sondern nur noch als Verband (der Kalkholden Haftdoldenfluren [*Caucalidion*]).



Gesellschaften

1	Typische Sandmohnflur	
2 - 4	verarmte Sandmohnflur	
5	Sandmohnflur - Subass. mit Glän. Ehrenpreis	Übergangs - Gesellschaft zur Nachtlichtnelkenfur
6 + 7	verarmte Sandmohnflur - Subass. m. Glän. Ehrenpreis	
8	Typische Gesellschaft des Glänzenden Ehrenpreis	
9	verarmte Gesellschaft des Glänzenden Ehrenpreis	
10	Fragment - Gesellschaft mit Ordnungs - und Klassen - Kennarten der Halmfruchtäcker	
11	Fragment - Gesellschaft ohne Kennarten (nur Begleiter)	

Abb. 5: Beziehungen der Halmfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften zur Bodenart.



Gesellschaften

1 Typische Sandmohnflur
2-4 verarmte Sandmohnflur
5 Sandmohnflur - Subass. mit Glän. Ehrenpreis
6+7 verarmte Sandmohnflur - Subass. mit Glän. Ehrenpreis -
8 Typische Gesellschaft des Glänzenden Ehrenpreis
9 verarmte Gesellschaft des Glänzenden Ehrenpreis
10 Fragment-Gesellschaft mit Ordnungs- u. Klassen-Kennarten der Halmfruchtäcker
11 Fragment-Gesellschaft ihre Kennarten

} Übergangs-Gesellschaft zur Nachtlichtnelkenflur

Abb. 6: Beziehungen der Halmfrucht-Ackerwildkraut-Gesellschaften zur Vorfrucht.

Auf den lehmigen Böden in Freinhausen (und Adelshausen) hat der Mais die Rolle der Hackfrüchte im Fruchtwechsel übernommen. Die langsame Jugendentwicklung des Maises macht ihn gegenüber Verkrautung äußerst konkurrenzschwach und erfordert eine intensive Bekämpfung der Ackerwildkräuter. Die chemische Unkrautbekämpfung mit den Wirkstoffen Atrazin und Simazin ist so effekttiv, daß die Verkrautung auch noch in den Folgekulturen reduziert wird, was in dem hohen Mais-Vorfruchtanteil (bis zu 48%) in den Fragment-Gesellschaften zum Ausdruck kommt.

4.3 Beziehungen von Ackernutzungssystemen zur Qualität von Ackerwildkraut-Gesellschaften

Wie sich Nutzungssysteme in Freinhausen und Adelshausen auf die Häufigkeit der Ausprägungen von Ackerwildkraut-Gesellschaften auswirken, soll mittels der Verteilung von Bewertungsstufenanteilen (Tab. 4; Abb. 7) aufgezeigt werden. Am Beispiel der Kulturen Winterweizen, Sommergerste, Kartoffeln und Mais zeigt sich, wie Anbauschwerpunkte und Nutzungsintensitäten (Freinhausen: Winterweizen, Mais; Adelshausen: Kartoffeln, Mais) die Qualität und Häufigkeit der Ackerwildkraut-Gesellschaften bestimmen.

Das Verteilungsbild der Bewertungsstufenanteile im Winterweizen- und Sommergerstenanbau in den Gemeinden Freinhausen und Adelshausen ist recht ähnlich, was auf die schon erwähnte relativ einheitliche Behandlung der Getreideflächen zurückzuführen ist. Der Anteil an 'klassisch' ausgebildeten Halmfrucht-Gesellschaften der Bewertungsstufen 5 und 4 ist in Freinhausen und Adelshausen fast gleich. Differenzierungen ergeben sich in stark reduzierten Fragment-Gesellschaften der Stufen 2 und 1. In den Winterweizenfeldern von Freinhausen sind auf 35% der Schläge nur Ordnungs- und Klassenkennarten der *Secaletea* anzutreffen (Bewertungsstufe 2), in Adelshausen auf 25% der Ackerflächen. Flächen, die lediglich Begleiter aufweisen (Bewertungsstufe 1) sind in Freinhausen mit 1.4% selten, in Adelshausen liegt der Anteil an artenarmen Weizenfeldern der Bewertungsstufe 1 1980 bei 14%. In den Sommergerste-Flächen ist der Anteil der Ackerwildkraut-Gesell-

Tab. 4: Bewertungsstufenanteile in den Kulturarten in Freinhausen und Adelshausen.

Bewertungsstufe	Freinhausen					
Anbau	5	4	3	2	1	Summe (ha)
Winterweizen	5.64	17.17	7.60	16.68	0.66	47.75
Winterroggen	0.85	1.97	0.98	2.98	-	6.73
Wintergerste	2.33	5.15	0.68	3.22	0.54	11.92
Sommergerste	0.34	11.70	1.98	9.49	1.39	24.90
Hafer	-	10.08	1.91	5.13	0.61	17.73
Kartoffeln	2.70	2.47	3.57	1.61	-	10.53
Rüben	0.46	2.26	3.76	1.04	-	7.52
Mais	0.41	2.16	2.06	20.08	23.40	48.11
Summe (ha)	12.73	52.96	22.54	60.18	26.60	175.01

Verarmung in Ackerwildkraut-Gesellschaften

Bewertungsstufe	Adelshausen					
Anbau	5	4	3	2	1	Summe (ha)
Winterweizen	1.13	4.91	1.03	2.88	1.62	11.57
Winterroggen	12.32	12.21	-	15.76	3.77	44.06
Wintergerste	2.46	5.95	-	8.66	0.76	17.83
Sommergerste	0.65	10.83	2.61	9.58	-	23.22
Hafer	4.01	14.01	-	7.51	0.25	25.78
Kartoffeln	32.45	1.76	7.0	57.73	1.67	100.61
Rüben	2.22	0.07	0.43	5.71	-	8.43
Mais	0.50	0.26	0.75	29.69	22.70	53.90
Summe (ha)	55.74	49.55	11.82	137.52	30.77	285.40

Verarmung in Ackerwildkraut-Gesellschaften

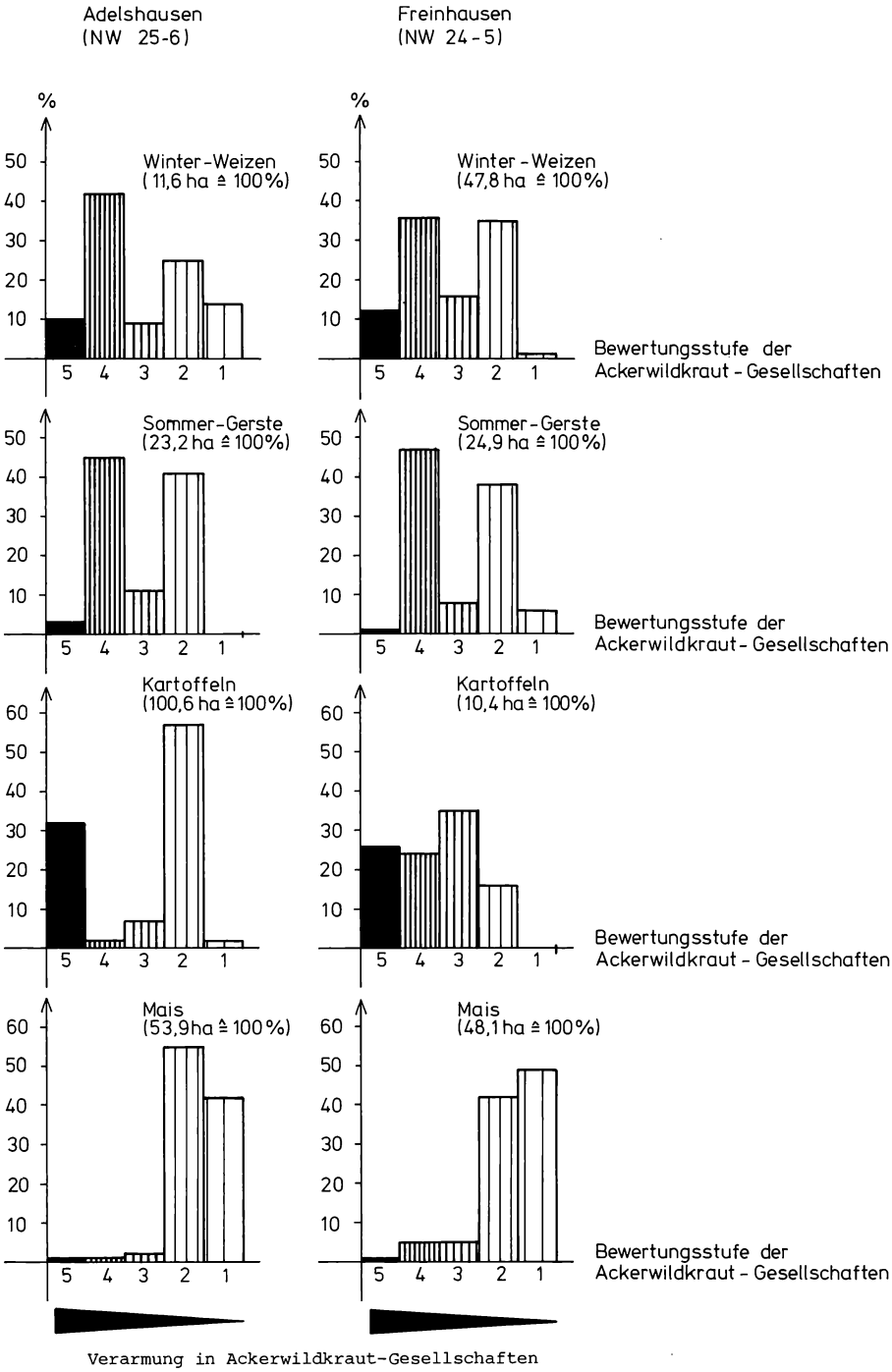


Abb. 7: Vergleich der Bewertungsstufenanteile von Ackerwildkraut-Gesellschaften in den Kulturen der Gemeinden Freinhausen und Adelshausen.

schaften mit Verbandskennarten hoch (ca. 45%); Assoziationskennarten fehlen größtenteils, da diese bekanntlich überwiegend aus Kältekeimern (ELLENBERG 1978) bestehen. Da die Sommergetreideflächen einmal weniger mit Herbiziden behandelt werden als die Wintergetreideflächen (PREYSSINGER 1980, Anhang), kommen Fragment-Gesellschaften ohne Ordnungs- und Klassenarten (Bewertungsstufe 1) fast nicht vor.

Anders als im Getreideanbau sind die Verhältnisse im Hackfruchtanbau, wo Unterschiede in den Nutzungsintensitäten bestehen. In Freinhausen spiegelt sich in der Verteilung der Bewertungsstufen für die Hackfrucht-Gesellschaften eine relativ traditionelle Bewirtschaftungsweise wider. Die Pflanzengesellschaften in den Kartoffeläckern besitzen größtenteils noch Kenn- und Trennarten-Gruppen (Bewertungsstufen 5 und 4), nur auf 15% der Kartoffelflächen bestehen die Ackerwildkraut-Gesellschaften aus relativ standortsindifferenten Ordnungs- und Klassenkennarten. In Freinhausen werden die Kartoffeln nur für den Eigenbedarf produziert: Auf den kleinen Ackerflächen (durchschnittliche Flächengröße 0.24 ha) erfolgt die Unkraut-Bekämpfung fast ausschließlich mit der Hacke. In Adelshausen ist die Situation anders, dort sind die Hackfruchtgesellschaften entweder gut ausgebildet (Bewertungsstufe 5 = 32%) oder sie sind artenarm (Bewertungsstufe 2 = 57%). Der intensive Saat- und Speisekartoffelanbau für den Handel erfordert intensivere, effektivere Bekämpfungsmaßnahmen. Der hohe Anteil an Frühkartoffeln hat zur Folge, daß sich nach dem Absterben noch die lichtliebenden Assoziations-Kennarten der Fingerhirsenfluren ausbreiten können. Dies ist der Hauptgrund für den hohen Anteil an Flächen mit der Bewertungsstufe 5; ein weiterer ist, daß bei der rein statistischen Häufigkeit der vielen Kartoffeläcker auch die Chance für das Vorkommen von ackerwildkrautreichen Feldern steigt.

In den Maiskulturen fehlen die herkömmlichen Ackerwildkraut-Gesellschaften fast völlig. Ihre Gesellschaften bestehen überwiegend aus konkurrenzkräftigen Wurzelunkräutern (Bewertungsstufe 2 und 1) und aus sich speziell mit dem Maisanbau ausbreitenden Hirsearten *(Digitaria ischaemum, Echinochloa crus-galli* und *Setaria viridis)*, die oft faziesbildend die Ackerwildkraut-Gesellschaften in Maisfeldern darstellen. Mit den herkömmlichen Ackerwildkraut-Gesellschaften der Blattfruchtkulturen haben diese artenarmen Fragment-Gesellschaften nur wenig gemeinsam, sie haben sich speziell mit dem Maisanbau entwickelt. In Freinhausen sind die Bewertungsstufenanteile bei Stufe 1 am höchsten und in Adelshausen bei Stufe 2.

5. Diskussion

Die Ausstattung eines Naturraumes mit Ackerwildkraut-Gesellschaften ist von seinem Bodennutzungssystem abhängig. Die Steigerung der Effizienz der ackerbaulichen Maßnahmen (Anbau und Pflegetechnik, Dünger- und Herbizideinsatz) hat zu einer Nivellierung der Standortsqualitäten und folglich auch der Ackerwildkraut-Gesellschaften geführt.

Bislang liegen nur wenige Angaben über Verbreitung und Anteile der Ackerwildkraut-Fragment-Gesellschaften vor. BRUN-HOOL und Mitarbeiter, die von 1954-1960 Untersuchungen der Ackerwildkraut-Gesellschaften in der Nordwestschweiz durchgeführt haben, fanden in 19% ihrer Fälle Fragment-Gesellschaften, die sie keiner der vorkommenden Assoziationen zuordnen konnten (BRUN-HOOL 1966). Im untersuchten Landschaftsausschnitt des Tertiären Hügellandes treten auf ca. 15% der Ackerflächen vollständig ausgebildete Assoziationen *(Papaveretum argemone; Digitarietum ischaemi)* auf. 29% der Flächen können einem Verband *(Aperenion; Digitario-Setarienion)* zugeordnet werden, auf 56% der Fläche sind Fragment-Gesellschaften anzutreffen, die nur noch aus Ordnungs- und Klassenkennarten sowie Begleitern bestehen. Die Voraussetzungen für die Ausbildung von traditionellen Ackerwildkraut-Gesellschaften haben sich seit 1960 kontinuierlich verschlechtert. So wurde von 1970 bis 1979 die Produktion von Herbizid-Wirkstoffen in der BR Deutschland von 10 600 t auf 20 400 t (REISCH 1981) gesteigert, was fast einer Verdoppelung entspricht.

Die Kennarten der traditionellen Assoziationen zeichnen sich durch eine hohe Standortskonstanz gegenüber den natürlich bedingten Faktoren aus, bei Veränderung dieser Qualitäten verschwinden die an diese Bedingungen angepaßten Arten. Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein von 'empfindlichen' Arten zeigen einen bestimmten Nutzungsgrad auf der Ackerfläche an.

Unterschiedliche Nutzungsschwerpunkte und somit Belastungsgrade in Kulturen verschiedener Gemeinden werden durch die Bewertung ihrer Ackerwildkraut-Gesellschaften deutlich. Direkte quantitative Rückschlüsse auf die Aufwandsmengen einer Ackerfläche lassen sich aus der zugehörigen Ackerwildkraut-Gesellschaft nicht herleiten, da gebietsspezifische Vergleichswerte fehlen. Der relative Nutzungs-

grad (→ relative Aufwandsmenge) im Anbauspektrum einer Gemeinde, im gleichen Anbau in verschiedenen Gemeinden oder Naturräumen läßt sich mittels einer Bewertung der Ackerwildkraut-Gesellschaften beurteilen, ohne deren Qualität, das Artengefüge, jedesmal detailliert erläutern zu müssen.

6. Zusammenfassung

In einem intensiv ackerbaulich genutzten Landschaftsausschnitt südlich von Ingolstadt wurden die Ackerwildkraut-Gesellschaften der Halm- und Blattfrüchte in zwei Gemeinden schlagweise mit ca. 900 pflanzensoziologischen Aufnahmen dokumentiert. In pflanzensoziologischen Tabellen werden diese in ihren Gradienten von vollständig ausgebildeten Assoziationen bis hin zu Fragment-Gesellschaften geordnet. Ihre Abhängigkeit von Nutzungen und unterschiedlichen Nutzungsgraden ließ sich nachweisen.

Die Bewertung der Ackerwildkraut-Gesellschaften nach dem zunehmenden Grad ihrer Verarmung ermöglicht es, Belastungsschwerpunkte auf Böden, innerhalb von Kulturen, Gemeinden oder Naturräumen aufzuzeigen und zu bilanzieren.

Literatur

BACHTHALER G., 1978: Unkrautbiologie und Unkrautökologie als Basis einer erfolgreichen Unkrautbekämpfung in Kulturpflanzenbeständen. Angew. Botanik 52: 43-55.

BACHTHALER G., 1979: Fruchtfolge und Produktionstechnik. 1. Aufl. München (BLV): 175 S.

BAYERISCHES STATISTISCHES LANDESAMT, 1952: Bayerische Gemeinde- und Kreisstatistik 1949/59. Beitr. Statistik Bayern 177/1 [München: Lindauer'sche Universitäts-Buchhandlung].

BRAUN-BLANQUET J., 1964: Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien/New York (Springer).

BRUN-HOOL J., 1966: Ackerunkraut-Fragment-Gesellschaften. Anthropogene Vegetation. In: Internationales Symposium in Stolzenau/Weser, 1961: 38-50.

ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer).

ERZ W., 1978: Kriterien für den Arten- und Flächenschutz. In: (E. OLSCHOWY G.): Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland. Hamburg/Berlin (Parey): 750-761.

GARBURG W., 1974: Untersuchungen zur Ermittlung der ökonomischen Schadensschwelle und der Bekämpfungsschwelle von Unkräutern im Getreide. Diss. Univ. Göttingen.

LEIN G., 1982: Veränderungen im Wildpflanzenbestand durch Herbizide. Landschaft Stadt 14(2): 84-93.

MEYNEN E., SCHMITHÜSEN J., 1962: Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands Bd. I. 2. Aufl. Bad Godesberg.

OBERDORFER E., 1982: Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil III. 2. Aufl. Stuttgart (Fischer): im Druck.

PREYSSINGER M., 1980: Die Belastung der Kulturlandschaft mit Agrochemikalien - Ausdruck einer risikoreichen Mensch-Umwelt-Beziehung. Diplomarbeit Techn. Univ. München.

RADEMACHER B., 1959: Probleme der Unkrautbekämpfung in Deutschland. Verh. 4. Int. Pflanzenschutzkongreß 1: 463-466.

REISCH E.M., 1981: Stellung der Unkrautbekämpfung in der betriebswirtschaftlichen Entwicklung. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz 9: 15-33.

STÄHLIN A., 1970: Über die Aussagekraft von Ackerunkrautgemeinschaften bei der Beurteilung von Standorteigenschaften unter intensiver Bewirtschaftung. Z. Acker- Pflanzenbau 132: 169-188.

Adresse

Dr. Annette Otte
Lehrstuhl für Landschaftsökologie
der Techn. Universität München

D-8050 Freising-Weihenstephan

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Verbreitungskarten von Wildpflanzen als Bestandteil der Stadtbiotopkartierung, dargestellt am Beispiel Köln

Wolfram Kunick

Not only in the open landscapes but also in urban areas, the distribution of single species or several groups of plants growing spontaneously reflects the features of the sites existing.
It is evident that, on the one hand, a respectively high proportion of endangered (mostly native) plants is characteristic for the urban flora as a whole. However, this flora also contains many species which only became naturalized after specific anthropogeneous changes of the environment.
The distribution of plants as bioindicators can be used for characterizing urban ecosystems (see Fig. 1-7). In environmental planning a detailed floristic mapping can be of importance for pointing out areas especially worthy of protection. Beyond that, mapping is of great help in seeing the possible use of wild plants under urban conditions, e.g. the designing of public gardens or the recultivation of urban waste land.
The paper discusses these aspects using examples taken from the mapping of urban habitats carried out in the city of Cologne in 1981/82.

Kartierung (Biotop; faunistisch; Stadtbiotop), Unkrautgesellschaft, Verbreitungsmuster, Zeigerwert.

1. Einführung

Die Kartierung schutzwürdiger Biotope wird seit einigen Jahren in den Ländern der BR Deutschland durchgeführt. Der Schwerpunkt dieser Arbeiten liegt dabei jeweils in der Ausweisung naturnaher Flächen, die innerhalb der intensiv genutzten Kulturlandschaft vornehmlich ökologische Ausgleichsfunktionen übernehmen sollen, um landesweit die langfristige Nutzung der natürlichen Ressourcen zu sichern. Angestrebt wird ein System so untereinander vernetzter Flächen, daß möglichst vielen Tier- und Pflanzenarten Lebensräume bewahrt oder geschaffen werden (KAULE et al. 1979). Für die als schutzwürdig erachteten Flächen werden spezielle Vorschläge zur Erhaltung und Bewirtschaftung formuliert.

Auch in einigen städtischen Siedlungsräumen werden neuerdings entsprechende Kartierungen durchgeführt. Hierbei kann es allerdings noch viel weniger als im Landesdurchschnitt allein darum gehen, naturnahe Flächen, die gleichwohl noch kleinflächig vorhanden sein mögen, vor dem Zugriff verschiedenster Planungsinteressen zu bewahren. Vielmehr ist hier die Notwendigkeit offenkundig, prinzipiell alle Flächen in ein Gesamtkonzept einzubeziehen, in welchem die Erhaltung bzw. Neuschaffung von Vegetationsflächen angestrebt wird. Diese auch im Bundesnaturschutzgesetz formulierte Aufgabe wird bisher allenfalls im Ansatz erkannt und selten genug in die Tat umgesetzt. Obwohl 'Natur' und 'Stadt' in einem direkten Widerspruch zu stehen scheinen, da am Anfang jeder Stadterweiterung ein flächenmäßiger Naturverlust steht, werden durch diese Eingriffe oft auch wieder gänzlich neue Biotope geschaffen. Ihr Wert für den Artenschutz ist oft nur deshalb weniger anerkannt, weil Artenzahl und -zusammensetzung städtischer Biotope, wie z.B. Parkanlagen, Wohnsiedlungen, Hafen- und Verkehrsanlagen noch unzureichend erforscht sind. Diese Kenntnislücken zu verringern ist eine der Aufgaben der Stadtbiotopkartierung, die zur Zeit im Auftrag der Stadt Köln durchgeführt wird.

Die Kartierung umfaßt

- die Beschreibung aller flächenrelevanten Biotope,
- die Ermittlung der auf Grund ihres Artenbestandes besonders wertvollen und schutzwürdigen Biotope,
- Vorschläge für einzelne Flächen (besonders innerhalb der Grünanlagen), wo bestimmte Maßnahmen, wie z.B. Extensivierung der Pflege, zur ökologischen Bereicherung führen kann, sowie
- Empfehlungen standortsgemäßer Kräuter und Gehölze, die unter den heute herrschenden Umweltbedingungen vorrangig gepflanzt bzw. eingesät werden sollten.

2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Die heutige Stadtstruktur Kölns ist Ergebnis einer mehr als tausendjährigen Siedlungsentwicklung. Diese war (und ist bis heute) einerseits von naturräumlichen Faktoren, wie Lage am Rheinufer, wechselnde Bodengüte als Ursache für die Verteilung von Wald- und Ackerflächen etc. bestimmt; andererseits spiegelt sich die wechselhafte Geschichte, in der Phasen stürmischer Entwicklung mit solchen der Stagnation oder Zerstörung abwechselten, im heutigen Stadtgebiet wider.

Das rund 400 km² umfassende Stadtgebiet gliedert sich landschaftsökologisch in die periodisch überflutete Rheinaue, die Niederterrassen aus Hochflutlehmen oder -sanden einschließlich der heute nicht mehr überfluteten Aue und zahlreichen Alluvialrinnen, die linksrheinischen Lößterrassenplatten sowie die rechtsrheinischen (Schlehbusch - Wahner) Heideterrassen (KIERCHNER 1980). Das Klima ist, bei mittleren Jahresniederschlägen um 700 mm, relativ niederschlagsreichen Sommern und milden Wintern atlantisch getönt; mit einer mittleren Jahrestemperatur von +9.8 °C gehört der Kölner Raum zu den wärmsten Gebieten Deutschlands. Der Anteil an überbauten und Verkehrsflächen beträgt heute ca. 40%.

3. Methodik der Datensammlung

Wie bisher in anderen Städten durchgeführte Untersuchungen ergaben, beeinflussen insbesondere die räumliche Lage, der Überbauungsgrad, das Alter der gleichen Nutzung, eventuell auch die Vornutzung (z.B. bei Waldsiedlungen) die heutige Pflanzendecke städtischer Biotope in ihrer Artenvielfalt und -zusammensetzung. Flächennutzungstypen lassen sich daher zugleich als Biotoptypen interpretieren.

Das gesamte Stadtgebiet innerhalb einer überschaubaren Frist gleichmäßig genau zu untersuchen, war aus Zeitgründen nicht möglich. Um dennoch die standorts- und nutzungsbedingte Variation der Pflanzenwelt möglichst vollständig zu erfassen, wurde wie folgt vorgegangen: Die Kartierung beschränkt sich auf eine hinreichend große Zahl von Beispielflächen für alle flächenrelevanten, stadtspezifischen Nutzungen (vgl. SUKOPP et al. 1980).

Auf diesen Flächen wurden
- das Arteninventar an wildwachsenden Pflanzen mit vorgefertigter Anstreichliste,
- die jeweils typischen Artenkombinationen durch Vegetationsaufnahmen,
- die Artenzusammensetzung des angepflanzten Baumbestandes, in drei Entwicklungsstufen unterteilt,

bestimmt.

4. Datenauswertung

Als Resultat ergaben sich Biotoptypen, die durch eine bestimmte Vegetationsstruktur gekennzeichnet sind und die sich dadurch gleichzeitig voneinander unterscheiden. Die Gültigkeit der auf diese Weise herausgearbeiteten Biotoptypen ließ sich mit relativ geringem Arbeitsaufwand auf weiteren, unter Zuhilfenahme von Luftbildern ausgewählten Flächen überprüfen. Hierzu wurde eine Auswahl bestimmter, für einzelne Nutzungstypen kennzeichnender und zugleich hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche (Zeigerwertzahlen nach ELLENBERG 1979) differierender Pflanzenarten im gesamten Stadtgebiet (bis auf einige unzugängliche, z.B. militärisch genutzte Bereiche) kartiert. Eine früher veröffentlichte Liste von Arten, die sich an anderen Orten als 'Leitpflanzen' für städtische Siedlungen erwiesen hatten (KUNICK 1980), wurde bei dieser Auswahl mit berücksichtigt.

Im folgenden sollen einige dieser Artengruppen vorgestellt werden. In den Abbildungen wurden ihre Fundorte in ein 1 x 1 km²-Raster eingefügt.

- Pflanzen mit enger Bindung an Waldgebiete:
  es sind dies einmal Arten nährstoffarmer Standorte wie

  Molinia caerulea
  Teucrium scorodonia } Abb. 1
  oder *Pteridium aquilinum*,

  aber auch solche mit mittleren Standortsansprüchen, nämlich

  Stellaria holostea,
  Milium effusum und
  Oxalis acetosella.

- Waldpflanzen, die auch in den erst vor rund 50 Jahren angelegten äußeren Grüngürtel eingewandert sind, ohne dort jemals bewußt angesiedelt worden zu sein: diese sind durch höhere Ansprüche an Bodenreaktion und Nährstoffe gekennzeichnet. Es sind z.B.

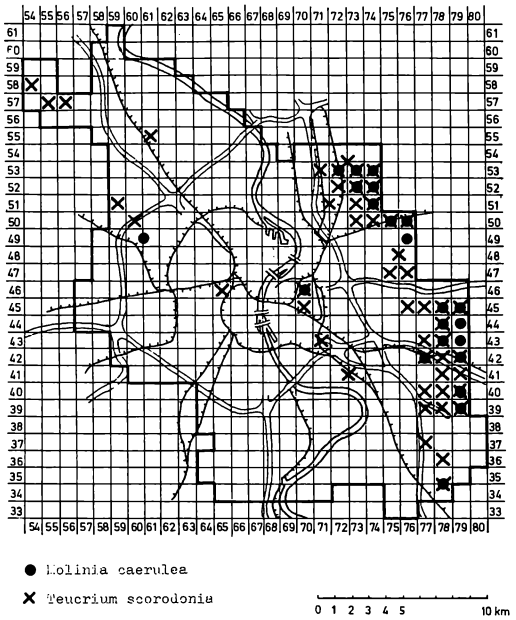


Abb. 1: Verbreitung von *Molinia caerulea* und *Teucrium scorodonia* im Stadtgebiet von Köln.

Brachypodium sylvaticum
Circaea lutetiana,
Impatiens parviflora
Carex sylvatica,
Adoxa moschatellina,
Arum maculatum.
} Abb. 2

- In Waldflächen und alten Siedlungsgebieten kommen vor z.B.

Geranium robertianum,
Mycelis muralis,
Scrophularia nodosa oder
Veronica chamaedrys.

Sie finden den Waldsäumen ähnliche Standorte z.B. in schattigen Vorgärten oder Innenhöfen der geschlossenen Bebauung.

- Pflanzen der Rheinufer und Bachauen. Hierzu zählen

Humulus lupulus,
Lamium maculatum und
Myosoton aquaticum.

- Pflanzen der erhöhten Rheinufer (warm-trockene, relativ nährstoffarme, oft basische Uferböschungen und Hochwasserdämme):

Eryngium campestre,
Euphorbia esula,
} Abb. 3
ferner *Cynodon dactylon,*
Bromus erectus,
Salvia pratensis,
in Mauerfugen auch
Parietaria judaica.

- Pflanzen mit ähnlichen Standortsansprüchen wie die vorigen, jedoch enger Bindung an Bahnlinien, die im Stadtgebiet meist auf angeschütteten Dämmen verlaufen:

Berteroa incana,
Picris hieracioides
} Abb. 4
Brachypodium pinnatum,
Knautia arvensis,
Silene vulgaris,

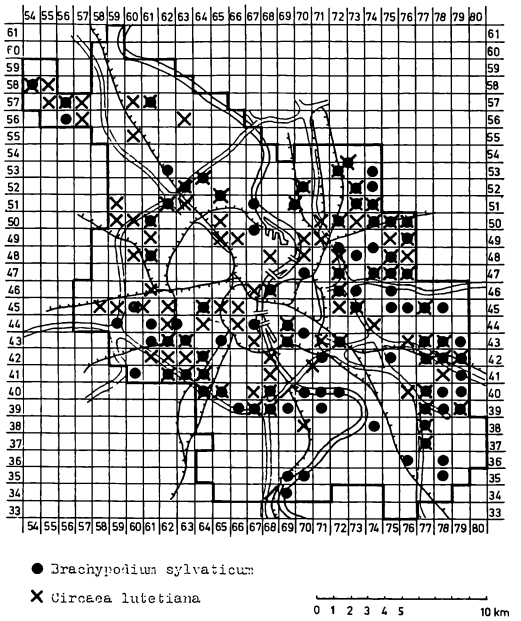


Abb. 2: Verbreitung von *Brachypodium sylvaticum* und *Circaea lutetiana* im Stadtgebiet von Köln.

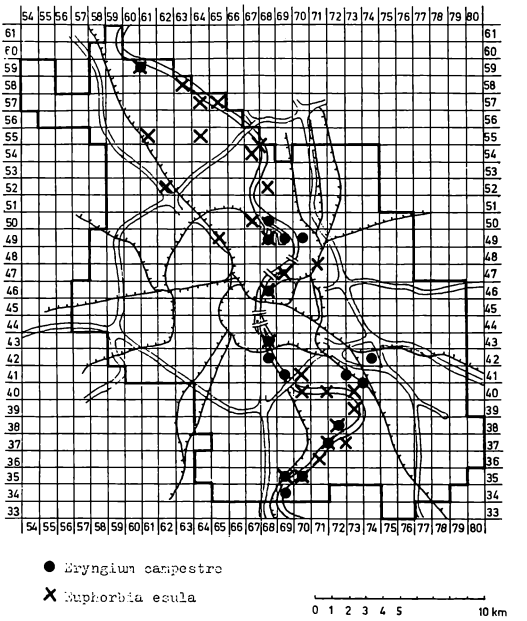


Abb. 3: Verbreitung von *Eryngium campestre* und *Euphorbia esula* im Stadtgebiet von Köln.

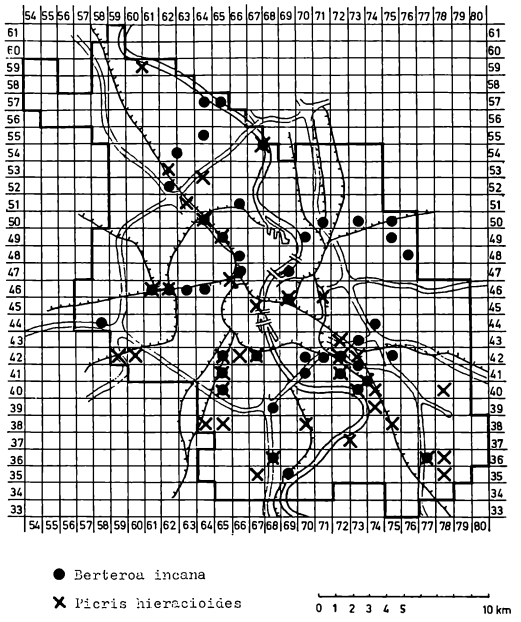


Abb. 4: Verbreitung von *Berteroa incana* und *Picris hieracioides* im Stadtgebiet von Köln.

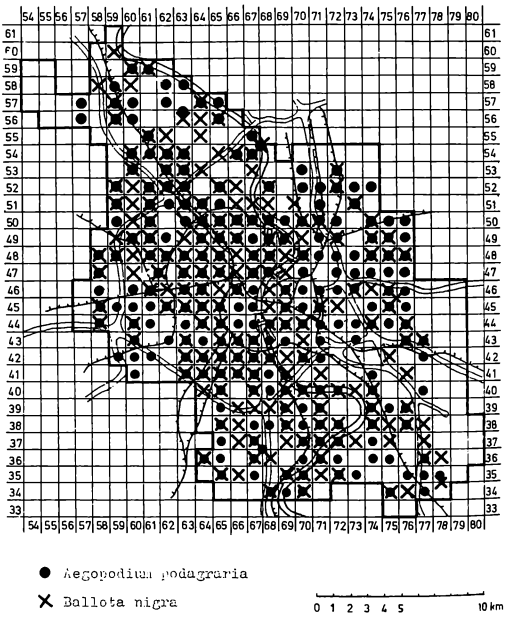


Abb. 5: Verbreitung von *Aegopodium podagraria* und *Ballota nigra* im Stadtgebiet von Köln.

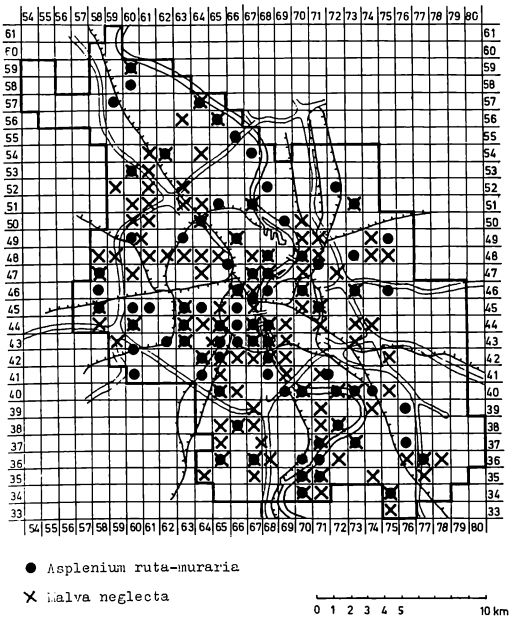


Abb. 6: Verbreitung von *Asplenium ruta-muraria* und *Malva neglecta* im Stadtgebiet von Köln.

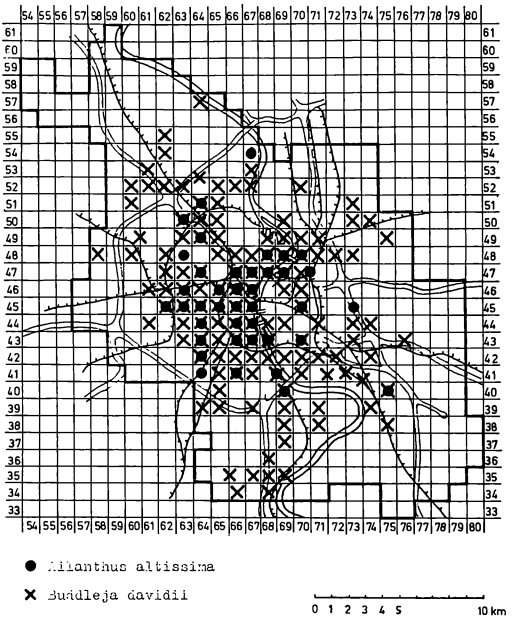


Abb. 7: Verbreitung von *Ailanthus altissima* und *Buddleya davidii* im Stadtgebiet von Köln.

sowie, mit zusätzlichen Vorkommen an analogen Standorten, vor allem Kiesgruben,

Echium vulgare,
Reseda luteola,
Vulpia myurus.

- Bahnlinien, erhöhte Rheinufer und Teilbereiche des äußeren Grüngürtels besiedeln

Origanum vulgare,
Plantago media,
Centaurea scabiosa oder
Euphorbia cyparissias (diese Art tritt zusätzlich im rechtsrheinischen Sandgebiet verbreitet auf.)

- Den überwiegend landwirtschaftlich genutzten Außenbereich kennzeichnen als Vertreter mesophiler Saumvegetation u.a. die fast nie in das bebaute Stadtgebiet vordringenden Arten

Agrimonia eupatoria
Torilis japonica; aber auch
Verbena officinalis,
Heracleum sphondylium,
Cardaria draba,
Inula conyza und
Solidago gigantea

zeigen ein ähnliches Verbreitungsbild.

- Im Gegensatz hierzu sind besonders im bebauten Bereich die eutraphenten Saumarten

Aegopodium podagraria
Ballota nigra,
Bryonia dioica,
Alliaria petiolata und
Chelidonium maius,

} Abb. 5

ebenso wie die Gartenunkräuter

Euphorbia peplus und
Mercurialis annua

weit verbreitet und weisen damit auf die mit der Siedlungstätigkeit verbundene Eutrophierung hin.

- Speziell die alten städtischen oder dörflichen Siedlungskerne kennzeichnen bis heute vor allem Mauerfarne, wie

  Asplenium ruta-muraria und
  Asplenium trichomanes

  und einige Ruderalpflanzen, z.B.

  Malva neglecta (Abb. 6),
  Malva sylvestris und
  Urtica urens.

- Moderne, großstädtisch-industriell geprägte Siedlungsstandorte bevorzugen demgegenüber

  Carduus acanthoides,
  Diplotaxis tenuifolia,
  Hordeum murinum,
  Poa compressa,
  Reseda lutea und
  Solidago canadensis.

- Vor allem im Kölner Altstadtkern verwildern die ursprünglich als Zierpflanzen eingeführten Gehölze

  Ailanthus altissima
  Buddleja daviddi. } (Abb. 7)

  Der Schmetterlingsstrauch *(Buddleja davidii)* gelangt jedoch oft mit Trümmerschutt, der zum Auffüllen von Kiesgruben verwendet wird, auch in die Außenbezirke und bildet dann dort ausgedehnte Gebüsche.

Die angeführten Beispiele belegen aufs Neue, daß mit der Bildung der Stadtagglomeration durchaus eigene Lebensräume entstanden sind. Bis auf die Wald- und Uferpflanzen, deren Verbreitung sich bis heute an naturräumlichen Gegebenheiten orientiert, haben sich neue, nutzungs- bzw. stadtbiotopspezifische Areale herausgebildet. Diese sind teils zonal (Innenstadt - Stadtrand), teils azonal (Verkehrswege) aufgebaut und weisen in vielen Städten frappierende Ähnlichkeiten auf.

5. Planerische Verwertbarkeit der Ergebnisse

Mit Hilfe von Verbreitungskarten läßt sich die Behauptung, daß die Pflanzenverbreitung in Städten durchaus nicht willkürlich, sondern höchst differenziert ist, unschwer illustrieren. Werden die Artengruppen an ihrem jeweiligen Standort, z.B. durch Einsatz von Pflanzengiften, vernichtet, so gibt es nicht ohne weiteres Ausweichstandorte für sie: Sie verschwinden aus dem gesamten Stadtgebiet und damit auch aus dem Blickfeld der Bewohner ganz. Dieser Verlust an Arten- und Erlebnisvielfalt widerspricht den Intentionen einer ökologisch orientierten Stadtplanung und ist daher, wo immer möglich, zu vermeiden.

Die Analyse der Zeigerwertzahlen kann dazu dienen, die ökologische Situation eines Stadtgebietes zu beschreiben (WITTIG, DURWEN 1981). Zeigerpflanzen für bestimmte Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse, für Bodenreaktion und Nährstoffversorgung sind entweder allgemein verbreitet oder konzentrieren sich in einzelnen Bereichen. Großstädte erweisen sich in der Regel als trockener und wärmer als ihr Umland. Schuttbestandteile im Boden erhöhen die durchschnittliche Reaktionszahl, durch langanhaltende Siedlungstätigkeit erhöht sich der Nährstoffgehalt (BLUME et al. 1978).

Diese generelle Zustandsbeschreibung läßt sich mit Hilfe von Verbreitungskarten einerseits belegen, andererseits verfeinern, indem auch Sonderstandorte deutlich hervortreten. Die aktuelle Kartierung erhält eventuell in der Zukunft einen zusätzlichen Wert, da eine Wiederholungskartierung der unter Punkt 4 genannten Artengruppen Rückschlüsse auf Umweltveränderungen erlaubt. Die Kartierung der Pflanzenverbreitung gibt weiterhin Hinweise auf die Schutzwürdigkeit bestimmter Flächen. Häufungspunkte von seltenen und gefährdeten Arten können als ein Kriterium für die Naturschutzplanung dienen (SUKOPP 1970). Da die Schutzwürdigkeit immer gebietsbezogen definiert werden sollte, sind die auf Bundeslandebene erstellten Roten Listen nur bedingt verwendbar und müssen in Stadtgebieten modifiziert, d.h. erweitert werden, um besonders wertvolle Flächen zu erfassen. In Städten sind aus

kulturhistorischer Sicht viele Begleitpflanzen bestimmter Siedlungsepochen erhaltenswert, ohne daß in jedem Falle ein Gebietsschutz verlangt werden kann. Dies gilt in besonderem Maße auch für den traditionellen Baumbestand einzelner Siedlungstypen.

Schließlich erleichtert die Kenntnis der Pflanzenverbreitung und des soziologischen Verhaltens die Auswahl solcher Arten, die in die naturnahe Gestaltung von Parkanlagen oder ähnlichen Biotopen einbezogen werden können. Ein Vergleich alter Waldreste mit jüngeren Aufforstungen im Kölner Stadtgebiet ergab beispielsweise, daß die 'Wald'flächen des vor rund 50 Jahren auf Ackerland angelegten äußeren Grüngürtels bis heute viele Waldbodenpflanzen entbehren. Diese etwas eintönigen Waldbilder auch in der Krautschicht anzureichern, wird augenblicklich versucht. Aufforstungen der Nachkriegszeit auf Trümmerschutt oder ehemaligen Ackerstandorten sehen noch weit trostloser aus. Hier soll der 'Reifeprozeß' beschleunigt werden durch Ansiedlung derjenigen Arten, die in den älteren Aufforstungen des äußeren Grüngürtels schon jetzt enthalten sind.

Literatur

BLUME H.P., HORBERT M., HORN R., SUKOPP H., 1978: Zur Ökologie der Großstadt unter besonderer Berücksichtigung von Berlin (West). Schriftenr. Dt. Rat Landespflege 30: 658-677.

ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9.

KAULE G., SCHALLER J., SCHOBER H.-M., 1979: Schutzwürdige Biotope in Bayern. Auswertung der Kartierung 1. München (Bayr. LA Umweltschutz).

KIERCHNER H.G., 1980: Ökologischer Beitrag zum Landschaftsplan Köln. In: GREBE R.: Landschaftsplan Köln 1: 41-175.

KUNICK W., 1980: Pflanzen, die bei der Kartierung von Stadtgebieten besonders berücksichtigt werden sollten. Garten Landschaft 90: 577-580.

SUKOPP H., 1970: Charakteristik und Bewertung von Naturschutzgebieten in Berlin (West). Natur Landschaft 45: 133-139.

SUKOPP H., KUNICK W., SCHNEIDER C., 1980: Biotopkartierung im besiedelten Bereich von Berlin (West). Garten Landschaft 90: 565-569.

WITTIG R., DURWEN K.J., 1981: Das ökologische Zeigerwertspektrum der spontanen Flora von Großstädten im Vergleich zum Spektrum ihres Umlandes. Natur Landschaft 56: 133-139.

Adresse

Dr. Wolfram Kunick
Eugenstr. 23

D-7302 Ostfildern 4 (Kemnat)

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

FLORA - ein Programmpaket zur Verarbeitung pflanzlicher Merkmale

- Karl-Josef Durwen -

FLORA is a system of computer programs, which allows classifying and mathematical treatment of vegetation data. According to the requirements great store is set by the indicator values light, temperature, continentality, soil moisture, soil acidity, nitrogen supply and by the characteristics of life form, persistance of leaves, anatomical structure and phytosociological behaviour. Use of these characteristics for a quantitative bio-indication is one onset to receive informations with regard to space for the purpose of landscape ecology and landscape planning.

Bioindikatoren, EDV, Vegetationsaufnahme, Zeigerwert.

1. Einführung

Die Nutzung pflanzlicher Merkmale zur quantitativen Bioindikation ist ein Ansatz, um raumbezogene Aussagen für Zwecke der Landschaftsökologie und -planung zu gewinnen. Bisher fehlten jedoch einige wesentliche Voraussetzungen für eine effektive und umfangreiche Arbeit mit diesem Verfahren, denn

- ohne ein leistungsfähiges EDV-Instrumentarium ist die Verrechnung vieler Artmerkmale und Standortszeigerwerte für größere Inventare äußerst zeitraubend
- geeignete statistische Kenngrößen, Prüfverfahren und Präsentationsformen wurden noch nicht abgeleitet und ausgetestet
- die Gesamtstruktur des verfügbaren Datenpools einschließlich der Merkmalskorrelationen war unbekannt.

Neben dem Programmpaket OEKSYN (PLETL, SPATZ 1980) bietet das speziell für Micro-Computer erstellte System FLORA die Basis, diese Voraussetzungen entscheidend zu verbessern.

2. Beschreibung von FLORA

FLORA umfaßt etwa 80 EDV-Routinen mit der Möglichkeit, in laienverständlicher und -benutzbarer Form, Artenaufnahmen als Listen oder Tabellen von der Eingabe über vielfältige Verrechnungs- und Auswerteschritte bis hin zur tabellarischen oder graphischen Ausgabe quantitativ auszuwerten. Insbesondere können die zur Bioindikation geeigneten Zeigerwerte nach ELLENBERG (1979) hinsichtlich der Standortsbedingungen für Licht, Temperatur, Kontinentalität, Feuchte, Reaktion und Stickstoff, sowie die Merkmale der Lebensform und Blattausdauer, des anatomischen Baues und des soziologischen Verhaltens verarbeitet werden. Die dazu notwendigen Programme sind im Teilpaket FLORA 1 (42 Kb FORTRAN IV) zusammengefaßt.

Die Hauptfunktionen bei FLORA 1 sind:

- Aufbau von Datenfiles mit Rohlisten oder -tabellen, die nur Schlüsselnummern für die Arten und ggf. Gewichte (Deckungsgrad o.a.) umfassen. Sie werden im Dialog mit dem Rechner am Bildschirm eingegeben und mit Hinweisen zu den Aufnahmen und zum Standort versehen.
- Erweiterung des Rohfiles um alle Angaben aus ELLENBERG (1979).
- Berechnung von Zeigerwertspektren mit absoluten und relativen Anteilen je Wertstufe in gewichteter und ungewichteter Form mit/ohne Berücksichtigung der Indifferenten und Arten ohne Zeigerwert. Zur Orientierung und zum Grobvergleich wird der formal nicht zulässige, aber bedingt geeignete Mittelwert in den so erstellbaren Tabellen mit ausgegeben.
- Berechnung der absoluten und relativen Anteile der Arten bestimmter Lebensform-, Blattausdauer- und Bautypen.

- Berechnung und Ausgabe der absoluten und relativen Anteile von Charakterarten in der Hierarchie der Pflanzensoziologie.
- Selektion von Arten mit bestimmten Merkmalen oder Merkmalskorrelationen, um etwa Baumarten definierter Standorte und/oder Lebensformen usw. zu ermitteln.

Sämtliche Zwischen- und Endergebnisse werden als Tabellen ausgegeben und können für weitere Verarbeitungsschritte gespeichert werden. Letzteres erlaubt auch Vorbereitungen zur Berechnung von Merkmalskorrelationen und ermöglicht es unter anderem, die Gesamtstruktur des verfügbaren Artenpools zu erschließen. Dadurch lassen sich die Berechnungsergebnisse einzelner Inventare erst einordnen. DURWEN (1982) geht darauf mit über 70 Tabellen ein.

FLORA 2 umfaßt in erster Linie Programme zur graphischen Darstellung und Ausgabe von Ergebnissen. Die verschiedenen Präsentationsformen erleichtern die Interpretation und Vermittlung der Ergebnisse. Histogramme und Verteilungskurven sind bei KIAS u. DURWEN (1982) abgedruckt, Beispiele für Blockdarstellungen gibt DURWEN (1982).

Die Teilpakete FLORA 3 bis FLORA 5 sind für die Verarbeitung weiterer Merkmale, etwa zur Verbreitung, zur Rauchhärte, zur zooökologischen Bedeutung, zum Schutz usw. konzipiert, jedoch noch nicht nutzbar, weil v.a. auch die Schaffung der notwendigen Datenbasen sehr aufwendig ist.

Die Routinen zur entsprechenden statistischen Verarbeitung, sei es die Bestimmung von Lage- und Streuungsmaßen, seien es Korrelationsprüfungen, Rangsummentests, Clusteranalysen u.a., sind in den noch nicht ganz durchstrukturierten und abgeschlossenen Teilprogrammpaketen FLORA 6 bis FLORA 9 vereint.

3. Ausblick

FLORA kann insgesamt zur quantitativen Verarbeitung von Vegetationsdaten, auch für planerische Zwecke bzw. zur Datenerschließung im Vorfeld von Planungen, dienen. Obwohl zur Benutzung durch Laien im EDV- und im Botanikbereich geeignet, darf das Programmpaket hinsichtlich der erzielbaren Aussagen und deren Anwendung nur als Hilfsmittel verstanden werden. Bei vielen quantitativen Methoden und automatisierten Arbeiten wird dies allzuoft vergessen, so daß Zahlengläubigkeit an die Stelle kritischer Interpretation tritt.

Literatur

DURWEN K.-J., 1982: Zur Nutzung von Zeigerwerten und artspezifischen Merkmalen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas für Zwecke der Landschaftsökologie und -planung mit Hilfe der EDV. Voraussetzungen, Instrumentarien, Methoden und Möglichkeiten. Arbeitsber. Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster 5: 138 S. u. Anh.

ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.

KIAS U., DURWEN K.-J., 1982: Der Kleincomputer in der Landschaftsplanung - Einige Beispiele zur Einsatzmöglichkeit. Natur Landschaft 57: 345-351.

PLETL L., SPATZ G., 1980: Manual für die Programme FESOMA und OEKSYN. Weihenstephan: 88 S. u. Anh.

Adresse

Dipl.-Geogr. Dr. Karl-Josef Durwen
Landesamt für Umweltschutz Rheinland-Pfalz
Amtsgerichtsplatz 1

D-6504 Oppenheim

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Regionale und standörtliche Auswertung der Zeigerwerte von Grünlandaufnahmen mit Hilfe der EDV

Felizitas von Ruville und Karl-Friedrich Schreiber

Using indicators has recently gained in scientific and practical importance. For landscape ecology plant communities are important bioindicators, they respond to all environmental factors.
The statistical use of ELLENBERG's (1979) indicator values to characterize the site conditions of plant communities has proved to be reliable in many cases. Here the question is discussed, whether the statistical evaluation of inventories of a stand, belonging to only one great plant sociological order, is reliable too.

Arrhenatheretum, Bioindikatoren, Deutschland, EDV, Nordrhein-Westfalen, Phänologie, Vegetationsaufnahme, Zeigerwert.

1. Einführung

Die Anwendung von Indikatoren in Wissenschaft und Planung gewinnt immer mehr an Bedeutung. Als Träger vielfacher Informationen entsprechen sie dem Wunsch, in relativ kurzer Zeit und ohne großen Aufwand verwertbare, raumbezogene Daten vor allem für Planungszwecke zu erhalten. In der angewandten Landschaftsökologie sind es vor allem Bioindikatoren, "d.h. Lebewesen, die das langfristige Zusammenwirken zahlreicher Umweltbedingungen anzeigen, aber auch auf die plötzliche Änderung einer wichtigen Faktorenkombination reagieren" (ELLENBERG 1979: 7). Zur Auswertung pflanzlicher Merkmale für die quantitative Bioindikation erstellte DURWEN (1982) das Programmpaket FLORA, das eine Vielzahl pflanzlicher Merkmale, speziell die Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas nach ELLENBERG (1979) verarbeiten, Kenngrößen berechnen und statistische Prüfungen übernehmen kann. So ist es möglich, mit Hilfe entsprechender Rechenoperationen Indikatorwerte aus dem Gesamtbestand der Arten eines Standortes zu ermitteln und entsprechende Vergleiche durchzuführen.

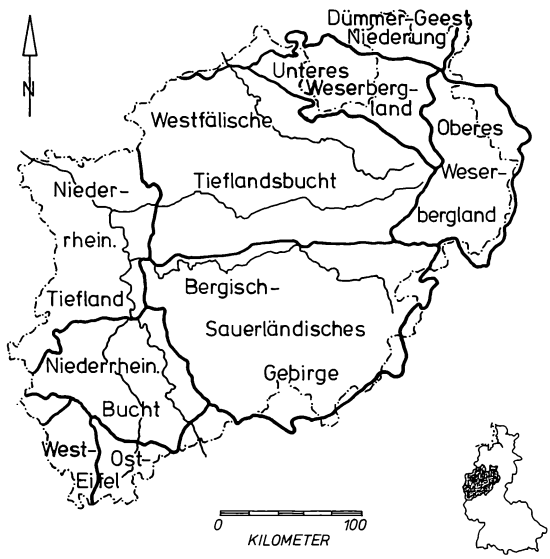


Abb. 1: Nordrhein-Westfalen und die Haupteinheiten der naturräumlichen Gliederung.

Im Rahmen einer umfassenden Arbeit galt es zu prüfen, ob die Zuverlässigkeit dieser rein quantitativ-statistischen Auswertung, die DURWEN (1982) an einigen Beispielen bereits nachweisen konnte, auch für die Auswertung von Material nur einer pflanzensoziologischen Ordnung gegeben ist. Ist dies der Fall, können existierende Pflanzenbestandsaufnahmen und Tabellen für Zwecke der Standortsbeurteilung, Raumgliederung und -charakterisierung, etwa im Rahmen von Landschaftsplanungen, verwendet werden. Das ausgewertete Material umfaßt eine Auswahl von Glatthaferwiesenaufnahmen in Nordrhein-Westfalen. Insgesamt sind es Aufnahmen von 560 Standorten, die mehr oder weniger gleichmäßig im Raum verteilt sind und somit auch regionale Vergleiche ermöglichen. Genauer untersucht und mit anderen Ergebnissen verglichen wurden zunächst die Klimafaktoren Temperatur und Kontinentalität. Räumliche Bezugsbasis für die Untersuchungen stellt die naturräumliche Gliederung Nordrhein-Westfalens dar (Abb. 1; MEYNEN, SCHMITHÜSEN 1957; MEYNEN et al. 1959).

2. Der Temperaturfaktor

Bei der Arbeit mit den Zeigerwerten muß man sich, wie ELLENBERG (1979) erläutert, stets vor Augen halten, daß die Zahlen, die das ökologische Verhalten der Pflanzen zu den Standortsfaktoren kennzeichnen, eine relative Abstufung darstellen. Speziell zur Temperaturzahl muß man wissen, daß sie sich auf die Verbreitung der Arten stützt, wobei der Wärmefaktor die Grenzen bestimmt.

Für die Auswertungen zum Standortsfaktor Temperatur wurden die Aufnahmen aller Glatthaferwiesen innerhalb einer naturräumlichen Einheit zu einer umfassenden Stichprobe zusammengefaßt und aus den Werten aller vorhandenen Taxa die mittlere Temperaturzahl errechnet. In Tab. 1 sind die Ergebnisse für alle Haupteinheiten Nordrhein-Westfalens zusammengefaßt. Demnach erweist sich das Niederrheinische Tiefland als die wärmste Einheit. Die Hochlagen - das Bergisch-Sauerländische Gebirge und die Ost- und Westeifel - zeigen sich bis zu einer halben Stufe kühler. Die übrigen Einheiten weisen alle den Wert von 5.3 auf. Die T-Wert-Berechnung, die durch gewichtete Addition der Prozentwerte über (+) und unter (-) der Klasse '5', die selbst unberücksichtigt bleibt, die Extreme mehr betont, differenziert das Ergebnis dieser Einheiten noch etwas. Innerhalb dieser naturräumlichen Einheiten treten regional mitunter sehr verschiedene Wärmeverhältnisse auf, die bei der Zusammenfassung aller Glatthaferwiesenaufnahmen eines Raumes im Mittelwert untergehen. Die Ergebnisse dieser relativen Temperaturabstufung mit der Wärmegliederung RINGLEBs (1958) für Westfalen zu vergleichen, bietet sich an.

Tab. 1: Mittel- und T-Werte der Temperaturzahl für die Haupteinheiten der naturräumlichen Gliederung Nordrhein-Westfalens

Einheiten	Temperatur	
	Mittelwert	T-Wert
Westeifel	4.9	-1
Osteifel	5.1	1
Berg.-Sauerl. Gebirge	5.0	0
Niederrhein. Bucht	5.3	3
Niederrhein. Tiefland	5.4	5
Westfälische Bucht	5.3	3
Oberes Weserbergland	5.3	4
Unteres Weserbergland	5.3	3
Dümmer-Geest-Niederung	5.3	4

Inwieweit die Berechnung der mittleren Temperaturzahlen innerhalb der naturräumlichen Einheiten (Abb. 2) mit den phänologischen Wertigkeiten übereinstimmt, wird deutlich, wenn man die Aufnahmepunkte der Glatthaferwiesen auf die Karte von RINGLEB projiziert (Abb. 3 u. 4). Im Niederrheinischen Tiefland ergaben die Berechnungen für die mittlere Niederrheinebene die höchste mittlere Temperaturzahl von 5.5. Diese Zahl erklärt sich dadurch, daß der größte Teil der Glatthaferwiesen dieser Einheit seinen Standort auf den höher gelegenen und damit trockneren und wärmeren Terrassenböden hat. Die thermische Gunst dieser Standorte zeigt sich auch in der phänologischen Wertigkeit, nach deren Skala klimatisch begünstigte Gebiete im niedrigen Wertebereich liegen.

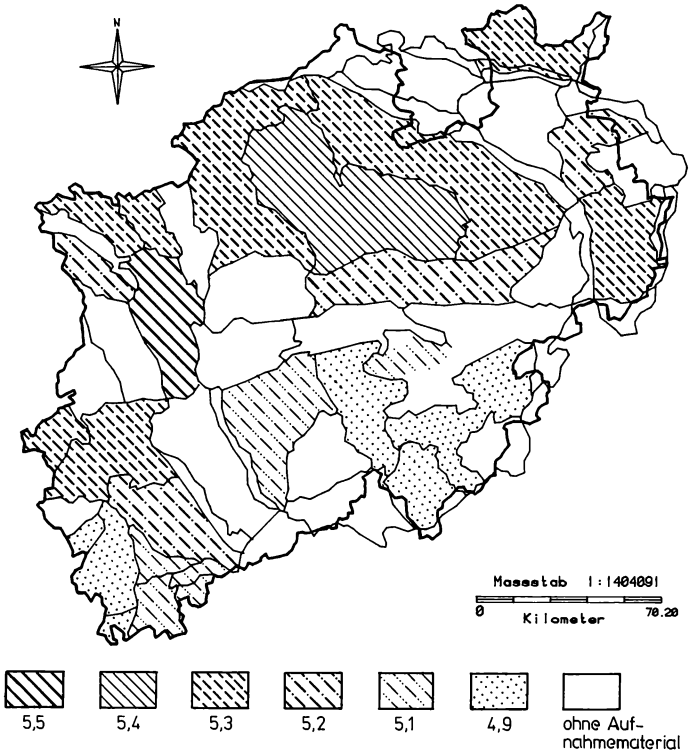


Abb. 2: Die Mittelwerte der Temperaturzahl für einzelne naturräumliche Einheiten.

Den wärmsten Bereich der Westfälischen Bucht stellt nach der Mittelwertberechnung für die Temperaturzahl das Kernmünsterland dar. Die Glatthaferwiesen dieser Einheit wurden in den Baumbergen, Beckumer Bergen und in der oberen Lippetalung aufgenommen - Standorte, die in den phänologischen Wertigkeitsbereich von 11-13 fallen, während das übrige, feuchtere Kernmünsterland in der Stufe 14-16 liegt. In dieser Stufe finden sich auch die meisten Aufnahmen des West- und Ostmünsterlandes, was der ebenfalls niedrigere Mittelwert der Temperaturzahl verdeutlicht. Die Ursache für den deutlichen Unterschied zwischen phänologischer Begünstigung und geringer mittlerer Temperaturzahl in der Hellwegbörde liegt darin, daß die Glatthaferwiesen für diese Einheit wenig repräsentative Standorte in feuchten Niederungen haben, wo die thermischen Bedingungen bekanntlich nicht so günstig sind (vgl. SCHREIBER et al. 1982).

Zeigen am Nordrand des unteren Weserberglandes der Mittelwert der Temperaturzahl und die phänologische Wertigkeit eine weitgehende Übereinstimmung, so sind die thermischen Bedingungen im Süden des oberen Weserberglandes, bedingt durch die Höhenlage, ungünstiger als die Berechnung der mittleren Temperaturzahl für diese Einheit ergibt. Die Standorte auf kalkreichem Untergrund bieten der trockenen Variante der Glatthaferwiesen günstigen Lebensraum.

Wirksamer als im Weserbergland wird der Höhengradient im Bergisch-Sauerländischen Gebirge. Die höchsten Lagen im Westsauerländer Oberland, im Siegerland und im Rothaargebirge erweisen sich sowohl in der phänologischen Wertigkeit als auch in den mittleren Temperaturzahlen als thermisch ungünstig. Gleichermaßen äußert sich die phänologische Gunst des Ruhrtals bei Meschede in günstigen Mittelwerten der Temperaturzahl. Die Bergischen Höhen im Westen des Sauerlandes liegen noch im Einflußbereich der Niederrheinischen Bucht, wie mittlere Temperaturzahl und phänologische Wertigkeit bestätigen.

Insgesamt betrachtet ergibt sich aus dem Vergleich der gemittelten Temperaturzahlen mit den phänologischen Wertigkeiten eine gute Übereinstimmung. Die regionalen Unterschiede in den Wärmebedingungen lassen sich mit der Temperaturzahl weitgehend aufzeigen. Doch darf der Zeigerwert Temperatur nicht isoliert betrachtet werden, denn die anderen Standortsfaktoren sind ebenfalls von Bedeutung, wie es sich in der Hellwegbörde und im oberen Weserbergland zeigt.

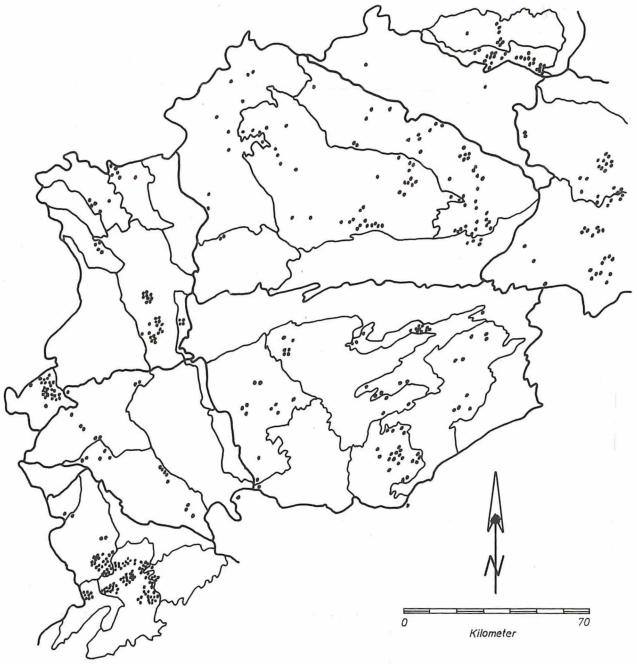


Abb. 3: Die Verteilung der Aufnahmepunkte von *Arrhenatheretum elatioris* in Nordrhein-Westfalen.

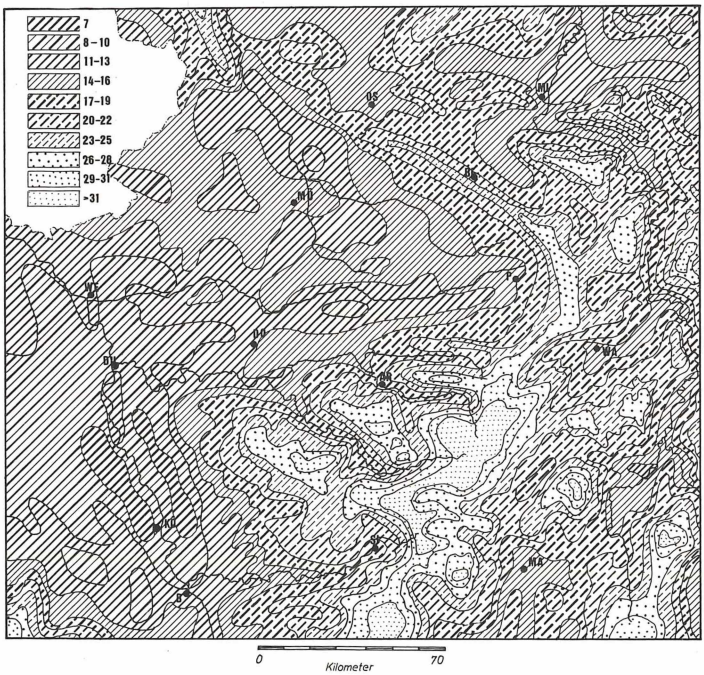


Abb. 4: Die räumliche Verteilung der phänologischen Wertigkeiten von 7 (klimatisch begünstigt) bis 31 (klimatisch sehr ungünstig) nach RINGLEB (1958).
Städte: ARNSBERG - BIELEFELD - BONN - DORTMUND - DUISBURG - KÖLN - MARBURG - MINDEN - MÜNSTER - OSNABRÜCK - PADERBORN - SIEGEN - WARBURG - WESEL.

3. Der Kontinentalitätsfaktor

Innerhalb der Westfälischen Bucht ändert sich das Klima dahingehend, daß der Nordwesten mehr maritim und der Südosten stärker kontinental beeinflußt wird. Diese Übergangssituation zeigt sich auch in der Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften mit der Abnahme atlantischer Arten und der Zunahme gemäßigt-kontinentaler und submediterraner Arten in oben genannter Richtung (BURRICHTER 1973). Abb. 5 veranschaulicht das Florengefälle der beiden Gruppen in der Westfälischen Bucht.

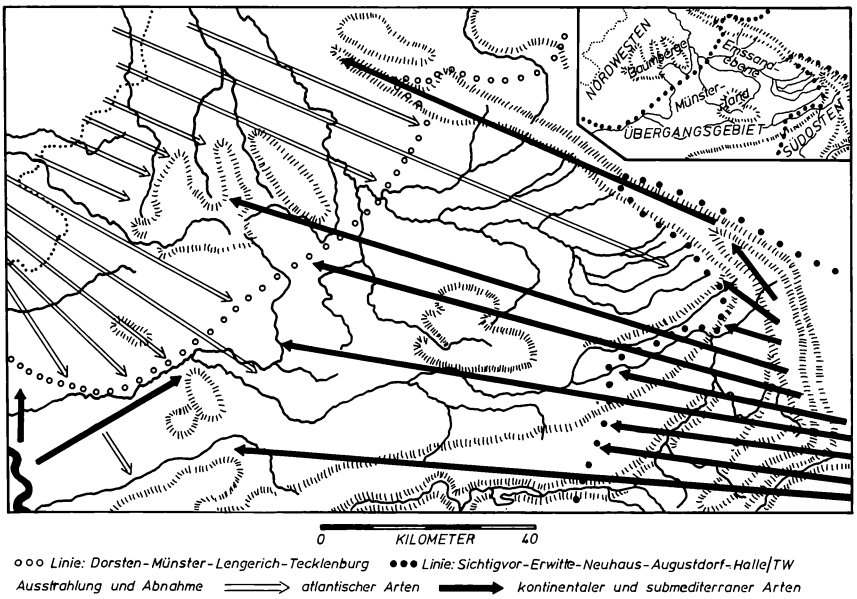


Abb. 5: Florengefälle atlantischer und xerothermer Arten in der Westfälischen Bucht nach BURRICHTER (1973).

Mit dem Material der floristischen Kartierung Mitteleuropas konnte DURWEN (1982) den Kontinentalitätsgradienten bestätigen. Ob dieser auch in den Glatthaferwiesen der Westfälischen Bucht nachzuweisen ist, soll die folgende Untersuchung zeigen. Die Aufnahmen wurden mit Bezug auf die von BURRICHTER (1973) abgegrenzten Teilräume zu drei Stichproben zusammengefaßt und einander gegenübergestellt. Die Diagramme in den Abb. 6 u. 7 stellen den relativen Artenanteil der einzelnen Stichproben an den Temperatur- und Kontinentalitätszahlen dar. Die gleichzeitige Berücksichtigung des Temperaturzeigerwertes ist sinnvoll, da die Kontinentalitätszahl eine Relativangabe zu den Temperaturschwankungen macht, denen eine Pflanze ausgesetzt ist (ELLENBERG 1979).

Die Gegenüberstellung der Stichproben für den Nordwesten und den Südosten ergibt bezüglich der Temperaturzahl den größten relativen Anteil an Mäßigwärmezeigern für den Südosten der Westfälischen Bucht, Arten mit '6' und '7' überwiegen aber im Nordwesten. Im Kontinentalitätsspektrum dominieren im atlantisch geprägten Teil der Bucht die ozeanischen Arten und ebenso die intermediären, d.h. die schwach subozeanischen bis schwach kontinentalen Arten. Der Anteil der Arten mit der Kontinentalitätszahl '7' ist im Nordwesten und Südosten gleich. Das Ergebnis für den Nordwesten der Westfälischen Bucht läßt sich dahingehend noch etwas differenzieren, als die Baumberge in diesem Teilgebiet eine Sonderstellung einnehmen (BURRICHTER 1973): Auf dem kalkhaltigen Untergrund finden mehr wärmeliebende und subkontinentale bis kontinentale Arten ihren Standort, wie in den Abb. 8 u. 9 deutlich wird. Im Übergangsbereich zwischen atlantischem Nordwesten und kontinentalen Südosten hebt sich die Emssandebene als Einzugsgebiet mehr atlantischer Arten vom übrigen Münsterland ab. In der Abb. 10 zeigt sich der deutlich höhere Anteil an ozeanischen Arten und an jenen mit der Kontinentalitätszahl '3'. Wenig erkennbar bleibt dagegen der Kontinentalitätsgradient für die Glatthaferwiesen in der Westfälischen Bucht.

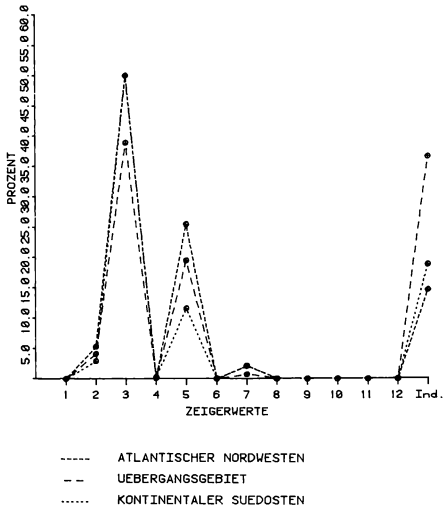


Abb. 6: Vergleich der Zeigerwertspektren für Kontinentalität einzelner Teilgebiete der Westfälischen Bucht.

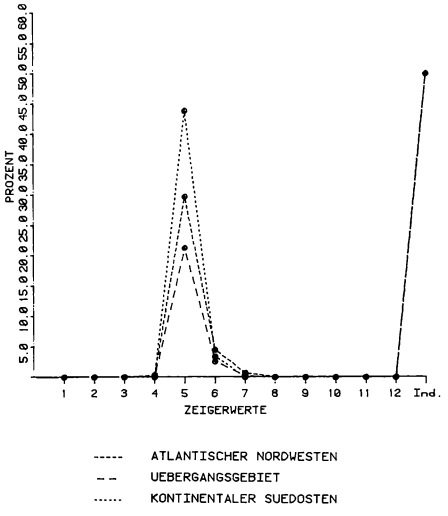


Abb. 7: Vergleich der Zeigerwertspektren für Temperatur einzelner Teilgebiete der Westfälischen Bucht.

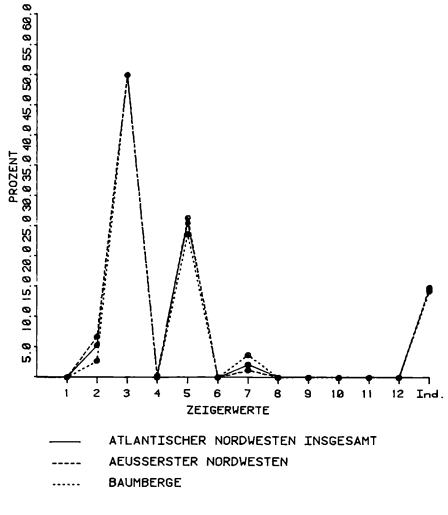


Abb. 8: Vergleich der Zeigerwertspektren für Kontinentalität im atlantischen Nordwesten der Westfälischen Bucht.

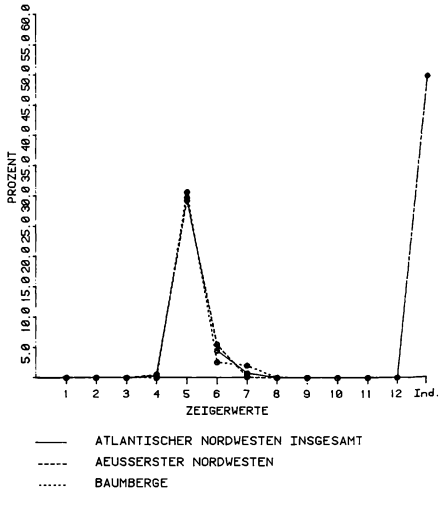


Abb. 9: Vergleich der Zeigerwertspektren für Temperatur im atlantischen Nordwesten der Westfälischen Bucht.

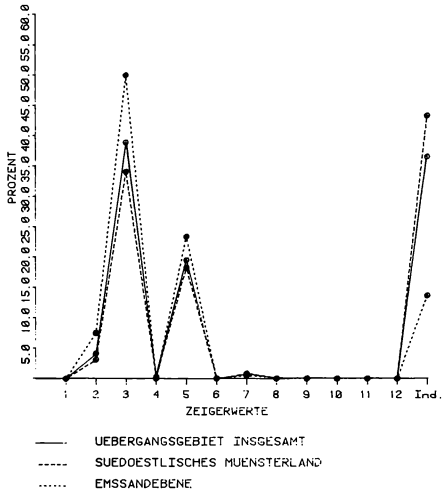


Abb. 10: Vergleich der Zeigerwertspektren für Kontinentalität im Übergangsgebiet vom atlantischen Nordwesten zum kontinentalen Südosten.

Tab. 2: Ergebnisse des Rangsummentests für die Paarvergleiche der Zeigerwertspektren Temperatur und Kontinentalität der drei Teilräume der Westfälischen Bucht.

Faktor	Raum 1	Raum 2	Testwert (U)*	Signifikanz (zweiseitig, %)
Temperatur	Nordwesten	Übergangsgeb.	-0.08	-
	Nordwesten	Südosten	+0.42	-
	Übergangsgeb.	Südosten	+0.50	-
Kontinentalität	Nordwesten	Übergangsgeb.	+0.49	-
	Nordwesten	Südosten	+0.47	-
	Übergangsgeb.	Südosten	+0.36	-

* Ein Minuszeichen gibt an, daß der untere, ein Pluszeichen, daß der obere Teil des Spektrums im ersten Raum stärker betont ist als im zweiten.

Dieses Ergebnis bestätigt auch die statistische Signifikanzprüfung mit dem Rangsummentest nach Raatz (vgl. LIENERT 1973). In Tab. 2 u. 3 sind die Testwerte und Signifikanzniveaus bei zweiseitigem Test zusammengefaßt. Die statistische Sicherheit, mit der die Hypothese, daß zwei Teilgebiete in der Werteverteilung gleich sind, beibehalten werden kann, gibt die prozentuale Signifikanz an. Dieser Test zeigt, daß die Werteverteilung der einzelnen Teilräume zu ähnlich ist, als daß sich mit statistischer Sicherheit von echten Varianten reden läßt. Sehr bedingt kann das nur für den Vergleich Emssandebene/Münsterland, Baumberge/Münsterland und Emssandebene/äußerster Nordwesten gesagt werden.

Tab. 3: Ergebnisse des Rangsummentests für die Paarvergleiche der Zeigerwertspektren Temperatur und Kontinentalität der Untereinheiten zweier Teilräume der Westfälischen Bucht.

Faktor	Raum 1	Raum 2	Testwert (U)*	Signifikanz (zweiseitig, %)
Temperatur	Emssandebene	Münsterland	-0.65	50
	äußerster NW	Baumberge	+0.47	-
	Baumberge	Emssandebene	-0.16	-
	Baumberge	Münsterland	-0.75	45
	Emssandebene	äußerster NW	-0.26	-
Kontinen-	Emssandebene	Münsterland	-0.94	35
talität	äußerster NW	Baumberge	+0.47	-
	Baumberge	Emssandebene	+0.50	-
	Baumberge	Münsterland	-0.27	-
	Emssandebene	äußerster NW	-1.08	32

* Ein Minuszeichen gibt an, daß der untere, ein Pluszeichen, daß der obere Teil des Spektrums im ersten Raum stärker betont ist als im zweiten.

Tab. 4: Arten mit der Kontinentalitätszahl ≥ '5' aus der 96 Arten umfassenden Stichprobe für den Nordwesten der Westfälischen Bucht.
Zeigerwerte: L = Licht, T = Temperatur, K = Kontinentalität, F = Feuchte, R = Reaktion, S = Stickstoff. (nach ELLENBERG 1979).

Art	L	T	K	F	R	S
Agropyron repens	7	0	7	5	0	8
Alopecurus pratensis	6	0	5	6	6	7
Angelica sylvestris	7	0	5	8	0	0
Anthriscus sylvestris ssp. *sylvestris*	7	0	5	5	0	8
Carex gracilis	7	4	7	9	6	4
Centaurea jacea	7	0	5	0	0	0
Daucus carota	8	6	5	4	0	4
Equisetum palustre	7	0	5	7	0	3
Festuca rubra ssp. *rubra*	0	0	5	0	0	0
Fragaria vesca	7	0	5	5	0	6
Medicago falcata	8	5	7	3	9	3
Phleum pratense ssp. *pratense*	7	0	5	5	0	6
Pimpinella saxifraga	7	0	5	3	0	2
Plantago media	7	0	7	4	8	3
Sanguisorba officinale	7	5	7	7	0	3
Trifolium hybridum	7	5	5	6	7	5
Trisetum flavescens	7	0	5	0	0	5
Vicia sepium	0	0	5	5	7	5

Tab. 5: Arten mit der Kontinentalitätszahl ≥ '5' aus der 69 Arten umfassenden Stichprobe für den Südosten der Westfälischen Bucht.
Zeigerwerte: L = Licht, T = Temperatur, K = Kontinentalität, F = Feuchte, R = Reaktion, S = Stickstoff. (nach ELLENBERG 1979).

Art	L	T	K	F	R	S
Agropyron repens	7	O	7	5	O	8
Alopecurus pratensis	6	O	5	6	6	7
Anthriscus sylvestris ssp. *sylvestris*	7	O	5	5	O	8
Betonica officinalis	7	6	5	4	O	3
Centaurea jacea	7	O	5	O	O	O
Daucus carota	8	6	5	4	O	4
Equisetum palustre	7	O	5	7	O	3
Festuca rubra ssp. *rubra*	O	O	5	O	O	O
Geum rivale	6	O	5	8	O	4
Lythrum salicaria	7	5	5	8	7	O
Phleum pratense	7	O	5	O	O	5
Trisetum flavescens	7	O	5	O	O	5

Ein anderer für diese Auswertung kritisch zu bemerkender Punkt ist die ungleiche Verteilung der Aufnahmen in den Stichproben. Von den insgesamt 110 verarbeiteten Aufnahmen der Glatthaferwiesen in der Westfälischen Bucht entfallen 22 auf den Nordwesten, davon 8 auf die Baumberge; 73 Aufnahmen verteilen sich im Übergangsgebiet, 22 davon in der Emssandebene; nur 10 Aufnahmen stammen aus dem Südosten. Neben den unterschiedlichen Aufnahmeanteilen der untersuchten Teilräume gibt auch deren teilweise geringe Anzahl zu denken. Zudem zeigen sich gerade jene Arten, die dem Nordwesten und Südosten der Westfälischen Bucht nach dem Zeigerwert ein relativ kontinentales Gepräge verleihen (Kontinentalitätszahl ≥ '5'), gegenüber der Temperaturzahl zumeist indifferent (s. Tab. 4 u. 5); die Ergänzung der Temperaturzahl durch die Kontinentalitätszahl ist nicht möglich. Es bleibt zu prüfen, ob durch umfangreichere Stichproben diese Informationslücke geschlossen werden kann, oder ob diese Verhältnisse ein Charakteristikum der Glatthaferwiesen sind. Eine andere Überlegung ist, ob hier das Gesetz der relativen Standortskonstanz Gültigkeit hat, welches besagt, daß eine Art auf Veränderungen im Mesoklima mit Biotopwechsel reagiert, wodurch "die Klimaänderung möglichst kompensiert wird, so daß die Standortbedingungen, d.h. die abiotische Umwelt, mehr oder weniger konstant bleibt" (WALTER 1979: 18). Insgesamt erweist sich die Auswertung einer pflanzensoziologischen Ordnung bezüglich des Zeigerwertes Kontinentalität als nicht so zuverlässig wie die quantitativ-statistische Auswertung der floristischen Kartierung Mitteleuropas (DURWEN 1982).

4. Zusammenfassung

Die rein statistische Nutzung der Zeigerwerte ELLENBERGs (1979) als Indikatoren für Standortsbedingungen von Pflanzengesellschaften hat sich in vielen Fällen als zuverlässig erwiesen (DURWEN 1982). Ob das Aufnahmematerial nur einer pflanzensoziologischen Ordnung, das nicht im Hinblick auf derartige Fragestellungen gewonnen wurde, für räumlich differenzierte Auswertung geeignet ist, sollte an Hand von Glatthaferwiesen in Nordrhein-Westfalen für die Zeigerwerte Temperatur und Kontinentalität geprüft werden. Ein Vergleich der gemittelten Temperaturzahlen mit den phänologischen Wertigkeiten RINGLEBs (1958) ergab im ganzen eine gute Übereinstimmung. Auffallende Abweichungen konnten durch die anderen Standortsfaktoren als nicht repräsentative Standorte in den entsprechenden Raumeinheiten erklärt werden.

Die Prüfung der Kontinentalitätszahlen in den Teilräumen der Westfälischen Bucht auf den von Nordwesten nach Südosten verlaufenden Kontinentalitätsgradienten (BURRICHTER 1973) erbrachte nur punktuelle Übereinstimmungen. Dabei bleibt offen, ob ein statistisch abzusicherndes Ergebnis deswegen nicht zu erzielen war, weil die Ordnung der Glatthaferwiesen bezüglich des Zeigerwertes Kontinentalität wenig Differenzierungsmöglichkeiten bietet oder weil die Datenbasis unzureichend war (sehr ungleichmäßige Verteilung der Aufnahmen) oder ob die Standorte dieses Grünlandtyps oft lokalklimatisch homogener sind als die Mesoklimate der zugrundegelegten Naturräume (relative Standortskonstanz).

Für die Bereitstellung des Aufnahmematerials für diese Untersuchungen danken wir Herrn Dr. Foerster von der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung in Kleve-Kellen herzlich.

Literatur

BURRICHTER E., 1973: Die potentielle natürliche Vegetation in der Westfälischen Bucht. Erläuterungen zur Übersichtskarte 1 : 200 000. Siedlung u. Landschaft in Westfalen [Münster] 8: 58 S. u. Karte.

DURWEN K.-J., 1982: Zur Nutzung von Zeigerwerten und artspezifischen Merkmalen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas für Zwecke der Landschaftsökologie und -planung mit Hilfe der EDV - Voraussetzungen, Instrumentarien, Methoden und Möglichkeiten. Arbeitsber. Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster 5: 138 S. u. Anhang.

ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.

LIENERT G.A., 1973: Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Meisenheim. Bd. 1: 736 S.

MEYNEN E., SCHMITHÜSEN J. (Ed.), 1957: Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. 4. u. 5. Lief., Remagen (Bundesanst. f. Landeskunde): 351-603.

MEYNEN E., SCHMITHÜSEN J., GELLERT J., NEEF E., MÜLLER-MINY H., SCHULTZE H.J. (Ed.), 1959: Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. 6. Lief. Remagen (Inst. f. Landeskunde u. Dt. Inst. f. Länderkunde): 609-882.

MEYNEN E., SCHMITHÜSEN J., GELLERT J., NEEF E., MÜLLER-MINY H., SCHULTZE H.J. (Ed.), 1965: Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. 7. Lief. Bad Godesberg (Inst. f. Landeskunde u. Dt. Inst. f. Länderkunde): 883-1090.

RINGLEB F., 1958: Das phänologische Jahr in Westfalen. Spieker [Münster] 9: 59-95 u. 2 Karten.

SCHREIBER K.-F. unter Mitwirkung von SCHREIBER C., WITTIG R., THÖLE R., VOGEL A., DURWEN K.-J., BERKHOFF F.-W., GEMPERLEIN J., GENKINGER R., JÄNSCH H., KIAS U., MÖHRING C., RUVILLE F. von, VERHEYEN T. u.a., 1982: Wärmeklimatische Gliederung im Bereich des Kommunalverbandes Ruhrgebiet 1 : 25 000. Münster/Essen: im Druck.

WALTER H., 1979: Allgemeine Geobotanik. 2. Aufl. Stuttgart: 260 S.

Adresse

Felizitas von Ruville
Prof. Dr. K.-F. Schreiber
Lehrstuhl Landschaftsökologie
Geogr. Inst. Univ.
Robert-Koch-Str. 26

D-4400 Münster

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Zur Auswertung der floristischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland mit Hilfe von Zeigerwerten

- Karl-Josef Durwen, Friedrich-Wilhelm Berkhoff und Rüdiger Wittig -

The example of the Westfälische Bucht and its immediate surroundings demonstrates that useful results can be gained by an ecological evaluation of the flora lists compiled within the framework of the floristic mapping of the Federal Republic of Germany.

Deutschland, EDV, Kartierung (floristisch), Nordrhein-Westfalen, Zeigerwert.

1. Zielsetzung

Seit dem Abschluß der floristischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland, die als Rasterkartierung auf der Basis der Topographischen Karte 1 : 25 000 (TK 25) durchgeführt wurde (zur Methode der Kartierung vgl. HAEUPLER 1976), liegen für jede TK 25 der Bundesrepublik Listen der Gefäßpflanzen-Arten vor. Es bietet sich an, diese Listen mit Hilfe der Ellenbergschen Zeigerwerte (ELLENBERG 1979) auszuwerten. Erste Untersuchungen am Beispiel der Inventare der Westfälischen Bucht und ihrer Umgebung sollten dazu dienen, die Möglichkeiten und Grenzen einer solchen Auswertung zu erkunden. Es wird als bekannt vorausgesetzt, daß es sich bei den Zeigerwerten um Erfahrungswerte relativer Art handelt, die sich auch aus arealspezifischen Erkenntnissen ableiten. Durch die quantitative Auswertung wird quasi der Summeneffekt festgestellt, der über die Arbeit mit einzelnen Arten bzw. Arealen oder Arealtypen hinausgeht. Dieser komplexe Wert kann seinerseits wieder mit den Naturraumbedingungen verglichen werden und läßt Rückschlüsse auf die Qualität der Indikatorwerte zu.

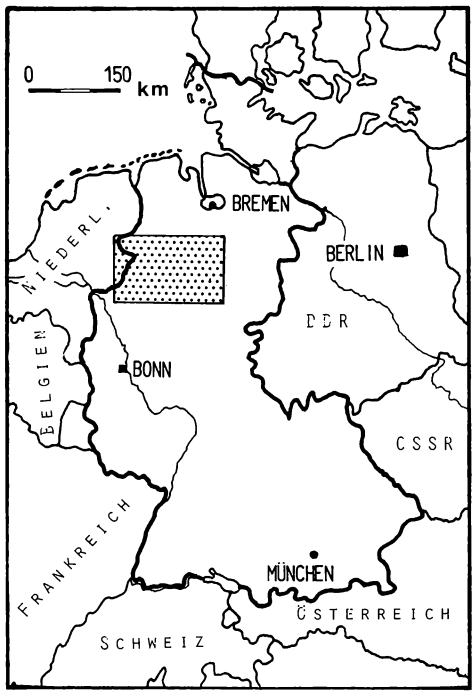


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes (punktierter Bereich)

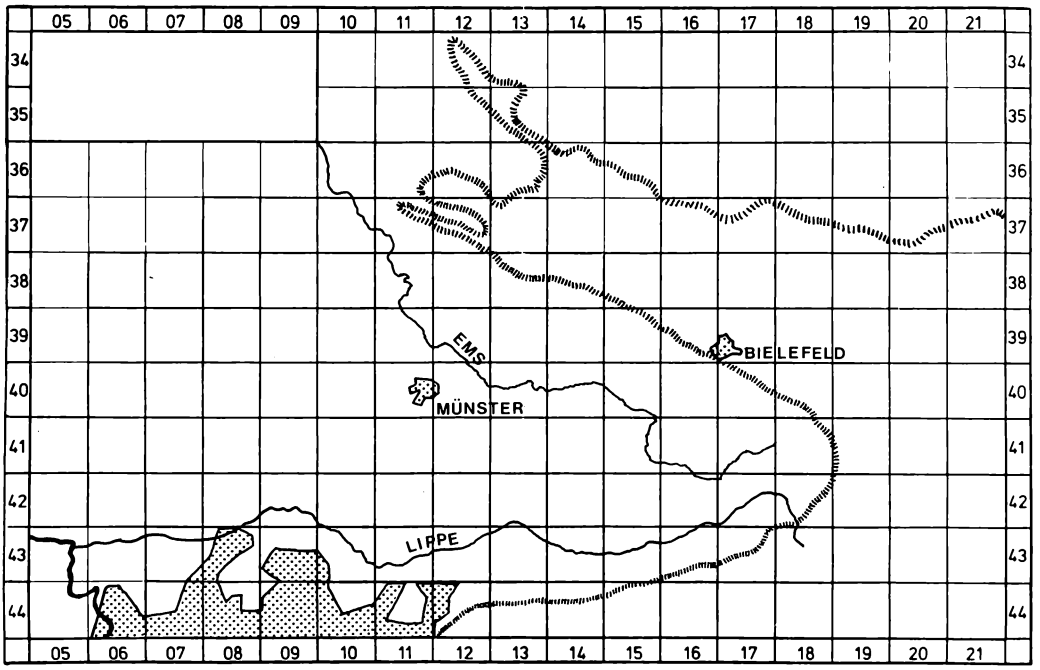


Abb. 2: Vereinfachte Topographie des Untersuchungsgebietes und Rasterschnitt.

2. Methoden

Im Untersuchungsraum (Lage, Rasterschnitt der Meßtischblätter und Topographie siehe Abb. 1 u. 2) wurden alle verfügbaren Inventare der floristischen Kartierung der Bundesrepublik mit Hilfe des Computerprogrammes FLORA (s. DURWEN 1982) nach folgenden Kriterien ausgewertet: Verteilung der Zeigerwerte für die Faktoren Temperatur, Kontinentalität, Feuchte, Reaktion und Stickstoff, Anteile an den Lebensform-, Blattausdauer- und Anatomietypen sowie Verteilungen der Charakterarten der Gesellschaften (alle Angaben nach ELLENBERG 1979). Aus Platzgründen kann im Rahmen dieser Arbeit nur auf die Auswertung der Zeigerwerte eingegangen werden. Hinsichtlich der übrigen Ergebnisse sei auf die Arbeit von DURWEN (1982) verwiesen.

3. Auswertungsprobleme

Erschwert werden Auswertungen, da

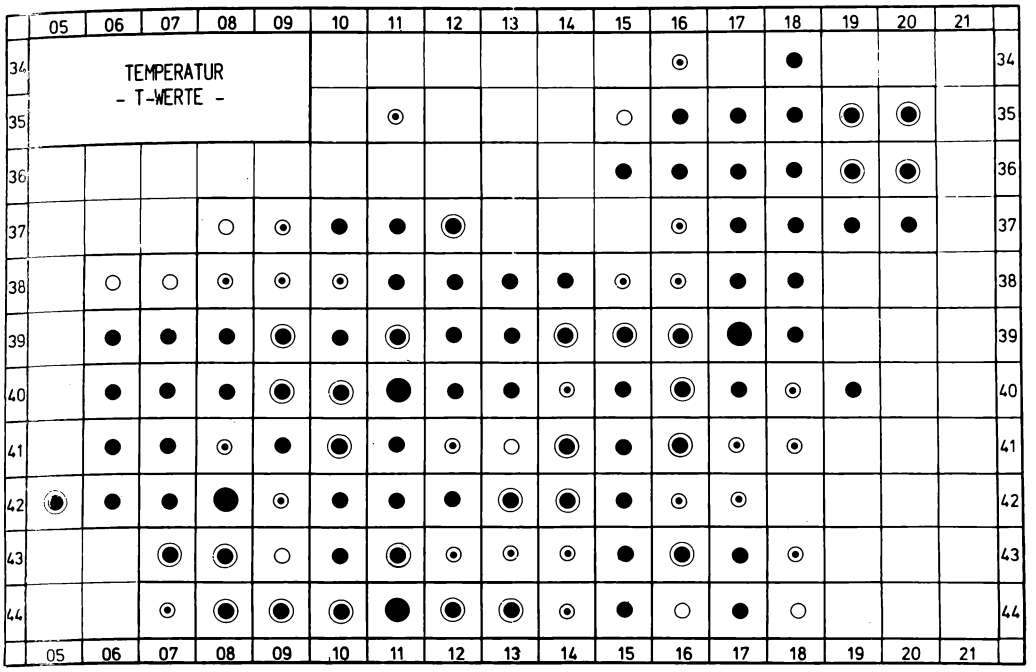
- keine Quantifizierung der Häufigkeit oder Verteilung der erfaßten Arten existiert, eine nur in Einzelexemplaren auf einem Sonderstandort auftretende Art also gleichrangig neben der mit Massenvorkommen steht;
- selbst bei guter Erhebung nur etwa 60-80% des tatsächlichen Artenbestandes erfaßt werden;
- eine Rasterkartierung immer willkürliche Schnitte in den Raum legt und dadurch zumindest bei großer Kantenlänge die Auflösungsmöglichkeit herabsetzt;
- die individuellen Einflüsse ehrenamtlicher Kartierer teilweise sehr deutlich sind (Intensität der Untersuchung im allgemeinen, bei bestimmmten Gesellschaften und bei der Nennung von Unterarten im besonderen) und so raumdeterminierte empirische Erscheinungen überlagert werden.

4. Ergebnisse und Diskussion

Bei der Temperatur zeigt sich über die T-Werte (Abb. 3), von krassen Ausreißern wie Blatt 4309* (Recklinghausen) abgesehen, eine nicht unlogische Abfolge:

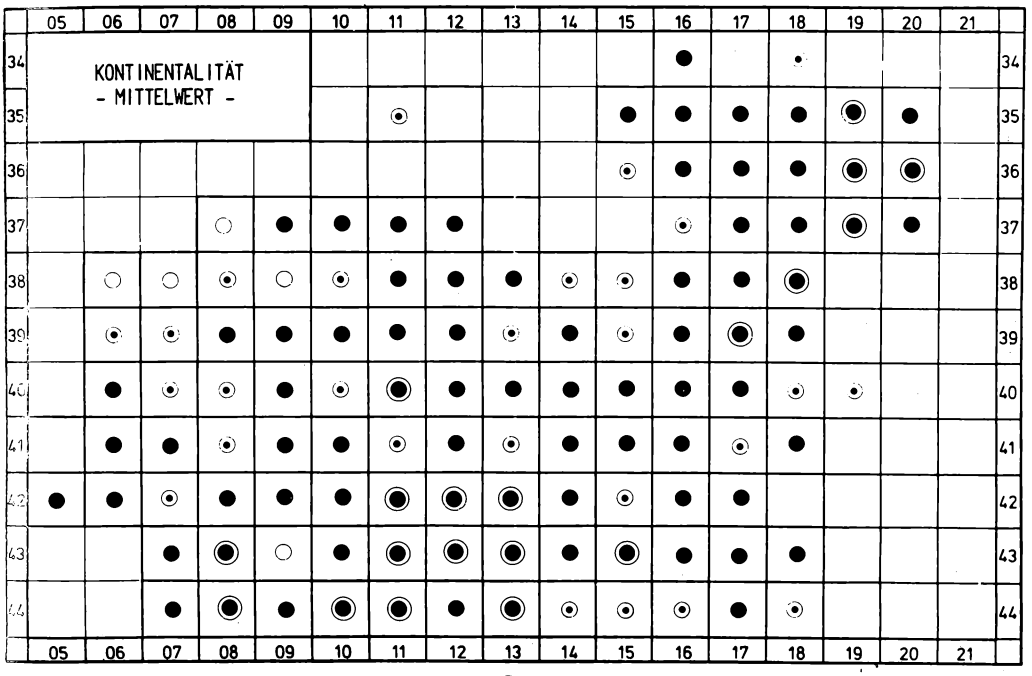
---

* In den Abb. 3-7 ergeben sich die Blattnummern durch die Hoch- und Rechtswerte an den Kartenrändern.



○ 2 u. 3 ⊙ 4 ● 5 ◉ 6 ⬤ 7 u. 8

Abb. 3: Karte der Temperatur-T-Werte.
Für die signaturlosen Raster wurde keine Auswertung durchgeführt, da die Florenlisten nicht vorlagen.



○ 3,4 ⊙ 3,5 ● 3,6 ◉ 3,7

Abb. 4: Karte der Kontinentalitäts-Mittelwerte.
Für die signaturlosen Raster wurde keine Auswertung durchgeführt, da die Florenlisten nicht vorlagen.

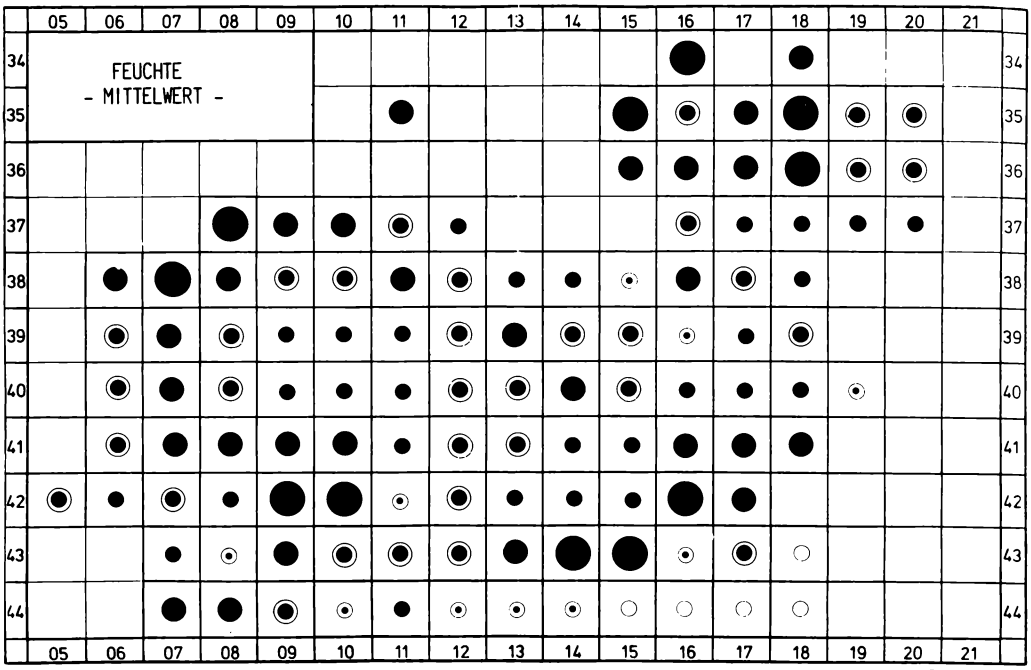


Abb. 5: Karte der Feuchte-Mittelwerte.
Für die signaturlosen Raster wurde keine Auswertung durchgeführt, da die Florenlisten nicht vorlagen.

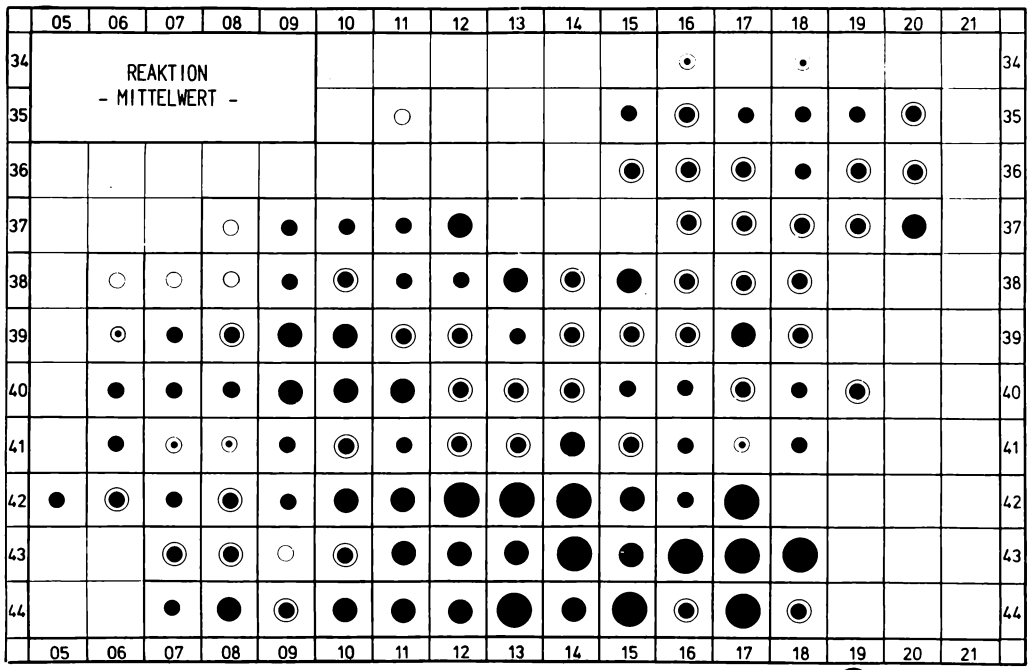


Abb. 6: Karte der Reaktions-Mittelwerte.
Für die signaturlosen Raster wurde keine Auswertung durchgeführt, da die Florenlisten nicht vorlagen.

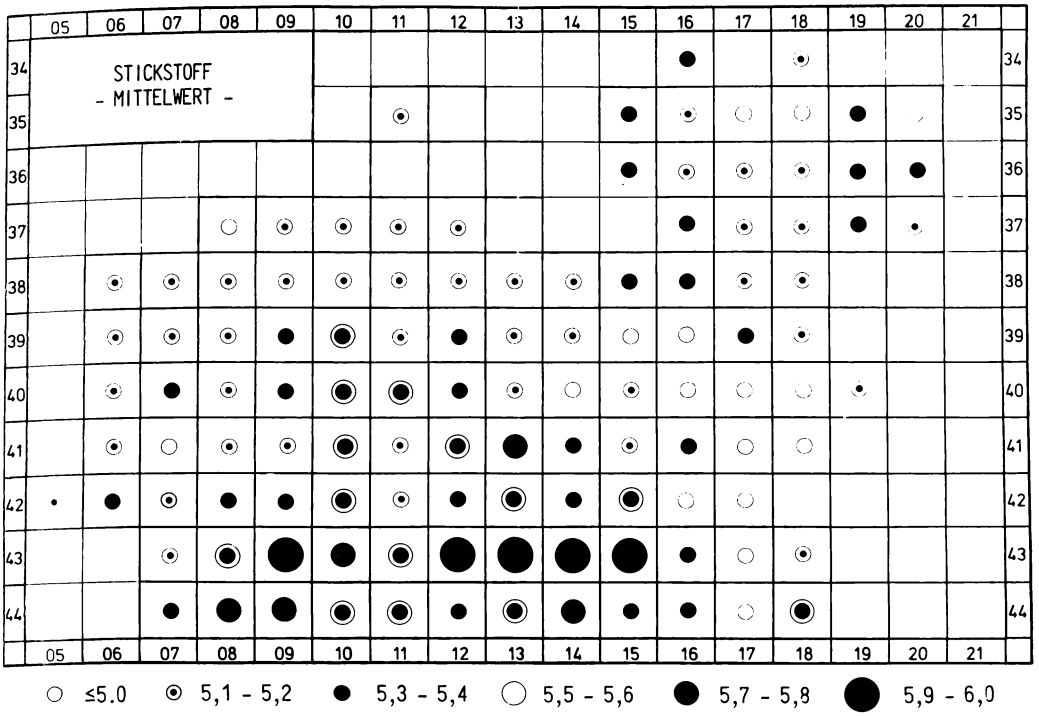


Abb. 7: Karte der Stickstoff-Mittelwerte.
Für die signaturlosen Raster wurde keine Auswertung durchgeführt, da die Florenlisten nicht vorlagen.

Geringste Werte im Nordwesten, aber auch im südöstlichen Bergland, relativ hohe Werte im Wesertal, im nördlichen Ruhrgebiet und in den Kalkgebieten wie den Baumbergen (TK 4009) und bei Beckum (TK 4214). Auch die Spitzenwerte in den Blättern TK 4011 und 3917 erscheinen nicht unberechtigt, handelt es sich doch um die Städte Münster und Bielefeld. Die Mittelwerte beim Kontinentalitätsfaktor (Abb. 4) deuten nur im Nordwesten eine gute Übereinstimmung mit den üblicherweise gezogenen Grenzen (s. z.B. BURRICHTER 1973) an. Als besonders kontinental erweisen sich die städtischen Bereiche.

Die Bodenfaktoren 'Feuchte' und 'Reaktion' zeigen das am schärfsten gezeichnete Bild. Abb. 5 und 6 lassen Zonierungen erkennen, die mit denen der Bodenkarte weitgehend übereinstimmen. Etwas besser als angesichts der in unserer Landschaft überall vorhandenen starken Eutrophierungserscheinungen vermutet werden konnte, ist die indizierte Stickstoffkarte (Abb. 7): Nicht mehr oder minder zufällige Schwankungen beherrschen das Bild, sondern zusammenhängende Strukturen. Diese sind, denkt man beispielsweise an die vor allem im Nordwesten zu findenden podsoligen Substrate mit sicherlich suboptimalen Stickstoffumsätzen und an die im Vergleich zum Umland höheren N-Mittelwerte urbaner Bereiche (WITTIG, DURWEN 1982), durchaus logisch angeordnet.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß eine quantitative ökologische Auswertung der im Rahmen der floristischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland erstellten Floren-Listen mit Hilfe der Zeigerwerte zu sinnvollen Ergebnissen führt. Der Aussagewert der Ergebnisse dürfte umso größer sein, je größer das in Betracht gezogene Gebiet ist. Die hier vorgestellte Arbeit liegt bezüglich der Flächengröße sicherlich an der unteren Grenze. Es wäre daher wünschenswert, eine 'Musterauswertung' am Beispiel eines größeren Bundeslandes (z.B. Nordrhein-Westfalen) durchzuführen.

Literatur

BURRICHTER E., 1973: Die potentielle natürliche Vegetation in der Westfälischen Bucht. Siedlung Landschaft 8: 58 S.

DURWEN K.J., 1982: Zur Nutzung von Zeigerwerten und artspezifischen Merkmalen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas für Zwecke der Landschaftsökologie und -planung mit Hilfe der EDV - Voraussetzungen, Instrumentarien, Methoden und Möglichkeiten. Arbeitsber. Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster 5: 138 S.

ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.

HAEUPLER H., 1976: Grundlagen und Arbeitsmethoden für die Kartierung der Flora Mitteleuropas. 2. Aufl. Göttingen (Zentralstelle flor. Kartierung): 75 S.

WITTIG R., DURWEN K.-J., 1982: Ecological indicator-value spectra of spontaneous urban floras. In: (Ed. BORNKAMM R., LEE J.A., SEAWARD M.R.D.): Urban ecology. London (Blackwell): 23-31.

Adressen

Dipl.-Geogr. Friedrich-Wilhelm Berkhoff
Lehrstuhl Landschaftsökologie
Inst. f. Geographie u. Länderkunde Westf. Wilhelms-Universität
Robert-Koch-Str. 26

D-4400 Münster

Dipl.-Geogr. Dr. Karl-Josef Durwen
Landesamt für Umweltschutz Rheinland-Pfalz
Amtsgerichtsplatz 1

D-6504 Oppenheim

Prof. Dr. Rüdiger Wittig
Abt. Geobotanik
Bot. Inst. Univ.
Universitätsstr. 1

D-4000 Düsseldorf

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Merkmalskorrelationen und -verteilungen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen

- Karl-Josef Durwen und Felizitas von Ruville -

The statistical analysis of indicator values and characteristics of life form, anatomical and morphological structure enclude the determination of absolute and relative parts to each attribute, the calculation of contingency tables for a two-species correlation, the calculation of the correlation coefficient Gamma (γ) and Lambda (λ) and the determination of measures for exact predictions. On account of these surveys and calculations the results of individual analysis of stands or tables can be better classified and the abilities of prediction can be improved.

EDV, Zeigerwert.

1. Einführung

Die von ELLENBERG (1979) zusammengestellten Zeigerwerte und anderen Artmerkmale der Gefäßpflanzen Mitteleuropas wurden - um die Angaben zu weiteren 132 Arten ergänzt - hinsichtlich 12 Variabler (6 Zeigerwerte; Wasserdynamik; Lebensform; Besonderheit der Lebensform; Anatomie; Blattausdauer; Soziologie auf der Ebene 'Gruppe von Klassen') mit 136 möglichen Ausprägungen statistisch ausgewertet. Neben den Bestimmungen der absoluten und relativen Anteile je Merkmalsausprägung mit dem Programm FLORA 1 (vgl. DURWEN 1982) wurden mit dem Programm FLORA 6 Kontingenztabellen mit 65 Gegenüberstellungen von je 2 Variablen erstellt. Berechnet wurden die Korrelationskoeffizienten (Prognosemaße informationstheoretischer Sicht) λ für die nominal- und γ für die ordinal-skalierten Werte (vgl. LIENERT 1973).

$$\lambda = \frac{P_1 - P_2}{P_1} \quad \text{mit} \quad P_1 = \frac{N - \max(n_j)}{N} \quad \text{und} \quad P_2 = \frac{N - (\max_i b_{ij})}{N}$$

wobei: $\max(n_j)$ = Objektzahl der Modalkategorie aller Spalten;
$\max_i b_{ij}$ = Objektzahl der Modalkategorie je Zeile;

P_1 entspricht der Prognosesicherheit (Vorhersagefehler) bezüglich der Spaltenvariablen ohne Kenntnis der Zeilenvariablen,

P_2 gibt den Prozentsatz des Vorhersagefehlers mit Wissen um die Verteilung der Zeilenvariablen an.

λ gibt also die relative Vorhersageverbesserung an.

$$\gamma = \frac{N_c - N_d}{N_c + N_d}$$ mit N als jeweilige Anzahl der Paare konkordanten (Index: c) oder diskordanten (Index: d) Typs.

Alle Objekte werden jeweils einem Paarvergleich unterzogen. Ist ein Objekt bezüglich beider gegenübergestellter Variablenausprägungen größer oder kleiner, spricht man von einem konkordanten Paar, ist ein Wert größer und einer kleiner, von einem diskordanten. Identität bleibt unberücksichtigt. Das Vorzeichen von γ gibt die Richtung der Assoziation an, der Wert die Stärke der proportionalen Fehlerreduktion bei der Vorhersage der Rangordnung der Paare.

Auf Grund dieser Übersichten und Berechnungen, die bei DURWEN (1982) abgedruckt sind, können die Ergebnisse von individuellen Auswertungen einzelner Bestandsaufnahmen, Tabellen usw. besser eingeordnet und die Prognosefähigkeiten verbessert werden. Ohne das Wissen um die Gesamtstruktur der Menge aller möglichen Daten und deren Kombinationen müßte ansonsten von theoretischen Grundannahmen, wie Gleich- oder Gaußverteilung, ausgegangen werden. Diese treffen jedoch selten auch nur näherungsweise zu, wie die Untersuchungen zeigen. Dazu ein Beispiel:

Tab. 1: Kontingenztabelle der Zeigerwertspektren Licht zu Temperatur auf der Basis von 2091 Gefäßpflanzen.

Licht	1		2		3		4		5		6		7		8		9		Indiff./Unbew.		Summe	
Temp.	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%
1:	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*9*	.4	*41*	2.0	*34*	1.6	*0*	0.0	*84*	4.0
2:	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*3*	.1	*5*	.2	*21*	1.0	*55*	2.6	*26*	1.2	*0*	0.0	*110*	5.3
3:	*0*	0.0	*0*	0.0	*5*	.2	*5*	.2	*5*	.2	*12*	.6	*28*	1.3	*33*	1.6	*14*	.7	*2*	.1	*104*	5.0
4:	*0*	0.0	*2*	.1	*7*	.3	*13*	.6	*11*	.5	*20*	1.0	*25*	1.2	*32*	1.5	*11*	.5	*1*	.0	*122*	5.8
5:	*0*	0.0	*9*	.4	*19*	.9	*36*	1.7	*32*	1.5	*54*	2.6	*138*	6.6	*69*	3.3	*19*	.9	*5*	.2	*381*	18.2
6:	*0*	0.0	*2*	.1	*8*	.4	*18*	.9	*28*	1.3	*52*	2.5	*128*	6.1	*93*	4.4	*26*	1.2	*9*	.4	*364*	17.4
7:	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*4*	.2	*16*	.8	*21*	1.0	*71*	3.4	*88*	4.2	*41*	2.0	*6*	.3	*247*	11.8
8:	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*3*	.1	*11*	.5	*5*	.2	*22*	1.1	*27*	1.3	*11*	.5	*2*	.1	*81*	3.9
9:	*0*	0.0	*0*	0.0	*0*	0.0	*1*	.0	*0*	0.0	*2*	.1	*1*	.0	*2*	.1	*4*	.2	*0*	0.0	*10*	.5
Ind./Unb.	*1*	.0	*4*	.2	*6*	.3	*25*	1.2	*39*	1.9	*64*	3.1	*173*	8.3	*127*	6.1	*43*	2.1	*106*	5.1	*588*	28.1
Summe:	*1*	.0	*17*	.8	*45*	2.2	*105*	5.0	*145*	6.9	*235*	11.2	*616*	29.5	*567*	27.1	*229*	11.0	*131*	6.3	*2091*	100.0

Der γ-Koeffizient der ordinalen Kontingenz beträgt ohne Berücksichtigung der Indifferenten und Unbekannten: -.053

Tab. 2: Kontingenztabelle der Zeigerwertspektren Stickstoff zu Anatomie auf der Basis von 2091 Gefäßpflanzen.

Stickstoff	1		2		3		4		5		6		7		8		9		Indiff./Unbew.		Summe	
Anat.	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%	*Anz.*	%
Hydrom.	*7*	.3	*7*	.3	*6*	.3	*9*	.4	*10*	.5	*13*	.6	*16*	.8	*13*	.6	*1*	.0	*10*	.5	*92*	4.4
Helom.	*16*	.8	*73*	3.5	*40*	1.9	*35*	1.7	*45*	2.2	*32*	1.5	*44*	2.1	*30*	1.4	*8*	.4	*65*	3.1	*388*	18.6
Hygrom.	*1*	.0	*12*	.6	*13*	.6	*17*	.8	*30*	1.4	*33*	1.6	*62*	3.0	*44*	2.1	*9*	.4	*37*	1.8	*258*	12.3
Mesom.	*39*	1.9	*229*	11.0	*211*	10.1	*138*	6.6	*134*	6.4	*111*	5.3	*107*	5.1	*85*	4.1	*36*	1.7	*291*	13.9	*1381*	66.0
Sklerom.	*82*	3.9	*185*	8.8	*97*	4.6	*56*	2.7	*43*	2.1	*23*	1.1	*10*	.5	*14*	.7	*2*	.1	*114*	5.5	*626*	29.9
Sukkul.	*9*	.4	*10*	.5	*4*	.2	*1*	.0	*2*	.1	*2*	.1	*6*	.3	*1*	.0	*0*	0.0	*10*	.5	*45*	2.2
Unbew.	*0*	0.0	*2*	.1	*3*	.1	*2*	.1	*2*	.1	*2*	.1	*8*	.4	*6*	.3	*0*	0.0	*36*	1.7	*61*	2.9
Summe	*154*	7.4	*518*	24.8	*374*	17.9	*258*	12.3	*266*	12.7	*216*	10.3	*253*	12.1	*193*	9.2	*56*	2.7	*563*	26.9	*2851*	136.3

Die Redundanz der Zeilenvariablen beträgt: .264
Die Redundanz der Spaltenvariablen beträgt: .061

Der absolute Informationsgewinn für die Zeilenvariable beträgt: 1.5 Prozentpunkte
Der absolute Informationsgewinn für die Spaltenvariable beträgt: 3.9 Prozentpunkte

Der Zeilenkoeffizient λr ist: .029; Der Spaltenkoeffizient λc ist: .048

Theoretisch müßte man bei je 9 Zeigerwertstufen sowie Indifferenz für den Licht- und Wärmegenuß unterstellen, daß entweder jede der 100 möglichen Kombinationen gleich wahrscheinlich ist, oder die Kombinationen mit mittleren Wertausprägungen häufiger sind (Gaußverteilung), oder solche mit Lichtarten, weil unterstellt werden darf, daß diese in der Natur häufiger sind. Für die beliebig herausgegriffene Kombination Licht '2' (zwischen Tiefschatten- und Schattenpflanze) zu Temperatur '5' (mäßig warm) könnte man also entweder die Wahrscheinlichkeit 1% unterstellen oder vermuten, daß bei vielleicht relativ größerem Anteil der Arten mit Temperaturwert '5' auch Kombinationen mit diesem Wert häufiger sind oder auch spekulieren, daß durch relativ geringeren Anteil der Arten schattiger Standorte alle Kombinationen mit dem Lichtwert '2' seltener sind. Die Berechnung zeigt, daß tatsächlich nur 17 Arten (= 0.3% aller berechneten Taxa) diesen Lichtwert besitzen und, obwohl der Temperaturwert '5' der häufigste ist (381 Arten; 18.2%) somit die Kombination nur 9mal (0.4%) auftritt (vgl. Tab. 1).

Da 19 Arten die Merkmalskombination Licht '3' (Schattenpflanze) zu Temperatur '5' besitzen, ist die absolute Wahrscheinlichkeit, diese Beziehung anzutreffen, natürlich mehr als doppelt so groß. Relativ ist die Koppelung von Schattenarten '2' mit dem Temperaturwert '5' jedoch größer als die der Schattenarten mit '3'; denn insgesamt gibt es 44 Taxa mit Lichtwert '3'. (19 von 44 ist 43.2%, der Prozentsatz im ersten Falle ist 9 von 17 gleich 52.9%).

2. Ergebnisse

Die Analyse derartiger Beziehungen ergibt teilweise recht aufschlußreiche Informationen. So ergibt die Korrelation von Licht- und Stickstoffwerten insgesamt einen schwach positiven Wert, der signalisiert, daß durchschnittlich gesehen der Lichtbedarf mit der Stickstoffversorgung parallel steigt. Dies steht im Gegensatz zu der Vermutung ELLENBERGs (1939), die besagt, daß der Lichtbedarf mit dem Säuregrad wächst. Blickt man nur auf die Arten sauerster Standorte (R1), erweist sich tatsächlich, daß sie zu 74% Vollichtpflanzen sind. Die Taxa mit dem Reaktionswert '2' besitzen diese Eigenschaft zu 53%, die mit 'R3' zu 48%, die mit 'R4' und die restlichen nur noch zu durchschnittlich 11%!

Ebenso sind Erscheinungen wie die des skleromorphen Baus bei Stickstoffmangel zu belegen: 58.1% der Skleromorphen weisen Stickstoffzeigerwerte zwischen 1 und 3 auf, 19.5% zwischen 4 und 6 und nur 4.2% zwischen 7 und 9. Der Rest entfällt auf Indifferente (vgl. Tab. 2). Insgesamt zeigen sich bei der Auswertung aller 65 Tabellen von DURWEN (1982) schwache empirische Abhängigkeiten unter den Klima-, starke unter den Bodenfaktoren. Negativ sind alle Klimafaktoren mit der Bodenfeuchte korreliert, sehr deutlich positiv mit Reaktion und uneinheitlich mit Stickstoff. Der Tabellenwert für die Gegenüberstellung von Licht und Stickstoff erweist sich als der höchste. Von der Wasserdynamik her ergibt sich neben naheliegenden, hohen Übereinstimmungen zu den Feuchtezeigerwerten eine klare Merkmalsverbindung von Wechselfeuchtezeigern auf den stickstoffarmen und Überschwemmungszeigern auf den -reichen Standorten.

Für die Lebensformtypen können verständlicherweise oft deutliche Schwerpunktbildungen bei den Verteilungen der Zeigerwerte festgestellt werden. Die Quantifizierung von prinzipiell bekannten Eigenschaften - wie etwa der Lichtbedarf vieler Geophyten, der hohe Therophytenanteil bei den Wärmezeigern und sehr viele krautige Chamaephyten bei den Kältezeigern - bringen jedoch bessere Vergleichsmöglichkeiten als das allgemeine Wissen um derartige Merkmalsbindungen. Neben kausal zu interpretierenden Sachverhalten, wie Skleromorphie und geringe Feuchtewerte, sind indirekte Wirkungen, wie Skleromorphie bei hohem Basengehalt, aus den Tabellen herauszuarbeiten.

Bei den Blattausdauerformen erweisen sich die weniger verbreiteten Merkmale vorsommergrün und überwinternd grün als besonders interessant. So kommt etwa die Zweigipfeligkeit der Verbreitung der Immergrünen in sauren und in basischen Bereichen zum Ausdruck. Auffallend ist die starke atlantische Prägung der Vorsommergrünen und deren gehäuftes Vorkommen auf gut mit Basen und Stickstoff versorgten Standorten, z.B. in den reichen Buchenwäldern. Daß sie hier vor allem als Geophyten auftreten, ist naheliegend.

3. Ausblick

Gerade die Quantifizierung der Merkmalsverbindungen mit der soziologischen Bindung auf dem Niveau der 'Gruppen von Klassen' und der Klassen ist von praktischem Interesse, da diese Einordnung selbst ohne spezielle Artenkenntnis auch vom Laien durchgeführt werden kann. Die zumeist bekannten, oft deutlichen Schwerpunktbildungen bei allen Relationen von Pflanzensoziologie und Zeiger-

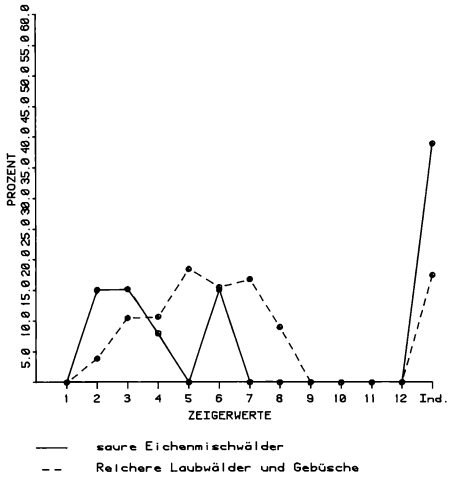


Abb. 1: Vergleich der Zeigerwertspektren für Stickstoff bei den Gesellschaften *Querco-Fagetea* und *Quercetea robori* auf der Basis der jeweiligen Charakterarten.

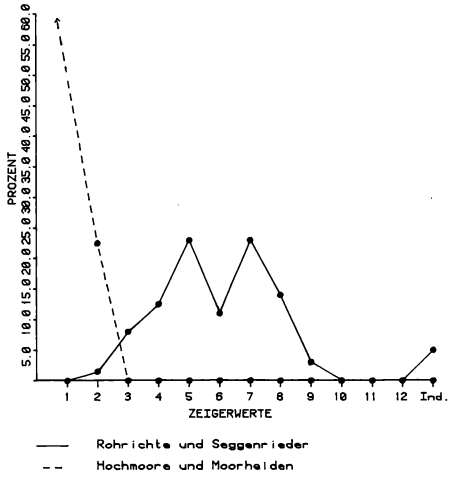


Abb. 2: Vergleich der Zeigerwertspektren für Stickstoff bei den Gesellschaften *Phragmitetea* und *Oxycocco-Sphagnetea* auf der Basis der jeweiligen Charakterarten.

werten werden daher bei DURWEN (1982) durch tabellarische und graphische Übersichten der leichteren Vergleichbarkeit zugänglich gemacht. Die Berechnungsergebnisse können mit FLORA (vgl. DURWEN 1984) neben der Tabellenform auch in Kurvendiagrammen (Abb. 1 u. 2), Blockbildern und 'Öko-Profilen' (Abb. 3) dargestellt werden.

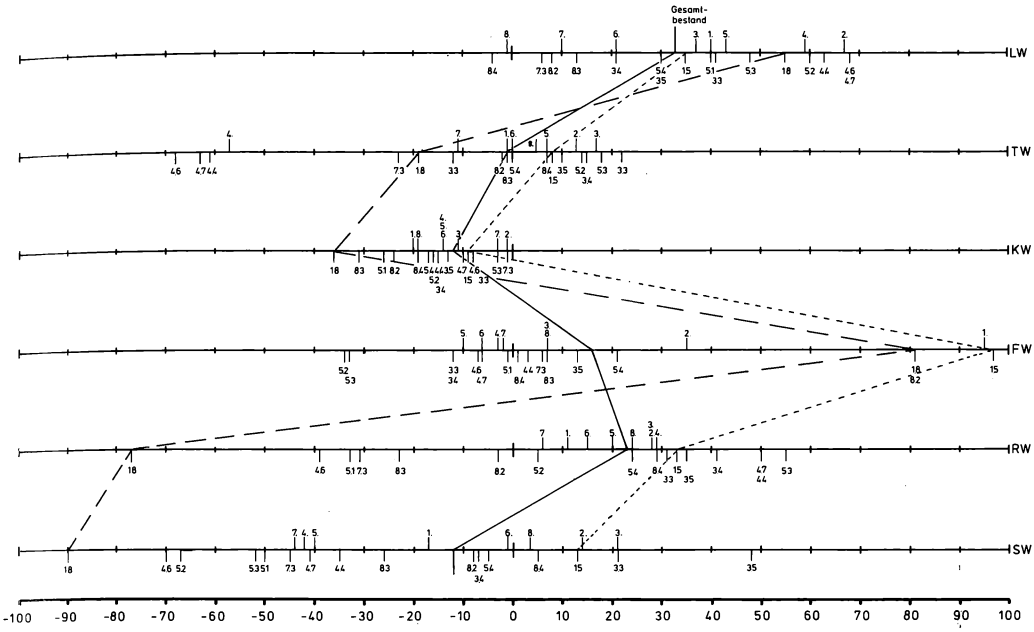


Abb. 3: Die Lage der 8 'Gruppen von Klassen' und 12 ausgewählten Klassen im 'Öko-Profil'.
LW = Licht-, TW = Temperatur-, KW = Kontinentalitäts-, FW = Feuchte-, RW = Reaktions-, SW = Stickstoffwert.
Die Skala gibt eine gewichtete Verhältniszahl der Zeigerwerte an, mit -100 als theoretischem Minimum (alle Werte wären Zeigerstufe '1') und +100 als theoretischem Maximum (alle Werte '9'). Nummern der Gesellschaften nach ELLENBERG 1979.
Durchgezogene Linie: Mittlere Werte aller Zeigerarten.
Unterbrochene Linien: *Phragmitetea* (..., 1.5) und *Oxycocco-Sphagnetea* (- -, 1.8).

Literatur

DURWEN K.-J., 1982: Zur Nutzung von Zeigerwerten und artspezifischen Merkmalen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas für Zwecke der Landschaftsökologie und -planung mit Hilfe der EDV - Voraussetzungen, Instrumentarien, Methoden und Möglichkeiten. Arbeitsber. Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster 5: 138 S. u. Anhang.

DURWEN K.-J., 1984: FLORA - ein Programmpaket zur Verarbeitung pflanzlicher Merkmale. Verh. Ges. Ökol. 12:

ELLENBERG H., 1939: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften NW-Deutschlands. Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. Niedersachsen 5: 135 S.

ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.

LIENERT G.A., 1973: Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Meisenheim, Vol. I: 736 S.

Adressen

Dipl.-Geogr. Dr. Karl-Josef Durwen
Landesamt für Umweltschutz Rheinland-Pfalz
Amtsgerichtsplatz 1

D-6504 Oppenheim

Dipl.-Geogr. Felizitas von Ruville
Geogr. Inst. Univ.
Robert-Koch-Str. 26

D-4400 Münster

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Statistischer Vergleich regionaler Inventare hinsichtlich verschiedener Merkmalsverteilungen der Gefäßpflanzen

- Karl-Josef Durwen, Friedrich-Wilhelm Berkhoff und Helga Jänsch -

With the computer program FLORA it is possible to compare the floristic inventory of different area units according to the indicator values and characteristics of life form. In this way existing zonal classification can be proved and the differences among the units are better to characterize or to subject to a quantitative analysis. A comparison among the indicator values spectra of all species in Central Europe, in Northwest Germany and in the Westfälische Bucht gives an example for the possibilities to apply the program.

EDV, Kartierung (floristisch), Vegetationsaufnahme, Zeigerwert.

1. Einführung

Durch die Merkmalszuordnungen und -berechnungen, die das EDV-Programmpaket FLORA erlaubt (s. DURWEN 1982, 1984), ist die Möglichkeit gegeben, floristische Inventare verschiedener räumlicher Bezugseinheiten hinsichtlich der von ELLENBERG (1979) zusammengestellten Zeigerwerte und Artmerkmale zu vergleichen. Besonders interessant sind dabei die Auswertungen zur Gesellschaftsbindung sowie zu den Klima- und Bodenzeigerwerten. Auf empirischem Wege können bestehende Raumgliederungen - etwa auf Grund abiotischer Faktoren - bezüglich der Zeigerwertspektren aller vertretenen Pflanzen geprüft, gekennzeichnet oder quantifiziert werden, Arealtypen und Vegetationseinheiten werden besser vergleich- und abgrenzbar; zugleich können Beiträge zur Typenbildung geleistet werden.

Bei der Arbeit mit den Zeigerwerten, denen auch Arealvergleiche zugrundeliegen, handelt es sich nicht, wie verschiedentlich kritisiert wird, um einen Zirkelschluß; denn es werden weder floristische Areale über die Zeigerwerte abgegrenzt, noch sollen die Zeigerwerte als Ausdruck einer Korrelation von Verbreitung zu abiotischen Naturraumbedingungen geprüft, bestätigt oder korrigiert werden. Vielmehr handelt es sich um ein Analogieschlußverfahren. Gerade beim Vergleich größerer Gebiete gibt es zweifellos Probleme, weil das Objekt, an dem die Erfahrung gesammelt wurde, zumindest teilweise mit dem, auf das es angewendet werden soll, identisch sein kann. Weil es aber, um ein plastisches Beispiel zu nennen, nicht darum geht, mittels der Kontinentalitätszeigerwerte zu beweisen, daß z.B. Nordwestdeutschland atlantischer ist als Oberbayern, sondern darum, statistische Kenngrößen für die sich in den Zeigerwerten niederschlagenden Unterschiede zu ermitteln, also einen bekannten Sachverhalt zu quantifizieren, sind derartige Vergleiche zulässig. Selbst wenn man die Differenzen dazu benutzt, die vorgegebenen Bezugsräume zu ordnen, zu gruppieren und Grenzziehungen zu gewichten oder gar zu korrigieren (falls es die Differenziertheit der Datenlage überhaupt erlaubt), scheint dies nicht unzulässig, weil ja andere, komplexere Gliederungskriterien herangezogen werden als z.B. bei der Erstellung von Arealkarten für einzelne Arten oder Klimakarten.

2. Untersuchungsergebnisse aus Nordwestdeutschland

Vergleicht man etwa die Zeigerwertspektren aller mitteleuropäischen Arten, die ELLENBERG (1979) aufführt, mit der Teilmenge der in Nordwestdeutschland auftretenden Taxa und der weiteren Untermenge der Arten der Westfälischen Bucht, zeigen sich charakteristische Unterschiede:

- Bei der Temperatur ergibt sich ein deutlicher Überschuß der Kühlezeiger (Werte 1 bis 3) und ein schwächerer der Wärmezeiger (7 bis 9) für alle Mitteleuropaarten bei eindeutiger Dominanz der Arten mit 5 und schwächer 6 sowie Indifferenz in den regional definierten Untermengen. Diese unterschieden sich selbst kaum voneinander (vgl. Abb. 1).

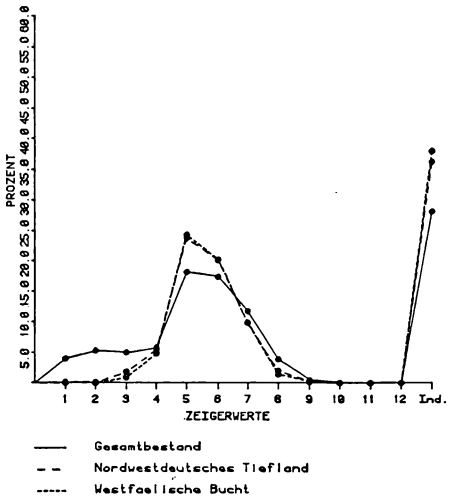


Abb. 1: Vergleich der Zeigerwertspektren für Temperatur.

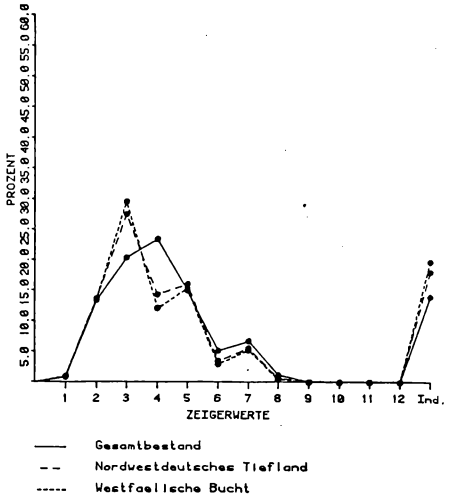


Abb. 2: Vergleich der Zeigerwertspektren für Kontinentalität.

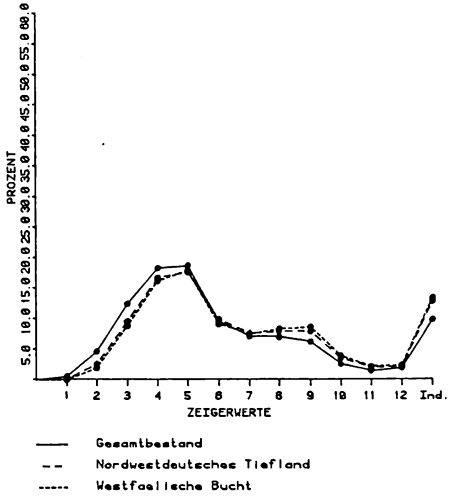


Abb. 3: Vergleich der Zeigerwertspektren für Feuchte.

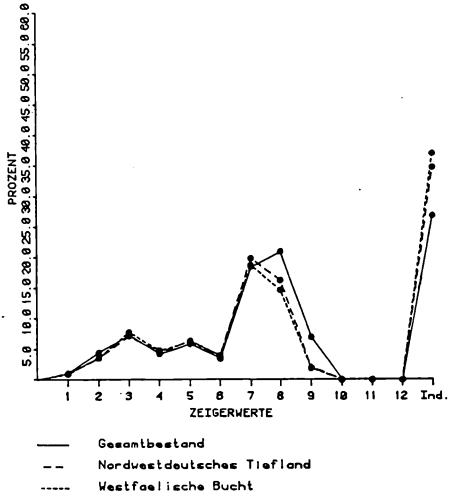


Abb. 4: Vergleich der Zeigerwertspektren für Reaktion.

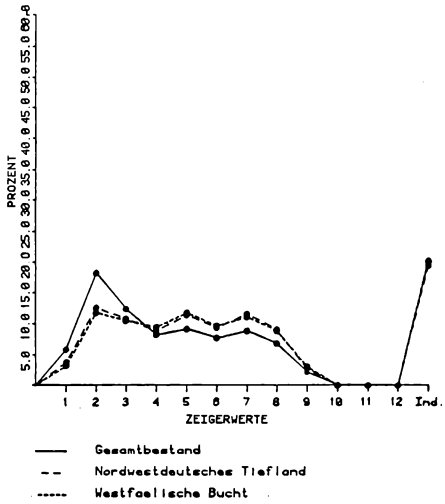


Abb. 5: Vergleich der Zeigerwertspektren für Stickstoff.

- Bei der Kontinentalität ist der Relativanteil der ozeanischen Arten in der Datei der nordwestdeutschen Arten verständlicherweise deutlich größer (bei Zeigerwert 3 um 26%), bei allen übrigen Werten dagegen geringer (beim Wert 4 z.B. um 61%). Gegenüber der Westfälischen Bucht ist der Trend noch verstärkt (vgl. Abb. 2).
- Bei der Bodenfeuchte ergibt sich eine klare Zweiteilung: Alle Arten trockenerer Standorte sind überdurchschnittlich in der Mitteleuropadatei vertreten, alle Arten der feuchten Standorte dagegen in den Teilinventaren, die sich wieder nur unwesentlich unterscheiden. Die Relativanteile im Mittelbereich von Wert 5 bis 7 sind praktisch gleich (vgl. Abb. 3).
- Bei der Bodenreaktion unterscheiden sich alle 3 Spektren kaum bis zum Wert 7 (schwach basisch), deutlich aber bei den Basenzeigern der Werte 8 und 9 sowie bei Indifferenz: Etwa $^1/_6$ aller Arten weisen in der Mitteleuropadatei höhere Basenwerte, in der Nordwestdeutschlanddatei aber höhere Indifferenzen auf. Der Trend ist zur Westfälischen Bucht hin wieder verstärkt (vgl. Abb. 4).
- Abermals eine Zweiteilung zeigt der Vergleich der Stickstoffspektren. Die Arten stickstoffarmer Standorte sind in den Untermengen um bis zu mehr als $^1/_3$ unterrepräsentiert, alle Werte über 3 dagegen nahezu gleichmäßig um 2 bis 3 Prozentpunkte besser vertreten (vgl. Abb. 5).

Wird zunächst nur die zu erwartende Tendenz bestätigt, so sind doch einige der Quantifizierungen nicht uninteressant. Beispielsweise findet sich im nordwestdeutschen Inventar nur je *eine* Art der Temperaturwerte 1 und 2, während in der Datei für ganz Mitteleuropa 84 bzw. 110 Arten mit diesen Kältezeigereigenschaften vertreten sind. Bei den Starktrockniszeigern ergibt sich ein Verhältnis von 1 : 10, bei den Kalkzeigern von 1 : 6.

Besonders deutlich ist auch die Sprache der Gesellschaftsbindung (Tab. 1). In Nordwestdeutschland ist der Anteil der Arten oft gestörter Plätze der größte, während in ganz Mitteleuropa die Grünlandarten dominieren. Gesellschaften wie *Artemisietea, Phragmitetea* und *Epilobietea* sind relativ in Nordwestdeutschland weit stärker vertreten (Tab. 2). Da die Absolutanteile der Charakterarten insbesondere von sehr verbreiteten Ackerunkrautgesellschaften, Trittgesellschaften oder Wasserpflanzengesellschaften in den Teildateien nur geringfügig unter der Gesamtzahl der Mitteleuropadatei liegen, sind hier die Relativanteile entsprechend größer. So etwa die Charakterarten der *Chenopodietea* mit 9.1% in Westfalen und 6.9% im Gesamtbestand, der *Phragmitetea* mit 5.5 zu 3.1 Prozent und der *Plantaginetea* mit 2.7 zu 1.6 Prozent.

Tab. 1: Anteile an den soziologischen 'Gruppen von Klassen' (im Sinne ELLENBERGs 1979) für die 2091 Arten des Gesamtbestandes, 1258 Arten Nordwestdeutschlands (NWD) und 1062 Arten der Westfälischen Bucht (WFB), geordnet nach der Besetzungsstärke im Gesamtbestand, berechnet auf Grund der Charakterarten.

			Gesamtbestand		N W D			W F B		
Platz	gesamt	Gesellschaft	*Anzahl*	Anteil (%)	*Anzahl*	Anteil (%)	Platz NWD	*Anzahl*	Anteil (%)	Platz WFB
1	(5.)	Anthropo-zoogene Heiden und Wiesen	*459*	22.0	*279*	22.1	2	*227*	21.4	2
2	(3.)	Krautige Vegetation oft gestörter Plätze	*430*	20.6	*332*	26.3	1	*305*	28.7	1
3	(8.)	Laubwälder und verwandte Gesellschaften	*303*	14.5	*207*	16.4	3	*170*	16.0	3
4	(4.)	Steinfluren und alpine Rasen	*246*	11.8	*15*	1.2	8	*6*	0.6	8
5	(1.)	Süßwasser- und Moorvegetation	*233*	11.1	*178*	14.1	4	*167*	15.7	4
6	(6.)	Waldnahe Staudenfluren und Gebüsche	*120*	5.7	*69*	5.5	5	*48*	4.5	5
7	(7.)	Nadelwälder und verwandte Gesellschaften	*72*	3.4	*22*	1.7	7	*13*	1.2	6
8	(2.)	Salzwasser- und Meerstrandvegetation	*43*	2.1	*27*	2.1	6	*11*	1.0	7
-	-	ohne Bindung	*185*	8.8	*131*	10.4	-	*115*	10.8	-
Summe			*2 091*	100.0	*1 258*	100.0	-	*1 062*	99.9	-

Tab. 2: Anteile an soziologischen Klassen, die im Gesamtbestand der Zeigerarten (2091), der nordwestdeutschen Arten (1258) oder Arten der Westfälischen Bucht (1062) mindestens einmal mehr als 2% Charakterarten auf sich vereinen, geordnet nach der Besetzungsstärke im Gesamtbestand.
NWD = Nordwestdeutschland, WFB = Westfälische Bucht.

			Gesamtbestand		N W D			W F B		
Platz	gesamt	Gesellschaft	*Anzahl*	Anteil (%)	*Anzahl*	Anteil (%)	Platz NWD	*Anzahl*	Anteil (%)	Platz WFB
1	8.4	*Querco-Fagetea* Reichere Laubw. u. Gebüsche	*242*	11.6	*160*	12.7	1	*124*	11.7	1
2	5.4	*Molinio-Arrhenatheretea* Grünland-Ges.	*155*	7.4	*120*	9.5	2	*101*	9.5	2
3	3.3	*Chenopodietea* Hackunkraut- u. Ruderalges.	*145*	6.9	*110*	8.7	3	*97*	9.1	3
4	5.3	*Festuco-Brometea* Kalk-Magerrasen	*127*	6.1	*58*	4.6	6	*40*	3.8	7
5	5.2	*Sedo-Scleranthetea* Lockere Sand- u. Felsrasen	*88*	4.2	*49*	3.9	8	*39*	3.7	8
6	3.5	*Artemisietea* Stickstoff-Krautfluren	*84*	4.0	*66*	5.2	4	*60*	5.6	4
7	3.4	*Secalietea* Getreideunkraut-Ges.	*75*	3.6	*57*	4.5	7	*55*	5.2	6
8	1.7	*Scheuchzerio-Caricetea nigrae* Kleinseggenrieder	*66*	3.2	*40*	3.2	9	*37*	3.5	9
9	4.4	*Thlaspietea* Steinschutt- u. Geröllfluren	*66*	3.2	*6*	0.5	-	*2*	0.2	-
10	1.5	*Phragmitetea* Röhrichte u. Seggenrieder	*64*	3.1	*59*	4.7	5	*58*	5.5	5
11	4.7	*Elyno-Seslerietea* Alpine Kalkrasen	*65*	3.1	*3*	0.2	-	*1*	0.1	-
12	6.1	*Trifolio-Geranietea* Staudensäume an Gehölzen	*58*	2.8	*27*	2.1	14	*17*	1.6	-
13	5.1	*Nardo-Callunetea* Borstgras- u. Zwergstrauchh.	*54*	2.6	*36*	2.9	10	*32*	3.0	10
14	4.2	*Asplenietea* Felsspalten- u. Mauerges.	*49*	2.3	*4*	0.3	-	*2*	0.2	-
15	7.3	*Vaccinio-Piceetea* Saure Nadelw. u. verw. Ges.	*45*	2.2	*19*	1.5	-	*11*	1.0	-
16	1.3	*Potamogetonetea* Laichkraut-Ges.	*42*	2.0	*32*	2.5	12	*29*	2.7	11
17	3.1	*Isoëto-Nanojuncetea* Zwergbinsen-Teichbinsen-Fluren	*36*	1.7	*27*	2.1	14	*23*	2.2	14
18	6.2	*Epilobietea* Waldlichtungsfluren u. -gebüsche	*35*	1.7	*33*	2.6	11	*29*	2.7	11
19	3.7	*Plantaginetea* Tritt- u. Feuchtpionierrasen	*34*	1.6	*30*	2.4	13	*29*	2.7	11
Summe			*153*	73.2	*902*	71.7		*786*	74.0	

Tab. 3: Ergebnisse der Rangsummentests für die Paarvergleiche der Zeigerwertspektren von 4 westfälischen Teilräumen.

Faktor	1. Raum	2. Raum	Testwert* (u)	Signifikanz (zweiseitig, %)
Temperatur	Westmünsterl.	Kernmünsterl.	-0.58	-
	Westmünsterl.	Südostwestf.	-0.93	35
	Westmünsterl.	Nordostwestf.	+0.41	-
	Kernmünsterl.	Südostwestf.	-0.38	-
	Kernmünsterl.	Nordostwestf.	+0.35	-
	Südostwestf.	Nordostwestf.	+0.72	45
Kontinentalität	Westmünsterl.	Kernmünsterl.	-1.16	25
	Westmünsterl.	Südostwestf.	+1.90	6
	Westmünsterl.	Nordostwestf.	-0.92	35
	Kernmünsterl.	Südostwestf.	-0.79	45
	Kernmünsterl.	Nordostwestf.	+0.23	-
	Südostwestf.	Nordostwestf.	+0.96	35
Feuchte	Westmünsterl.	Kernmünsterl.	+1.98	5
	Westmünsterl.	Südostwestf.	+3.48	0.1
	Westmünsterl.	Nordostwestf.	+1.57	12
	Kernmünsterl.	Südostwestf.	+1.63	10
	Kernmünsterl.	Nordostwestf.	-0.41	-
	Südostwestf.	Nordostwestf.	-1.99	5
Reaktion	Westmünsterl.	Kernmünsterl.	-2.69	1
	Westmünsterl.	Südostwestf.	-4.01	0.01
	Westmünsterl.	Nordostwestf.	-1.39	20
	Kernmünsterl.	Südostwestf.	-1.33	20
	Kernmünsterl.	Nordostwestf.	+1.36	20
	Südostwestf.	Nordostwestf.	+2.72	1
Stickstoff	Westmünsterl.	Kernmünsterl.	+0.45	-
	Westmünsterl.	Südostwestf.	-0.22	-
	Westmünsterl.	Nordostwestf.	+0.87	40
	Kernmünsterl.	Südostwestf.	+0.25	-
	Kernmünsterl.	Nordostwestf.	-0.48	-
	Südostwestf.	Nordostwestf.	+0.73	45

* Ein Minuszeichen gibt an, daß der untere, ein Pluszeichen, daß der obere Teil des Spektrums im ersten Raum stärker betont ist als im zweiten.

Die räumlichen Differenzierungsmöglichkeiten gehen jedoch weiter. So zeigt sich, daß für 4 westfälische Teilräume bei den Faktoren Feuchte und Reaktion teils höchstsignifikante Trennungen über die Zeigerwertspektren mit Hilfe des Rangsummentests möglich sind und bei der Kontinentalität zumindest das Westmünsterland von Südostwestfalen noch signifikant zu trennen ist. Keine oder schwache Trennungsmöglichkeiten ergeben sich bei Temperatur und Stickstoff (Tab. 3).

Bei den Gesellschaftsbindungen sind oft Vielfache der relativen Charakterartenanteile des einen Teilraums in anderen zu ermitteln (Tab. 4). So sind etwa 2.5mal mehr Arten der *Brometalia (erecti)* in Südostwestfalen zu finden als im Westmünsterland, 9mal soviele Arten der *Secalietalia*, 4mal soviele der *Tofieldietalia* usw. Andererseits sind 3 bis 4mal mehr Flachwasser-, Röhricht- und Zwischenmoorgesellschaftsarten im Westmünsterland nachgewiesen. Zumeist ergibt sich ein deutliches Gefälle von Nordwest nach Südost bzw. ein Anstieg kontinentaler, trockenheitsertragender und auf basenreichen Standorten vorkommenden Arten in diesem Gradienten. Nordostwestfalen ähnelt häufig dem Kernmünsterland. Aber auch bestimmte Einzelcharakteristika ergeben sich, z.B. die überdurchschnittlichen Anteile der Sandrasenarten im Westmünsterland, der erhöhte Anteil der Edellaubmischwaldarten im Kernmünsterland bei ebenfalls überdurchschnittlichem Anteil der Arten saurer Nadelwälder usw. Daß auch auf der Ebene einzelner Meßtischblätter noch die quantitative Bioindikation möglich ist, zeigen DURWEN et al. (1984).

Tab. 4: Relative Charakterarten-Anteile einiger pflanzensoziologischen Ordnungen in 4 westfälischen Teilräumen.
WML = Westmünsterland, KML = Kernmünsterland,
SOW = Südostwestfalen, NOW = Nordostwestfalen.

	Ordnung	% je Teilraum-Inventar für WML	KML	SOW	NOW
5.32	*Brometalia (erecti)* Subozean. Trocken- u. Halbtrockenrasen	1.1	2.3	2.7	1.9
5.11	*Nardetalia* Borstgras-Magerrasen	1.1	1.3	1.8	1.7
3.41	*Secalietalia* Getreideunkraut-Gesellschaften	0.2	1.4	1.8	0.9
3.33	*Sisymbrietalia* Kurzlebige Ruderalgesellschaften	1.2	1.4	1.7	1.8
1.72	*Tofieldietalia* Kalk-Kleinseggenrieder u. verw. Ges.	0.2	0.1	0.8	0.5
3.31	*Polygono-Chenopodietalia* Nährstoffreiche Acker- u. Gartenunkrautfluren	7.5	6.7	6.4	7.2
1.41	*Littorelletalia* Strandlings-Flachwasserrasen u. verw. Ges.	1.7	0.9	0.6	1.5
1.51	*Phragmitetalia (eurosibirica)* Röhrichte u. Großseggensümpfe	6.8	5.5	5.3	5.9
1.71	*Scheuchzerietalia* Zwischenmoor- u. Schlenken-Gesellschaften	0.8	0.5	0.2	0.6
8.21	*Alnetalia (glutinosae)* Erlenbrücher u. Moorweidengebüsche	1.1	0.8	0.7	0.9
5.23	*Festuco-Sedetalia* Schafschwingel-Mauerpfeffer-Sandrasen	1.2	0.8	0.9	1.0
8.41	*Prunetalia* Waldmantel-Gebüsche u. Hecken	1.7	1.5	1.5	1.8
8.43	*Fagetalia (sylvaticae)* Edellaub-Mischwälder u. verw. Ges.	7.7	9.4	9.3	7.7
3.51	*Artemisietalia* Beifuß- u. Klettenfluren	1.7	1.6	2.0	1.9
5.22	*Corynephoretalia* Silbergrasreiche, lockere Sandrasen	1.7	1.0	1.1	1.3
1.31	*Potamogetonetalia* Festwurzelnde Wasserpflanzen-Ges.	2.8	1.8	2.1	2.3
5.41	*Molinietalia* Feuchtwiesen	4.5	5.3	5.0	5.1
6.11	*(Trifolio-)Origanetalia* Staudensäume an Gehölzen	1.2	1.8	1.8	1.7
6.21	*Epilobietalia* Waldlichtungsfluren u. -gebüsche	1.8	2.4	2.3	2.4
7.31	*Vaccinio-Piceetalia* Saure Nadelwälder u. verw. Ges.	0.6	1.1	0.7	0.6
3.34	*Onopordetalia* Ausdauernde Ruderalgesellschaften	1.4	1.3	2.1	1.4
3.11	*Cyperetalia (fusci)* Wechselnasse Zwergbinsenfluren	1.1	1.1	0.8	1.5

WITTIG u. DURWEN (1981) belegen, daß auch der Vergleich der spontanen Stadtflora mit der des jeweiligen Umlandes spürbare Unterschiede erschließt: Geringere Feuchte-, aber höhere Licht-, Temperatur-, Kontinentalitäts-, Reaktions- und Stickstoffwerte in den Städten. DURWEN (1982) demonstriert, daß nicht etwa nur der in urbanen Bereichen bedeutende Faktor 'Störung' ausschlaggebend ist und eventuell bei den indizierten Faktoren nur Scheinkorrelationen auftreten, sondern auch bei der Beschränkung auf Therophyten oder Charakterarten von Gesellschaften oft gestörter Plätze diese Abweichungen nachweisbar bleiben (Tab. 5-7).

Tab. 5: Gemittelte Zeigerwerte von Stadt- und Umlandflora in 5 Großstädten.

		Licht	Temperatur	Kontinent.	Feuchte	Reaktion	Stickstoff
Bielefeld	Stadt	7.0	5.9	3.9	4.8	6.3	5.9
	Umland	6.6	5.5	3.7	5.5	6.0	5.2
Dortmund	Stadt	7.0	5.7	3.8	4.9	6.3	6.0
	Umland	6.6	5.5	3.6	5.5	6.0	5.6
Köln	Stadt	7.3	5.9	4.1	4.6	6.6	6.1
	Umland	6.6	5.5	3.7	5.3	6.2	5.4
Münster	Stadt	7.0	5.8	3.8	5.1	6.4	6.3
	Umland	6.5	5.5	3.6	5.6	6.0	5.5
Osnabrück	Stadt	7.1	5.7	3.7	4.8	5.8	5.6
	Umland	6.5	5.4	3.5	6.2	5.7	5.3

Tab. 6: Gemittelte Zeigerwerte von Stadt- und Umlandflora in 5 Großstädten für Charakterarten der krautigen Vegetation oft gestörter Plätze.

		Licht	Temperatur	Kontinent.	Feuchte	Reaktion	Stickstoff
Bielefeld	Stadt	7.2	5.9	4.0	4.8	6.5	6.3
	Umland	7.1	5.9	3.9	5.1	6.5	6.2
Dortmund	Stadt	7.2	5.8	4.0	4.8	6.4	6.8
	Umland	7.0	5.7	3.9	5.1	6.2	6.6
Köln	Stadt	7.3	5.9	4.0	4.7	7.1	6.4
	Umland	7.0	5.8	3.8	5.1	6.5	6.1
Münster	Stadt	7.3	6.1	4.0	4.8	6.6	6.5
	Umland	7.0	5.9	3.8	5.2	6.4	6.2
Osnabrück	Stadt	7.0	5.8	4.0	4.9	6.3	6.1
	Umland	6.9	5.6	3.7	5.4	5.9	6.4

Tab. 7: Gemittelte Zeigerwerte von Stadt- und Umlandflora in 5 Großstädten für Therophyten.

		Licht	Temperatur	Kontinent.	Feuchte	Reaktion	Stickstoff
Bielefeld	Stadt	7.1	5.9	4.0	4.4	5.5	6.0
	Umland	6.9	5.9	3.7	4.8	5.6	5.7
Dortmund	Stadt	6.8	5.6	3.9	4.5	5.9	6.1
	Umland	6.7	5.6	3.8	4.8	5.7	5.9
Köln	Stadt	7.0	5.8	3.9	4.3	6.1	6.1
	Umland	6.8	5.8	3.7	4.8	5.8	5.6
Münster	Stadt	6.8	5.8	3.9	4.8	5.8	6.4
	Umland	6.7	5.8	3.5	4.9	5.6	5.9
Osnabrück	Stadt	6.8	5.6	3.7	4.5	5.2	5.8
	Umland	6.7	5.6	3.5	5.1	5.2	5.9

DURWEN (1982) zeigt überdies, daß über relative Lagewerte zur mittleren Zeigerwertausprägung die T-Werte mit einer theoretischen Gesamtspanne von -100 (alle Zeigerwerte im unteren Extrem) bis +100 (alle im oberen Extrem) Differenzierungen innerhalb regionaler Ausprägungen von Pflanzengesellschaften möglich werden, wie sie sonst nur über intensive Tabellenarbeit und mit dem Wissen um z.B. lokale Trennarten erzielbar sind. So kann selbst die von GÖRS (1970) erarbeitete Trennung von Weißkleeweidengesellschaften, die ja durch den Weideeinfluß und nicht etwa durch die indizierbaren Klima- und Bodenbedingungen dominiert sind, bestätigt und quantifiziert werden (Tab. 8).

Tab. 8: T-Werte süd- und nordwestdeutscher Weißkleeweiden, berechnet nach den mit den Stetigkeitsangaben bei GÖRS (1970) gewichteten Zeigerwerten.
Der T-Wert (vgl. DURWEN 1982) ist ein gewichtetes Verhältnismaß, das theoretisch von -100 (alle Arten hätten Zeigerwert '1) bis +100 (alle: '9') reicht.

Gesellschaft	Licht	Temp.	Kont.	Feuchte	Reakt.	Stickst.
alle nordwestdeutschen Ausbildungen addiert	29	-4	-22	6	-7	3
alle süddeutschen Ausbildungen addiert	30	0	-20	-1	1	-7
Typ. Subass.-Gruppe des *Lolio-Cynosuretum* in Nordwestdeutschland	29	1	-21	7	-2	6
Typ. Subassoziation des *Lolio-Cynosuretum* in Süddeutschland	29	0	-19	4	10	13
Subass.-Gruppe mit *Hieracium pilosella* (subatl. Rasse)	29	-10	-24	6	-11	0
Subass.-Gruppe des *Alchemillo-Cynosuretum* mit *Hieracium pilosella* (Rasse d. mitteleurop. Berglandes)	30	-1	-20	-2	-4	-17
darunter:						
Subass. mit *Nardus stricta* (Rasse d. Alpenvorlandes u. der Schwäbischen Alb)	30	0	-21	-6	-12	-26
Rasse des Alpennordrandes (nicht in Subass. bei GÖRS unterschieden)	32	-5	-19	3	5	-11

Literatur

DURWEN K.-J., 1982: Zur Nutzung von Zeigerwerten und artspezifischen Merkmalen der Gefäßpflanzen Mitteuropas für Zwecke der Landschaftsökologie und -planung mit Hilfe der EDV - Voraussetzungen, Instrumentarien, Methoden und Möglichkeiten. Arbeitsber. Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster: 138 S. u. Anhang.

DURWEN K.-J., BERKHOFF F.-W., WITTIG R., 1984: Zur Auswertung der floristischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland mit Hilfe von Zeigerwerten. Verh. Ges. Ökol. 12:

ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.

GÖRS S., 1970: Floristisch-soziologischer Vergleich der Weißklee-Weiden von Nordwest- und Süddeutschland. Schriftenr. Vegetationsk. 5: 57-65.

WITTIG R., DURWEN K.-J., 1981: Das ökologische Zeigerwertspektrum der spontanen Flora von Großstädten im Vergleich zum Spektrum ihres Umlandes. Natur Landschaft 56: 12-16.

Adressen

Dipl.-Geogr. Dr. Karl-Josef Durwen
Landesamt für Umweltschutz Rheinland-Pfalz
Amtsgerichtsplatz 1

D-6504 Oppenheim

Dipl.-Geogr. Helga Jänsch
Dipl.-Geogr. Friedrich-Wilhelm Berkhoff
Geogr. Inst. Univ.
Robert-Koch-Str. 26

D-4400 Münster

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Die Erfassung der Vegetation stehender Gewässer als Teil einer Biotopkartierung

Dietmar Reichel

In Upper Franconia, a North Bavarian region of 7230 km², there are mapped submersed and floating plants, water lenses and reeds in stagnant water. 80% of the mapping has already been done, it will be finished next year. The aim of the project is to gather information on the quality of standing waters for decision making of conservation policy. The results indicate, that the expected plant species in most of the waters are completely missing or only to be found in neglectible numbers, resulting from extensive use (Table 1). On the other hand some unexpected species were found; one species was reported for the first time in Bavaria. The mapping has shown that most of the habitats showed a degraded flora, those with a rich vegetation shall be preserved. One till two percent of the waters shall be set aside as nature reserves. It is not feasible to protect more, as the rest of the waters do not fulfill the conditions for nature reserves.

Bayern, Deutschland, Kartierung (Biotop).

1. Ziel, Anlaß

Nachfolgend soll über eine Kartierung der Vegetation stehender Gewässer des in Nordostbayern gelegenen, 7229 km² großen Regierungsbezirks Oberfranken berichtet werden. Schon von den natürlichen Gegebenheiten her sind hier Feuchtgebiete und Gewässer im Vergleich zu anderen Landschaftsräumen nur kleinflächig vorhanden, so daß sich Verluste durch die übliche Landnutzung sehr stark bemerkbar machen. Um im Naturschutz erfolgreich argumentieren zu können, muß aber möglichst viel konkretes Material über die Bestände vorhanden sein. Wir haben deshalb schon vor 6 Jahren nach dem Vorbild von BEGUIN et al. (1974) in einer Rasterkartierung ausgewählter Vegetationsbestände auf der Grundlage des 1 km²-Rasters (Gauß-Krüger-Netz) u.a. Pflanzengesellschaften der Feuchtgebiete (Röhrichte, Hochstaudenfluren, Sumpfdotterblumenwiesen) erfaßt (REICHEL 1978). Anschließend haben wir flächendeckend im Regierungsbezierk Oberfranken Amphibienarten kartiert (REICHEL 1981).

Um einerseits die wertvollsten und schutzwürdigsten der stehenden Gewässer zu erfassen und andererseits der Frage nachzugehen, ob der Bau von Fischteichen tatsächlich eine Bereicherung der Landschaft darstellt, wie dies oft behauptet wird, haben wir vor 2 Jahren begonnen, die stehenden Gewässer auf ihren Bestand an Unterwasser-, Schwimmblatt- und Röhrichtpflanzen zu untersuchen.

2. Arbeitsmethodik

Bei jeder Untersuchung ergibt sich ein Zwiespalt zwischen Genauigkeit und Dauer. Je genauer, umso besser verwertbar sind die Ergebnisse, aber auch umso länger dauert die Kartierung. Für die praktische Arbeit sollen Ergebnisse möglichst schnell vorliegen, einmal wegen der Vergleichbarkeit, andererseits wegen der Schnelligkeit der Umgestaltung der Landschaft. Eine nicht unwesentliche Rolle spielt angesichts des zu geringen Personalbestandes auch der Zeitaufwand, zumal wir nicht in einem wissenschaftlichen Institut, sondern in der Naturschutzbehörde tätig sind, die noch zahlreiche andere wichtige Aufgaben zu erfüllen hat, so daß für Kartierungen nicht sehr viel Zeit zur Verfügung steht. Konkret bedeutet dies, daß bei schwer unterscheidbaren Arten, wie z.B. *Potamogeton*, nur das Vorhandensein der Gattung erfaßt werden kann.

Die Kartierung soll möglichst alle stehenden Gewässer, also Teiche, Kiesbaggerseen und Altwässer an Flüssen erfassen. Ganz konsequent ist dies nicht möglich, es wurden einzelne kleine Teiche ausgelassen oder auch übersehen. Dennoch dürften im Endergebnis 95% der vorhandenen stehenden Gewässer kartiert werden. Mit 3200 Gewässern sind bisher etwa 75% des Gesamtbestandes erfaßt, so daß die Kartierung im nächsten Jahr abgeschlossen werden kann. Damit ist m.E. der maximale Zeitraum erreicht, denn wegen der Veränderungen in der Landschaft sinkt dann die Vergleichbarkeit, wenn sich eine Kartierung zu lange hinzieht.

An Unterwasserpflanzen kommen bei uns vor: *Elodea canadensis, Potamogeton, Utricularia, Myriophyllum spicatum* und *M. verticillatum* sowie *Ceratophyllum demersum*, wobei wie erwähnt die einzelnen Arten nicht unterschieden bzw. bestimmt wurden. An Pflanzen der Schwimmblatt-Gesellschaften sind *Nymphaea alba* und *N. candida, Nuphar lutea, Potamogeton natans, Polygonum amphibium* und *Ranunculus* vertreten. An Wasserlinsen kommen *Lemna minor, L. trisulca, L. gibba* und *Spirodela polyrhiza* vor.

Schließlich wurden die Arten der Röhrichte *Phragmites communis, Typha latifolia, T. angustifolia, Iris pseudacorus, Acorus calamus, Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus, Schoenoplectus lacustris, Equisetum fluviatile, Alisma plantago-aquatica, Sparganium erectum* und *S. simplex* erfaßt. Vorkommen von Großseggenarten wurden ebenfalls notiert, ohne jedoch die einzelnen Arten zu unterscheiden.

Erfaßt wurden die Vorkommen der Pflanzenarten auch hinsichtlich ihrer Menge. Es wurde unterschieden zwischen geringen, mittleren und reichlichen Vorkommen. Als geringes Vorkommen wurde schon registriert, wenn nur ein Exemplar einer Art gefunden wurde. Kartiert wurden die Arten nur an den Teichen, nicht an in der Umgebung befindlichen Gräben, weil diese ja nichts mit der Biotopqualität der zu untersuchenden stehenden Gewässer zu tun haben.

3. Ergebnisse

Aufschlußreich und sogar für nicht sehr optimistische Naturschützer teilweise im negativen Sinne überraschend ist das Vorkommen der Artengruppen in der Gewässern. Unterwasserpflanzen wurden in 25.8% der kartierten Gewässer festgestellt, Schwimmblattpflanzen in 39.9%, Wasserlinsen in 40.5% und Röhrichtarten in 75.5%. Dies bedeutet, daß in $^3/_4$ aller Gewässer keine Unterwasserpflanzen und in 60% keine Schwimmblattpflanzen und keine Wasserlinsen vorkommen; in $^1/_4$ aller Gewässer ist

Tab. 1: Wasser- und Röhrichtpflanzen in stehenden Gewässern in Oberfranken.

	Vorkommen in 3200 Gewässern Anzahl	%
Unterwasserpflanzen	824	25.8
Potamogeton spec.	545	17.0
Elodea canadensis	233	7.3
Utricularia spec.	63	2.0
Myriophyllum spec.	29	0.9
Alisma gramineum	16	0.5
Ceratophyllum demersum	11	0.3
Schwimmblattpflanzen	1278	39.9
Potamogeton natans	972	30.4
Polygonum amphibium	294	9.2
Ranunculus aquatilis	129	4.0
Nymphaea spec.	74	2.3
Nuphar lutea	41	1.3
Luronium natans	1	0.03
Wasserlinsen	1296	40.5
Lemna minor	1278	39.9
Spirodela polyrhiza	148	4.6
Lemna trisulca	16	0.5
Lemna gibba	15	0.5
Röhrichtpflanzen	2415	75.5
Sparganium	1120	35.0
Carex spec.	1031	32.2
Alisma plantago-aquatica	906	28.3
Typha latifolia	784	24.5
Sagittaria sagittifolia	698	21.8
Equisetum fluviatile	510	15.9
Acorus calamus	443	13.8
Iris pseudacorus	361	11.3
Phragmites communis	283	8.8
Schoenoplectus lacustris	88	2.8
Typha angustifolia	70	2.2
Butomus umbellatus	26	0.8
Hippuris vulgaris	6	0.2
Sparganium minimum	2	0.06

nicht einmal eine einzige Röhrichtpflanze gefunden worden. Noch bedrückender wird das Ergebnis, wenn man berücksichtigt, daß das Vorhandensein einer einzigen Röhrichtpflanze, wie zum Beispiel ein *Alisma* oder zwei Stück *Typha* schon als Vorkommen gewertet wird. Sehr selten sind reichliche Vorkommen von Röhrichtpflanzen. Eine genauere Auswertung in diese Richtung wird nach Abschluß der Kartierung erfolgen.

Bei der Auswertung nach Vorkommen einzelner Arten müssen die unterschiedlichen Gegebenheiten der verschiedenen Naturräume berücksichtigt werden. Der relativ kleine Regierungsbezirk Oberfranken weist hier große Unterschiede auf. An wichtigen Naturräumen seien Frankenwald, Fichtelgebirge, Nördliche Frankenalb und nach Oberfranken hineinreichende Teile des Mittelfränkischen Beckens erwähnt. Einzelne Arten sind an bestimmte Naturräume gebunden, ohne daß sie hier besonders reichlich vorkommen müssen.

Aus Tab. 1 geht hervor, in wieviel stehenden Gewässern die jeweiligen Arten gefunden wurden bzw. wie hoch der Anteil der Vorkommen an der Gesamtzahl der erfaßten Gewässer ist.

Mit dem Vorkommen von *Ceratophyllum demersum* und *Lemna gibba* war bei Beginn der Kartierung nicht gerechnet worden. Unerwartet selten ist *Lemna trisulca*, die nur in 16 Gewässern gefunden wurde. Bei den Vorkommen von *Nymphaea* handelt es sich bei rund $^2/_3$ um *Nymphaea candida* und bei $^1/_3$ um *N. alba*. Kultivierte *Nymphaea*-Sorten wurden nicht erfaßt. Bei den Röhrichtarten ist überraschend, daß *Typha latifolia* mit Vorkommen in 24.5% der Gewässer wesentlich häufiger ist als das viel häufiger erwartete *Phragmites communis*, das nur in 8.8% der Gewässer gefunden wurde. Bei den Vorkommen von *Sparganium* sind *S. erectum* und *S. simplex* etwa zu gleichen Teilen vertreten. Das Vorkommen von *Butomus umbellatus* beschränkt sich auf das westliche Oberfranken und hier vor allem auf das Maintal, wo die Art an Kiesbaggerseen vorkommt, wobei es sich aber in der Regel um sehr kleine Bestände oder nur um einzelne Exemplare handelt.

Erfreulich bei der Kartierung war, daß neben den schon erwähnten auch einige andere Arten gefunden wurden, mit deren Vorkommen nicht gerechnet wurde oder die zu großen Seltenheiten in Nordbayern gehören. So wurde in 6 Teichen *Hippuris vulgaris* und in 2 Teichen *Sparganium minimum* gefunden. *Alisma gramineum*, über dessen Vorkommen in unserem Raum keinerlei Angaben existieren, wurde insgesamt in 16 Teichen festgestellt. Schließlich wurde noch als Erstfund für Bayern ein Vorkommen von *Luronium natans* entdeckt.

In der Auswertung der Biotopkartierung Bayerns (KAULE et al. 1979) wird u.a. auch auf den Wert der stehenden Gewässer und ihre Bedeutung für den Artenschutz hingewiesen. Auch für den Untersuchungsraum liegt die Biotopkartierung vor, die aus Karten 1 : 50 000 und zugehörigen Beschreibungsblättern für jedes kartierte Biotop besteht. Abgesehen davon, daß in der Biotopkartierung in Oberfranken nicht alle für den Arten- und Biotopschutz wertvollen Gewässer erfaßt wurden, sind selbst dann, wenn in den kartierten Biotopen auch sehr wertvolle Gewässer enthalten sind, die Beschreibungen leider wenig aussagekräftig. An Pflanzenarten in den Gewässern werden nur die ohnehin häufigen genannt (z.B. *Typha latifolia*), während im kartierten Biotop vorkommende seltenere Arten nicht genannt sind bzw. nicht erkannt wurden. Teilweise sind auch Vorkommen von Arten falsch angegeben. Beispielsweise wird *Nymphaea alba* anstelle der tatsächlich vorkommenden *Nymphaea candida* genannt, oder es sind Vorkommen von *Iris pseudacorus* angegeben, obwohl diese Art von uns nicht gefunden wurde, wohl aber *Acorus calamus*, so daß möglicherweise eine Verwechslung vorliegt.

Ergebnisse der noch im Gange befindlichen floristischen Kartierung Bayerns sind noch nicht so detailliert erhältlich, um schon Vergleiche ziehen zu können. Wegen der Unterschiedlichkeit (des Maßstabes in) der Erfassung lassen sich aber ohnehin weniger Rückschlüsse auf den Wert einzelner Biotope als über die Verbreitung der Arten ziehen. Die Ergebnisse der vorliegenden Kartierung werden auch der floristischen Kartierung zur Auswertung zur Verfügung gestellt.

4. Verbreitungskarten

Die naturräumlichen Unterschiede spiegeln sich in Verbreitungskarten wider, die für einige typische Arten angefertigt wurden (Abb. 1-9). *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* kommen vorzugsweise in den wärmeren Flußniederungen von Main und Regnitz vor. *Nymphaea alba* gibt es ebenfalls im wärmeren Mittelfränkischen Becken, *Nymphaea candida* im nördlichen und östlichen Oberfranken. *Nuphar lutea* kommt wie erwartet in Altwässern von Main und Regnitz vor, hat daneben aber noch einige Vorkommen im östlichen Oberfranken. *Lemna trisulca* und *L. gibba* sind nur im etwas wärmeren westlichen Oberfranken vertreten. *Phragmites communis* hat in Flußniederungen im Westen ebenfalls eindeutig den Schwerpunkt seiner Verbreitung, ebenso *Schoenoplectus lacustris*. Schließlich ist *Butomus umbellatus* außer einzelner Vorkommen im Naturraum Mittelfränkisches Becken nur an Baggerseen im Maintal zu finden.

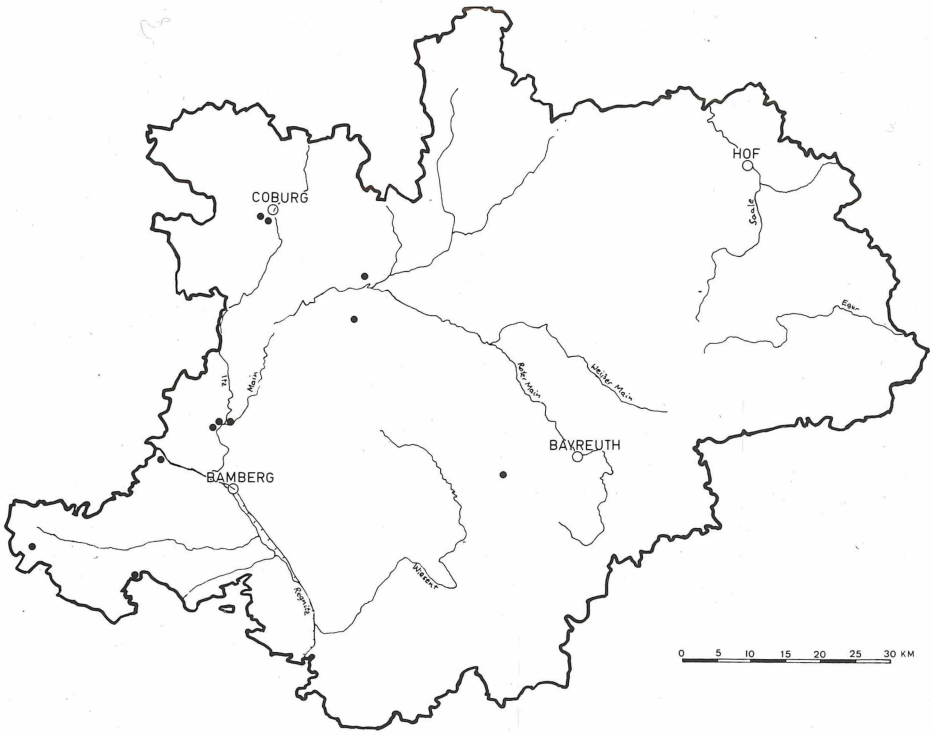


Abb. 1: Verbreitungskarte von *Ceratophyllum demersum* in Oberfranken.

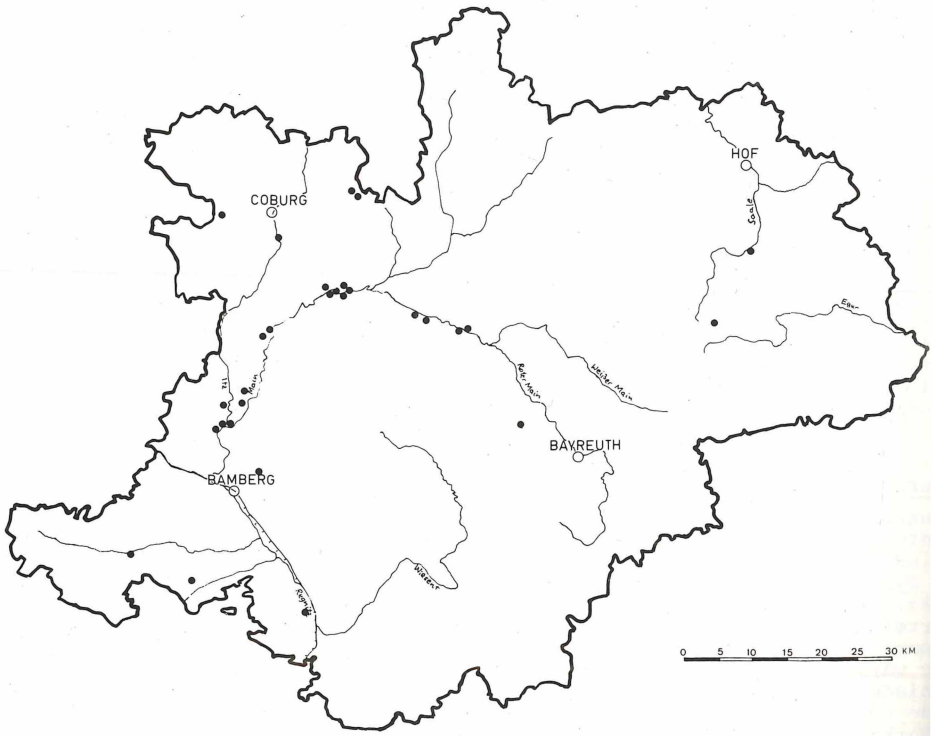


Abb. 2: Verbreitungskarte von *Myriophyllum* spec. in Oberfranken.

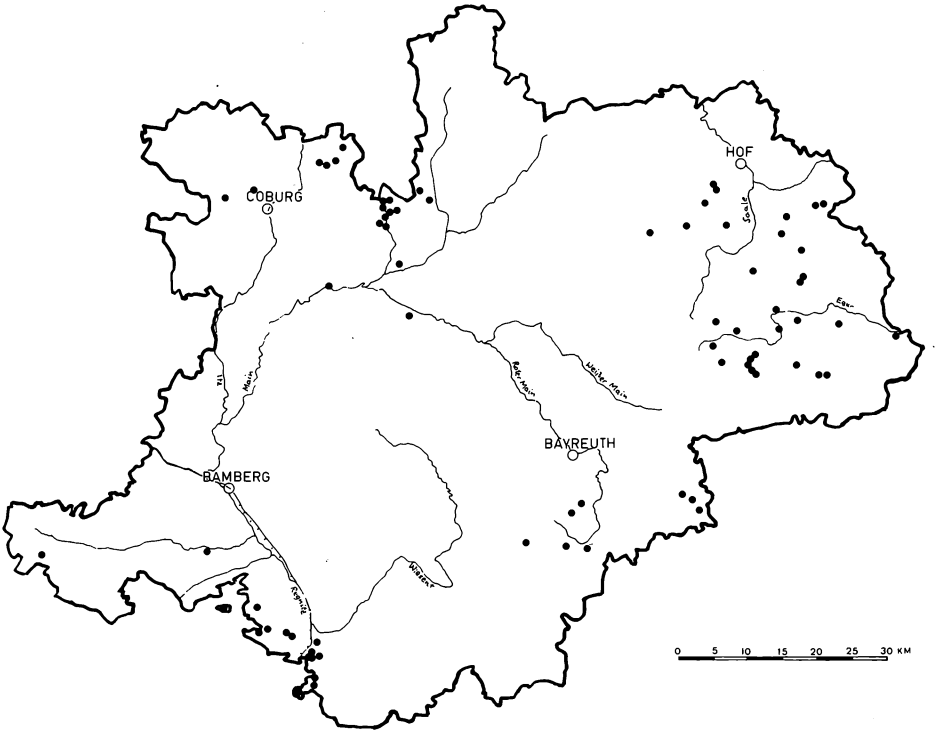


Abb. 3: Verbreitungskarte von *Nymphaea* spec. in Oberfranken.

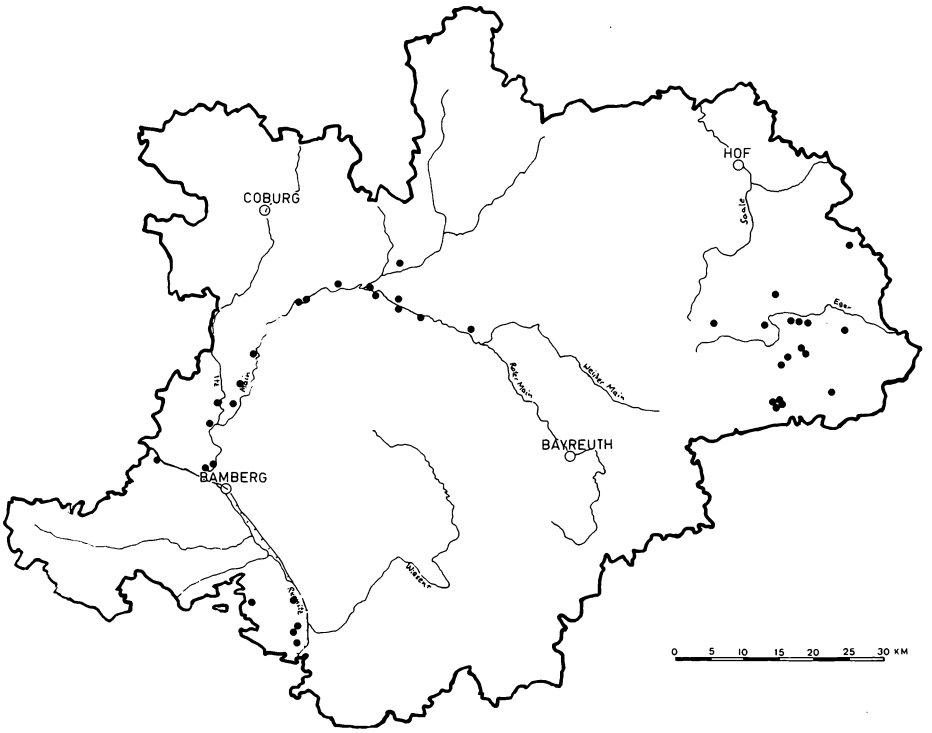


Abb. 4: Verbreitungskarte von *Nuphar lutea* in Oberfranken.

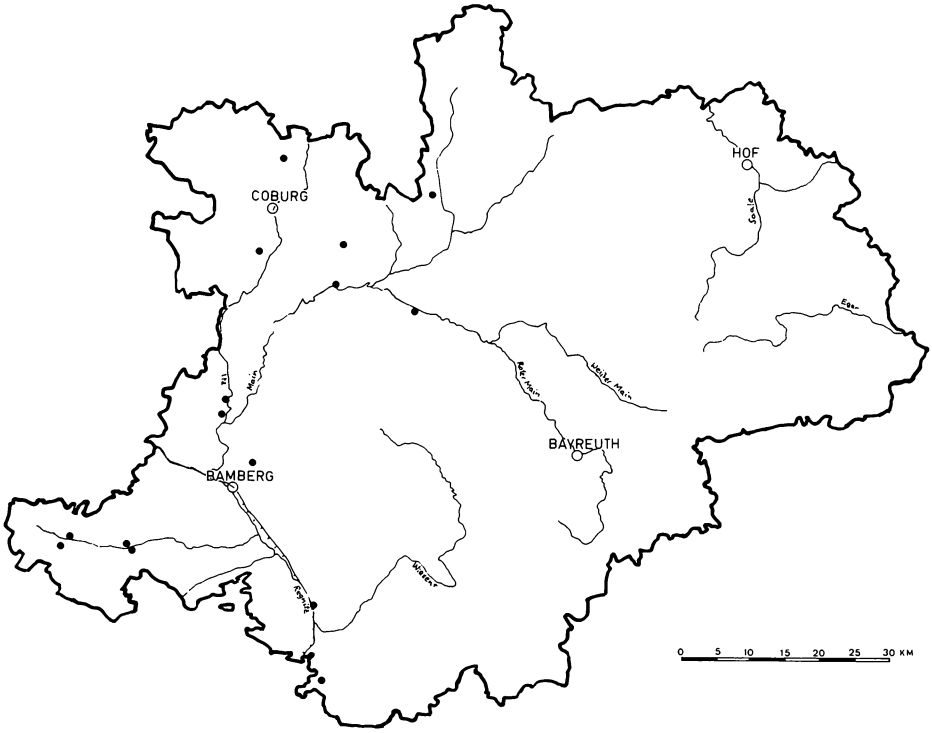


Abb. 5: Verbreitungskarte von *Lemna trisulca* in Oberfranken.

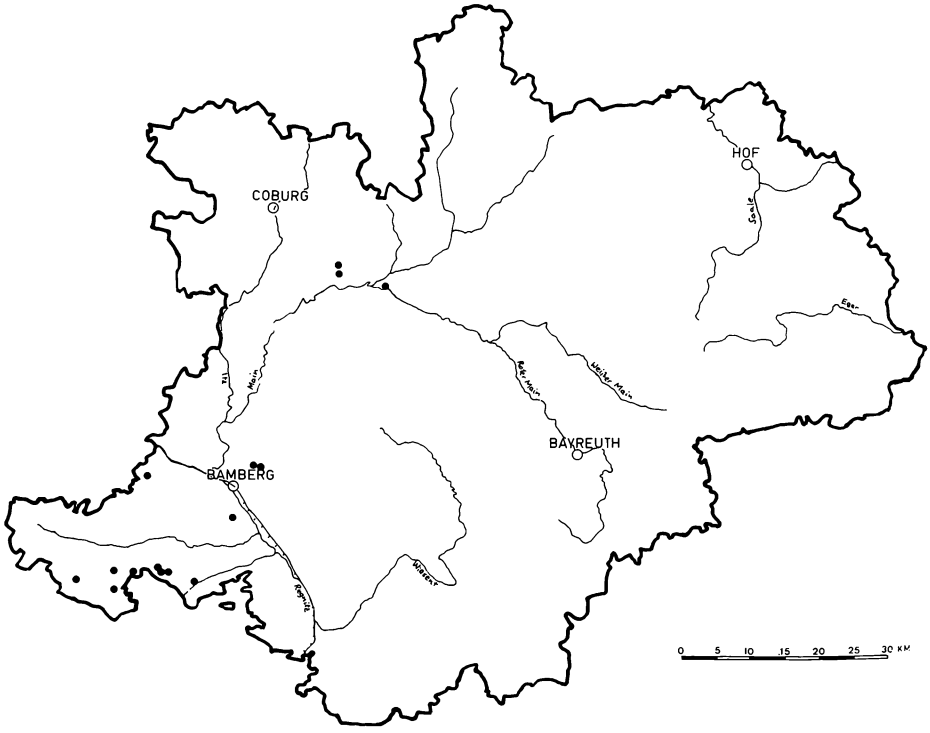


Abb. 6: Verbreitungskarte von *Lemna gibba* in Oberfranken.

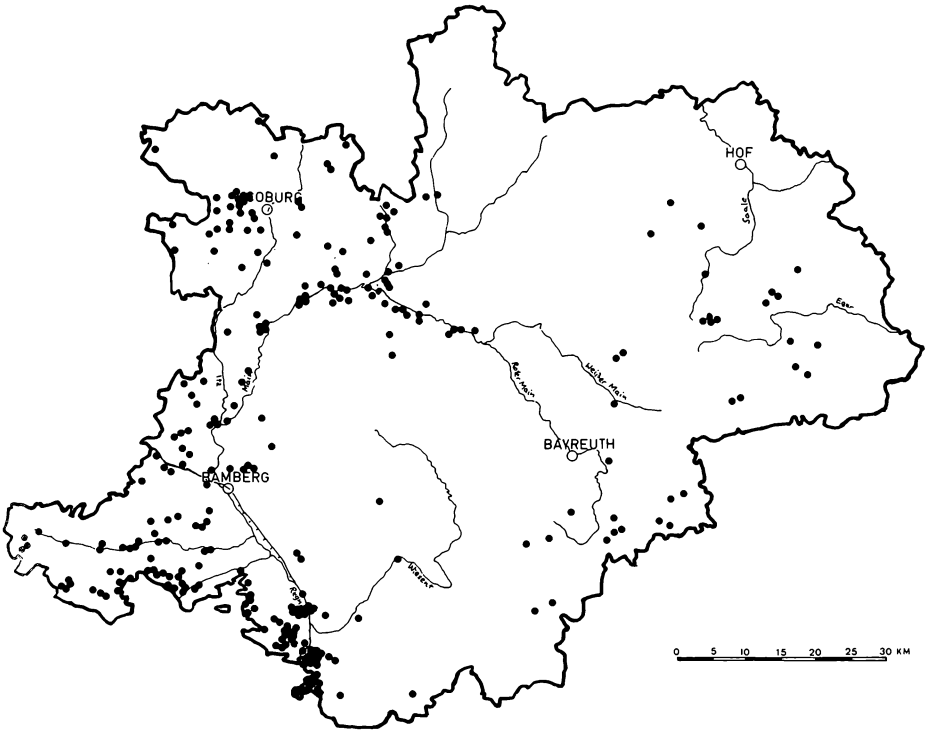


Abb. 7: Verbreitungskarte von *Phragmites communis* in Oberfranken.

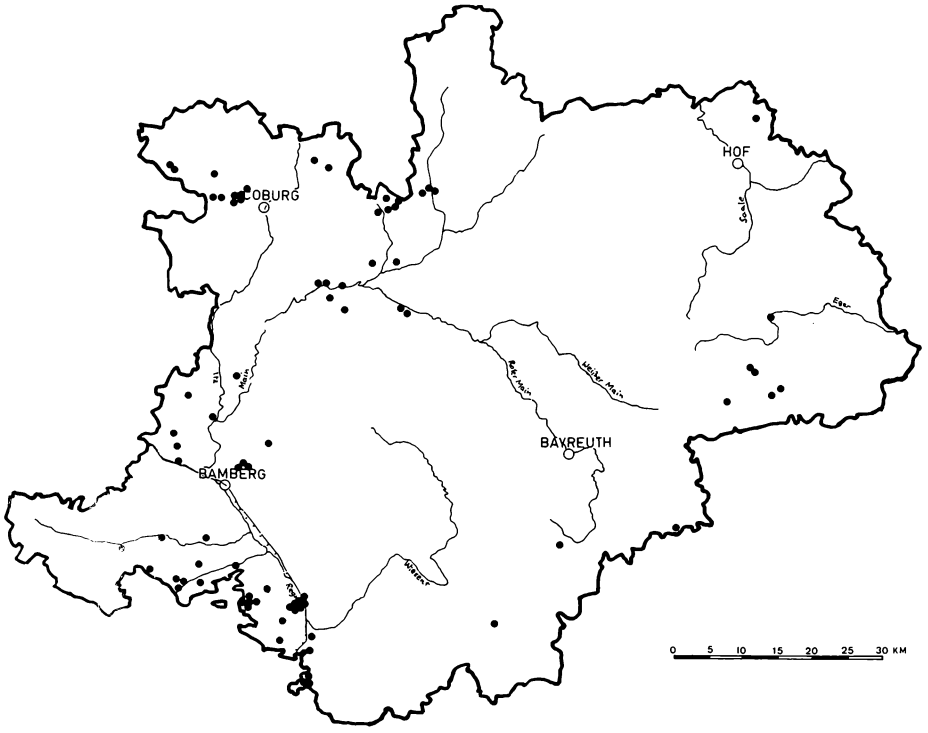


Abb. 8: Verbreitungskarte von *Schoenoplectus lacustris* in Oberfranken.

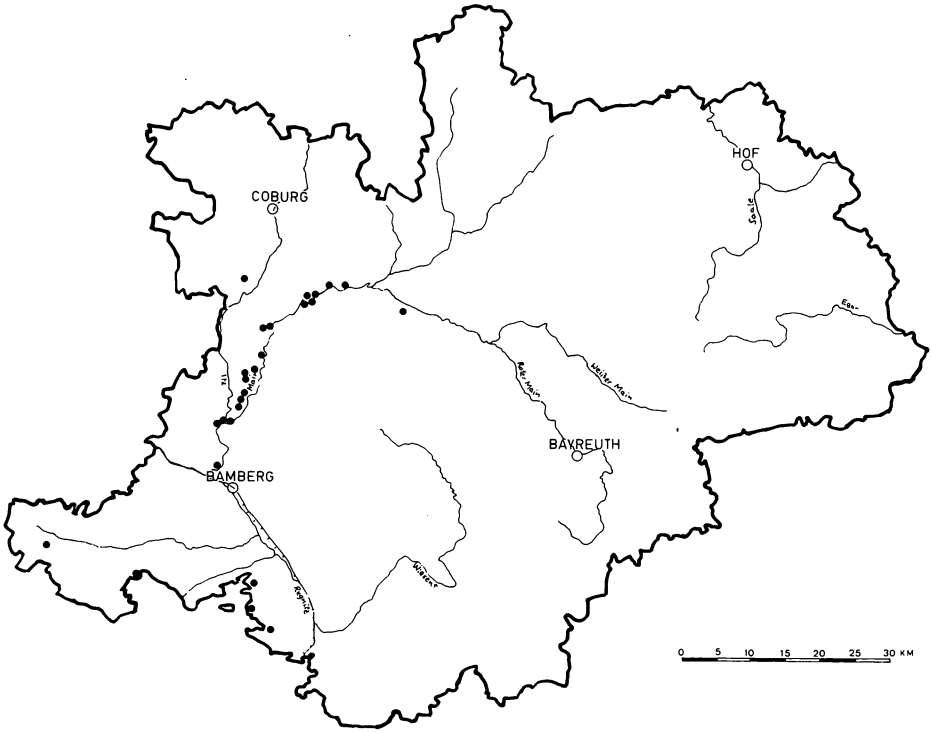


Abb. 9: Verbreitungskarte von *Butomus umbellatus* in Oberfranken.

5. Unterschutzstellung

Die Kartierung hat ergeben, daß nur wenige Gewässer vorhanden sind, in denen ein reicher Bestand sowohl hinsichtlich der Artenzahl als auch der Menge der Gesellschaften oder Pflanzenarten stehender Gewässer vorhanden ist. Beispielsweise wurden in keinem einzigen der kartierten 3200 Gewässer alle der von der Verbreitung her möglichen Röhrichtarten gefunden. Dennoch heben sich einige Gewässer sehr deutlich von den übrigen ab. Für diese wenigen, besonders wertvollen Gewässer ist eine Unterschutzstellung notwendig, weil durch eine Entlandung in kürzester Zeit alles vernichtet werden kann, wie wir leider auch in einigen Fällen erfahren mußten.

Eine Unterschutzstellung ist nicht ganz einfach, weil die Bewirtschaftung als Fischteich noch möglich sein muß und sich ja auch durchaus nicht negativ auf die Vegetation oder den Tierbestand auswirken muß. Die Schutzverordnung muß alle Belange berücksichtigen und sollte nach Möglichkeit auch die Zustimmung des Eigentümers finden. Insofern sind solche Verfahren nicht ganz einfach durchzuführen.

Als Naturschutzgebiete kommen nach den bisherigen Erkenntnissen allenfalls 5-8 der Gewässer (= 0.2%) in Frage. Als weitere Schutzform wurden bisher von den Landratsämtern etwa 5 Teiche als 'flächenhafte Naturdenkmale' unter Schutz gestellt. In ähnlicher Form dürften weitere 20 Teiche als 'geschützter Landschaftsbestandteil' in Frage kommen, so daß etwa 1-2% der stehenden Gewässer in Oberfranken als besonders wertvoll und schutzwürdig angesehen werden müssen. Dies dürfte als nicht besonders erfreuliche, aber wenigstens als gesicherte Bilanz dieser Kartierung angesehen werden.

Literatur

BEGUIN C., HEGG O., ZOLLER H., 1974: Landschaftsökologisch-vegetationskundliche Bestandsaufnahme der Schweiz zu Naturschutzzwecken. Verh. Ges. Ökol. (Erlangen 1974): 245-251.

KAULE G., SCHALLER J., SCHOBER H.-M., 1979: Auswertung der Kartierung schutzwürdiger Biotope in Bayern. München (Bayer. LA Umweltschutz).

REICHEL D., 1978: Die Erfassung von Vegetationsbeständen durch Rasterkartierung im Regierungsbezirk Oberfranken. Ber. Ak. Naturschutz Laufen 2: 28-30, 7 Karten.

REICHEL D., 1981: Rasterkartierung von Amphibienarten in Oberfranken. Ber. Ak. Naturschutz Laufen 5: 186-189, 10 Karten.

Adresse

Dr. Dietmar Reichel
Naturschutzbehörde
Regierung von Oberfranken
Ludwigstr. 20

D-8580 Bayreuth

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Elster, Krähe und Habicht
ein Beziehungsgefüge aus Territorialität, Konkurrenz und Prädation

*Kurzfassung**

Hermann Ellenberg, Fernando Gast und Jörg Dietrich

Goshawks *(Accipiter gentilis)* appear to be vigourous predators. They intensely influence distribution and abundance of some of their prey species: I. They disrupt the distribution of carrion crows *(Corvus corone)* that otherwise are evenly distributed by territoriality, and they narrowly confine magpies *(Pica pica)* to non hunted areas. II. They locally promote the densities of their main prey species such as woodpigeons *(Columba palumbus)*, and possibly in recent times partridges *(Perdix perdix)*, too, by eliminating or restricting their egg-and-young-predators such as carrion crow and magpie. III. They hinder that mistle thrushes *(Turdus viscivorus)* build up higher densities. IV. They trigger distribution and abundance of sparrowhawks *(Accipiter nisus)*. V. They cause the lack of carrion crow nests as an eyrie at most places, that otherwise were suitable for the hobby *(Falco subbuteo)*. So there develops an ecological system of several bird species, connecting them to become a community by means of territoriality, competition, and predation. This system is evident by the distribution pattern of the concerned species in landscapes.

Accipiter gentilis, Corvus c. corone, Konkurrenz, Pica pica, Populationsdynamik, Räuber-Beute-Interaktion, Verbreitungsmuster.

1. Einführung

Welche Ursachen führen zu einer bestimmten, in Raum und Zeit jeweils konkret beobachtbaren Verteilung und Häufigkeit von Organismen? Die Ökologie widmet sich solchen Fragen (KREBS 1978). Individuen existieren nicht isoliert nebeneinander her; von einer Lebensgemeinschaft wollen deshalb CONNELL u. SLAYTER (1977) erst dann sprechen, wenn die an einem Ort gleichzeitig vorkommenden Tiere und/oder Pflanzen sich in Verbreitung und Häufigkeit gegenseitig nennenswert beeinflussen. In der vorliegenden Arbeit soll ein in diesem Sinne ökologisches Gefüge zwischen Gliedern einer Lebensgemeinschaft von Vogelarten in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft skizziert werden.

Das sich im Herbst 1981 abzeichnende räumliche Beziehungsgefüge zwischen Elster und Habicht im Stadtverband Saarbrücken wurde im Frühjahr 1982 von Ellenberg und Gast an Elster, Rabenkrähe und Habicht in einer großräumig einheitlichen, im Kleinen aus Feld, Streuobst, Brachen, Wald und Siedlung jedoch abwechslungsreich strukturierten Muschelkalklandschaft im Südosten Saarbrückens, dem Bliesgau, auf 171 km² Fläche gezielt überprüft. Bestandsangaben beziehen sich in der Regel auf 'Revierpaare' (vgl. BERTHOLD et al. 1974). Individuen mit revieranzeigenden Verhaltensweisen sind in besonderem Maße ortsgebunden. Raumzeitliche Beziehungen zwischen ihnen werden deshalb relativ leicht faßbar (Abb. 1). Auch aus populationsökologischen Gründen sind Revierpaare wichtig.

* Eine ausführlichere textliche Fassung, allerdings ohne Literaturverzeichnis, erschien in Heft 44 (1983) der Allgemeinen Forstzeitschrift, München, 38: 1195-1201. Die folgenden Ausführungen beschränken sich daher auf einige Erläuterungen und Hintergrundinformationen zu den Abbildungen und Tabellen.

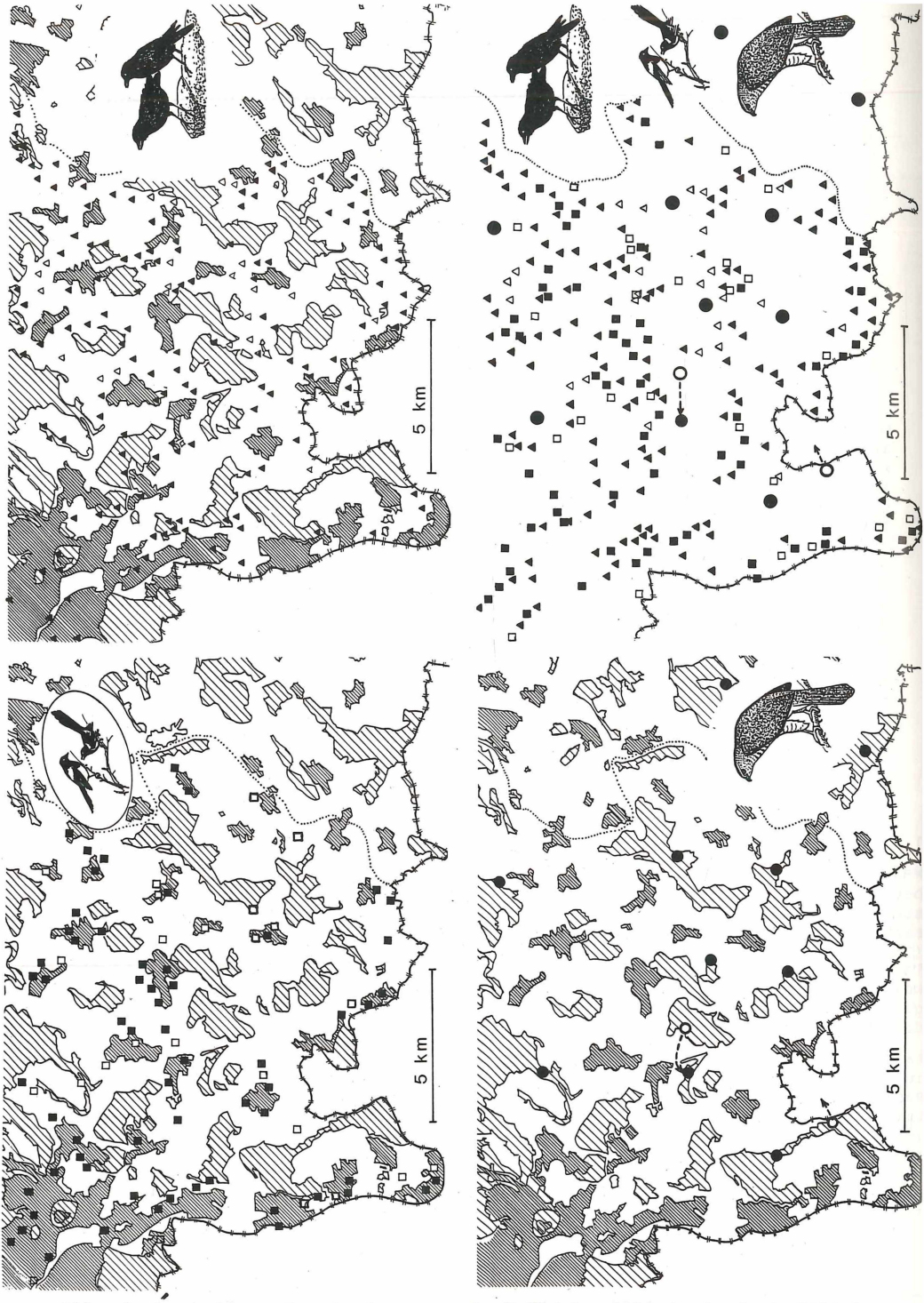


Abb. 1: Verteilung der Revierpaare im Frühjahr 1982 im landschaftlich homogenen Bliesgau südöstlich von Saarbrücken.
a) Elster, b) Rabenkrähe, c) Habicht, d) Überlagerung.
Eng schraffiert: Siedlung; weit schraffiert: Wald.
Offene Symbole: nachweislich kein Bruterfolg.
Gefüllte Symbole: Bruterfolg unbekannt (Elster, Krähe).

2. Elster, Krähe und Habicht

2.1 Das räumliche Beziehungsgefüge

Im Gegensatz zu Rabenkrähen *(Corvus c. corone)* nutzen Elstern *(Pica pica)* im Bliesgau und anderswo verschiedene Landschaftsstrukturen in auffälliger Weise nicht proportional zu ihren Flächenanteilen (Abb. 2). Mit Häusern bebaute (mehr als 10 Prozent des km²-Rasters, Kartengrundlage: Maßstab 1 : 50 000, UTM-Gitter), durch die unmittelbare Anwesenheit des Menschen geprägte Flächen werden von Elsternrevierpaaren anscheinend weitaus bevorzugt. Ein geringer Waldanteil an der Flächennutzung des km²-Rasters scheint für Elstern und, in geringerem Maße für Rabenkrähen, zusätzlich von Bedeutung zu sein.

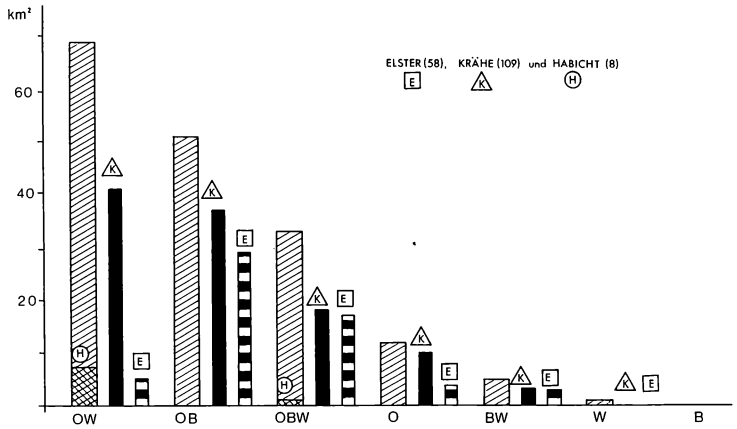


Abb. 2: Landschaftsangebot und seine Nutzung durch Elstern (E), Rabenkrähen (K) und Habichte (H).
Grobnutzung (B = bebaut, O = offene Landschaft, W = Wald)
auf km²-Rastern im Bliesgau.

Warum suchen Elstern die Nähe des Menschen, obwohl sie - Einzelbeispiele im Raum Saarbrücken, aber auch Landschaften wie u.a. die Crau in Südfrankreich, die Acker- und Weinbaugebiete zwischen Worms und Landau, die in Rekultivierung befindlichen Braunkohle-Tagebaugebiete westlich von Köln zeigen dies - auch menschenferne Gebiete, teilweise sogar dicht, besiedeln können?

Ohne Zweifel finden sie hier Nahrung. Habitat-Analysen in den Aktionsräumen individuell sichtmarkierter Elstern (GAST 1981, 1984) belegen die Bedeutung des Ackerlandes und vor allem des kurzrasigen Grünlandes für Elstern: Viehweiden, Mesobrometen, durch Kaninchen kurzrasig gehaltenes Brachland, Rasen in Gärten und Parkanlagen, Verkehrsgrün, Sportplätze usw. Solche Nutzungsarten decken, von erklärbaren Ausnahmen abgesehen, mehr als 40% der Fläche der 18 analysierten Brutzeitaktionsräume von im Mittel je 7 ha. Hier finden Elstern nach bestätigten Beobachtungen (DECKER 1980; BAEYENS 1981; HÖGSTEDT mdl. Mitt.) den größten Teil ihrer Nahrung in Form von epigäischen Niederen Tieren.

In der Nähe des Menschen finden Elstern aber auch Schutz vor dem interspezifischen Konkurrenzdruck durch die mit 600 g gegenüber 200 g Körpergewicht physisch überlegene Rabenkrähe. Diese Krähen sind Elstern nahrungsökologisch ähnlich (HOLYOAK 1968; YOM-TOV 1974; BÖHMER 1976). Sie legen jedoch unter vergleichbaren Bedingungen ihre Nester stets besser gedeckt (z.B. in Nadelbäumen) und an höheren, schwer erreichbaren Stellen an als Elstern. Die Neststandorte beider Arten liegen nach eigenen Beobachtungen umso höher, je näher sie den vom Menschen direkt besiedelten Flächen kommen. Unterschiedliches Sicherheitsbedürfnis beider Arten für die Nestanlage schränkt in interspezifischer territorialer Konkurrenz die Elster auf Landschaftsausschnitte ein, in denen die Höhe der Bäume und Büsche für Krähenrevierpaare nicht mehr ausreicht. Solche Landschaftsausschnitte können sowohl Stadtrandlagen und Dörfer mit im Vergleich zu den Gebäuden niedrigen Gehölzen sein als auch weithin offene, baumarme Agrar- und Weidelandschaften. In diesem Sinne schließen sich Elsternterritorien nahtlos an das Netz der Krähenterritorien an (Abb. 3).

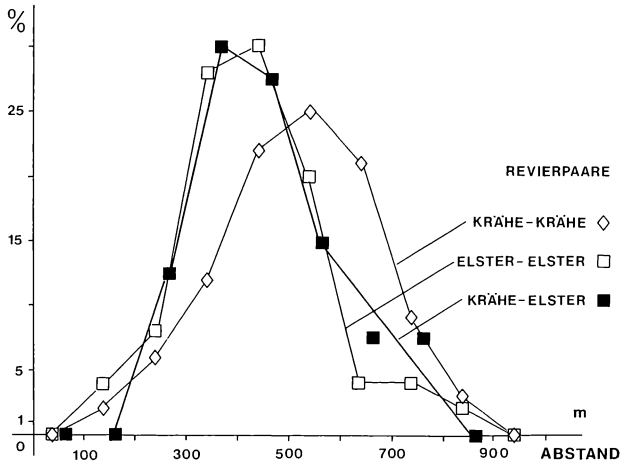


Abb. 3: Abstände zwischen Revierpaaren im Bliesgau 1982.
Berücksichtigt wurden nur Paare, deren Mißerfolg nicht erwiesen ist.
100 Rabenkrähen-, 50 Elsternpaare; 40 mal Rabenkrähe - Elster ausgezählt.

Eigenartigerweise gibt es einige dem Augenschein nach für Elstern optimal strukturierte Gebiete, in denen Elstern fehlen, obwohl hier auch Rabenkrähen kaum vertreten sind (Abb. 1a, b). Wir erklären diese Beobachtung mit der relativen Nähe von Habichtrevierpaaren *(Accipiter gentilis)*, deren Verteilung wir durch die im Bliesgau 1982 besetzten Horste charakterisieren (Abb. 1c, d). Um die besetzten Habichthorste herum zeichnen sich 'Höfe' ab (Abb. 1d), in denen Rabenkrähen auf 800 bis 1000 m, Elstern auf 1500 bis 2000 m Entfernung fehlen, zumindest jedoch nicht erfolgreich brüten. Entlang von Waldrändern können diese Distanzen noch größer sein. Ähnliche Beobachtungen machte in den fünfziger Jahren bereits BRÜLL (1977) auf Probeflächen im Nordwesten von Hamburg und an der Flensburger Förde. Auch PUCHSTEIN (1964) sowie LOOFT u. BUSCHE (1981) berichten von ähnlichen Verteilungsmustern. Aus dem Vorhandensein bzw. Fehlen von Elstern- und Krähenrevierpaaren sowie aus ihrem Bruterfolg ließe sich somit der Intensitätsgrad der Bejagung von Landschaftsausschnitten durch Habichte kartieren. Abb. 1d erweckt z.B. den Eindruck der Existenz von Pufferzonen zwischen den Jagdgebieten benachbarter Habichtrevierpaare, die von keinem der Nachbarn intensiv genutzt werden. Ähnliches haben NELSON u. MECH (1981) für das räumliche Beziehungsgefüge zwischen Wölfen *(Canis lupus)* und Weißwedelhirschen *(Odocoileus virginianus)* in Minnesota (USA) nachgewiesen. Erfahrungsgemäß reagieren Elstern- und Krähenpopulationen in den Frühjahrswochen rasch und plastisch auf das Verschwinden von Habichtrevierpaaren, anscheinend verstärkt infolge illegaler Verfolgung durch Menschen in den letzten Jahren. Neue Revierpaare besetzen die ungefährlich gewordenen Lebensräume binnen weniger Wochen. Das Verschwinden alteingesessener Krähenpaare scheint etwa eine Brutsaison zu dauern, wenn Habichtpopulationen expandieren oder Habichtpaare ihren Horstplatz verlegen. Namentlich die flüggen Jungvögel solcher Paare werden dem Habicht leichte Beute. Diese und die Beobachtungen von LÖHRL (1950) oder bereits KRAMER (1941) machen wahrscheinlich, daß das Gleichgewicht zwischen Rabenkrähen- und Habichtpopulationen seit Generationen durch Evolution und Erfahrung eingespielt sein muß.

2.2 Überschlagsrechnung zum Prädationsdruck

Läßt sich der Prädationsdruck auf die Elster durch den Beutegreifer Habicht an Hand von Datenmaterial belegen? Einige Überschlagsrechnungen auf Grund unserer Beobachtungen im Raum Saarbrücken sollen versuchsweise Antwort geben. Die Bandbreite der Fehlermöglichkeiten ist auch bei umfangreicherem Datenmaterial noch gewaltig (ZIESEMER 1982b); daher sind die hier vorgelegten Zahlen bestenfalls plausibel, nicht aber beweiskräftig. Ähnliche Ergebnisse aus unabhängig gewonnenen Datensätzen stützen sich jedoch gegenseitig. Möglicherweise wird diese Überschlagsrechnung Anlaß zum Nachdenken und Überprüfen durch andere.

Das Ziel unserer Rechnung gilt dem Vergleich von Nahrungsbedarf einer Habichtspopulation (gemessen in kg Biomasse der tatsächlich verzehrten verschiedenen Beutetierarten pro km² und Jahr) mit dem artspezifisch differenzierten Nahrungsangebot auf derselben Bezugsfläche, gemessen in kg jährlich produzierter Biomasse pro km² für die betroffenen Beutetierarten. Schätzungen des Angebots wurden möglich durch Kenntnisse über Brutbestände potentieller Beutetierarten an Hand unserer Brutvogel-Rasterkartierung und spezieller Untersuchungen über Tauben (DIETRICH 1981; STICHER 1983), Rebhühner (WONN 1983) und Elstern (GAST 1984). Aus den Biomassen kann man auf Individuenzahlen zurückschließen. Da Populationen von Beutegreifern langfristig nur vom Zuwachs, nicht vom reproduzierenden Bestand ihrer Beutepopulationen überleben können, läßt sich eine zusätzliche Fehlerquelle bei der Schätzung der produzierten Biomasse nicht vermeiden.

Wieviel Beute benötigt die Saarbrücker Habichtpopulation pro Zeit- und Flächeneinheit? Zunächst wird die Anzahl der vorhandenen Habichte geschätzt (Brutvögel, Nichtbrüter und Jungvögel). Durch DIETRICH (1981) sind die Zahlen der Habichtbrutpaare (25) und der Ästlinge pro Brutpaar (2.3) auf 410 km² Saarbrücken für den Sommer 1980 bekannt. Die Mortalität dieser Habichte ist erheblich (DIETRICH 1981, 1982), die Zahl der Nichtbrüter völlig unbekannt. Wir unterstellen - in Anlehnung an GLUTZ et al. (1971) und ZIESEMER (1982b) - eine jährliche Mortalität von 20% für Brutvögel, 60% für Jungvögel im ersten Lebensjahr und 40% für Nichtbrüter. Das Bezugsjahr beginnt am 1. Mai. Wir halten eine Abwanderung von Jungvögeln und Nichtbrütern für gering, eine Zuwanderung für vernachlässigbar. Auf dieser Grundlage rechnen wir mit 24 bis 12 Nichtbrütern bzw. mit - im Mittel über 12 Monate - etwa 90 Habichten auf 400 km², minimal 70 zu Beginn der Brutzeit, maximal 125 zur Zeit des Flüggewerdens der Jungvögel.

Wieviel Beutebiomasse benötigen diese Habichte? Man darf mit etwa 170 g Beute pro Habicht und Tag rechnen (SULKAVA 1964a; BRÜLL 1977). Somit summiert sich der Beutebedarf auf etwa 16 kg Biomasse pro km² und Jahr, wenn für nicht genutzte Beutereste 15% der Biomasse angesetzt wird. Diese 16 kg Biomassebedarf verteilen sich auf verschiedene Beutearten. Ihre Anteile lassen sich nach der prozentualen Verteilung in der Rupfungsliste (gefundene Beutereste von 275 bis Ende 1981 ausgewerteten Individuen) abschätzen. Sie liegen nach unseren Daten für die hier berücksichtigten Arten zwischen 300 g (Elster) und 4 kg (Haustaube) pro km² und Jahr (Tab. 1).

Das Angebot an Zuwachsbiomasse dieser Beutepopulationen schätzen wir nach Tab. 2. Setzen wir Beuteangebot und -bedarf in Beziehung, so erkennen wir beuteartspezifisch sehr unterschiedliche Nutzungsprozentsätze (Tab. 3) durch Habichte. Diese Nutzungschätzwerte sind als Obergrenze zu verstehen, weil wir den Bestand an Beutebrutpaaren auf der Grundlage unserer Rasterkartierung und verschiedener Spezialuntersuchungen nur zurückhaltend angeben und Durchzügler und Wintergäste nicht berücksichtigen, die gerade bei Eichelhähern und Ringeltauben nennenswert sein können. Beide Vorbehalte treffen aber für Elstern nicht zu (GAST 1984). Insofern ist unsere Nutzungsschätzung unrealistisch hoch. Wir halten jedoch in diesem Zusammenhang nicht die geringe Zahl von Rupfungen, die die Basis unserer Schätzungen bilden, für ursächlich; vielmehr werden nach telemetrischen Studien am Habicht durch ZIESEMER (1982a) Säugetierreste als Rupfung wesentlich seltener (etwa ein Zehntel der durch Telemetrie belegten Beutestücke, Kaninchen und Hasen) gefunden als Vogelreste (etwa die Hälfte der nachweislich geschlagenen Individuen, Fasan, Ringeltaube, Stockente). Da unser Berechnungsversuch auf Biomassen aufbaut, können wenige 'nicht gefundene', aber schwere, geschlagene Kaninchen und/oder Hasen den Anteil der Vögel insgesamt in der nachgwiesenen 'Rupfungsbiomasse' deutlich reduzieren. Wir vermuten deshalb, daß die Nutzungsprozentsätze (Tab. 3) um rund die Hälfte herabzusetzen sind. Aus den Relationen der Prozentzahlen läßt sich jedoch ableiten, daß der Prädationsdruck durch Habichte auf Elstern größenordnungsmäßig sechsmal höher sein muß als auf Haustauben. Die durch Brieftaubenhaltung übersteigerte, als Habichtbeute 'angebotene' Haustaubenbiomasse ermöglicht somit der Habichtpopulation in Saarbrücken den Aufbau einer hohen Siedlungsdichte. Gleichzeitig wird so die energetische Basis gelegt für einen erhöhten Prädationsdruck auf zwar relativ seltene, aber offensichtlich für Habichte attraktive Beutetierarten wie die schwarzweiße Elster, die mit ihrem Gewicht exakt einer Tagesration für den Habicht entspricht.

Elstern werden im Saarbrücker Raum durch Rabenkrähen in interspezifisch territorialer Konkurrenz auf wenige Habitate zurückgedrängt. Diese so bereits reduzierte Population wird offensichtlich durch beutegreifende Habichte absolut begrenzt. Nach diesem Ergebnis suchten wir nach weiteren Zusammenhängen zwischen der räumlichen Verteilung von Beute- und Habichtpopulationen.

Tab. 1: Beutebedarf (ausgewählte Arten) von 90 Saarbrücker Habichten auf 400 km² Fläche im Jahr.

	Rupfungen (Anzahl)	Individuen (%)	Biomasse (%)	Beutebedarf (kg/km² · a)
Haustaube - *Columba livia*	68	25	26	4.1
Ringeltaube - *Columba palumbus*	34	12	21	3.4
Eichelhäher - *Garrulus glandarius*	36	13	8	1.2
Elster - *Pica pica*	7	2.5	1.7	0.27
Rabenkrähe - *Corvus corone*	5	1.8	3.9	0.62
Fasan - *Phasianus colchicus*	4	1.5	6.4	1.0
Rebhuhn - *Perdix perdix*	0	0	0	0
Teilsumme	154	55.8	67	10.59
Gesamtsumme	275	100	100*	15.9

* Die als Rupfungsreste nachgewiesenen Individuen hätten lebend zusammen 79.9 kg gewogen ('Rupfungsbiomasse').

Tab. 2: Jährliches Beuteangebot (ausgewählte Arten) für Habichte im Raum Saarbrücken (400 km²).

	Gewicht (kg)	Zuwachs°	Bestand (Paare)	Beuteangebot (kg/km² · a)
Haustaube	0.30	1.5 x 1	2000*	2.2
Ringeltaube	0.50	2.5 x 1	1800	5.5
Eichelhäher	0.17	4 x 0.8	600	0.8
Elster	0.20	4.5 x 0.7	100(!)	0.15
Rabenkrähe	0.63	3.5 x 0.8	250	1.1
Fasan	1.25	6 x 0.5	250	2.3
Rebhuhn	0.40	8 x 0.5	80(!)	0.3

Nur Zuwachs berücksichtigt.
° Flügge Junge pro Paar x Anteil Paare mit Bruterfolg (Tauben: bei mehreren Bruten pro Jahr).
* Brieftauben mit 12.7 kg/km² (DIETRICH 1982) haben eine andere Populationsdynamik. Sie werden hier nicht mitberücksichtigt.

Tab. 3: Beutenutzung (ausgewählte Arten) durch 90 Habichte auf 400 km² in Saarbrücken.

	Angebot (kg/km² · a)	gefressen (kg/km² · a)	Nutzung° (%)
Haustaube	14.9*	4.1	27
Ringeltaube	5.5	3.4	62
Eichelhäher	0.8	1.2	150
Elster	0.15	0.27	180
Rabenkrähe	1.1	0.62	56
Fasan	2.3	1.0	43
Rebhuhn	0.3	0	0

Nur Zuwachs berücksichtigt.
° d.h. gefressen in Prozent des Angebots.
* Hier sind 'Brieftauben' mit 12.7 kg/km² berücksichtigt.

3. Habichte und weitere Beutetiere

3.1 Rebhühner

WONN hat 1981 durch eigene Suche, durch Überprüfung der Brutvogel-Rasterkartierungsdaten und durch Interviews mit vielen Jägern die Verteilung der Rebhuhnfamilien im Spätsommer/Herbst im Raum Saarbrücken kartiert. Die Erfassung der Verteilung der Habichthorste geht auf DIETRICH (1982) zurück (Abb. 4). Rebhühner kommen nicht im Wald vor, und Habichte sind in reinen Agrar- und Stadtlandschaften selten. Dort, wo die Landschaftsstruktur beiden Arten Lebensmöglichkeiten bietet, läßt sich jedoch, entgegen der aus Jägerkreisen geäußerten Erwartung, kein räumliches Beziehungsgefüge zwischen Rebhühnern und Habichten erkennen (Abb. 4), wie es oben für Rabenkrähen und Elstern nachgewiesen wurde. Rebhühner waren bis in die fünfziger Jahre an vielen Stellen bevorzugte Habichtbeute (UTTENDÖRFER 1952; BRÜLL 1977). Sie sind jedoch anscheinend im Saarbrücker Raum für Habichte nicht mehr attraktiv. Mit einer Siedlungsdichte von etwa 4 Hühnern pro km² für Rebhühner besiedelbarer 'offener Landschaft' leben sie im Saarbrücker Raum gerade in derjenigen Dichte, bei der nach Untersuchungen von WIKMAN u. LINDÉN (198) Haselhühner durch finnische Habichtpopulationen nicht mehr erkennbar genutzt werden - eine zufällige Übereinstimmung?

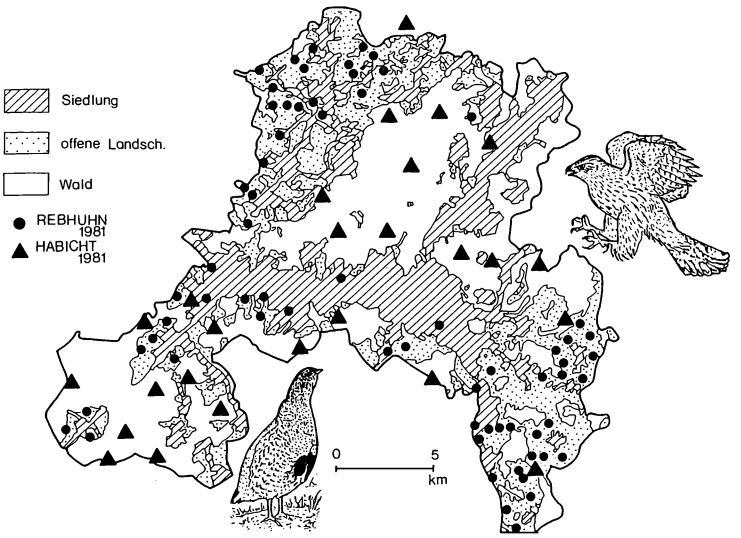


Abb. 4: Verteilung der Rebhuhn- und der Habichtrevierpaare im Stadtverband Saarbrücken 1981.

3.2 Ringeltauben

Ringeltauben sind in Saarbrücken offensichtlich die wichtigste wildlebende Habichtbeute. Sie unterliegen nachweislich (TOMIAŁOJC 1978) einem erheblichen Prädationsdruck durch nesträubernde Rabenkrähen, die vor allem unbewachte Eier von den im Inneren der Baumkornen offen 'angebotenen' Nestern nehmen. Aus den von STICHER (1983) für eine etwa 20 km² große Waldfläche zusammengetragenen Punktverbreitungskarten für Ringeltauben und Rabenkrähen läßt sich ein Einfluß der lokalen Anwesenheit von Krähen auf die Siedlungsdichte von Ringeltauben belegen: Sie beträgt in Krähennähe etwa 0.25, auf halber Strecke zwischen Krähenrevierpaaren jedoch 0.86 rufende Ringeltauber/10 ha. Den auf dieser Grundlage vermuteten Einfluß des Habichts auf das System Ringeltaube - Rabenkrähe zeigt Abb. 5: Die absolut höchste Dichte auf Stichers Probefläche erreichen Ringeltauben in der Nähe der drei dort vorhandenen Habichthorste, wo durch den Einfluß des Habichts (s.o.) Rabenkrähen weitgehend fehlen. Die unmittelbare Umgebung des Habichthorstes entspricht jedoch wegen der Habitatstruktur den Vorlieben der Ringeltaube nur ausnahmsweise.

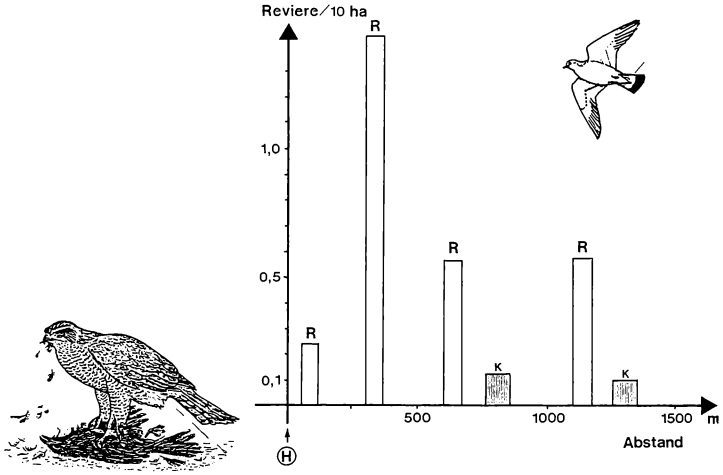


Abb. 5: Die höchste Dichte rufender Ringeltauber findet sich in der Nähe von Habichthorsten, wo (nesträubernde) Rabenkrähen fehlen.

3.3 Misteldrosseln

Misteldrosseln sind die größten und gleichzeitig seltensten mitteleuropäischen Drosseln. Im Saarbrücker Raum sind sie mit einer Rasterfrequenz (25 ha) von 3.4% nachgewiesen (Wacholderdrossel 5.4%, Singdrossel 72%, Amsel 92%). Ihr Brut- und Nahrungshabitat entspricht in besonderem Maße dem bevorzugten Jagdgebiet des Habichts: lockere Althölzer mit Lichtungen, Waldränder mit Wiesen (KENWARD 1982). So ist ein nennenswerter Prädationsdruck durch Habichte auf Misteldrosseln zu erwarten. Dennoch erstaunt dessen Ausmaß: In UTTENDÖRFERs (1952) umfangreichen Listen stehen 277 Misteldrosseln neben 335 Sindrosseln und 195 Amseln als Brutzeitnahrung. Welche Bedeutung hat dieser Prädationsdruck für die Saarbrücker Misteldrosselpopulationen? Als Antwort sei wieder ein Schätz-Ansatz über die Biomassen versucht: Das mittlere Gewicht pro Habichtbeutestück beträgt 300 g (DIETRICH 1982). Die in der Brut- und Aufzuchtzeit von einer durchschnittlichen Habichtfamilie benötigte Beute beträgt etwa 42 kg (SULKAVA 1964b). UTTENDÖRFER (1952) hat demnach mit seinen 8309 Rupfungen von 317 Habichthorsten etwa ein Fünftel der Gesamtbeute gefunden. Unter diesen Annahmen wurden pro Brutzeit und Habichthorst 4.4 Misteldrosseln vom Habicht geschlagen. Übertragen auf 500 km² im Raum Saarbrücken mit 33 Habichthorsten könnten wir mit weit über 100 erbeuteten Misteldrosseln rechnen. Wir fanden bis 1981 nur zwei Misteldrossel-Rupfungen. Die Zahl der in diesem Raum nachgewiesenen Misteldrossel-Revierpaare bewegt sich jedoch lediglich zwischen 50 und 100. Brutnachweise der Misteldrossel gehören im Saarbrücker Raum zu den Ausnahmen. Die auffälligen Sänger werden jedoch jedes Frühjahr neu kartiert. Sie rekrutieren sich aus dem unerschöpflichen (?) Reservoir weiter im Südwesten überwinternder Zugvögel. Ein räumliches Beziehungsmuster zum Habicht wie bei Elster und Krähe läßt sich deshalb nicht nachweisen.

3.4 Sperber

Habichte nehmen auch Einfluß auf das Verteilungsmuster einiger anderer Greifvogelarten. Dies wurde jüngst, unabhängig von uns, auch durch LOOFT u. BUSCHE (1981) belegt. Abb. 6 zeigt die uns bekannt gewordenen Sperberreviere jeweils auf Lücke zu den vermutlich vollständig bekannt gewordenen Habichtrevieren im Gebiet des Bliesgau. Der Radius der um die Habichthorste beschriebenen Kreisflächen entspricht mit 2.1 km dem halben mittleren Abstand zwischen den dortigen Habichthorsten. Die acht Sperberreviere in diesem Gebiet haben unter sich einen mittleren Abstand von 2.9 km und zum jeweils nächsten Habichthorst von 2.7 km. Dieses räumliche Beziehungsgefüge zwischen Sperber und Habicht scheint dem zwischen Elster und Rabenkrähe (s.o.) nicht unähnlich. Zusätzlich mag in diesem Fall die direkte Prädation durch den Habicht eine Rolle spielen. Wenn wir die 87 von UTTENDÖRFER (1952) dem Habicht nachgewiesenen Sperberrupfungen analog der Überschlagsrechnung bei der Misteldrossel behandeln, so ist pro Brutzeit und Habichthorst mit je 1.4 geschlagenen Sperbern zu rechnen. Bei 33 Habicht- und nicht mehr als 25 Sperberbrutpaaren im Raum Saarbrücken lassen sich auf diese Weise etwa zwei geschlagene Sperber pro Sperberbrutpaar schätzen. Die nachweisbare räumliche Distanz des Sperbers gegenüber dem Habicht wird somit plausibel.

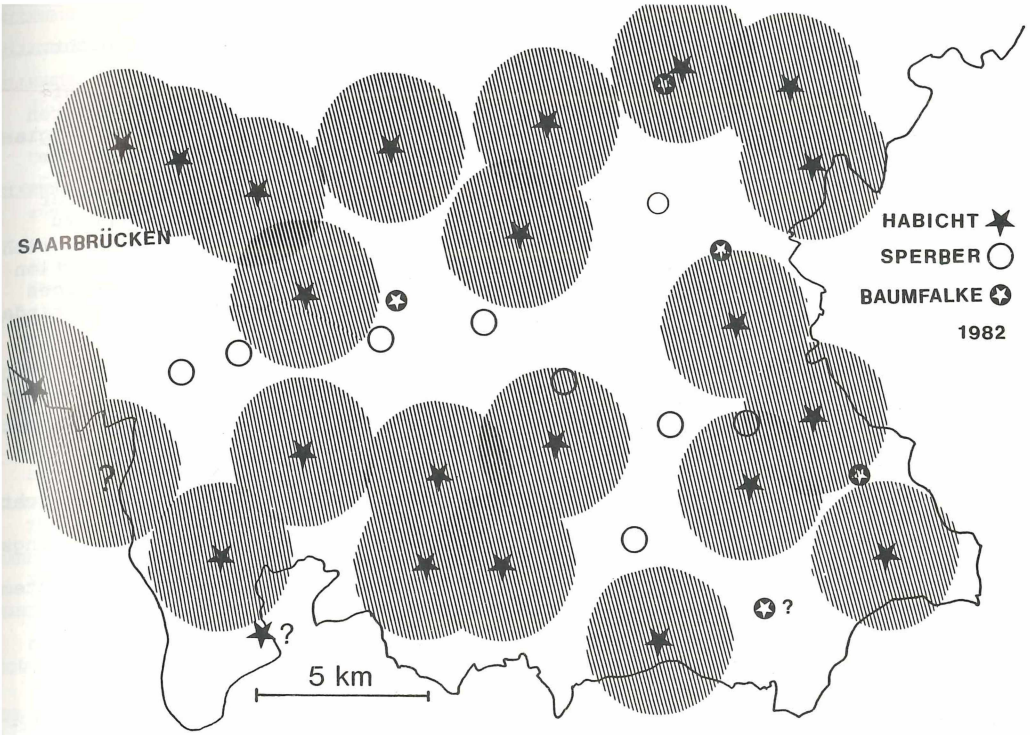


Abb. 6: Verteilung von Habicht-, Sperber- und Baumfalkenrevierpaaren im Bliesgau 1982.

3.5 Baumfalken

Zwischen Habicht und Baumfalke scheint eine indirekte Beziehung zu bestehen: Wie alle Falken baut auch der Baumfalke keine eigenen Nester, sondern nutzt durch andere Arten erbaute Nestunterlagen. In Schleswig-Holstein werden Kolkrabenhorste vom Baumfalken offensichtlich bevorzugt (Übersicht in LOOFT u. BUSCHE 1981). Im größten Teil Mitteleuropas brütet der Baumfalke mangels Kolkrabenhorsten jedoch überwiegend in Rabenkrähennestern. Aus den meisten der vom Baumfalken bevorzugten, kulissenartig hoch stehenden Altholzgruppen und -ränder werden Rabenkrähen durch Habichte nachhaltig eliminiert. Auf diese Weise sind bei hoher Habicht-Dichte für Baumfalken geeignete Brutbiotope mit (vorjährigen) Rabenkrähennestern nur auf einem Bruchteil der Gesamtfläche zu finden. Dieser Zusammenhang dürfte - trotz überregional nahezu gleichförmiger Verbreitung - mit beitragen zur besonderen Seltenheit des Baumfalken in Mitteleuropa. Im habichtfreien Südengland erreichen Baumfalken bemerkenswerte Siedlungsdichten (FIUCZYNSKI, NETHERSOLE-THOMSON 1980), obwohl sie dort ihre nordwestliche Verbreitungsgrenze erreichen. Auch in den Berliner Wäldern mag die lokale Seltenheit des Habichts bis Ende der siebziger Jahre indirekt mit beigetragen haben zu dem von dort seit Jahrzehnten gemeldeten (FIUCZYNSKI 1981) ungewöhnlich hohen Baumfalkenbrutbestand. Baumfalken brüten gelegentlich auch in Mäusebussard- und sogar Habichthorsten. Eines der uns im Bliesgau bekannt gewordenen fünf Baumfalkenhorstreviere liegt denn auch gestützt auf einen Bussardhorst in der Nähe eines besetzten Habichthorstes, die übrigen befinden sich auf der Grundlage von Krähennestern deutlich in Verbreitungslücken des Habichts.

4. Schluß

Das skizzierte räumliche Beziehungsgefüge zwischen dem Beutegreifer Habicht und einigen seiner leicht kartierbaren Beutearten, z.B. Elster und Rabenkrähe, läßt sich erfahrungsgemäß nutzen zum raschen und zielgerichteten Aufsuchen von Habichthorsten in unbekanntem Gelände. Aus eigener und von anderen Autoren schon früher beschriebener Anschauung (KRAMER 1941; LÖHRL 1950) reagieren zumindest Rabenkrähen auf sitzende und/oder fliegende Habichte mit einem typischen Alarmgeschrei, das auch Artgenossen warnt und in der Regel zu Auffliegen und Orientierungsverhalten veranlaßt. Elstern reagieren auf sozialer Ebene ähnlich, aber sie pflegen sich vor dem Habicht in dichtem Gestrüpp zu verstecken. - Die Existenz solcher besonders angepaßter Verhaltensweisen spricht unabhängig von den oben vorgetragenen Beobachtungen für eine lange Coevolution der drei Arten und für die weite Verbreitung des räumlichen Beziehungsgefüges zwischen den beteiligten Beute- und Beutegreifer-Arten. Die gefundenen Abstände zwischen Horsten und Nestern dürften landschaftsspezifisch variieren.

Die Betrachtung von räumlichen Beziehungen zwischen Habicht- und Beuterevierpaaren hat vor allem bei den quantitativen Schätzversuchen, die sich auf Beutereste stützen, deutliche Mängel: 275 ausgewertete Rupfungen sind in diesem Zusammenhang sicher nicht sehr viel, auch unterliegt die Auffindbarkeit von Rupfungen artspezifischen und jahreszeitlichen Schwankungen. Mit den jeweils unabhängig erhobenen Verbreitungsbildern der erwähnten Arten, mit der gezielten Bestätigung des erwarteten Verteilungsmusters von Elster, Krähe und Habicht im Bliesgau 1982, mit den Erfolgen beim Auffinden von Habichthorsten in unbekanntem Gelände durch gezieltes Suchen in Elstern- und Rabenkrähen-Verbreitungslöchern und mit der Bestätigung von Teilaspekten des gefundenen Beziehungsgefüges unabhängig durch andere Autoren bildet sich jedoch insgesamt ein System, dessen Informationen sich an den Schnittstellen gegenseitig bestätigen.

Wir bitten hiermit andere Beobachter der erwähnten Arten, ihr möglicherweise umfangreicheres Datenmaterial nach den hier vermittelten Hinweisen zu überprüfen und uns auf Widersprüche und hoffentlich Übereinstimmungen aufmerksam zu machen.

Unsere Skizze ergab sich aus der Zusammenschau der Ergebnisse mehrerer Diplomarbeiten am Lehrstuhl für Biogeographie der Universität des Saarlandes über verschiedene Vogelarten im Raum Saarbrücken (DIETRICH 1982; STICHER 1983; WONN 1983; GAST 1984) und einer Rasterkartierung der dortigen Brutvogelarten auf einer Fläche von 500 km² in 25-ha-Feldern (HANDKE, ELLENBERG 1980). Flankierende Informationen wurden zusammengetragen u.a. durch HAHN (1982), BOUILLON (1983), WEY (1983) u.a. sowie durch Mitglieder einer 1979/80 in Saarbrücken ins Leben gerufenen Ornithologischen Arbeitsgemeinschaft. Unser hier vorgelegter Aufsatz ist daher Ergebnis einer mehrjährigen Gemeinschaftsleistung, die in ihrer ursprünglichen Konzeption dem Ziel galt, mitteleuropäische warmblütige Wirbeltierarten als Biomonitoren für die Schadstoffbelastung von Landschaftsausschnitten zu überprüfen (ELLENBERG 1981a, b, 1982; ELLENBERG, DIETRICH 1982). Wir danken allen Beteiligten, auch den hier nicht genannten, für ihre Beiträge im Gelände und in der Diskussion.

Literatur

BAEYENS G., 1981: Magpie breeding success and carrion crow interference. Ardea 69: 125-139.

BERTHOLD P., BEZZEL E., THIELCKE G. (Ed.), 1980: Praktische Vogelkunde. Empfehlungen für die Arbeit von Avifaunisten und Feldornithologen. 2. Aufl. Greven (Kilda): 159 S.

BÖHMER A., 1976: Zur Struktur der schweizerischen Rabenkrähenpopulation (Corvus corone corone). Ornith. Beobachter (Schweiz) 73: 109-136.

BOUILLON T., 1983: Die Würger (Laniidae) im Raum Saarbrücken. - Über Zusammenhänge zwischen aktueller Flächennutzung und der Verbreitung der Arten. Diplomarbeit Univ. Saarbrücken: 140 S.

BRÜLL H., 1977: Das Leben europäischer Greifvögel. - Ihre Bedeutung in den Landschaften. 3. Aufl. Stuttgart (Fischer).

CONNELL J.H., SLAYTER R.O., 1977: Mechanisms of succession in natural communities and their role in community, stability, and organisation. Am. Nat. 111: 1119-1144.

DECKERT G., 1980: Siedlungsdichte und Nahrungssuche bei Elster (Pica pica) und Nebelkrähe (Corvus corone cornix). Beitr. Vogelkunde (Jena) 26: 306-334.

DIETRICH J., 1981: Der Habicht (Accipiter gentilis) im Stadtverband Saarbrücken. Verh. Ges. Ökol. 9: 301-305.

DIETRICH J., 1982: Zur Ökologie des Habichts (Accipiter gentilis) im Stadtverband Saarbrücken. Diplomarbeit Univ. Saarbrücken: 175 S.

ELLENBERG H., 1981a: Großtiere urbaner Ökosysteme, ein Projekt. Verh. Ges. Ökol. 9: 291-295.

ELLENBERG H. (Ed.), 1981b: Greifvögel und Pestizide. Ökol. Vögel (Stuttgart) 3 (Sonderheft): 420 S.

ELLENBERG H., 1982: Was ist ein Bioindikator? - Sind Vögel Bioindikatoren? Seevögel (Z. Ver. Jordsand Hamburg) Sonderband: 153-158.

ELLENBERG H., DIETRICH J., 1982: The goshawk as a bioindicator. In: (Ed. KENWARD R.E., LINDSAY I.) Understanding the goshawk. Oxford (Dept. Zool. Univ.).

ELLENBERG H., HANDKE K., PETERMANN P., 1984: Beiträge zu einer Avifauna des Saarbrücker Raumes aus ökologischer Sicht. (in Vorb.).

FIUCZYNSKI D., 1981: Bestand, Vermehrung und Biocidbelastung des Baumfalken (Falco subbuteo) im Berliner Raum. In: (Ed. ELLENBERG H.): Greifvögel und Pestizide. Ökol. Vögel (Stuttgart) Sonderheft: 253-260.

FIUCZYNSKI D., NETHERSOLE-THOMSON D., 1980: Hobby studies in England and Germany. Br. Birds 73: 275-295.

GAST F., 1981: Beobachtungen an Elstern im Stadtverband Saarbrücken 1981. Ornith. AK DELATTINA Saarbrücken, Rundbr. 3: 28-32.

GAST F., 1984: Die Elster (Pica pica) als Biomonitor für die Belastung von Nahrungsnetzen durch Umweltchemikalien. Ein Beitrag zur Methodik der Umweltüberwachung am Beispiel des Stadtverbands Saarbrücken. Diss. Univ. Saarbrücken: 198 S.

GLUTZ von BLOTZHEIM U., BAUER K.M., BEZZEL E., 1971: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Falconiformes. Frankfurt (Akad. Verlag): 943 S. Bd. 4:

HAHN E., 1982: Warum eignet sich der Waldkauz (Strix aluco) als Bioindikator für die spezielle Schadstoffbelastung eines Raumes? Seevögel (Z. Ver. Jordsand Hamburg) Sonderband: 161-165.

HANDKE K., ELLENBERG H., 1980: Brutvögel Saarbrückens - erste Ergebnisse einer Brutvogel-Rasterkarierung der Stadt Saarbrücken. Saarbrücken (Selbstverlag): 96 S. (vergriffen).

HOLYOAK D.T., 1968: A comparative study of the food of some British Corvidae. Bird Study 15: 147-154.

KENWARD R.E., 1982: Goshawk hunting behaviour, and range size as a function of food and habitat availability. J. Anim. Ecol. 51: 69-80.

KRAMER, 1941: Beobachtungen über das Verhalten der Aaskrähe (Corvus corone) zu Freund und Feind. J. Orn. 89 (Sonderheft).

KREBS C.J., 1978: Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance. 2nd Ed. New York (Harpe & Row): 678 pp.

LÖHRL H., 1950: Zum Verhalten der Rabenkrähe (Corvus c. corone) gegenüber dem Habicht (Accipiter gentilis). Z. Tierpsychol. 7: 130-133.

LOOFT V., GUSCHE G., 1981: Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Bd. 2: Greifvögel. Neumünster (Wachholtz): 199 S.

NELSON M.E., MECH L.D., 1981: Deer social organization and wolf predation in Northeastern Minnesota. Wildlife Monogr. 77: 53 pp.

PUCHSTEIN K., 1964: Zur Häufigkeit der Elster (Pica pica) in Ostholstein. Mitt. Faun. Arbeitsgem. Schleswig-Holstein 16: 19-22.

STICHER B., 1983: Wildtauben (Columbidae) im Raum Saarbrücken. Über Zusammenhänge zwischen Verbreitung und Flächennutzung. Dipl. Arbeit Univ. Saarbrücken: 137 S.

SULKAVA S., 1964a: Zur Nahrungsbiologie des Habichts. Aquilo ser. Zool. 3: 1-103.

SULKAVA S., 1964b: Goshawk and its feeding habits in south and central Finland. Suom. Riista 17: 22-42.

TOMIAŁOJC L., 1978: Breeding success and production of young in urban and rural woodpigeons in Silesia. Act. 17. Congr. Int. Orn. (Berlin 1980): 1311-1315.

UTTENDÖRFER O., 1952: Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Stuttgart (Ulmer): 230 S.

WEY H., 1983: Zusammenhänge zwischen Vorkommen von Spechten (Picidae) und der Flächennutzung im Raum Saarbrücken. Diplomarb. Univ. Saarbrücken: 127 S.

WIKMAN M., LINDÉN H., 198 : The influence of food supply on goshawk population size. In: (Ed. KENWARD R.E., LINDSAY I.): Understanding the goshawk. Oxford (Dept. Zool. Univ.): 105-113.

WONN H.-W., 1983: Das Rebhuhn (Perdix perdix) im Stadtverband Saarbrücken. Über Zusammenhänge zwischen Verbreitung und Flächennutzung. Dipl.Arbeit Univ. Saarbrücken: 187 S.

YOM-TOV Y., 1974: The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying data of the crow (Corvus corone L.). J. Anim. Ecol. 43: 479-498.

ZIESEMER F., 1982a: Methods of assessing goshawk predation. In: (Ed. KENWARD R.E., LINDSAY I.): Understanding the goshawk. Oxford (Dept. Zool. Univ.): 144-151.

ZIESEMER F., 1982b: Untersuchungen zum Einfluß des Habichts (Accipiter gentilis L. 1758) auf Populationen seiner Beutetiere. Diss. Univ. Kiel: 129 + 6 S.

Adressen

Dr.rer.nat. Hermann Ellenberg
Lindenweg 1
D-2412 Nusse

Dr.phil. Fernando Gast
A.A. 90113
Bogotâ 8 D.E.
Kolumbien

Dipl.-Biol. Jörg Dietrich
Saargemünder Str. 38
D-6600 Saarbrücken

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Zur Problematik der Durchführung faunistischer Länderkartierungen bei Wirbellosen mit Beispielen aus der malakozoologischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland

Jürgen Hans Jungbluth

The European Invertebrate Survey (E.I.S) program was established in the Federal Republic of Germany in 1972 at the national centre in Saarbrücken (Saarland). Since that time the molluscan mapping program has been the only one continued and developed in the F.R.G. It is organized in every land realized one by one. Field research is mostly done by members of the German Malacological Society (D.M.G.), compiling and processing of the data by the staff of the mapping group.

Results of the program are published for each land of the F.R.G., e.g. as a provisional atlas, a first edition of the Red List and a bibliography of the malacological literature. Up to this day atlasses have been published for Hessen and Baden-Württemberg. At the moment mapping is done in Bayern, Nordrhein-Westfalen, Schleswig-Holstein and Niedersachsen.

Datenbank, Deutschland, Kartierung (faunistisch), Mollusken, Wirbellose.

1. Vorbemerkung

Zu den Untersuchungsobjekten von Tier- und Pflanzengeographie gehören unter anderem auch die systematische Erfassung der Verbreitung der einzelnen Arten, die Beobachtung von Arealveränderungen im Laufe der Zeit, die Aufklärung der Arealgenese sowie die Analyse des Faktorengefüges, das zu den festgestellten Arealveränderungen geführt hat. Hierzu bedarf es der wiederholten Erfassung der Artverbreitung in Zeit und Raum, also einer Fortschreibung der ermittelten Verbreitungsbilder. Auf Grund ihres interdisziplinären Status wird der Biogeographie häufig eine Position im Bereich des anderen Faches zugewiesen: Biologen meinen, sie sei in der Geographie besser aufgehoben, und Geographen ordnen sie - bedingt durch die notwendigen Artenkenntnisse - eher der Biologie zu. Während sich die Pflanzengeographie sowohl in der Geographie als auch in der Botanik etablieren konnte, kann dies für die Tiergeographie nicht festgestellt werden. Da sie besonders auf umfangreiche Artenkenntnis angewiesen ist, bleibt sie zumeist im interdisziplinären Raum ohne hinreichende Anbindung. Letztlich beschäftigt sich der Systematiker als Gruppenspezialist mit Teilaspekten. Dies nicht zuletzt deshalb, weil der Tiergeograph für seine Arbeit einer fundierten taxonomischen und systematischen Ausbildung bedarf, die heute in den Studiengängen weitgehend nicht angeboten wird. Die enge Verknüpfung von Ökologie und Tiergeographie wurde bereits von HESSE (1924) aufgezeigt, auch DAHL (1921/23) hat hierauf hingewiesen. HESSE (1924) hat den Unterschied zwischen ökologischer und biogeographischer Arbeitsweise wie folgt gekennzeichnet: "... Nicht jeder Wohnplatz einer Lebensgemeinschaft ist zugleich ein Biotop in biogeographischem Sinne ..." und weiter "... Die Biogeographie kann nicht soweit spalten wie dies die Ökologie bei der Betrachtung der Lebensgemeinschaften tut. Die Lebensstätte als biogeographische Einheit stellt einen Zug im Antlitz der Erde dar, sie umfaßt ein Gebiet von bestimmtem physiognomischem Wert, wie es als charakteristische Einzelheit für die Beschreibung eines Stückes der Erdoberfläche, einer Landschaft etwa, aus mehr oder weniger verschiedener Umgebung heraustritt ...".

LATTIN (1967) hat die Bedeutung gerade der historischen Tiergeographie hervorgehoben und dargelegt, daß ökologische und historische Tiergeographie keine Gegensätze sind, sondern einander ergänzen müssen, um so zum vollen Verständnis der Kausalität der Verbreitung der Organismen zu gelangen.

Eine erfolgreiche Analyse jedoch bedarf der umfassenden Aufklärung historischer und rezenter Verbreitungsareale sowie der laufenden Überprüfung der Veränderung dieser Areale. Die Aufklärung von Arealgenese und Bestandsentwicklung bedarf also ohne Frage einer Fortschreibung der erhobenen Verbreitungsbefunde. Die aktuelle Bedeutung solcher - laufend oder in regelmäßigen Zeitabständen - durchgeführten Erfassungen liegt insbesondere bei den Tier- und Pflanzenarten auf der Hand, die als Bioindikatoren angesehen werden. Die Entwicklung ihrer Areale und ihrer Bestandsdichten spiegelt Umweltveränderungen wider, die auch für den Menschen von Bedeutung sind. Signalisieren sie doch sehr viel feiner als beispielsweise die Messung abiotischer Faktoren Milieuveränderungen im positiven wie im negativen Sinne. Solche regelmäßige Bestandsaufnahmen von Tiergruppen oder einer bestimmten Auswahl davon kann in der Form eines Organismenkatasters oder exemplarisch als 'active monitoring' erfolgen.

In seinem Schlußwort hat LATTIN (1967: 447-448) sehr deutlich darauf hingewiesen, daß die Biogeographie innerhalb der Naturwissenschaften einen einmaligen Sonderstatus mit ausgesprochen negativem Aspekt für ihre weitere Entwicklung besitze, da die weiträumige Vernichtung der ursprünglichen Tier- und Pflanzengesellschaften weit über Europa, Ostasien und Nordamerika hinauszugreifen im Begriff sei. Dieser Trend hat nicht nur angehalten, sondern sich zunehmend verstärkt. Damit steigt die Notwendigkeit umfassender Bestandsaufnahmen und wird zu einem Wettlauf mit der Zeit. In vielen Gebieten sind solche Aufnahmen noch nicht durchgeführt, und es sieht so aus, als würden sie sich in absehbarer Zeit erübrigen, da die Umgestaltung der Landschaft weitergeht. Damit werden der Biogeographie die Basisdaten für zukünftige Untersuchungen genommen, die heute vorhandenen Lücken in der Kenntnis der Artenverbreitung werden zum nicht mehr behebbaren Defizit. Nicht nur in Deutschland blieb der Aufruf von LATTIN (1967: 447) wenig gehört:

> "Hier gibt es nur eine Lösung - die, zugegebenermaßen, eine Notlösung bleiben muß. Es gilt möglichst schnell in allen bedrohten Gebieten an den verschiedensten Orten und möglichst dichtmaschig Bestandsaufnahmen der dort vorkommenden Arten zu machen, damit späterhin brauchbare Arealkarten (möglichst in einem zentralen Archiv) für alle über die reine Chorologie hinausführenden biogeographischen Arbeiten zur Verfügung stehen. Es ist das eine Arbeit, bei der es keine spektakulären wissenschaftlichen Lorbeeren zu erringen gibt, die aber getan werden muß, damit nicht einem ganzen naturwissenschaftlichen Forschungszweig die Grundlagen entzogen werden. Man kann nur hoffen, daß sich genügend geeignete Wissenschaftler dazu bereitfinden."

2. Einführung

Die Entwicklung und Organisation konsequenter Erfassung von Tiergruppen ist in der Regel mit der Entwicklung des jeweiligen Zweiges der Speziellen Zoologie, etwa dort begründeter Fachgesellschaften und insbesondere brauchbarer Bestimmungsliteratur verbunden. Über die Entwicklung der Malakozoologie kann bei ZILCH (1967, 1979) als 'Geschichte der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft' nachgelesen werden.

Auf dem Gebiet der Bestimmungsliteratur läßt sich eine Entwicklung von monographischen Abhandlungen mit Artbeschreibungen über die Veröffentlichung von Lokal- und Regionalfaunen bis hin zur Bestimmungsliteratur im eigentlichen Sinne im vergangenen Jahrhundert verfolgen. Für die Malakozoologie führt das die Entwicklung von CLESSIN (1876/77, 1884/85) über GEYER (1895, 1896, 1909, 1927) zu EHRMANN (1933) mit der Ergänzung durch S.G.A. JAECKEL (1962) und ZILCH (1962) und weiter zu S.H. JAECKEL (1974). Wichtige Funktionen haben die Normalsammlung und die Präsenzbibliothek der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft (im Senckenberg-Museum Frankfurt a.M.).

An Bestrebungen, eine Gesamtbearbeitung der europäischen Molluskenfauna zu initiieren und zu organisieren, hat es nicht gefehlt; zu erwähnen sind hier ROSSMÄSSLER (1853, 1856), KOBELT (1903) oder GEYER (1923), trotzdem kam diese bislang nicht zu Stande. Das hat unterschiedliche Gründe: einmal das Fehlen eines umfassenden organisatorischen Rahmens und zum anderen die - z.B. gegenüber Tiergruppen wie Schmetterlingen oder Käfern - vergleichsweise geringe Anzahl von Sammlern. Eine Ausnahme bilden einzelne Taxa, die aus verschiedenen Gründen ein größeres Interesse auf sich ziehen konnten und von Spezialisten umfassend bearbeitet wurden, wie z.B. die Najaden durch F. Haas und H. Modell.

Während des 5. Kongresses der Unitas Malacologica in Mailand (1974) wurde mit der Berufung eines Kartierungs-Kommittees ein erneuter Versuch unternommen, die Mollusken innerhalb von Europa zu erfassen, d.h. hier nach den Methoden des 'European Invertebrate Survey' (E.I.S.) zu kartieren. Zunächst wurde, um weitere Mitarbeiter zu interessieren und zu gewinnen, die Probekartierung von vier Arten für ganz Europa vereinbart; die Ergebnisse wurden von KERNEY (1978a) publiziert. Hier war jetzt der organisatorische Rahmen für die Kartierung geschaffen, deren Detailausführung bei den Mitarbeitern in den einzelnen Ländern liegt. Durch die unterschiedliche Entwicklung der Malakofaunistik in Europa bedingt wurden bis jetzt die Kartierungen in England (KERNEY 1978b) und Ungarn (PINTÉR et al. 1979) vorerst abgeschlossen und publiziert. In England konnte dabei auf das Instrument der 'Census Lists' zurückgegriffen werden, die die Verbreitung der Mollusken in den einzelnen Grafschaften in zeitlichen Abständen immer wieder aktualisierten. Zum ungarischen Verbreitungsatlas wurden inzwischen verschiedene Ergänzungen veröffentlicht.

In Deutschland kann für das Gebiet der Bundesrepublik seit 1972 von einer Beteiligung am Kartierungsprogramm des 'European Invertebrate Survey' gesprochen werden; seit diesem Jahr werden Verbreitungsangaben für Mollusken nach dieser Methode erfaßt. Die Kartierung wird hier innerhalb der Bundesländer organisiert und durchgeführt. Bis jetzt wurden die Länder Hessen (JUNGBLUTH 1978a) und Baden-Württemberg (BÜRK, JUNGBLUTH 1982) bearbeitet, z.Z. wird in Bayern kartiert, und in anderen Bundesländern werden Vorbereitungen durchgeführt bzw. in geringerem Umfange Daten erhoben.

3. Materialien und Methodik

Zunächst wurden die Kartierungsarbeiten unter Verwendung der Materialien des E.I.S.-Programmes durchgeführt (s. hierzu MÜLLER 1977; JUNGBLUTH 1976a, 1978b). Nach der Einrichtung des nationalen Kartierungszentrums (am Schwerpunkt Biogeographie der Universität des Saarlandes) und der Ausdehnung der Molluskenkartierung auf weitere Bundesländer wurden hier jedoch eigene Materialien, EDV-Programme und Methoden entwickelt. Hierüber wurde an anderer Stelle ausführlich berichtet (JUNGBLUTH et al. 1982), so daß hier der Hinweis genügen kann.

Die Datenerhebung ist sowohl am Ort der Kartierungsgruppe als auch extern durch die Mitarbeiter vorgesehen. Weiter ist es möglich, die extern erhobenen Daten für die EDV-Eingabe weitgehend vorzubereiten bis hin zur Aufbereitung für das Einlesen mit dem Klarschriftleser (OCR). Für die Datenauswertung wurden die notwendigen EDV-Programme erstellt und erprobt. Kernstück ist hierbei die 'ÖKOLOGISCHE DATENBANK', auf die auch die Kartenprogramme der einzelnen Länder für den Kartenausdruck zugreifen. Daneben ist der Dialog am Bildschirm sowie die Textausgabe möglich (s. hierzu JUNGBLUTH et al. 1982; BÜRK, JUNGBLUTH 1982).

4. Durchführung der Kartierungen in den Bundesländern

4.1 Konzept

Die Kartierung sieht die Datenerhebung in privaten und musealen Sammlungen, im Freiland und aus der Literatur vor. Die Funddaten werden so aufbereitet, daß ihre Auswertung ohne zusätzliche Prozeduren in die Europa-Kartierung der Unitas Malacologica eingebracht werden kann; hierzu werden Karten der UTM-Projektion in den Maßstäben von 1 : 50 000 bis 1 : 1 000 000 verwendet. Darüber hinaus werden die Ergebnisse regional, d.h. für die Bundesländer, dargestellt; hier sind vorgesehen:

I. ein vorläufiger Atlas der Molluskenverbreitung
II. eine vorläufige 'Rote Liste der bestandsgefährdeten und bedrohten Arten'
III. eine malakozoologische Länderbibliographie mit Schlagwortverzeichnis und Artenindex (z.B. JUNGBLUTH 1976b).

4.2 Durchführung

Neben einem kleinen festen Mitarbeiterstab ist die Mitarbeit der Malakologen in den jeweiligen Ländern unerläßlich. Hier konnten bislang in der Regel die Mitglieder der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft als Mitarbeiter gewonnen werden. Diese bringen ihr oft in Jahrzehnten oder während eines ganzen Lebens gewonnenes Detailwissen in die Kartierung ein und stellen Funddaten zur Verfügung, die zumeist unpubliziert sind und auch Aufsammlungen aus jüngster Zeit umfassen. Hierdurch wird insbesondere die aktuelle Verbreitung der Arten dokumentiert, eine Arbeit, die von dem kleinen Mitarbeiterstab nicht geleistet und in der Regel von den bereitgestellten Forschungsmitteln nicht gedeckt werden kann. Gerade diese aktuellen Freilanddaten verleihen den Kartierungsergebnissen nicht nur besonderen Wert - da sie in der Regel nicht über Publikationen zugänglich sind - sondern auch die Aktualität, die eine heute durchgeführte Kartierung aufweisen muß. Die Kartierung erschließt so das in Sammlungen und Literatur greifbare Wissen, ergänzt durch Aufzeichnungen und Protokolle der Sammler und spiegelt so unser derzeitiges Wissen in hoher Vollständigkeit wider.

Den externen Mitarbeitern kommt damit für die Durchführung der Kartierung, insbesondere was die aktuellen Freilanddaten anbelangt, hohe Bedeutung zu. Hier gilt es daher, einen besonders engen Kontakt zu pflegen. Dies geschieht in Rundschreiben mit Berichten über den Fortgang der Kartierung, durch den Versand aktueller Literaturlisten sowie durch die Bereitstellung aktueller, systematischer Artenübersichten und Kartierungsmaterialien. Wo möglich und notwendig werden Determinationshilfen gegeben oder vermittelt.

Es hat sich inzwischen eingespielt, daß die externen Mitarbeiter ihre Sammlungsdaten in vorgegebene Datenfangblätter eintragen und der Kartierungsgruppe schicken. Hier werden die Koordinaten der Fundorte lokalisiert und die Code-Nummern der Arten zugeordnet; danach werden die Datenfangblätter nach Abspeicherung der Daten an die Mitarbeiter zurückgegeben. Diese erhalten so eine detaillierte, eigene Sammlungskartei.

4.3 Probleme

Während der zehn Jahre, in denen die Molluskenkartierung nun durchgeführt wird, ergaben sich folgende Probleme, die bei der Bearbeitung anderer Tiergruppen in ähnlicher Weise auftreten können:

I. Kenntnisstand der Systematik und Nomenklatur

Um nach einer einheitlichen Systematik und Nomenklatur verfahren zu können, ist diese zunächst zu überprüfen, damit sie der Kartierung zugrunde gelegt und den Mitarbeitern zur Verfügung gestellt werden kann. Für die EDV ist zudem eine Numeroklatur abzufassen, die die EDV-Bearbeitung überhaupt erst ermöglicht; hier sind von Anfang an entsprechende Korrekturmöglichkeiten durch Freipositionen vorzusehen.

In der Regel wird eine neue systematische Übersicht mit dem aktuellen Stand der Nomenklatur fehlen, d.h. unter Hinzuziehung von Gruppenspezialisten ist eine solche Liste zu erstellen. Sie kann dann auch als Basis für eine checklist (Artenliste) verwendet werden, die das Arbeiten im Gelände oder die Auswertung von Fundprotokollen etc. sehr erleichtert.

II. Kenntnis der vorhandenen Sammlungen

Die Kenntnis der im Gebiet vorhandenen Sammlungen stellt ein Problem besonderer Art dar. Oft kann auf die Kenntnis von Sektionären oder Kustoden in größeren Sammlungen zurückgegriffen werden oder aber auf die Ortskundigkeit der externen Mitarbeiter. Es empfiehlt sich, zu Beginn systematisch alle Museen - besonders auch die kleinen Museen und die Heimatmuseen - zu überprüfen. Häufig finden sich dort Sammlungen, die mehr oder weniger zugänglich sind und die teilweise auch in den Kreisen der Kenner unbekannt sind. Für die Arbeit in den Museen selbst sind Mindestkenntnisse über die Historie der Sammlung wichtig und hilfreich (Identifizierung der Handschriften auf den Etiketten; Verluste und Zugänge; der Verbleib privater Sammlungen etc.).

III. Voraussetzungen für die Arbeit in Sammlungen

Wünschenswert ist hier die Mitarbeit der am Museum selbst tätigen Kustoden oder des technischen Personals, da dieses mit der Sammlung vertraut ist. In der Regel scheidet diese Möglichkeit jedoch aus, so daß auf eigene Mitarbeiter zurückgegriffen werden muß. Hier müssen dann Mitarbeiter mit soliden systematischen und taxonomischen Kenntnissen eingesetzt werden können, die auch über topographische Mindestkenntnisse verfügen sollen. Problematisch bleibt häufig die Lokalisation von Flurbezeichnungen. An dieser Stelle muß betont werden, daß im Rahmen der Funddatenaufnahme in den Sammlungen eine Revision von Fehldeterminationen unmöglich ist. Da die Fundangaben jedoch mit Belegnummer abgespeichert werden, ist eine spätere Korrektur im Datenbestand - etwa nach erfolgter Revision - rasch und problemlos möglich. Das gilt auch für Artkomplexe, die später erkannt und revidiert wurden.

5. Folgerungen

Die Kartierungsarbeiten an den Mollusken haben gezeigt, daß solche Projekte nur langfristig realisierbar sind; Voraussetzung ist insbesondere die Kontinuität in der Durchführung. Die Dauer hängt zudem von den bereitgestellten Fördermitteln und dem Umfang der zu bearbeitenden Gruppe ab. Im Fall der Molluskenbearbeitung zeigte sich, daß das Artengefälle, das in dieser Tiergruppe in Europa von NW nach SO besonders ausgeprägt ist, nicht ausreichend berücksichtigt wurde. So war der Artenzuwachs - und damit auch der Zuwachs an Funddaten - nach Bundesländern größer als zunächst angenommen. Das Problem ist hier die ungenügende Kenntnis der einheimischen Fauna und das Fehlen vergleichbarer Kartierungsprogramme für andere Tiergruppen.

Es hat sich gezeigt, daß bereits die Erfassung und Auswertung der vorhandenen Nachweise eine relativ hohe Flächendeckung ergeben. Auf dieser aufbauend kann kurzfristig für kleinere und auch größere Gebiete eine Aktualisierung erfolgen, die dann gezielt und flächendeckend durchgeführt werden kann.

Da die erfaßten Daten unter den verschiedensten Aspekten ausgewertet und abgerufen werden können, ist weiter eine erste Aussage über Bestandsveränderungen und über Veränderungen in der Zusammensetzung des Artenspektrums möglich. So können an Hand der Daten rezente Einwanderungen und Einschleppungen zeitlich und räumlich differenziert nachgewiesen werden.

Die Struktur der 'ökologischen Datenbank', die neben den Fundnachweisen weitere Angaben wie z.B. die Gefährdungskategorien der vorläufigen 'Roten Liste', den Verbreitungstypus oder einen Öko-Code vorsieht, macht die Kartierungsergebnisse einem breiten Spektrum von Nutzern und Interessenten zugänglich. Das Spektrum reicht von rein wissenschaftlichen Fragestellungen bis hin zu angewandten, die u.a. auch dem Natur- und Umweltschutz dienen. Die praxis- und anwendungsbezogene Komponente ist eines der besonderen Merkmale des Kartierungsprogrammes. Unter dem Kosten-Nutzen-Aspekt betrachtet sind die für die Kartierung eines Bundeslandes bereitzustellenden Mittel bescheiden zu nennen.

An dieser Stelle ist noch einmal auf die Ausführungen von LATTIN (1967) zu verweisen: Die Bestandsaufnahmen sind in den einzelnen Tiergruppen sehr unterschiedlich weit gediehen. Es gibt Gruppen wie z.B. die Vögel, die traditionell über ein dichtes Beobachternetz verfügen und die auch regelmäßig beobachtet und nachgewiesen bzw. nicht mehr nachgewiesen werden. In anderen Tiergruppen stehen die Erfassungsarbeiten noch am Anfang oder wurden überhaupt noch nicht begonnen. Wenn LATTIN bereits 1967 betont hat, daß die Zeit für noch sinnvolle Bestandsaufnahmen drängt, so gilt dies heute umso mehr: Für manche Art kann man sich allerdings inzwischen die Arbeit sparen, da sie bei uns nicht mehr vorkommt.

6. Bearbeitungsstand der Molluskenkartierung in der Bundesrepublik Deutschland 1982

Hessen: Abschluß der Basiskartierung 1976;
Veröffentlichung der Ergebnisse 1976, 1978

Nordrhein-Westfalen: Abschluß einer Teilkartierung ausgewählter Arten und der Literaturerfassung 1981.

Baden-Württemberg: Abschluß der Basiskartierung und Veröffentlichung des Atlasses 1982;
die Veröffentlichung der übrigen Ergebnisse ist für 1983 vorgesehen

Bayern: Durchführung der Basiskartierung seit 1980; vorgesehener Abschluß 1983

Schleswig-Holstein: Aufnahme von Vorarbeiten durch V. Wiese seit 1981 (check-list, Literatursammlung, Datenaufnahme in Museen); Beginn der Kartierung 1983

Niedersachsen: Unterstützung der Vorarbeiten durch Erstellen einer check-list der Wassermollusken 1980; Beginn der Wassermollusken-Kartierung 1983

Rheinland-Pfalz und Saarland: In diesen beiden Bundesländern wurden noch keine Vorarbeiten oder Kartierungen vorgenommen

Hamburg und Bremen: In den Stadtstaaten wurde ebenfalls noch nicht mit der Kartierung begonnen; in Bremen werden jedoch von anderer Seite Erhebungen durchgeführt

Berlin: Für Berlin liegen ebenfalls noch keine systematisch durchgeführten Kartierungen vor.

Literatur

BÜRK R., JUNGBLUTH J.H., 1982: Prodromus zu einem Atlas der Mollusken von Baden-Württemberg. Regionalkataster des Landes Baden-Württemberg, Fundortkataster der BRD Teil 14: 291 S.

CLESSIN S., 1876-77: Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. 1. Aufl. Nürnberg: 581 S.

CLESSIN S., 1984-85: Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. 2. Aufl. Nürnberg: 663 S.

DAHL F., 1921-23: Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Jena, Teil 1: 113 S., Teil 2: 122 S.

EHRMANN P., 1933: Weichtiere, Mollusca. Tierwelt Mitteleuropas 2(1) [Leipzig]: 264 S.

GEYER D., 1895: Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. Aus der Heimat 8: 161-230.

GEYER D., 1896: Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. 1. Aufl. Stuttgart: 85 S.

GEYER D., 1909: Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. 2. Aufl. Stuttgart: 155 S.

GEYER D., 1923: Von den einheimischen Pisidien. Arch. Moll. 55: 161-182.

GEYER D., 1927: Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. 3. Aufl. Stuttgart: 224 S.

HESSE R., 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena: 613 S.

JAECKEL S.G.A., 1962: Ergänzungen und Berichtigungen zum rezenten und quartären Vorkommen der mitteleuropäischen Mollusken. Tierwelt Mitteleuropas 2 (1, Ergänzungen) [Leipzig]: 25-294.

JAECKEL S.H., 1974: Mollusca - Weichtiere. In: (Ed. STRESEMANN E.): Exkursionsfauna, Wirbellose I Berlin: 102-229.

JUNGBLUTH J.H., 1976a: Hessische Beiträge zum EDV-unterstützten Programm der "Erfassung der Europäischen Wirbellosen" (E.E.W.). Jahresber. wett. Ges. ges. Naturk. 125-128: 27-40.

JUNGBLUTH J.H., 1976b: Bibliographie der Arbeiten über die hessischen Mollusken einschließlich Artenindex. Philippia 3: 122-155.

JUNGBLUTH J.H., 1978a: Prodromus zu einem Atlas der Mollusken von Hessen. Fundortkataster der BRD Teil 5: 165 S.

JUNGBLUTH J.H., 1978b: Die Erstellung von Organismenkatastern durch flächendeckende Kartierungen zur Beurteilung von Raum- und Standortqualitäten sowie Bestandsentwicklungen unter zeitlichen Aspekten. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg 11: 419-434.

JUNGBLUTH J.H., BÜRK R., BERGER J., 1982: Zehn Jahre Molluskenkartierung in der Bundesrepublik Deutschland - Beispiel einer faunistischen Modellkartierung. Natur Landschaft 57: 309-318.

KERNEY M.P., 1978a: European distribution maps of Pomatias elegans (MÜLLER), Discus ruderatus (FÉRUSSAC), Eobania vermiculata (MÜLLER) and Margaritifera margaritifera (LINNÉ). Arch. Moll. 106: 243-249.

KERNEY M.P., 1978b: Atlas of the non-marine Mollusca of the British Isles. Cambridge (Inst. Terrestr. Ecol.):

KOBEL W., 1903: Unsere Kenntnis der Fauna europaea. Nachrichtenbl. dt. malak. Ges. 35: 113-121.

LATTIN G. de, 1967: Grundriß der Zoogeographie. Stuttgart: 602 S.

MÜLLER P., 1977: Erfassung der westpalaearktischen Tiergruppen in der Bundesrepublik Deutschland. Decheniana 130: 229-253.

PINTÉR L., RICHNOVSZKY A., SZIGETHY A.S., 1979: A magyarors zâgi recens puhatestüek elterjedêse. (Die Verbreitung der rezenten Mollusken Ungarns). Soosiana/Suppl. 1: 351 S.

ROSSMÄSSLER E.A., 1853: Über eine Fauna molluscorum extramarinorum Europae und einen prodromus für eine solche. Z. Malakozool. 10: 33-39.

ROSSMÄSSLER E.A., 1856: Ein Vorschlag. Malak. Bl. 3: 53-58.

ZILCH A., 1962: Ergänzungen und Berichtigungen zur Nomenklatur und Systematik in P. EHRMANNs Bearbeitung. Tierwelt Mitteleuropas 2 (1, Ergänzungen) [Leipzig]: 1-23.

ZILCH A., 1967: 150 Jahre Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, 100 Jahre Deutsche Malakozoologische Gesellschaft (Zur Geschichte der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft I). Arch. Moll. 97: 1-5.

ZILCH A., 1979: Theodor Löbbecke in seiner Zeit. Zur Geschichte der deutschen Malakozoologie, XV. Jahresber. Löbbecke Museum Aquarium 79: 31-46.

Adresse

Dr. Dr. Jürgen Hans Jungbluth
Am Vogelsang 16

D-6901 Neckarsteinach

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Möglichkeiten und Grenzen der Herstellung und synchronen Auswertung biowissenschaftlicher Verbreitungskarten aus Luft- und anderen Meßbildern mit dem neuen Kartiersystem des Stereocords am Beispiel ausgewählter Vegetationsbereiche Boliviens

Ekkehard Jordan

To show the multiple applications of the Stereocord stereo-analyser for computer supported plotting, especially in the biotic field a selection of possible operations is demonstrated. The examples include aerophotografic mapping of forestry, profile plotting, evaluation of terrestric surveys of test areas, measurement and plotting from satellite images, and land use mapping from aerial photographs.
They prove the applicability of the Stereocord for all kinds of aerophotographic interpretations and for specialized interpretations including stereoscopic 6 x 6 amateur-photographs of large scales as well as detached, small scale satellite photographs. The underlying analytical principle guarantees easy handling of the equipment by means of instructions on the projection screen. Hence scientific specialists also after a short time are able to operate the stereo-analyser. The premisses of measuring photo-interpretations and estimation of accuracy are illustrated to determine the necessary expenditure for a certain problem.

Bildauswertung, Bolivien, Gewässer (stehend), Kartierung (Landnutzung, Wald u. Forst), Landnutzung, Luftbild, Naturschutz, Satellitenbild, Stereocord.

1. Einführung

In Entwicklungsländern steckt die biologisch-geowissenschaftliche Bestandsaufnahme oft noch ganz in den Anfängen. So ist es auch in Bolivien, wo 1978 mit Hilfe der GTZ an der Universität La Paz im Rahmen einer Partnerschaft mit der Universität Göttingen der Aufbau eines ökologischen Institutes begonnen wurde. Neben vielen anderen Sachgebieten galt es, die Studenten mit Kartierungsmethoden vertraut zu machen, die dem Untersuchungsstand und der Größe des Landes angemessen sind, aber auch den speziellen Verhältnissen des Territoriums, insbesondere den starken Reliefgegensätzen Rechnung tragen.

Zur Flächenerfassung eines fast fünfmal so großen Landes wie die Bundesrepublik Deutschland (mit insgesamt ca. 5 Mill. Einwohnern) kommt dabei eigentlich nur die Fernerkundung i.w.S. in Frage, deren Aussagemöglichkeiten allerdings im ökologischen Bereich stets durch vergleichende Felduntersuchungen geeicht werden müssen. Deshalb bietet die intensive kleinräumliche Probeflächenuntersuchung, das als wichtigste Forschungsgrundlage im Partnerschaftsprojekt verwirklichte Konzept Prof. Dr. Heinz Ellenbergs, die ideale Ergänzung.

Der geringe Erschließungsstand des Landes läßt selbst noch aus kleinmaßstäbigen Informationsträgern wie den Satellitenaufnahmen neue Erkenntnisse über pflanzliche Verbreitungsphänomene zu. Da daneben aber auch die Vegetationsentwicklung in den Probegebieten auf Flächen von unter 10 x 10 m quantitativ dokumentiert werden sollte, versprach die seinerzeit in das erste Bewährungsstadium tretende analytisch-photogrammetrische Auswertetechnik die umfassendste Lösung.

Zusätzlich wurde mit dem Stereocord-System ein Instrumentarium gefunden, bei dem nicht das Geschick des Operateurs die Qualität der Auswertung und kartographischen Darstellung bestimmt, wie bei der bislang üblichen Analogtechnik, sondern die Sachkenntnis des Fachwissenschaftlers. Als 1980 das Gerät in La Paz in Betrieb genommen werden konnte, war nicht zu ahnen, daß es über 2 Jahre intensiver Programmentwicklung in Zusammenarbeit mit Photogrammetern und Kartographen bedürfen würde, bis eine ausgereifte Software für alle Typen von Stereo- bis Einzelmeßbildern der Allgemeinheit zugänglich gemacht werden konnte, mit der jetzt der Anwender auf Knopfdruck nach Bildschirmanleitung von der exakten Bildpunktmessung über die flächendeckend entzerrte Kartierung bis zur digitalen Datenspeicherung alle Meßbildauswertungen durchführen kann.

2. Methodische Grundlage

2.1 Gerätesystem

Eine ins Detail gehende technische Instrumentendarstellung kann hier unterbleiben; Interessenten können diese Angaben in Publikationen von FAUST 1975, HOBBIE 1976, JORDAN u. KRESSE 1981, MOHL 1982 und der Stereocord-Gebrauchsanweisung nachlesen. An dieser Stelle sollen nach einer kurzen Charakterisierung der wichtigsten Funktionsprinzipien des Gerätesystems und der Genauigkeitsansprüche erste Vegetationskartierungen vorgestellt und samt den auftretenden Schwierigkeiten diskutiert werden.

Das Stereocord besteht im Prinzip aus einem Spiegelstereoskop mit Meßbrücke, unter dem ein Wagen mit den eingelegten Meßbildern über ein feingeteiltes, kreuzweise installiertes Schienensystem läuft. Der Bildträgerwagen ist ausgestattet mit Impulsgebern und Parallaxenschrauben; diese sind über einen Impulswandler verbunden mit einem Tischrechner, dem Orientierungsprogramme eingegeben werden, mit deren Hilfe eine Zuordnung der Bildgeometrie zu einem defizierten Koordinatensystem hergestellt wird. So hält der Rechner im Real-Time-Zyklus von Zehntelsekunden die Bildpunktposition bereit und speist sie in die über Bildschirmdialog wählbaren Rechen- und Meßprogramme ein. Über einen zuschaltbaren Plotter sind schließlich die Positionen auch graphisch lagetreu in Form von Transsekten und Grundrißkarten darstellbar, wobei neben Liniendarstellungen aller Art, einschließlich Schraffuren, jegliche selbst wählbare Symbolzeichnung nebst Beschriftung möglich ist. Schemazeichnung (Abb. 1) und Photo (Abb. 2) mögen eine Vorstellung des Instrumentariums vermitteln.

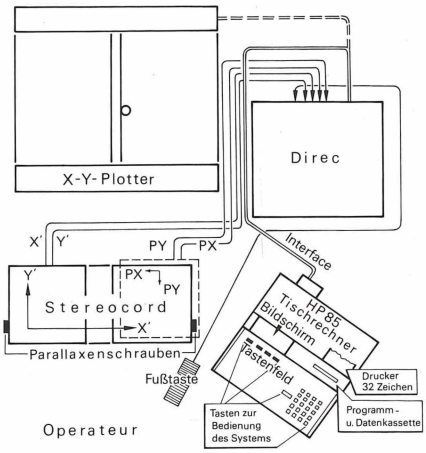


Abb. 1: Geräte des Stereocord G 3 - Systems
Nach MOHL 1982, S. 9, verändert.

Abb. 2: Das STEREOCORD G 3 mit seinen Peripheriegeräten im Einsatz (von rechts nach links) Rechner HP 85, STEREOCORD-Grundgerät, Plotter HP 9872 A und Direc 2.
Werkphoto Carl Zeiss-Oberkochen.

2.2 Genauigkeitsbetrachtungen

Der Genauigkeit ist selbstverständlich durch die Hardware, insbesondere mit der Schienenteilung von 10 µ, eine feste Grenze gesetzt. In der Praxis ist sie natürlich darüber hinaus bildmaßstabsabhängig, wobei 10 m im Bildmaßstab 1 : 50 000 jederzeit unterschritten werden können. Macht man sich klar, was in bezug auf die Vegetation in diesem Maßstab ausscheidbar ist, so wird man in den seltensten Fällen noch Einzelindividuen identifizieren, sondern in der Regel nur komplexe Vegetationseinheiten von größerer Flächendeckung differenzieren können. Zu wesentlich günstigeren Ergebnissen kommt man bei den sehr gebräuchlichen Befliegungsmaßstäben von 1 : 10 000 bis 1 : 15 000, wo Genauigkeiten von 1-2 m jederzeit erreicht werden können, was gleichzeitig der Identifizierungsgrenze von großen Pflanzen wie Bäumen und Sträuchern in diesem Maßstab entspricht. Damit kann generell ausgesagt werden, daß die maßstabsabhängige biologische Objektidentifizierungsmöglichkeit selbst bei optimalen Bildverhältnissen die erreichbare Meßgenauigkeit nicht übertrifft und somit das Stereocord allen praktischen Ansprüchen quantitativer Vegetationskartierung hinreichend gerecht werden kann. In Abb. 3 ist ein Orientierungsbeispiel aufgeführt, das trotz mehrfacher Überbestimmung (9 Vollpaßpunkte) bei einem Bildmaßstab von knapp 1 : 16 000 nur mittlere Lagerestfehler von 1.254 m und mittlere Höhenrestfehler von gar nur 0.758 m aufweist. Es mag als praktischer Beleg dafür dienen, welche Genauigkeiten in der Anwendung erreichbar sind.

```
S T E R E O C O R D          HP 85
RELATIVE ORIENTATION

RESULTS AFTER ITERATION NO. 2
ORIENTATION PARAMETERS
-------------------------------
  Kap l=   1.923 ± 0.001 [Grad]
  Kap r=   1.210 ± 0.001 [Grad]
  Phi l= -0.425 ± 0.000 [Grad]
  Phi r= -0.423 ± 0.000 [Grad]
  Ome r=   0.521 ± 0.000 [Grad]

PROJECT: COCHABAMBA
OPERATOR:alf/jor DATE:09/13/1982
-------------------------------
  P A R A M E T E R - L I S T
PHOTO-PAIR-NR.: 50/49
f= 153.12 [mm] hg=   2405.25 [m]
-------------------------------
RESULTS OF RELATIVE ORIENTATION:
Kap l=  1.923 Kap r=  1.210 Grad
Phi l= -0.425 Phi r= -0 423 Grad
Ome l=  0.000 Ome r=  0 521 Grad
-------------------------------
RESULTS OF ABSOLUTE ORIENTATION:
d Ome=  0.784 d Phi= -0.341 Grad
COORDINATE SHIFTINGS:
X0= 789898.51  [m]
Y0=8073684.32  [m]
Z0=   2564.16  [m]
TRANSFORMATION PARAMETERS:
a= -0.99956015    o=  0.02965663
```

```
S T E R E O C O R D          HP 85
RESULTS OF ABSOLUTE ORIENTATION

X-Y-RESIDUALS
-------------------------------
POINT NO  INDEX i   VX 1    VY 1
     493        1    0.39    3.12
     441        2    0.02   -1.12
     943        3    0.41   -0.76
     491        4   -1.30    0.49
   13491        5    0.24    0.98
     501        7   -0.94    0 96
     933        8    0.29   -1.71
     431        9    0.58   -0.89
     503       10    0.30   -1.08
-------------------------------
SIGMA NAUGHT XY      1.254
Z-RESIDUALS
-------------------------------
POINT NO  INDEX i   VZ 1
     493        1   -0.51
     441        2   -0.17
     943        3    0.79
     491        4    0.82
   13491        5   -1.21
     248        6    0 49
     501        7   -0.71
     933        8   -0.12
     431        9    0.19
     503       10    0.43
-------------------------------
SIGMA NAUGHT Z       0.758
-------------------------------
```

Abb. 3: Die Ergebnisse der Orientierung einer Senkrechtaufnahme als Rechnerausdruck und Beispiel einer Auswertung mit Diapositivmaterial bei vorgegebenen Paßpunkten.
Relative Orientierung (links oben), Parameterliste für weitere Auswertevorgänge (links unten); Restfehler der Lage (rechts oben), Höhe (links unten).

Für den Orientierungsaufwand ist aber eine weitere Tatsache von großer Bedeutung. Bei den soeben diskutierten Fehlerdimensionen handelt es sich um die absolute Genauigkeit; die relative hingegen ist nach MOHL (1980) erheblich höher, sie dürfte etwa um die Größenordnung einer Zehnerpotenz besser sein. Dies hat zur Folge, daß es nur im Hinblick auf Veränderungen der Vegetation oder Positionsveränderungen tierischer Lebewesen, die wir aus mehreren Luftbildern mit verschiedenen Aufnahmezeiten meßtechnisch dokumentieren wollen, notwendig ist, die Orientierung mit einer Genauigkeit von Objektgröße durchzuführen. Klassifiziert man hingegen nur den Inhalt eines Bildmodells, so kann man bei der dann unter Umständen nicht notwendigen Orientierungsgenauigkeit eine erhebliche Zeit- bzw. auch Kosteneinsparung bei der Paßpunktbeschaffung und dem Orientierungsablauf erzielen. Es ist also sinnvoll, stets Genauigkeitsanforderungen einer Bildauswertung vorher zu prüfen, um damit den Aufwand abzustimmen. Zumindest bei kleineren Maßstäben sollten auch Überlegungen zur strichstärkenabhängigen graphischen Darstellungsweise mit einbezogen werden, denn in der Praxis können am Plotter 0.3 - 0.5 mm nicht unterschritten werden.

Abb. 4: An ihrer dunklen Tönung und punktförmigen Erscheinung erkennbare und von anderen Pflanzen unterscheidbare *Polylepis*-Gehölze in typischen Erscheinungsformen am Fuße des Cerro Chullcani in der mittleren Westkordillere Boliviens in ca. 4500 m ü.d.M.
Vergrößerter Ausschnitt aus dem Luftbild No. 3035 Flug Kuccera, Mision 18, Faja 3 vom 2. August 1963 im Befliegungsmaßstab von ca. 1 : 40 000;
zur Veröffentlichung freigegeben durch das IGMCN - La Paz/Bolivien.

Besonders in der Kartierpraxis - Bestandserhebung mit Zählungen - für Verbreitungskarten spielen diese Gesichtspunkte eine Rolle. So standen beispielsweise zur Erfassung von *Polylepis* in der Westkordillere Boliviens nur Luftbilder im Maßstab von ca. 1 : 40 000 zur Verfügung. Dank ihrer weitständigen Verteilung, typischen Grundrißform und intensiv dunklen Tönung sind die Bäumchen trotz eines Kronendurchmessers von nur 1-3 m eindeutig zu identifizieren, wie Abb. 4 verdeutlichen mag. Bei der Kartierung und Zählung dieser Punktehaufen des Bildes läßt es sich nicht vermeiden, daß einige der Individuen doppelt gezeichnet werden. Wie Abb. 5a als Plotoriginalwiedergabe aber zeigt, liegen trotz eines mittleren Lagerestfehlers der Orientierung von ca. 35 m die Abweichungen der Doppelerfassung (als ungefährer Ausdruck des Relativfehlers) nicht über 2 m bei einem Kartenmaßstab von 1 : 1000, also einer sonst in der photogrammetrischen Bildmessung völlig ungewöhnlichen Vergrößerung. Solche Kartierungsirrtümer können bei der in den meisten Fällen notwendigen Reinzeichnung bereinigt und Zweifelsfälle, wie der Doppelbuschbestand in der Kartenmitte im Süden, nochmals überprüft werden (vgl. Abb. 5b). Sicher kann schon vom Bildmaßstab her diese Einzelgehölzkartierung nicht zu einem treffsicheren Folgekartierungsvergleich herangezogen werden (etwa für eine Sukzessionsbeobachtung nach Brand), aber eine genauere Orientierung für die hier bezweckte Verteilungsdichtekartierung anzustreben, wäre ebenso unsinnig.

2.3 Profildarstellung

Die vielfältig diskutierten und von KRAUSE 1955 treffend charakterisierten grundsätzlichen Schwierigkeiten der Vegetationsdifferenzierung aus Luftbildern können natürlich auch durch die Meßmöglichkeiten mit dem Stereocord nicht beseitigt werden. Sie haben aber dazu beigetragen, ein Profilzeichenprogramm zu installieren, das es ermöglicht, sich bei der ersten Durchmusterung des Bildmaterials zur Auswahl von Transekten für eichende Vegetationsfeldkartierungen Höhenprofile in beliebigen Lagen durch kennzeichnende Verteilungsmuster auszeichnen zu lassen. Bietet dies schon mit topographischen Karten eine erhebliche Erleichterung, so ist es ohne Kartenbasis die einzige

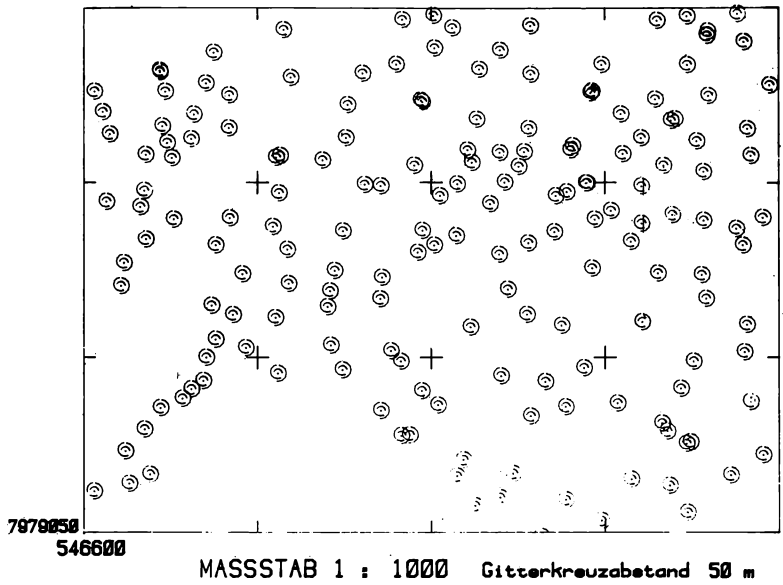


Abb. 5a: Typisches reales Verteilungsmuster eines *Polylepis*-Bestandes am Westhang des Cerro Asu Asuni/Pasa Willkhi.
Grundrißtreue Stereocordkartierung mit ca. 2fach vergrößerter *Polylepis*-Signatur aus den Luftbildern No. 3042/3043 - M 18 Kuccera vom 2. August 1963. Plottoriginal.

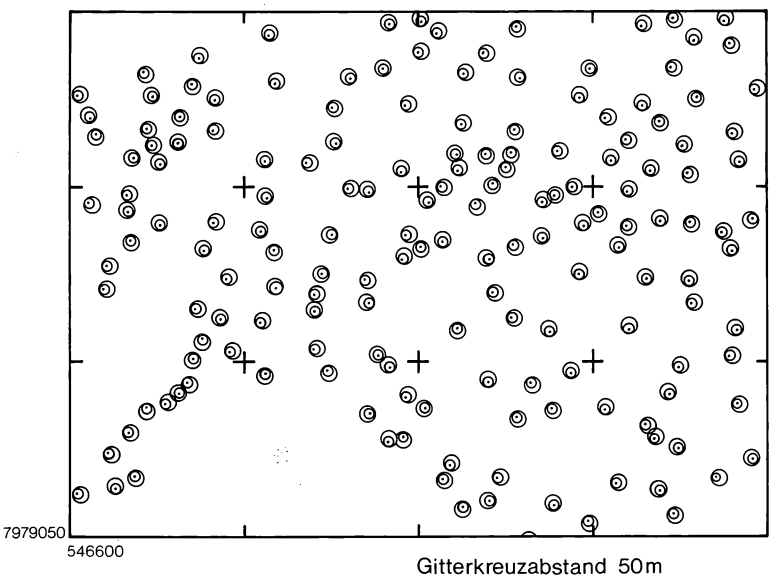


Abb. 5b: Wie Abb. 5a, nach Reinzeichnung.

Möglichkeit, die projektionsbedingten Verzerrungen zu berücksichtigen und damit die Felderhebungen lagetreu in eine angestrebte Karte zu übertragen. Fehlende Kartengrundlagen und Höhenunterschiede von über 1000 m innerhalb eines Bildmodelles sind im Bergland Boliviens häufig und damit Lageverschiebungen von 3-5 cm in den Bildern durchaus keine Seltenheit. Die Unmöglichkeit, mit den Profilprogrammen bis jetzt Profile gradlinig zu führen, bedeutet dabei eine erhebliche Einschränkung, vor allem bei starken Reliefgegensätzen und bei solchen Profilschnitten, die in größerer Entfernung vom Bildnadir kreuzen.

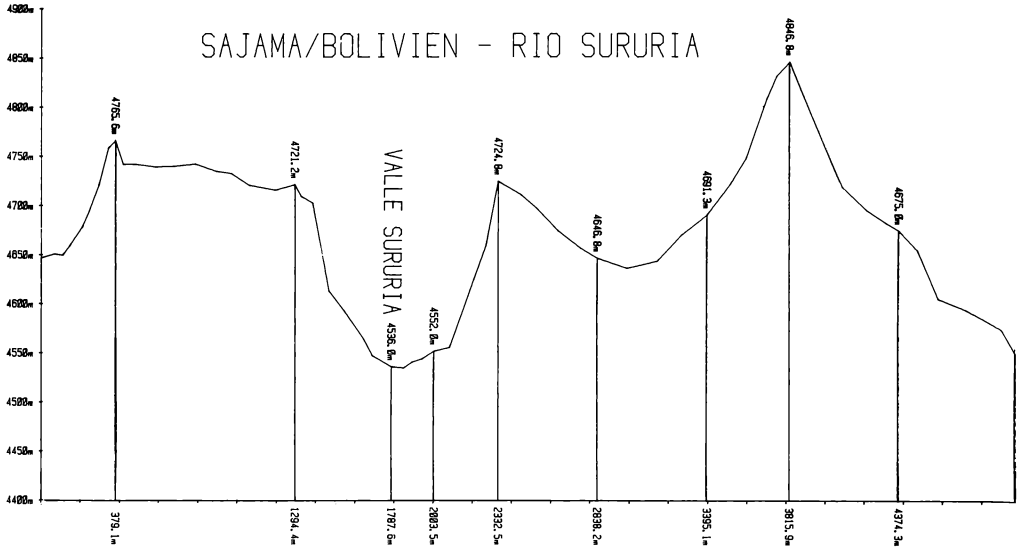


Abb. 6: Stereocord-Profilauswertung am Südhang des Sajama in der mittleren Westkordillere Boliviens als Grundlage für vergleichende Transektenkartierungen im Gelände.
Orig. Längenmaßstab 1 : 15 000, orig. Höhenmaßstab 1 : 3000 (verkleinert).
Auswertung E. Jordan, September 1982.

In Abb. 6 ist eine solche Profilzeichnung wiedergegeben. Sie quert eines der Probegebiete im Bereich der Trockenpuna in der Westkordillere Bolivens am Fuß des Sajamas mit einer gut ausgeprägten Höhenstufung. Längen- und Höhenmaßstab sind nach Wunsch variabel und können nach der Vegetationsdichte und den angestrebten Kartiereinheiten gewählt werden. Es hätte statt der Übersichtsdarstellung des mittleren Südhanges also durchaus auch nur der nähere Probegebietsbereich im Valle Sururia mit geringerer Überhöhung auf der gleichen Fläche dargestellt werden können. Die Kartiergröße ist von den Plotterdimensionen abhängig, kann aber in der Horizontalen durch Papierdurchzug beliebig verlängert werden. Die angesteuerten Meßpunkte sind auf der Profillinie durch Knickpunkte oder doch zumindest durch Strichverdickungen wegen verstärkten Tintenflusses zu erkennen. Geländeformen können daher durch Verkürzung des Meßabstandes beliebig fein bis zur maßstabsabhängigen Auflösungsgrenze nachgezeichnet werden. Der scharfe Knick in den Höhenpunkten 4724.8 und 4846.8 m ließe sich also durch Meßpunktverdichtung weiter ausformen, wenn er nicht der Geländewirklichkeit entspräche und für die vergleichende Feldkartierung von Belang wäre. Bereiche von besonderer Bedeutung für den Feldkartierungsvergleich, seien es Punkte eines Profilknickes oder Gebiete für pflanzensoziologische Aufnahmen o.ä., können mit einer Vertikalmarkierung und zugeordneter Höhenangabe gekennzeichnet werden. Diese können bei Vorplanungen oder Nachbereitungen in den Luftbildern vermerkt, zur genauen Lokalisierung herangezogen und dann für eine exakte Flächenkartierung genutzt werden.

3. Luftbildkartierung von Baumbeständen

Erste Vegetationskartierungen aus Luftbildern, die noch mit Hilfe üblicher Spiegelstereoskope im Rahmen einer Thesisarbeit am Sajama durchgeführt wurden (LIBERMAN 1981), zeigen sehr deutlich die Schwierigkeit einer hinreichend exakten Korrelation mit den Oberflächenformen. Eine einfache Umzeichnung ins Höhenlinienbild der vorliegenden topographischen Karte 1 : 50 000 ist wegen der enormen Verzerrungen nicht möglich, so bleibt der für ökologische Aussagen wichtige Bezug zu Höhenangaben, Neigungsverhältnissen, Expositionen, Reliefsituationen etc. unbefriedigend. Dieser Mangel kann nun mit der Stereocord-Auswertung leicht behoben werden; denn die Kartierung läßt sich direkt in das Gitternetz vorhandener Karten einpassen und auf einer Deckfolie grundrißtreu ausführen, womit nur eine der vielen Varianten der Kartierungsprogramme angesprochen wäre. Abb. 7 zeigt ein solches Beispiel einer weiteren *Polylepis*-Verbreitungskartierung kleineren Maßstabs am Westhang des Sajama, in dem die *Polylepis*-Vorkommen flächenhaft mit plottergezeichneter Rastersignatur dargestellt sind. Durch Höhenkodierung der randlichen Exemplare werden Verbreitungsober- und -untergrenze besonders hervorgehoben und exakt festgelegt. Hangneigungs- und Expositionsmessungen mit gleichzeitiger Registrierung zu statistischer Auswertung zeigen, daß *Polylepis* südexponierte Steilhänge über 10-15% zunehmend mit der Höhe meidet, was bereits ein Vergleich der Vorkommensverteilung mit dem Höhenlinienbild andeutet. Ebenso sind die höher liegenden Talniederungen und Senken mit und ohne Feuchtgebiete frei von *Polylepis*, was im Zusammenhang mit den Expositionsunterschieden auf Temperaturabhängigkeit hindeutet. Dies wird aber erst bei einer größeren Anzahl von Auswertungen statistisch signifikant, da menschliche Eingriffe, insbesondere durch Brand, immer wieder für Abweichungen sorgen. Um solchen Fragen nachzugehen, wurde für eine schnellere Auswahl von Kartierungsgebieten auf die Trimetrogon-Schrägluftbilder zurückgegriffen (Abb. 8), die sehr plastisch entsprechende Kamm- und Talverläufe wiedergeben und durch das zugrundeliegende analytische Orientierungsverfahren ebenso leicht ausgewertet werden können wie Senkrechtluftbilder. Die Einbeziehung in eine ähnliche Kartierung wurde an anderer Stelle dargelegt (JORDAN 1983). Dieser Bildtyp leistet gegenwärtig gute Dienste bei einer Waldgrenzuntersuchung in der Ostkordillere Boliviens in Verbindung mit einer in Zusammenarbeit mit Dr. Ing. C. Jacobsen vom Institut für Photogrammetrie Hannover durchgeführten Aerotriangulation.

Die beiden *Polylepis*-Kartierungsbeispiele weisen gleichzeitig auf die Perspektiven des Einsatzes des Stereocords für Wald- und Forstkartierungen überall dort hin, wo eine gut entwickelte Luftbildkartierungsmethodik vorliegt und wo der Einsatz dieses Meß- und Kartierungsinstrumentariums mit Schlüsseln für Baumkronenformen, Kronendurchmessern und Baumhöhenmessungen auch in Mischbeständen - ganz besonders in reliefstarken Regionen - für Holzbestands- und -zuwachsquantifizierungen eine erhebliche Genauigkeitssteigerung und Rationalisierung mit sich bringt.

4. Terrestrische Kartierung von Probeflächen

Um die ökologischen Bedingungen dieser *Polylepis*-Wälder und ihrer inneren Differenzierung sowie ihrer Grenzen genauer zu erfassen, wurden an ausgewählten Stellen Probeflächen eingezäunt, an denen ein ganzes Programm von verschiedenen Untersuchungen durchzuführen ist. Dabei wird u.a. angestrebt, den zentralen Teil eine ungestörte Entwicklung über einen längeren Zeitraum durchlaufen zu lassen. Für eine exakte Dokumentation der Sukzessionsstadien sind terrestrische Meßbildaufnahmen mit normalen 6 x 6 Kameras vorgesehen, deren Erstausführung in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Ing. G. Hell (Photogrammetrie/Karlsruhe) gefertigt wurde.

Dazu sind je nach Größe der Probefläche und Dichte des Vegetationsbestandes von bis zu 4 über allen Seiten angeordneten Standlinien konvergente Aufnahmen auf den Bestand gemacht und in der in Abb. 9 dargestellten Art vermessen worden. Von der Vegetation stark gegliederte Probeflächen wurden zudem innen mit Fixpunkten markiert und diese untereinander vermessen. Selbst diese etwas außergewöhnliche terrestrische Konstellation mit stark konvergenten Aufnahmen konnte am Stereocord orientiert und messend ausgewertet werden. Die Umstellung der Zeichenprogramme ist noch in Arbeit, so daß Kartierungen noch nicht vorgestellt werden können[1]. Bei den bisherigen Auswertungen hat sich aber ergeben, daß Konvergenzaufnahmen für solche Vegetationsflächenvermessungen nicht günstig sind, weil Pflanzen in der Regel zu viel räumliche Tiefe besitzen und damit durch den

[1] Die Programmierung durch Dipl.-Ing. W. Kresse / Carl Zeiss-Oberkochen steht kurz vor dem Abschluß; zusammen mit ihm und in Absprache mit der Fa. Zeiss (Dr.-Ing. R. Schwebel) wurden die Zeichenprogramme konzipiert und erstellt.

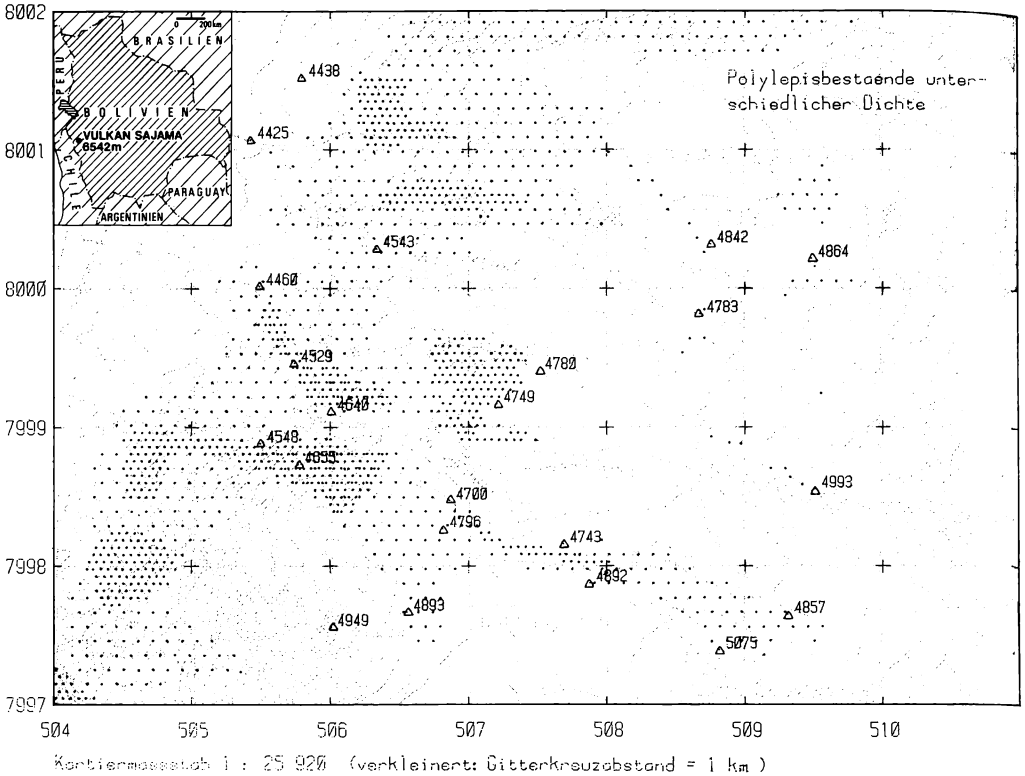


Abb. 7: *Polylepis*-Verteilung in einem Ost-West gerichteten ehemaligen Gletschertal am Sajama-Westhang.

seitlichen Blickwinkel ein ganz anderes Bild bieten, das zu großen Identifizierungsschwierigkeiten führt (vgl. Abb. 10), auch wenn die meßtechnische Verarbeitung keinerlei Probleme aufwirft. Es ist daher unbedingt anzuraten, vom Gelände eine Serie von Parallelaufnahmen anzufertigen und den Blickwinkel nur wenig zu ändern. Nicht hervorgehoben werden muß, daß bei solchen Aufnahmemaßstäben Einzelpflanzen identifizierbar sind, insbesondere dann, wenn man mit Farbphotographie arbeitet und sich mit der örtlichen Flora auskennt, so daß selbst pflanzensoziologische Erhebungen aus diesen Bildern möglich sind. Sollten höhere Genauigkeiten erforderlich werden, so kann man selbstverständlich auch die Reseautechnik anwenden oder zur weiteren Steigerung kalibrierte terrestrische Meßkammern einsetzen.

5. Messungen und Kartierungen aus Satellitenbildern

Ein Extrem von Vegetationskartierungen stellen Satellitenbildauswertungen dar, die im Rahmen von Tragfähigkeitsstudien im Altiplano in Angriff genommen wurden. Hier galt es - kurz gesagt - aus Multispektralaufnahmen der Landsat-Serien eine nach Intensität und Höhendifferenzierung untergliederte Karte des Deckungsgrades produktiver Pflanzen zu erstellen. Untersuchungsgebiet war der Intersalargebirgsraum zwischen dem Salar de Uyuni und dem Salar de Coipasa; gegeben waren die topographischen Karten 1 : 50 000 und 1 : 250 000, die geologischen Karten 1 : 100 000 sowie die Übersichtskarten für Geologie, Landnutzung und Ökologie nach dem Holdridge-System, wovon die letzteren für die Kartierung aber keine Hilfe boten. Im übrigen ist dieser Bereich floristisch-botanisch 'terra incognita'. Für die Zielsetzung schien es allein sinnvoll, auf Satellitenbilder des jeweiligen Südsommerhalbjahres zurückzugreifen, weil nur zu dieser Zeit Niederschlag und Temperaturen wesentliches Pflanzenwachstum zulassen, welches sich an verschiedenen Infrarotintensitätsstufen im Multispektralbild erkennen läßt. Dies kann die SW-Reproduktion (Abb. 11) leider nur unvollkommen wiedergeben.

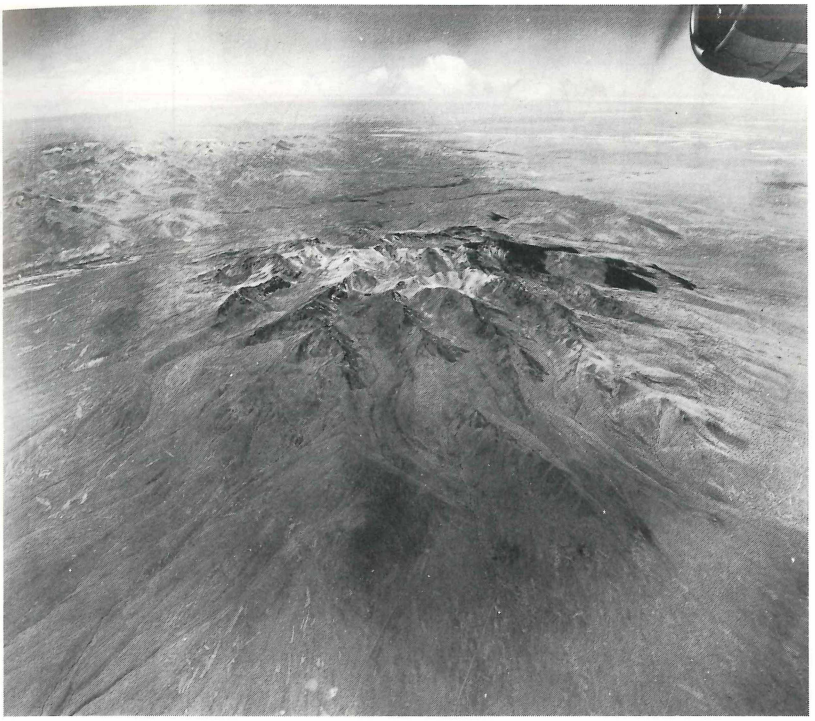


Abb. 8: Das besonders gut sichtbare expositionsabhängige Auftreten von *Polylepis* in Trimetrogon-Schrägluftbildaufnahmen bei Längenkreis-parallelen Flügen (oben = Osten).
Bei den gesprenkelten dunklen Punkten im Mittel- und Oberhangbereich handelt es sich um *Polylepis*-Bäumchen. Die Baumfreiheit in Südhanglage tritt besonders in steilem Relief in höheren Bereichen auf. Es handelt sich um den Asu Asuni/ Pasa Willkhi Vulkan mit Gipfeln von ca. 5000 m ü.d.M. (max. 5088 m) am Ostrand der mittleren Westkordillere bei Cosapa.
Trimetrogon Aufnahme Nr. 198-RT 91 PL-513-TM 16 vom August 1948; zur Veröffentlichung freigegeben vom IGMCN - La Paz/Bolivien.

Zur Auswertung wurde die Aufnahme vom 23. März 1973 im Maßstab 1 : 1 Mill. in farbiger Bildwiedergabe gewählt. Bekanntlich ist aus verschiedenen Gründen (KONECNY 1980) eine Stereoauswertung bei Satellitenbildern bisher nicht möglich, so daß mit dem Stereocord eine Einzelbildorientierung vorgenommen werden mußte[2)], die natürlich keine Höhendifferenzierung erlaubt. Da zudem Satellitenbilder als Aufnahmen nach dem Abtastverfahren nicht den gleichen geometrischen Gesetzmäßigkeiten unterliegen wie Meßkammerphotographien, wurde mit der Höchstzahl an Paßpunkten gearbeitet, die die Orientierungsprogramme zulassen (seinerzeit 25, mittlerweile auf 15 reduziert), um trotz der unzulänglichen Konvertibilität bestmöglichen Ausgleich und damit höchstmögliche Lagetreue zu erreichen. Wie die Einpassung in die amtliche topographische Karte 1 : 250 000 zeigt, lassen sich so durchaus zufriedenstellende Ergebnisse erzielen und kann damit über das Schichtlinienbild der Karte der Höhenbezug näherungsweise hergestellt werden.

Die natürlich nur mit örtlicher Geländeerfahrung und genereller Kenntnis des Raumes ausscheidbaren 10 Einheiten (Tab. 1) wurden bei der Auswertung als Flächenraster dargestellt, der in der wiedergegebenen Form über die Kartierprogramme selbst zu gestalten ist und dann in die mit der Meßmarke umfahrene Fläche und on-line gezeichnete Begrenzung vom Plotter automatisch eingezeichnet wird. Die Schwierigkeit der Rasterzeichnung liegt dabei im Grenzbereich der

[2)] Auch wenn die Orientierungsprogramme so allgemein angelegt sind, daß eine Einzelbildorientierung mit der HP-85-Version möglich ist, so sind doch einige Gesichtspunkte zu berücksichtigen, um den richtigen Ablauf zu gewährleisten. Für die nötigen Hinweise bin ich Herrn Prof. Dr.-Ing. H. Mohl / IPO-Stuttgart, dem 'Vater' der jetzigen Orientierungsprogrammversion, dankbar.

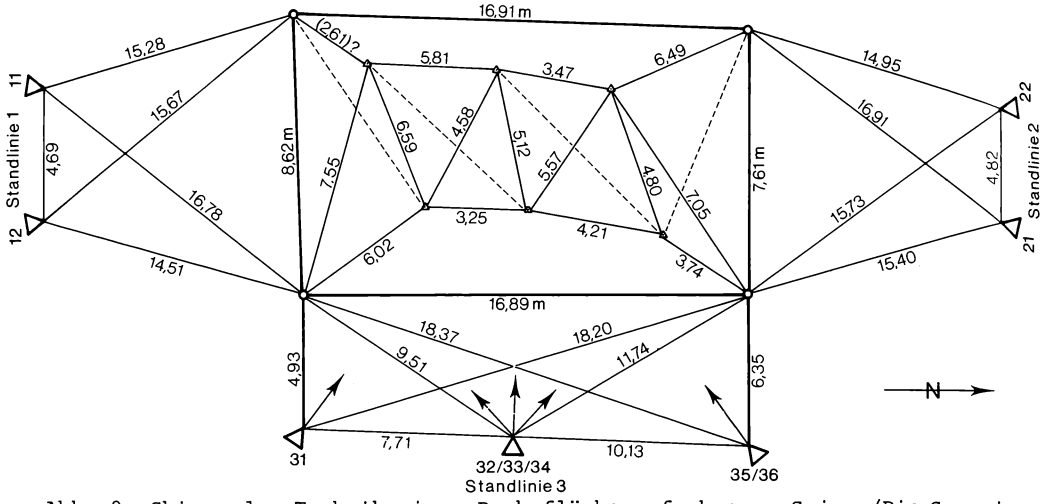


Abb. 9: Skizze der Technik einer Probeflächenaufnahme am Sajama/Rio Sururia (Bolivien).
Aufnahme G. Hell / E. Jordan, August 1979.

verschiedenen Einheiten. Da es von der Sache her keine exakten Grenzen gibt, sondern fließende Übergänge, bei denen der Auswerter die Grenzführung festlegen muß, kann beim nochmaligen Abfahren für die Messung und Schraffur der Nachbareinheit zwar die erneute Linienzeichnung unterbunden werden, Lücken der Überschneidungen der Schraffurbegrenzung können aber nicht verhindert werden (Abb. 12). Die mehrfarbige Originalzeichnung läßt diesen Sachverhalt deutlicher hervortreten.

Die ausgeschiedenen Einheiten sind im folgenden aufgeführt (Tab. 1). Tab. 2 gibt die mit der Kartierung synchron laufende Flächenbestimmung wieder, auch als auf die gesamte kartierte Fläche bezogenen Prozentwert. Die römischen Ziffern geben eine Zuordnung der jeweiligen Einheit zu Pflanzenproduktionsintensitätsstufen an.

6. Landnutzungskartierungen aus Luftbildern

Ein vorbereitender Schritt für solche Felderhebungen sind mittel- und großmaßstäbige Landnutzungskartierungen, für die alle Grundlagen wegen folgender Ursachen aber erst geschaffen werden müssen.

I. Es gibt außer wenigen bebauten Stadtgebieten keine größeren Kartenmaßstäbe als die topographische Karte 1 : 50 000, in der naturgemäß Parzellengrenzen nicht verzeichnet sind.

II. Wie in vielen Entwicklungsländern gibt es auch in Bolivien kein exakt vermessendes, sondern nur ein registrierendes Katasterwesen, so daß auch keine brauchbaren Katasterpläne existieren.

III. Zwar liegen aus einigen Regionen Kenntnisse über die zum Anbau kommenden Kulturpflanzen und Fruchtfolgen vor (MONHEIM 1959), aber generell gibt es keine konkreten Vorstellungen über die jeweiligen Flächenanteile. Aus diesem Grund und wegen der vorherrschenden Selbstversorgerwirtschaft existieren nur sehr vage Abschätzungen anfallender Erntemengen.

IV. Es ist die für außertropischen Landbau recht gut entwickelte Kartiermethodik für Luftbildauswertungen nur bedingt übertragbar und wegen der vielen endemischen Feldfrüchte meistens für die Farbwert- und Graustufenwiedergabe neu zu eichen.

Abb. 10: Konvergente Stereoaufnahme einer Sajama-Probefläche von der Standlinie 2 der in Abb. 9 dargestellten Skizze mit 6 x 6-Kamera.
Photo links entspricht Aufnahme Nr. 21, rechts entsprechend Nr. 22.
Der Bereich um den mit Pfeil markierten Stein ist zur Betrachtung mit Taschenstereoskop ausgerichtet.
Die höheren Sträucher geben die Wuchsform von *Polylepis tomentella* in 4700 m ü.d.M. wieder.
Aufnahme: G. Hell, 25. August 1979.

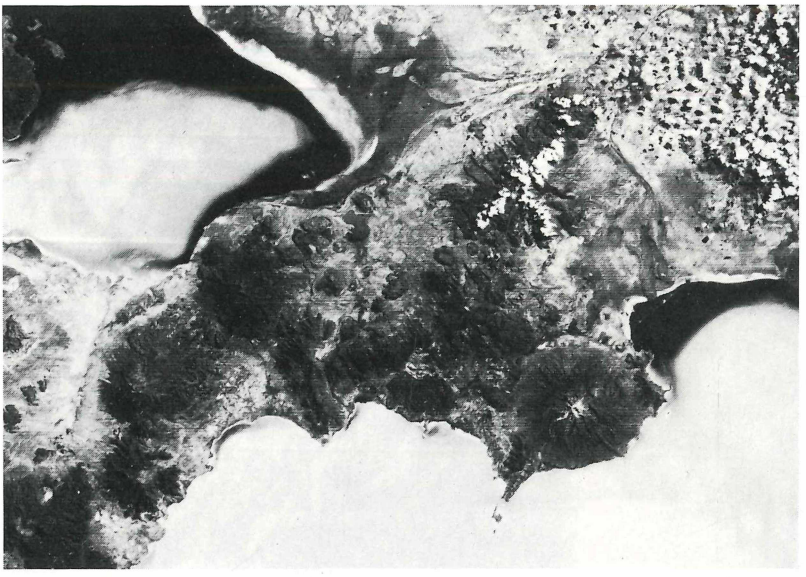


Abb. 11: Satellitenbildausschnit des Intersalargebirges zwischen dem Salar de Coipasa (im Nordwesten) und Salar de Uyuni (im Südosten).
Es gibt den Bereich der Kartierung von Abb. 12 wieder.
ERTS-Aufnahme E-1243-13595 vom 23.3.73, Multispektralbild in Schwarzweißreproduktion.

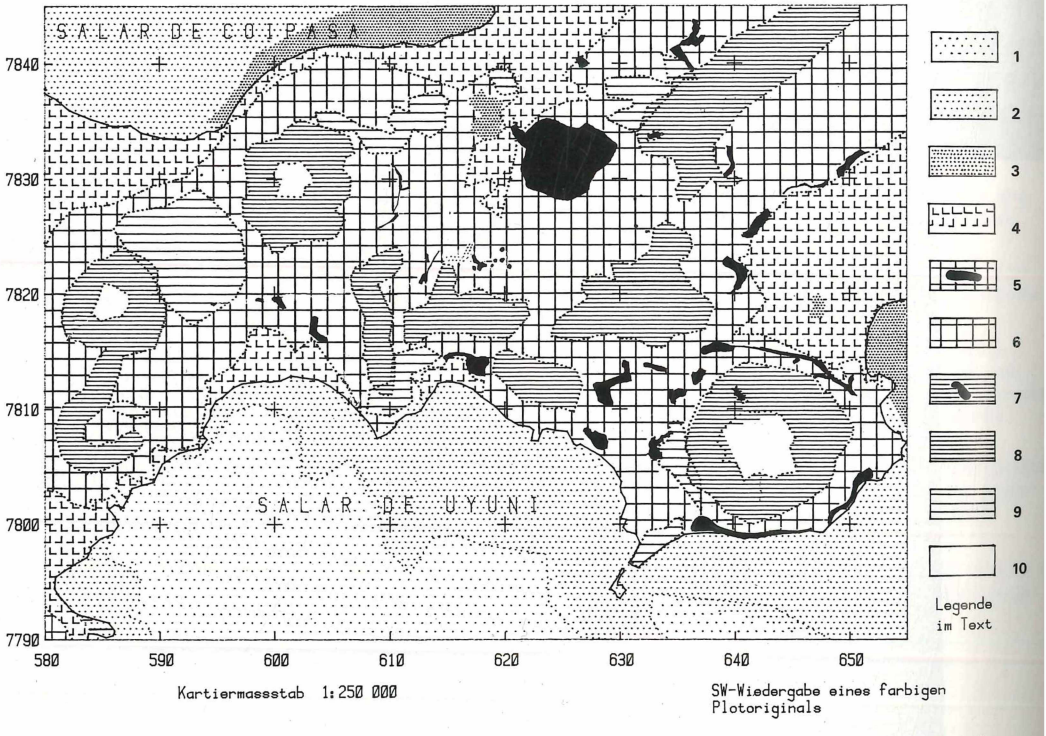


Abb. 12: Stereocord-Satellitenbildauswertung Intersalargebirge (Bolivien).

Tab. 1: Kartiereinheiten der Satellitenbildauswertung des Intersalargebirges zwischen Salar de Coipasa und Salar de Uyuni

Nummer der Einheit	Bezeichnung und Vegetationscharakterisierung	Pflanzenproduktion Intensität	Pflanzenproduktion Stufe	Art der Nutzung
1	wasserfreie Salzflächen der Salare	keine	O	Salzgewinnung durch Bruch
2	überflutete Salzflächen der Salare	keine	O	trockenzeitliche Salzgewinnung durch Schabung
3	salzhaltige Seen ohne Salzkruste	gering	O-I	Lebensbereiche der Flamingos
4	regenzeitlich unpassierbare, vegetationsfreie bis -arme (Halophyten) Salztonebene	gering, kaum nutzbar	I	unbedeutende Beweidung
5	Feuchtwiesen der niederen Talauen und quellgespeiste untere Hangfußebenen durchsetzt mit Hartpolstermooren	hoch, lang andauernd	V	starke, ganzjährige Beweidung durch Alpaka, Lama, Schaf und vereinzelt auch Rind
6	flache bis mittelsteile Bergfußhänge mit Thola, Ichu u. stark brachedurchsetzten Agrarflächen bis 4000 m ü.d.M.	mittel, regenzeitlich	III-IV	ganzjährige Beweidung (wie 5) und Ackerbau mit langjähriger Brache (Quinoa, Gerste, Kartoffel)
7	Feuchtwiesen höher gelegener Talauen mit hohem Anteil an Hartpolstermooren	mittel	III	ganzjährige Beweidung
8	Thola-, Ichu-, Zwergstrauch-, Kakteen-, *Polylepis*- oder Hartpolster-bestandene Berghänge und Plateaubereiche über 4000 m ü.d.M.	mäßig, regenzeitlich, nach oben abnehmend	III-II	vorwiegend sommerliche Beweidung durch Lama und Alpaka; Vicunja ganzjährig
9	vegetationsarme Fels- und Schutt-regionen verschiedener Höhenlage	schwach, nur regenzeitlich	II	Vicunjabeweidung ganzjährig
10	sehr vegetationsarme bis -freie Gipfelregionen	gering bis fehlend	I	vereinzelt Vicunja

Tab. 2: Flächengröße und -anteil der ausgeschiedenen Kartiereinheiten der Satellitenbildauswertung Intersalargebirge.

Nummer der Einheit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Fläche in km²	512.4	785.7	101.7	511.7	95.9	1315.1	1.4	585.6	174.6	40.7
Fläche in % der Gesamtkartierung	12.4	19.0	2.5	12.4	2.3	31.9	0.03	14.2	4.2	1.0
Pflanzenproduktions-intensitätsstufe	O	O	O-I	I	V	III-IV	III	III-II	II	I

Bei dieser Ausgangssituation ist das Stereocord für Landnutzungskartierungen bis zu Katasterplanerstellungen das zweckmäßigste Auswertegerät. Es erlaubt einerseits Flächenmessungen und Kartierungen für eine erste, evtl. vorläufige Erfassung mit hinreichender Genauigkeit und andererseits wegen seiner relativ einfachen Handhabung eine zügige Bearbeitung der riesigen Areale bei z.T. außerordentlicher Kleinparzellierung. Für eine treffsichere Landnutzungskartierung mit Hilfe der Luftbilder sind dann allerdings einige Feldkontrollen notwendig, um den Vergleich zwischen aktuellem Anbau und seiner Bildwiedergabe vorzunehmen.

Im Zusammenhang mit den für die Satellitenbildauswertungen skizzierten Studien wurden zur Vorbereitung exemplarischer detaillierter Untersuchungen Luftbildauswertungen im zuvor beschriebenen Sinne in der Titicacaregion durchgeführt, einem Gebiet, das zu den am dichtesten besiedelten Agrarlandschaften der Erde zählt. Es weist einen ausgeprägten kleingegliederten Terrassenbau auf (Abb. 13) und bezieht den See, insbesondere den randlichen Totorasumpf, in die agrare Bewirtschaftung ein (Abb. 14).

Hier galt es, einen Bereich einer älteren 'Schwarzweiß-Befliegung', der gleichzeitig zur Orthophotoherstellung vorgesehen ist, auszuwerten, um die Differenzierungsmöglichkeit für die Landnutzungserhebung sowie den optimalen Maßstab für die Feldgrößenkartierung zu ergründen und damit für künftige Flugplanungen Anhaltspunkte zu gewinnen. Auch wenn der Aufnahmezeitpunkt (28. Mai 1956) sehr ungünstig war, lassen sich doch Totoragürtel, Grasland und Feldterrassen eindeutig identifizieren. Während die Feldflächen mehreren Graustufen einer neben der Meßmarke mitgeführten Grautonskala zugeordnet werden konnten, waren die Übergänge im Grasland für eine sichere flächenbegrenzende Unterscheidung zu fließend. Für eine Kontrolle waren die Aufnahmen zu alt, so daß man über die Annahme verschiedener

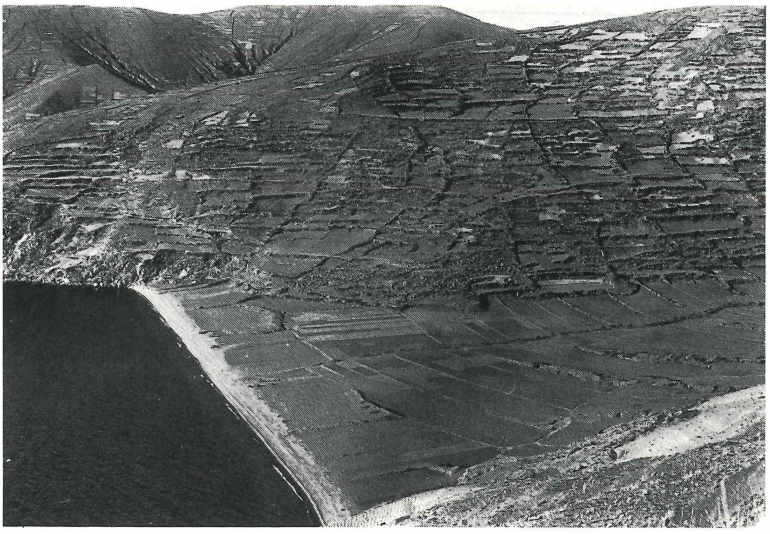


Abb. 13: Terrassenfeldbau am Titicacasee in einer Nachbarbucht des Estrecho de Tiquina (Bolivien).
Auf kleinsten Parzellen wird hier Ackerbau getrieben (vgl. auch Abb. 15).
Aufnahme: E. Jordan, 18. Juli 1982.

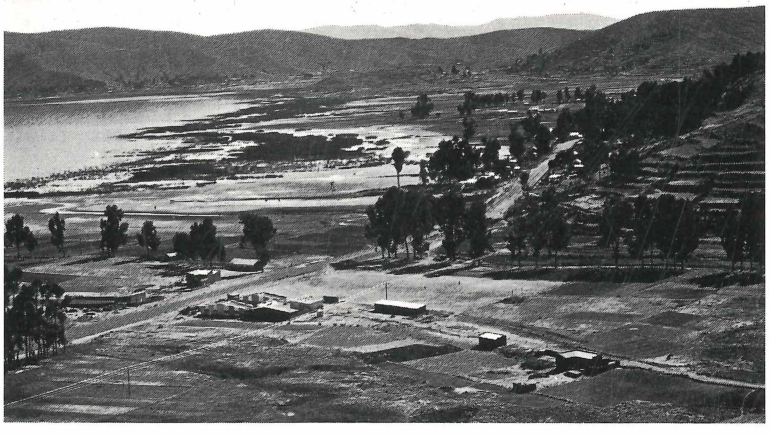
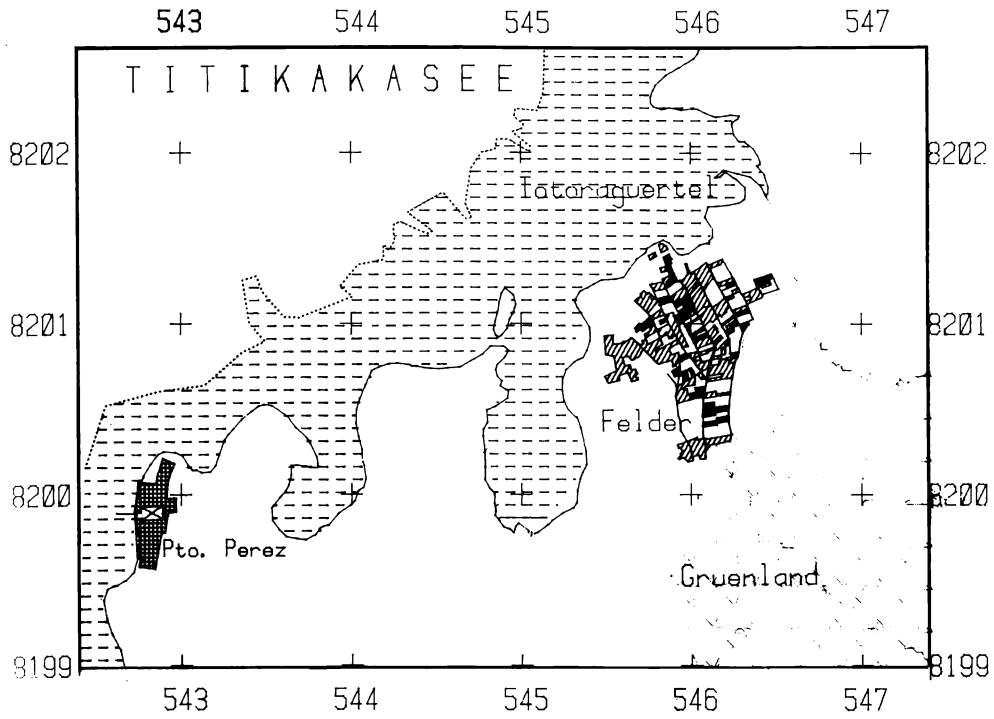
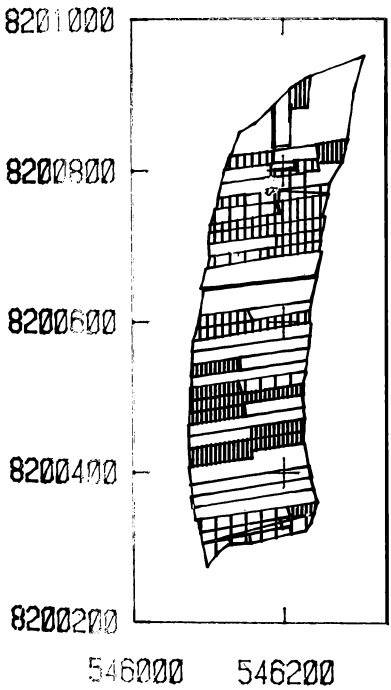


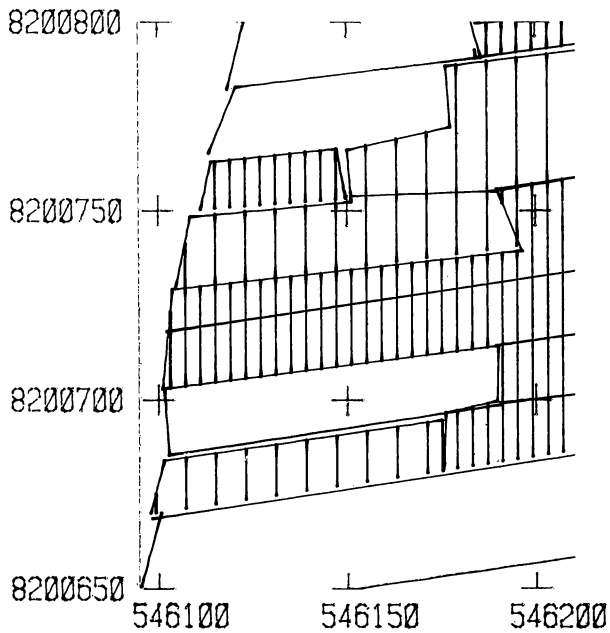
Abb. 14: Der Totorasaum *(Scirpus totora)* im Randbereich des Titicacasees als wichtigster Futterlieferant während der winterlichen Trockenzeit.
Wegesäumende Eukalypten und Ackerterrassenbau an den Hängen gehören zu den charakteristischen Merkmalen der Halbinsel von Achacachi (Bolivien) und hier speziell im Süden der Bucht von Estancia Chua Grande.
Aufnahme: E. Jordan, 19. Juli 1982.

Abb. 15: Titicacaseeregion (Bolivien): Sumpf und Feuchtgebiete sowie Landnutzungskartierung.
Die Hauptnutzungseinheiten sind in der Plotterkarte (15a) bezeichnet; die Landnutzung der Felder ist in der unterscheidbaren Grautonabstufung aus den Luftbildern durch verschieden dichte Raster in den einzelnen Kartenmaßstäben dargestellt (Abb. 15a, 15b, 15c). Eine Zuordnung von Nutzpflanzen ist nur durch eichende Felderhebungen möglich (vgl. Text).



GITTERNETZABSTAND 1 KM ORG. KARTIERMASSSTAB 1 : 25 000





Kartiermaßstab 1:10 000 Kartiermaßstab 1:2000

Brache-Sukzessionsstufen und unterschiedlicher Bearbeitungsgrade für die Interpretation der Grauwertstufendifferenzierung im Feldbereich nicht hinauskommt. Ob die verschiedentlich erkennbare Kammerung im Totorabereich älteren Feldsystemen bei veränderter Seespiegelhöhe oder nur Bearbeitungsmaßnahmen dieses Sumpfsaumes entspricht, muß die Felderkundung klären.

Für die zeichnerische Darstellung sind außer verschiedenen Linientypen wieder Raster, daneben aber auch aus Vektoren selbst erstellte Signaturen zur Flächenfüllung verwendet worden. In der Gesamtkartierung im Maßstab 1 : 25 000 erscheinen die Feldflächen zu klein, obwohl gleiche Grauwertstufen schon zusammengefaßt worden sind. Daher wurden ein Teil des Ackerterrassenbereiches als Ausschnitt im Maßstab 1 : 10 000 und 1 : 2 000 vergleichsweise danebengestellt. So läßt sich ersehen, daß für Luftbildkartierungen der Maßstab 1 : 10 000 das Minimum bedeutet, für Feldvergleiche (und dabei notwendige Eintragungen) hingegen der Maßstab 1 : 2 000 anzustreben wäre. Hierzu müßte allerdings, wie die mangelnde Treffsicherheit der Auswertung an den Feldrändern zeigt, ein wesentlich größerer Befliegungsmaßstab als der bisherige von ca. 1 : 50 000 vorliegen. Auf dieser Grundlage sollen nun künftige, gezielt für diesen Zweck durchzuführende Befliegungen auch Probeflächengebiete des eingangs erwähnten Projektes in Huaraco und Huacullani mit einbeziehen, damit die Kette bis zur minuziösen Einzeluntersuchung geschlossen werden kann.

9. Ausblick und Zusammenfassung

Mit den Kartierungsbeispielen wurde eine weite Spanne der Stereocord-Einsatzmöglichkeiten dargelegt, die neben jeglicher Art von Luftbildauswertung nahezu alle Spezialauswertungen von der stereoskopischen 6 x 6-Amateurfeldaufnahme größten Maßstabs bis zur Einzelbild-Satellitenaufnahme kleinen Maßstabs umfaßt. Wie bei allen messenden Bildauswertungen sind dafür allerdings im Gegensatz zu rein qualitativen Interpretationen Paßpunkte erforderlich, um den Bezug zu einem Koordinatensystem (in der Regel das Landesvermessungsnetz) herzustellen. Die Vorplanungen für jede Kartierung entscheiden mit Blickwinkel auf die Zielsetzung darüber, welcher Aufwand und damit Genauigkeitsanspruch für ihre Beschaffung zu erheben ist. In der Regel werden Koordinatenabgriffe aus gegebenen topographischen Karten ausreichen, wie es auch bei einigen vorgestellten Kartierbeispielen geschah (*Polylepis*/Sajama). Für die darauf aufbauende Auswertung ist das gesamte Programmpaket so einfach und gleichzeitig universal gehalten, daß nach kurzer Einweisung oder auch autodidaktischer Einarbeitung jeder mit graphischen wie kartographischen Ausdrucksmitteln arbeitende Wissenschaftler damit operieren kann. Eine längere Vertrautheit und kreative Gaben sind erforderlich, um alle Möglichkeiten der Anwendung und Darstellung ausschöpfen zu können. In diesem Sinne seien die angeführten Kartierbeispiele Anregungen, sich auch in den flächenerfassend arbeitenden Bereichen der Biowissenschaften der von den Photogrammetern und Kartographen bereitgestellten messenden Kartiermöglichkeiten zu bedienen.

Literatur

FAUST H.W., 1975: Das STEREOCORD G 2, seine Anwendung in der messenden Luftbildinterpretation. Veröff. 35. Photogramm. Woche Stuttgart: 7 S.

HOBBIE D., 1976: The ZEISS G 2 STEREOCORD; a simple stereoplotter for computer supported plotting. Photogramm. Rec. 47/8: 563-582.

JORDAN E., KRESSE W., 1981: Die Computer-gestützte quantitative Luftbildauswertung mit dem ZEISS-STEREOCORD und seinen Peripheriegeräten zur Rationalisierung der Feldforschungen in den Geowissenschaften. Erdkunde 35(3): 222-231.

JORDAN E., 1983: Die Verbreitung von Polylepis-Beständen in der Westkordillere Boliviens. Tuexenia 3: 101-112.

LIBERMAN M., 1981: Microclima del Sajama y su relacion con los pisos de vegetacion. Tesis UMSA La Paz: 98 pp.

KONECNY G., 1980: Earth orbiting camera systems. 14. Kongr. Int. Ges. Photogramm. Hamburg (Komm. II u. IV).

KRAUSE W., 1955: Pflanzensoziologische Luftbildauswertung. Angew. Pflanzensoziol. (Stolzenau) 10: 57 S.

MOHL H., 1980: Conception and accuracy of the program system for the STEREOCORD G 2. 14. Kongr. Int. Ges. Photogramm. Hamburg: 177-186.

MOHL H., 1982: Das STEREOCORD G 3. BuL (38. Photogramm. Woche Stuttgart 1981) 50: 7-14.

MONHEIM F., 1959: Die indianische Landwirtschaft im Titicacabecken. Geogr. Rundsch. 11(1): 9-14

ferner:

BROCKMANN C., 1978: Mapa de cobertura y uso actual de la tierra. Erts/GEOBOL La Paz (Maßstab 1 : 1 000 000).

Geologische Karten 1 : 100 000 Nr. 5934, 5935, 6034, 6035. Servicio Geologico de Bolivia - La Pa

Mapa Geologico de Bolivia 1 : 1 Mill. YPFB/GEOBOL La Paz 1978.

Satellitenbild - ERTS-Multispektral Farbbildphoto, Aufnahme E-1243-13595 vom 23.3.73: NASA - US

Topographische Karten 1 : 50 000 Nr. 5934 I-IV, 5935 I-IV, 6034 I-IV, 6035 I-IV; 1 : 250 000 SE-19-15 IGMCN - La Paz

UNZUETA Q.O., 1975: Mapa Ecologico de Bolivia (mit Memoria explicativa). La Paz: 309 S. [Maßsta 1 : 1 Mill.].

Adresse

Dr. Ekkehard Jordan
Abt. Physische Geographie
Universität
Schneiderberg 50

D-3000 Hannover 1

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Die Flora und Fauna der jahresperiodisch trockenliegenden Überschwemmungsfluren der Edertalsperre – eine Auenbiozönose?

Jochen Tamm

The plant and animal communities occuring on the vast flood plains of Eder Reservoir (FR Germany) during the terrestrial ecophase are shown to be typical of the mainly destroyed natural river inundation ecosystems in Central Europe. Besides a brief description of these communities and their spatial zonation in the area new details about inundation tolerance of some dominant littoral arthropod species are given *(Collembola, Diptera/Ephydridae, Acari)*.

Acari, Collembola, Diptera (Ephydridae), Litorallebensgemeinschaften, Talsperre (Eder), Überflutung.

1. Einführung

Mit der Regulierung der Flüsse und Ströme Mitteleuropas wurden deren Überschwemmungsgebiete auf kleine Restflächen zurückgedrängt. Hingegen sind hier mancherorts Talsperren mit großflächigen Überschwemmungsgürteln entstanden. Insbesondere seitens des Naturschutzes drängt sich daher die Frage auf, inwieweit solche jahresperiodisch trockenfallenden Stauseeböden für auenspezifische Organismen als Ersatzlebensräume dienen können. Leben hier gefährdete Spezialistengemeinschaften oder lediglich Zufallsbesiedler aus der Umgebung?

Diese Frage ist bisher nur z.T. ausreichend zu beantworten. Die Verhältnisse während der Flutphase sind von Limnologen bereits mehrfach untersucht worden (z.B. WUNDSCH 1949, WACHS 1965 u.a.). Dagegen beschränken sich die wenigen Studien über die terrestrischen Lebensgemeinschaften trockengefallener Stauseeböden im wesentlichen auf geobotanische Aspekte (z.B. KLEIN 1952; BURRICHTER 1960; HEJNY 1960; RUNGE 1969; DYKYJOVA, KVET 1978; WIEGLEB 1979). Die Wirbellosenfauna solcher Standorte ist weltweit fast unbekannt geblieben (TAMM 1982b). Zur besseren Kenntnis der terrestrischen Lebensgemeinschaften trockenfallender Talsperrenböden, vor allem auch im Hinblick auf die Ersatzlebensraumfrage, soll daher im folgenden ein kurzer Einblick in die Makrophytenflora und Evertebratenfauna im Staubereich der Edertalsperre während der Trockenphase gegeben werden. Daneben werden einige Ergebnisse zur Überflutungsökologie der dortigen Vegetation und einiger dominanter Uferarthropoden mitgeteilt.

2. Zum Untersuchungsgebiet

Die Edertalsperre in Nordhessen ist mit 11 km² Fläche und ca. 27 km Länge bei Vollstau der größte Stausee der BR Deutschland. Ihre besondere Eignung für die Untersuchung der angesprochenen Problematik ergibt sich aus der Tatsache, daß hier alljährlich zwischen Juni und November der gesamte obere Talsperrenabschnitt viele Kilometer weit trockenfällt (bis zu 80% der Vollstaufläche). Die zutage tretenden Böden der Talsohle gehören dem Typ der Braunen Auenlehme oder Vega an (SCHEFFER, SCHACHTSCHABEL 1979). Sie sind kalkfrei, aber sehr reich an allochthonem Stickstoff (nähere Angaben zu den abiotischen Gegebenheiten bei TAMM 1982a).

3. Zur Methodik

Die dargestellten Ergebnisse beruhen vor allem auf Untersuchungen während der Trockenphasen 1978 und 1979. In jeder abgrenzbaren Vegetationszone längs des Gradienten 'Überflutungsdauer' wurde eine Probefläche (400 m²) angelegt, auf der die Pflanzen- und Tierwelt quantitativ bearbeitet sowie ein abiotisches Erfassungsprogramm abgewickelt wurde (u.a. Vegetationsaufnahmen und -kartierung, Barberfallen, Bodeneklektoren, Streifnetzfänge, quantitatives Absammeln, Erfassung der wichtigsten klimatologischen und edaphischen Parameter; Einzelheiten zur Methodik in TAMM 1982a, b).

4. Die Vegetation

Die Vegetation auf den trockengefallenen Lehmböden der Edertalsperre ist tiefenabhängig zoniert. Abb. 1 gibt hierzu eine schematische Übersicht aus dem hydrologischen 'Normaljahr' 1978. Biomasse, Bestandshöhe und Bedeckungsgrad nehmen hier kontinuierlich bis zur Vegetationsgrenze hin ab. Dagegen vollzieht sich der Wandel der qualitativen Zusammensetzung mehr oder weniger sprunghaft. Hieraus resultieren drei Hauptformationen, die sich in insgesamt fünf Zonen untergliedern lassen:

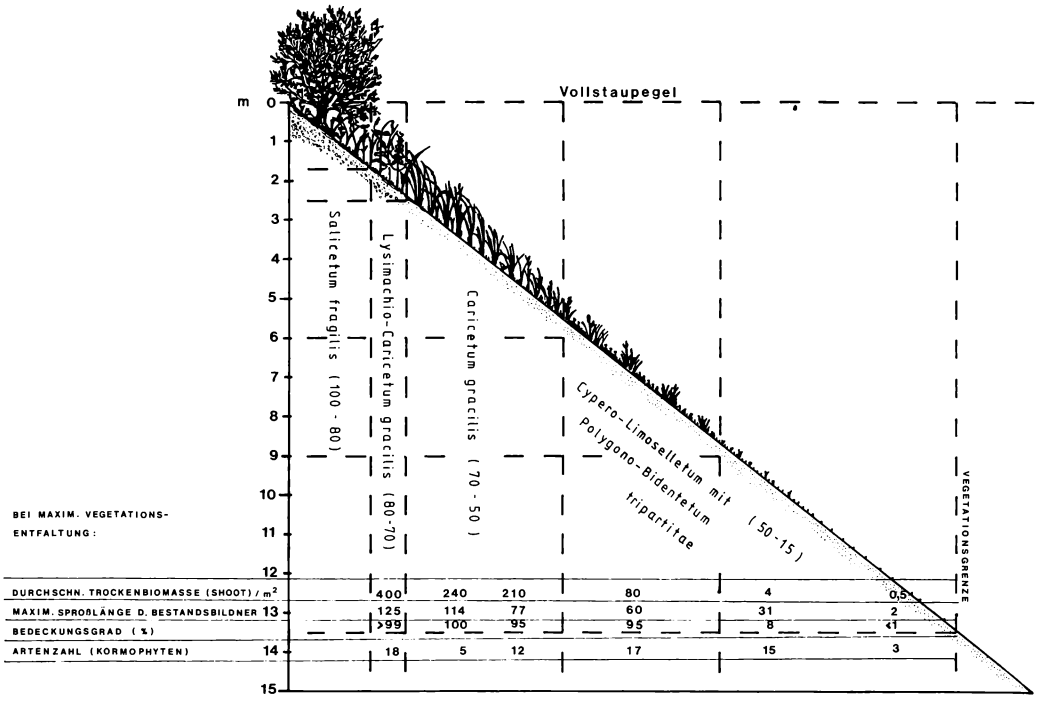


Abb. 1: Schematisches Profil der Vegetation auf den jahresperiodisch trockenliegenden Auenlehmböden der Edertalsperre - Aspekt 1978.
Die in Klammern gesetzten Zahlen hinter dem Assoziationsnamen geben die durchschnittliche Dauer der überflutungsfreien Zeit in % des Jahres an.

I. Weidenwald *(Salicetum fragilis)*;
O - 1.8 m unter Vollstauniveau (VN); Bestandsbildner *Salix fragilis* L.; nur lokal ausgebildet und hier außer Betracht bleibend.

II. Großseggenried *(Caricetum gracilis)*;
a) Das höhergelegene Mischried *(Lysimachio-Caricetum gracilis)*;
O - 2.5 m unter VN; Hauptbestandsbildner *Carex gracilis* CURT., *Lysimachia vulgaris* L., *Phalaris arundinacea* L. und *Lythrum salicaria* L.; im Zwischenwuchs *Polygonum amphibium* L. und *Mentha arvensis* L.; im Unterwuchs *Chenopodium polyspermum* L., *Rorippa amphibia* (L.) BESS., *Bidens tripartita* L., das Ufermoos *Leptodictyum riparium* (HEDW.) WARNST. u.a. Diese artenreichste Zone des Gebietes enthält eine Reihe bemerkenswerter Ufer- und Sumpfpflanzen wie *Inula britannica* L., *Thalictrum flavum* L., *Rumex palustris* SM. oder an Störstellen *Peplis portula* L., *Corrigiola litoralis* L., *Elatine triandra* SCHKUHR, *Alopecurus aequalis* SOBOL. und mehrere *Bidens*-Arten.

b) Das reine Schlankseggenried *(Caricetum gracilis)*;
2.5 - 6.0 m unter VN; nahezu reiner Bestand von *Carex gracilis* mit spärlichem Unterwuchs auf ca. 190 ha.

III. Therophytenfluren *(Cypero-Limoselletum* mit *Polygono-Bidentetum tripartitae)*;
a) Der Schlammkrautrasen mit Seggeninseln;
ca. 6 - 9 m unter VN; dichter Rasen aus Zwergpflanzen mit eingestreuten *Carex gracilis*-Inseln; das allgemein seltene Schlammkraut *Limosella aquatica* dominiert deutlich vor *Gnaphalium uliginosum* L. f. *humile*, *Polygonum lapathifolium* L., *Bidens tripartita* L. u.a.

b) Die Therophytenausdünnungszone;
bis hinab zur Vegetationsgrenze; *Gnaphalium uliginosum* dominiert hier klar vor den anderen Therophyten; zwischen die lückigen Bestände dringen die Blasenalgen *Botrydium granulatum* und mikroskopische Bodenalgen vor.

Während das Seggenried auf unterschiedliche Trockenfalltermine von Jahr zu Jahr unauffällig reagiert, hängt die Ausbildung der Therophytenvegetation hiervon entscheidend ab. Bei spätem Trockenfallen (ab Ende September) bleibt diese Zone bis auf die Algen kahl (z.B. 1981). Hingegen führt frühes Trockenfallen bei heißem Hochsommerwetter zu starken Trockenschäden. Optimale Entwicklung des Zwergpflanzenrasens erfolgt also nur beim Trockenfallen in einer engen, jahreszeitlichen Spanne (etwa August-September-Wende).

In der Therophytenzone kann es bei besonderen Bedingungen sogar zu einer Gefälleumkehr von Biomasse und Bedeckungsgrad kommen, entgegen dem Muster von Abb. 1. Dies kann dann der Fall sein, wenn einem Naßjahr ein Trockenjahr folgt. In einem solchen Fall, wie er 1982 auftrat, können die tiefstgelegenen Therophytenbestände am üppigsten ausgebildet sein, obwohl sie hier u.U. seit Jahren nicht mehr zur Entfaltung gekommen sind. Sie verdanken dies offensichtlich dem Schutz der dauerhaften Wasserbedeckung und optimalem, jahreszeitlichen Trockenfallen bei dauerfeucht bleibenden Böden. Die nächsthöhergelegenen Bestände überwinterten dagegen zuvor im Schwankungsbereich des hohen Staupegels, waren also bei blankem Boden dem Frost ausgesetzt. Sie bleiben dann schütter, trotz feuchter Böden und langer Vegetationszeit. Die dortigen Einzelpflanzen gedeihen natürlich gut. Die noch höhergelegenen Bestände keimen auf Grund des Schneeschutzes zahlreich auf, erleiden jedoch bei der langen, sommerlichen Exposition stärkere Verluste durch Trockenheit bis hin zum flächenhaften Absterben.

5. Zur Tierwelt

An Stelle einer umfassenden Darstellung der terrestrischen Tierwelt des Edersee-Eulitorals kann hier nur eine Übersicht mit einigen Einzelbeispielen aus dem Bereich der Arthropoden gegeben werden (näheres in TAMM 1982b). Auch die Fauna ist tiefenzoniert. Das Verteilungsmuster der einzelnen Taxa im Höhengefälle ist jedoch z.T. wesentlich differenzierter und komplizierter als das der Pflanzen. Viele Tierarten treten zwar zoniert auf, doch ohne Übereinstimmung mit einer entsprechenden Vegetationszone. Dennoch fällt die zoozönotische Hauptgrenze klar mit einer phytozönotischen zusammen, nämlich mit der Untergrenze des geschlossenen Riedes.

Qualitativ drückt sich die Tierzonierung in Form einer deutlichen Artenverarmung vom Ried zu den Therophytenfluren aus. Hiervon betroffen sind vor allem die größeren Raubarthropoden des Riedes, meist stenotope Uferspezies (Carabiden, Staphyliniden, Spinnen). Sie treten im Ried z.T. dominant auf, spielen jedoch unterhalb eine wesentlich geringere Rolle. Natürlich gilt dies auch für zahlreiche Krautschichtbewohner (z.B. Dipteren, Rhynchoten, Tenthrediniden, Netzspinnen). Umgekehrt beherbergen die tieferliegenden Standorte sehr wenige ihnen eigene Tierarten, welche zudem abundanzmäßig unbedeutend bleiben. Hier seien die verschiedenen Vertreter der Käfergattung *Choleva* genannt, die bisher nur als Besiedler von Kleinsäugerbauen bekannt sind, aber auf den kahlen, feuchten, zerklüfteten Stauseeböden anscheinend geeignete Bedingungen vorfinden.

Vor allem die quantitativen Unterschiede im räumlichen Auftreten der Tierarten markieren die Zonen. Dies gilt besonders augenfällig für die absolut dominierende Tiergruppe der Collembolen. Sie allein stellen 73% aller gefangenen Tierindividuen (Summe aller Fangmethoden), allerdings nur 2% der Arten. Ihre vier Hauptarten der Bodenoberfläche, denen 99.9% aller gefangenen Collembolen zuzuordnen sind, besitzen allesamt die Fähigkeit, die mehrmonatigen Überflutungen als Ei im Boden zu überdauern. Sie schlüpfen bereits wenige Tage nach dem Trockenfallen. Dies konnte durch submers genommene Sedimentproben und deren 'Ausbrütung' im Klimaschrank nachgewiesen werden. Die Häufigkeitsverteilung dieser vier dominierenden Collembolenarten auf die Vegetationszonen nach den Barberfallenfängen der Jahre 1978 und 1979 stellt Abb. 2 dar.

Isotoma viridis f. *coerulea* BOURLET dominiert deutlich mit 85% der in Barberfallen gefangenen Collembolen. Diese allgemein verbreitete Spezies feuchten, offenen Geländes ist auf den trockengefallenen Ederseeböden das weitaus häufigste Tier. Unter den anscheinend optimalen Bedingungen auf den schütter bewachsenen, feuchten Therophytenstandorten entwickelt die Art wenige Wochen nach dem Trockenfallen ungeheure Massenbestände, die landläufige Abundanz- und Biomassewerte um ein Vielfaches überschreiten (bis 600 Tiere/Falle und Tag; 50-100 kg/ha). Deutlich

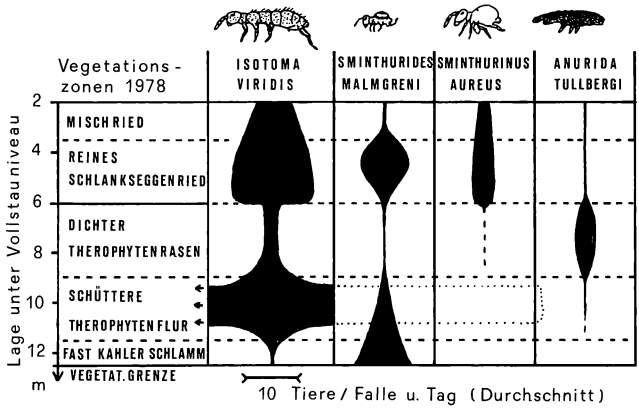


Abb. 2: Häufigkeitsverteilung der dominierenden Collembolenarten auf den trockengefallenen Böden der Edertalsperre (nach Barberfallenfängen während der Trockenphasen 1978 und 1979).

reduziert tritt *I. viridis* hingegen im dichten, engmaschig verfilzten Rasen der oberen Therophytenflur auf. Regelrecht selten wird die Art bei stärkerer Bodentrockenheit, wie im Herbst 1979 im obersten Mischried (hierauf zurückgehend die obere Säulenverengung auf Abb. 2) sowie auf den spät trockenfallenden, kahlen Naßlehmen nahe der Vegetationsgrenze. Dort unten scheint dieser große Collembole dicht an der ihm gesetzten ökologischen Grenze zu leben. Als die wichtigsten Begrenzungsfaktoren dürften die Kürze der zur Verfügung stehenden Entwicklungszeit, das spärliche Nahrungsangebot und das Zusammentreffen der kälteempfindlichen Jugendstadien mit den ersten strengeren Frösten zusammenwirken. Bleiben die tiefen Standorte während eines Naßjahres dauergeflutet, so scheint die Spezies - wie alle Collembolen - während der folgenden Trockenphase zunächst zu fehlen (z.B. 1982).

Sminthurides malmgreni (TULLBERG) erweist sich als noch stärker nässegebunden als *I. viridis*, wie die Verbreitungsschwerpunkte auf den stark beschatteten Feuchtböden des mittleren Seggenriedes und auf dem Naßschlamm der Tiefe zeigen. An der Vegetationsgrenze ist dieser winzige Kugelspringer das absolut dominierende Landtier. Hierfür dürfte die Überflutungstoleranz der Eier ebenso verantwortlich sein wie die kurze Entwicklungsdauer der beweglichen Stadien.

Sminthurinus aureus LUBBOCK ist im Gebiet ein reiner Riedcollembole, der nur ausnahmsweise weiter unten gefunden wird.

Anurida tullbergi SCHÖTT, ein allgemein seltener Uferspezialist, tritt zahlreich nur im dichten Therophytenrasen auf. Im eng vernetzten Zwergpflanzengewirr wird dieser sprunggabellose Collembole zur dominierenden Art.

Die Milben als zweithäufigste Landtiergruppe (15% des Gesamtfanges) weisen gleichfalls zonierte Verbreitungsmuster auf. Dies gilt z.B. besonders deutlich für die große rote Raubmilbe *Hoplomolgus obsoletus* BERLESE, die im Ried nur vereinzelt erscheint, jedoch auf den unteren Flächen im Anschluß an die dortigen Collembolenmassenvermehrungen in riesiger Zahl auftreten kann (bis 82 Adulte/ Bodenfalle und Tag). Zwar nicht für diese Spezies, doch für einige kleine trombidiforme Milben (n. det.) wurde die Überdauerung der Flut 'vor Ort' nachgewiesen.

Der Individualdominanz der Collembolen und Milben steht die Artendominanz der Dipteren und Käfer von 60% des Gesamtartenspektrums gegenüber. Zu diesen Gruppen gehören eine Reihe allgemein seltener Uferspezialisten, die hier z.T. in hoher Abundanz auftreten. Besonders hoch ist der Anteil der Uferspezialisten bei den Carabiden (84% der Arten) und Staphyliniden (44%), hierunter solche Seltenheiten wie *Platynus longiventris* MANNERHEIM, *Atheta rudiventris* EPPELSH. oder *Stenus pallipes* GRAV. Auch die Dipteren als die hier bei weitem artenreichste Tiergruppe sind mit zahlreichen bemerkenswerten Spezies vertreten. So kann die Chloropide *Thaumatomyia trifasciata* ZETTERST. (Erstnachweis für Deutschland) im Edersee-Ried massenhaft beobachtet werden (bis 30 Ex./Streifnetzschlag). Es ist rätselhaft, warum diese Halmfliege westlich Polens nur hier, aber dann dermaßen zahlreich vorkommt.

Mit der Ephydride *Scatella stagnalis* FALL. stellen die Dipteren das einzige Insekt, welches die Collembolen bis hinab an die Vegetationsgrenze zahlreich begleitet. Das bodenständige Überdauern im Flutbereich (vermutlich als Ei) konnte für diese Schlammfliege gleichfalls nachgewiesen werden. Da die Spezies auch Böden massenhaft besiedelt, die länger als ein Jahr unter Wasser standen, scheint sie neben einigen Milben das überflutungstoleranteste Landtier des Edersee-Eulitorals zu sein.

6. Auen-Ersatzlebensraum?

Die Eingangsfrage, inwieweit das Überschwemmungsgebiet der Edertalsperre von Uferspezialisten oder Zufallsgästen besiedelt wird, kann allgemein wie folgt beantwortet werden:

Die Vegetation setzt sich aus Ufer- und Sumpfpflanzen zusammen, denen sich einige Rohbodenpioniere zugesellen. In der Tierwelt dominieren abundanzmäßig gleichfalls Vertreter nässegebundener Spezies. Auch echte Überschwemmungsspezialisten sind regelmäßig zu beobachten. Artenmäßig überwiegen allerdings die diversen Zufallsbesiedler.

Demnach beherbergt das Edersee-Eulitoral auf großer Fläche Lebensgemeinschaften, wie sie für spät trockenfallende, waldfreie Auenbereiche Mitteleuropas typisch sein dürften. Der Artensatz für Flutmulden und Schlammbänke scheint für die gegebene abiotische Situation recht vollständig vorhanden zu sein, einschließlich seltener Biotopspezialisten. Dies legen die Vergleiche mit anderen Untersuchungen nahe (z.B. KROGERUS 1948; OBRTEL 1972; MILLER, OBRTEL 1975; LEHMACHER 1978; OTREMBNIK 1978; FRITZ 1983; HEIMER 1983). Als Ursachen dürften in Frage kommen

- das relativ hohe Alter des Stausees (Erstaufstau 1915),
- die beträchtliche Arealgröße des Überschwemmungsgebietes,
- die recht naturnahe Umgebung,
- die Ungestörtheit der Überschwemmungsfluren, die erst 1982 mit quantitativer Mahd und Beweidung des Riedes endete.

Dieser für Naturschützer und Auenorganismen gleichermaßen günstige Befund ist sicher nicht ohne weiteres auf andere Stauseeuferzonen übertragbar. Eine klare Antwort auf die Ersatzlebensraumfrage wird erst nach weiteren gründlichen Fallstudien zu geben sein.

Literatur

BURRICHTER E., 1960: Die Therophyten-Vegetation an nordrheinwestfälischen Talsperren im Trockenjahr 1959. Ber. Dt. Bot. Ges. 73: 24-37.

DYKYJOVA D., KVET J. (ed.), 1978: Pond littoral ecosystems: structure and functioning. Methods and results of quantitative ecosystem research in the Czechoslovakian IBP Project. Ecol. Stud. 28.

FRITZ H.-G., 1983: Strukturanalyse der Diptera/Nematocera (Mücken) in ephemeren Lebensräumen des nördlichen Oberrheingebietes. Verh. Ges. Ökol. 10: 307-311.

HEIMER W., 1983: Abundanzverschiebungen bei Diptera/Brachycera (Fliegen) in semiaquatischen Biotopen der Rheinaue. Verh. Ges. Ökol. 10: 313-317.

HEJNY S., 1960: Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theißgebiet). Bratislava (SAV): 487 S.

KLEIN H., 1952: Beitrag zur Kenntnis der Flora der Teichböden im Vogelsberg. Schriftenr. Naturschutzst. Darmstadt 3: 2-12.

KROGERUS H., 1948: Ökologische Untersuchungen über Uferinsekten. Acta Zool. Fenn. 53: 1-157.

LEHMACHER H., 1978: Faunistisch-ökologische Untersuchung der Carabiden im Gebiet der Siegmündung. Decheniana 131: 188-197.

MILLER F., OBRTEL R., 1975: Soil surface spiders in a terrestrial reed swamp in southern Moravia (CSSR). Acta Entom. Bohemoslov. 72: 272-285.

OBRTEL R., 1972: Soil surface Coleoptera in a reed swamp. Acta Sci. Nat. (Brno) 6: 1-35.

OTREMBNIK U., 1978: Untersuchungen zur Spinnenfauna der Altrheinlandschaft um Grietherbusch/Niederrhein. Abh. Landesmus. Naturk. Münster 40: 1-56.

RUNGE F., 1969: Schwankungen der Vegetation sauerländischer Talsperren. Arch. Hydrobiol. 65: 223-239.

SCHEFFER F., SCHACHTSCHABEL P., 1979: Lehrbuch der Bodenkunde. 10. Aufl. Stuttgart (Enke): 394 S.

TAMM J., 1982a: Das jahresperiodisch trockenliegende Eulitoral der Edertalsperre als Lebens- und Ersatzlebensraum; eine Ökosystemstudie mit terrestrischem Schwerpunkt. I.: Abiotische Gegebenheiten, Vegetation, aquatische Fauna. Arch. Hydrobiol./Suppl. 64: 341-398.

TAMM J., 1982b: Das jahresperiodisch trockenliegende Eulitoral der Edertalsperre als Lebens- und Ersatzlebensraum; eine Ökosystemstudie mit terrestrischem Schwerpunkt. II.: Die terrestrische Fauna. Arch. Hydrobiol./Suppl. 64: 484-553.

WACHS B., 1965: Vorkommen und Verbreitung der Oligochaeten in der Edertalsperre. Arch. Hydrobiol. 61: 190-204.

WIEGLEB G., 1979: Vegetation und Umweltbedingungen der Oberharzer Stauteiche. Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachsen 10: 1-83.

WUNDSCH H.H., 1949: Grundlagen der Fischwirtschaft in den Großstaubecken. Abh. Fischerei 1: 17-186.

Adresse

Dipl.-Biol. Dr. Jochen C. Tamm
Arbeitsgruppe Ökologie
Fachbereich Biologie
Siesmayerstr. 70

D-6000 Frankfurt 1

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Charakteristik der Wirbellosenfauna flacher Gewässer in einem Niedermoor

Michael Droste

The aquatic and semiterrestric invertebrate fauna of a fen was investigated for four years. Important abiotic conditions are: the wet ground, dense emergent vegetation, depth of waters < 30 cm, and low oxygen content. Species with gill respiration are in a disadvantagous position. The variability of the habitat often favours both aquatic and semiterrestric r-strategists and spezialized, partly seldom species. Improvement of water level and water flow had different effects: in the slowly running waters the abundance of detritivorous larvae of *Plecoptera* and *Chironomidae* increased caused by climate conditions. An area drying up in summer was altered by management to an almost permanent lenitic water. The fauna adapted to periodic flooding changed within two years, and gradation of *Hirudinea* began.

Flachwasser, Gewässer (stehend), Naturschutz, Niedermoor, Wirbellose.

1. Einführung

Niedermoore wurden in Mitteleuropa bereits seit dem Mittelalter und verstärkt in neuerer Zeit kultiviert und verändert. Als naturnahe Lebensräume sind sie wie auch andere Feuchtgebiete heute kaum mehr anzutreffen. Dies ist ein Grund dafür, daß Untersuchungen in Niedermooren oder ähnlichen Litoralzonen der Gewässer nur selten durchgeführt werden. Hinzu kommt, daß sie sich als amphibische Gebiete weder mit den typisch limnischen noch mit den typisch terrestrischen Methoden gut erfassen lassen. Ferner gelten sie - etwa im Gegensatz zu Hochmooren - als Bereiche ohne attraktive Besonderheiten, in denen eine weitverbreitete, euryöke Wirbellosenfauna der Gewässer und Gewässerränder gute Lebensmöglichkeiten findet (PEUS 1932). Im Rahmen der Arbeit sollte die Zusammensetzung der aquatischen Fauna eines Niedermoores und ihre Lebensbedingungen untersucht werden.

2. Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet Schweinsberger Moor (Oberhessen, 8°58' O; 50°45' N) umfaßt ein 43 ha großes Niedermoor in einer Flußniederung; es steht seit 1977 unter Naturschutz. Im Vegetationsbild dominieren Seggenbestände (besonders *Carex gracilis* CURT.) und Schilf (*Phragmites australis* TRIN.), das sich seit Aufgabe der z.T. noch bis etwa 1965 anhaltenden Nutzung als Streuwiese immer weiter ausbreitet. In den trockeneren Teilen des Moores siedelten sich Weiden (*Salix cinerea* L.) an; Erlen (*Alnus glutinosa* (L.) GAERTN.) und angepflanzte Pappeln (*Populus* spec.) bilden weitere Baumbestände am Moorrand (vgl. DROSTE et al. 1980; DROSTE 1982). Mehrere langsam verlandende Entwässerungsgräben durchziehen das Gebiet.

Die Untersuchungen wurden 1978/79 und 1980/81 durchgeführt. Die Entnahme der Proben erfaßte stets eine bestimmte Bodengrundfläche incl. der darüberstehenden Wassersäule und der Vegetation. 1978/79 wurden Stechrohre mit 200, z.T. 300 cm^2 verwendet (n = meist 2), dazu wurden an Fundort B (im folgenden als FO B bezeichnet) quantitative Käscherfänge berücksichtigt, die grobe Schätzungen der Individuendichten zulassen. 1980/81 wurden an FO A wiederum Stechrohre eingesetzt (50 cm^2, n = 4-6), die durch qualitative Kontrollen ergänzt wurden. Vegetationsstruktur und Wassertiefe erforderten an FO B eine Substratexposition des dortigen natürlichen Bestandesabfalls der Seggen in Netzen (200 cm^2, n = 5-7). Abgesichert wurden diese Ergebnisse durch quantitative Kontrollen mit Stechrohr. Erfaßt wurden die makroskopisch sichtbaren aquatischen Wirbellosen (ab. 1-2 mm Länge) incl. aller semiterrestrischen Dipterenlarven. Unberücksichtigt sind hier Oligochäten, Daphnien, Collembolen und individuenarme terrestrische Gruppen. Die ermittelten Dichten wurden auf 1 m^2 hochgerechnet. In den Abbildungen sind die individuenreichsten Tiergruppen beider Untersuchungsperioden eingetragen.

3. Charakterisierung des Lebensraumes

Verschiedene abiotische Faktoren prägen den Charakter des Moores und beeinflussen Lebensbedingungen und Zusammensetzung der dortigen Fauna. Ein Kennzeichen der Niedermoore ist die flächenhafte Ausbildung der Grenze Wasser/Land mit nassen Böden und sehr flachen Gewässern, nährstoffreichem Substrat und neutralem pH-Wert des mittelharten Wassers. Der hohe natürliche Eintrag organischer Stoffe in Form des Bestandesabfalls der dichten, emersen Vegetation bedingt im Wasser Sauerstoffmangel, mangelnde Zersetzung und Akkumulation des organischen Substrats.

Innerhalb des untersuchten Moores treten von Quellen bis hin zu astatischen Lachen verschiedene Gewässertypen auf. Größere offene Wasserflächen fehlen, die Tiefe von maximal nur 30-40 cm bedingt den Charakter als Kleingewässer. Diese reagieren deshalb sehr schnell auf Witterungseinflüsse und führen hinsichtlich des Wasserstandes, der Temperatur und der Gewässergröße zu natürlicherweise kleinräumig wechselnden Lebensbedingungen (Austrocknung, Erwärmung bis 30 °C, Durchfrieren u.a.). Insgesamt stellen die untersuchten Bereiche damit einen Extrembiotop eigener Art dar.

An Hand von zwei Fundorten soll die Fauna und ihre Anpassung an diese Bedingungen exemplarisch dargestellt und auf Veränderungen während des Untersuchungszeitraumes eingegangen werden.

4. Ergebnisse und Diskussion einiger Arten

4.1 Die Fauna eines langsam fließenden Gewässers

Fundort A liegt inmitten des Schilfbestandes. Etwas oberhalb tritt Grundwasser aus und sickert auf breiter Front langsam ab. Das Wasser ist relativ kühl (maximal 20 °C) und sauerstoffreich (7-11 mg/l, 60-90% Sättigung). Im Winter reicht die Vereisung bei einer maximalen Wassertiefe von 5-10 cm bis in den Boden.

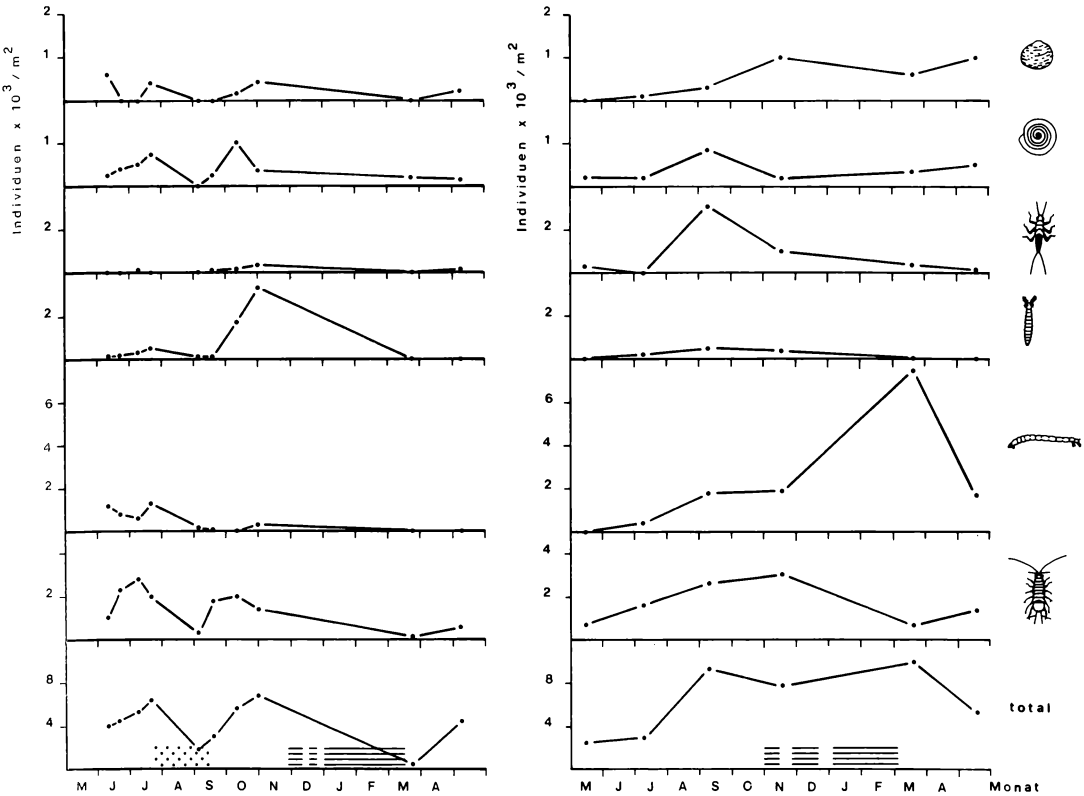
Neben den speziell an diesem FO zahlreichen Pisidien und Gastropoden *(Bathyomphalus contortus* L.) leben in den langsam fließenden Gewässern besonders Wasserasseln *(Asellus aquaticus* (L.)) und die Larven der Plecopteren, Chironomiden und z.T. der Psychodiden. Die Individuendichte der gesamten Fauna (Abb. 1) weist 1978/79 zwei scharfe Reduktionsphasen auf, die sommerliche Trockenperiode und den Winter. 1980 fehlt die Trockenphase (Abb. 2); im Vergleich zu 1978/79 liegt die Besiedlungsdichte vor allem der Plecopteren- und Chironomidenlarven höher. Dies gilt für alle untersuchten langsam fließenden Gewässer.

4.2 Kennzeichnende Arten

Psychodidenlarven sind in ihrem Vorkommen gebunden an organische Substanz, hohe Feuchtigkeit und an atmosphärische Luft zur Atmung; sie sind deshalb nur in feuchtem Boden oder sehr flachem Wasser lebensfähig, aber gleichzeitig unabhängig von den anaeroben Bedingungen in Boden und Wasser. Diese Lebensform, die den benötigten Sauerstoff nicht aus dem Wasser, sondern aus der Luft bezieht, stellt je nach FO bis zu 60% der Individuen (Jahresdurchschnitt) der hier besprochenen aquatischen Fauna. Weitere Beispiele sind etwa Culiciden- und Syrphidenlarven oder Dytisciden. Im flachen Wasser wird diese Lebensweise durch leichte Erreichbarkeit sowohl der Wasseroberfläche als auch des Nahrungssubstrats ermöglicht.

Die typische Psychodidenart des Moores ist *Tonnoiriella nigricauda* (TONN.). Große, gefiederte Flabellarfortsätze am Abdomenende halten die Larven rein mechanisch am Oberflächenhäutchen des Wassers; sie sind daher an nasse Standorte mit sehr geringer Wassertiefe oder auch Wasserfilmen angepaßt. Die Art ist bisher nur von einigen Stellen in England und Dänemark bekannt, neuerdings auch vom Oberrhein (Wagner, mitg.). Die charakteristischen Larven wurden hier im Moor zum ersten Mal gefunden. Möglicherweise handelt es sich um eine Art der ursprünglichen Flußauen.

Dies gilt offenbar auch für die Plecopterenlarven. Alleinige Art am FO A ist *Nemoura dubitans* MORTON; sie wird als Bewohner großer Flüsse angesehen. In Hessen handelt es sich um den einzigen heute bekannten Fundort. (Inzwischen wurde sie in entsprechenden Hochstaudenriedern wiederholt nachgewiesen; Zwick, mitg.). Ihr Vorkommen im Moor ist für Naturschutzbelange umso wichtiger, als gerade die limnische Fauna mit den Plecopterenarten der Flußunterläufe stark gefährdet ist. Niedermoore könnten darum ein wichtiges Refugium bilden, da sie normalerweise durch das im Vergleich zum Oberflächenwasser relativ wenig belastete Grundwasser gespeist werden.



Populationsdichten der wichtigsten Gruppen im Jahresverlauf.
Von oben: *Sphaeriidae, Gastropoda, Plecoptera, Psychodidae, Chironomidae, Asellus aquaticus,* Gesamtfauna.

Trocken- Vereisungsperiode

Abb. 1: Fundort A, 1978/79.

Abb. 2: Fundort A, 1980/81.

4.3 Die Fauna stehender Gewässer

Teilweise andere Lebensbedingungen herrschen an dem zweiten hier vorzustellenden Moorbereich, der sich in der ursprünglich sommertrockenen Seggenvegetation befindet. Von April 1978 an wurde im Rahmen der Pflegemaßnahmen der Wasserstand angehoben, der Pegel weitgehend konstant gehalten. Dies bedeutet die Unabhängigkeit von witterungsbedingten Wasserstandsschwankungen und damit eine grundsätzliche Änderung des Wasserregimes. Die Wasserhöhe erreicht an FO B 20-30 cm. Sommerlichen Temperaturen bis 30 °C steht die winterliche Vereisung gegenüber. Starker Sauerstoffmangel bis hin zu anaeroben Verhältnissen tritt vor allem in den Sommermonaten und im Winter unter Eis auf.

Im Anschluß an die Staumaßnahmen stellte sich im Hochsommer 1978 bei mindestens 5 cm Wasserführung eine starke Besiedlung durch Dipterenlarven *(Culicidae, Chironomidae, Dixidae)*, ferner durch Wasserasseln und Trichopterenlarven ein (Abb. 3). Wichtigste Prädatoren waren Dytiscidenlarven. 1980/81 bot sich ein ganz anderes Bild (Abb. 4). Die 1978 dominierenden Dipterenlarven waren nun bedeutungslos. Sehr auffällig war die starke Zunahme der vorher noch fast völlig fehlenden Hirudineen *(Helobdella stagnalis* L., *Glossosiphonia complanata* L., *Herpobdella octoculata* L.), die z.T. eine zweijährige Entwicklungsdauer zeigten.

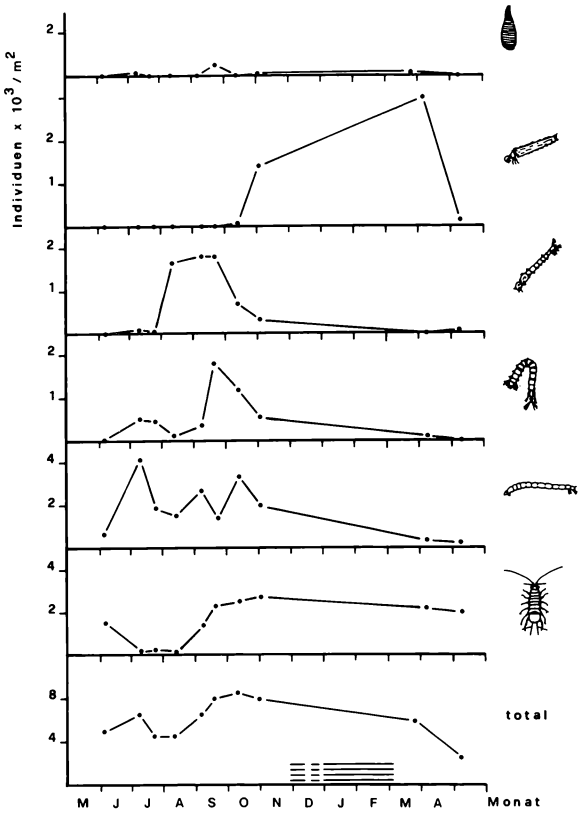


Abb. 3: Fundort B, 1978/79: Populationsdichten der wichtigsten Gruppen im Jahresverlauf.
Von oben: *Hirudinea, Trichoptera, Culicidae, Dixidae, Chironomidae, Asellus aquaticus,* Gesamtfauna.

Trocken- Vereisungsperiode

Austrocknende Gewässer hinterlassen neue Lebensräume für die semiterrestrische Fauna, die aus der Umgebung diese Flächen in hohen Individuendichten besiedeln. Reparaturarbeiten am Wehr ließen 1980 kurzfristig geeignete Habitate entstehen. Während z.B. Wasserasseln, Hirudineen und Turbellarien im Boden übersommerten, entfaltete sich an der Bodenoberfläche neben den sonst über dem Wasser in der dichten Vegetation lebenden terrestrischen Taxa *(Araneae, Staphylinidae, Carabidae* u.a.) eine reiche semiterrestrische Dipterenfauna. Stellvertretend hierfür ist in Abb. 4 die Abundanz der Chironomidenlarven im August eingetragen; ebenfalls hohe Abundanzen erreichten auch die Larven der *Psychodidae, Ceratopogonidae, Ephydridae, Sphaeroceridae* und *Tipulidae.*

4.4 Kennzeichnende Taxa periodischer Habitate

Das Problem, kurzlebige und schwankende Lebensräume zu besiedeln, läßt sich auf zwei Weisen lösen. Eine Möglichkeit wenden r-Strategen an, die entweder weitgehend euryök sein können - wie etwa *Culiseta annulata* SCHR. *(Culicidae)* - oder eher stenök besonders ephemere Gewässer besiedeln, dabei aber zusätzlich die moortypischen Belastungen, wie z.B. anaerobe Bedingungen, ertragen müssen. Hierzu gehört der an FO B häufige *Psectrotanypus varius* (FABR.) *(Chironomidae),* die FITTKAU (1962) als euryoxibionte, eurytherme und stenotope Art der Teiche und Tümpel charakterisiert. Als zweite Möglichkeit finden auch Spezialisten gute Bedingungen, deren Lebenslauf auf sommertrockene Gewässer eingerichtet ist. Die im Herbst auftretenden Trichopterenlarven bestehen fast ausschließlich aus der Art *Colpotaulius incisus* (CURTIS); sie gilt in Nordrhein-Westfalen als stark

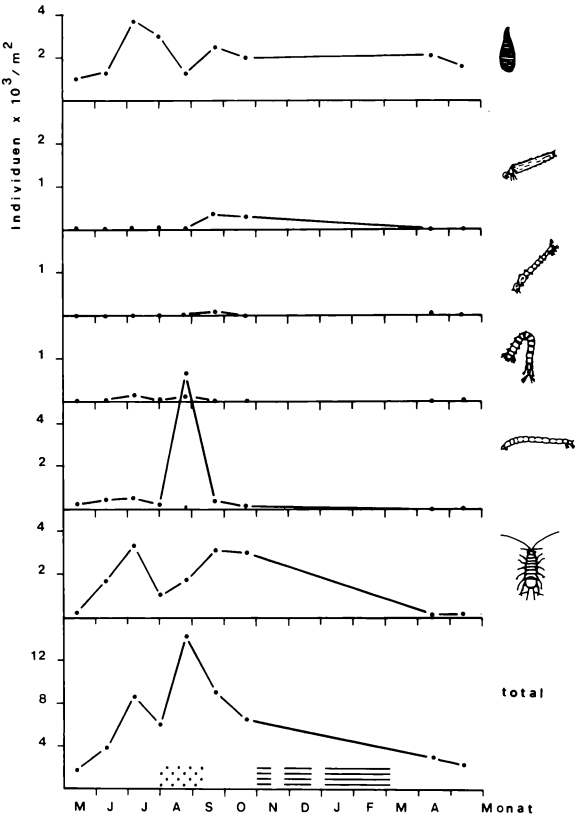


Abb. 4: Fundort B, 1980/81. Legende wie bei Abb. 3.

Trocken- Vereisungsperiode

gefährdet (WICHARD 1979). Die Imagines vieler Limnephilidenarten schlüpfen im Mai und legen nach einer photoperiodisch bedingten Diapause im Spätsommer und Herbst ihre Eier ab. Der normalerweise im Herbst wieder ansteigende Wasserspiegel gewährleistet Überflutung und Entwicklung der Larven (NOVAK, SEHNAL 1963; WICHARD 1978).

Die Besiedler instabiler Lebensräume in Form der feuchten Böden austrocknender Gewässer sind z.T. wiederum euryöke Arten, häufig semiterrestrische r-Strategen, z.T. aber auch spezielle Moor- und Sumpfarten, von denen einige aus dieser Region (ILLIES 1978) bisher nicht bekannt waren. Als Vertreter der Spezialisten sei noch einmal die Psychodide *Tonoiriella nigricauda* genannt, ebenso die aus Deutschland bisher nicht nachgewiesene *Liriope minuta* TONN. *(Ptychoptera, Nematocera)*. Parthenogenetische Vertreter der r-Strategen sind z.B. *Psychoda parthenogenetica* (TONN.) *(Psychodidae)* oder *Forcipomyia bipunctata* L. *(Ceratopogonidae)*.

5. Gesamtdiskussion

Das Moor ist gekennzeichnet durch eine intensive räumliche und zeitliche Durchdringung von aquatischer und terrestrischer Phase. Es wurde angestrebt, die Strukturen des Lebensraumes möglichst in ihren natürlichen Flächenanteilen zu erfassen. Die Genauigkeit der Abundanzangaben wird zwar durch Methodik und heterogene Verteilung der Tiere in diesem Lebensraum beeinträchtigt, die hier getroffenen Aussagen zu den Taxa und den Entwicklungstendenzen der Fauna bleiben davon aber unberührt.

Die in den beiden Moorbereichen 1978-1981 aufgetretenen Veränderungen sind sehr verschieden. An FO A (Abb. 1 und 2) handelt es sich offenbar um einen witterungsbedingten Effekt. Nach den trockenen Jahren 1975 und 1976 begann für die aquati-

sche Fauna eine Periode sich verbessernder Bedingungen mit feuchten und relativ kühlen Sommern. Die Niederschläge stiegen von 1978-1981 kontinuierlich, was sich 1980 im Ausbleiben der noch 1978 eingetretenen Sommertrockenheit ausdrückte (Niederschlag im Monatsdurchschnitt Mai - August: 1978, 60 mm; 1980, 75 mm). Eier und Larven erhielten damit bessere Überlebensbedingungen, die besonders den detritivoren Chironomiden und Plecopteren nützten. Auswirkungen der Wasserführung auf die Emergenzraten der Bachfauna fanden ILLIES (1974) und WAGNER (1980).

An FO B wurden die bisherigen terrestrischen/semiterrestrischen Sommerbedingungen anthropogen in tendenziell permanent aquatische umgewandelt. Diese neue Situation bewirkte zunächst noch einmal eine reiche Entfaltung limnischer r-Strategen und angepaßter Spezialisten. Vom 2. und 3. Jahr nach Anstau an dominierten eher euryöke Arten mit z.T. langlebigen Prädatoren, die nicht als typische Bewohner instabiler/periodischer Gewässer gelten können und keine schnellen Ausbreitungsmechanismen besitzen. So traten hier starke Verschiebungen innerhalb der Nahrungskette ein. Dabei müssen wir davon ausgehen, daß die Hirudineen zusätzlich einen erheblichen dezimierenden Einfluß auf die übrige Fauna ausüben. 1980/81 wurden überall im Moor hohe Chironomidenabundanzen gefunden; Hier am FO B, dem Ort der höchsten Hirudineendichte, fehlten sie fast völlig. Ähnliche Auswirkungen einer starken Zunahme der Hirudineen mit Reduktion der Beutedichte beschreibt DINEEN (1953). Durch die in vieler Hinsicht sinnvollen Staumaßnahmen kann so die Wirbellosenfauna nachteilig verändert werden. Auf die Gefährdung der natürlichen und bedeutsamen ephemeren Lebensgemeinschaften durch permanenten Stau verweisen auch DISTER et al. (1980) am Beispiel der Oberrheinauen.

Auffällig ist die geringe Bedeutung kiemenatmender Taxa besonders an FO B (Abb. 3 und 4). Im Gegensatz zu FO A fehlen hier Plecopteren, 1980/81 auch Pisidien; Gastropoden und Ephemeropteren mit der euryöken Art *Cloeon dipterum* L. erreichen nur geringe Abundanzen. Noch erstaunlicher ist das Fehlen der Odonatenlarven an allen Untersuchungsstellen. Entscheidend ist wohl der Sauerstoffmangel des Wassers und die daraus resultierenden übrigen chemischen Bedingungen. So fehlen hier Arten, die gemeinhin als Bewohner der Feuchtgebiete angesehen werden. Andererseits weist die Artenausstattung des Moores durch sonst seltene Taxa einen einzigartigen Charakter auf, der an eine relativ vollständige Reliktfauna aus den früheren Niedermooren denken läßt. Eine zu schnelle, schablonenhafte Beurteilung eines Feuchtgebietes sollte deshalb nicht vorgenommen werden.

Literatur

DINEEN C.F., 1953: An ecological study of a Minnesota pond. Am. Mid. Nat. 50: 349-376.

DISTER E., FRITZ H.-G., HEIMER W., 1980: Pflegepläne für hessische Naturschutzgebiete im Lichte ökologischer Forschung - Beispiele aus der Rheinaue. Verh. Ges. Ökol. 8: 119-127.

DROSTE M., NENTWIG W., VOGEL M., 1980: Lebensraum Niedermoor: Zustand und geplante Entwicklung. Ber. Akad. Naturschutz Landschaftspflege Laufen 4: 86-91.

DROSTE M., 1982: Ökologische Untersuchungen sehr flacher Gewässer eines Niedermoores. Diss. Univ. Marburg: 165 S.

FITTKAU E.J., 1962: Die Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). Die Tribus Anatopyniini, Macropelopiini und Pentaneurini. Abh. Larvalsyst. Insekten. Berlin (Akademie-Verl.): 453 S.

ILLIES J., 1974: Emergenzschwankungen - ein produktionsbiologisches Problem. Verh. Ges. Ökol. (Saarbrücken 1973): 131-142.

ILLIES J., 1978: Limnofauna Europaea. 2. Aufl. Stuttgart (Fischer): 532 S.

PEUS F., 1932: Die Tierwelt der Moore. Berlin (Bornträger): 259 S.

NOVAK K., SEHNAL F., 1963: The development cycle of some species of the genus Limnephilus (Trichoptera). Acta soc. entom. Cechosl. 60: 68-80.

WAGNER R., 1980: Lunzer Psychodiden (Diptera, Nematocera). Limnologica 12: 109-119.

WICHARD W., 1978: Die Köcherfliegen. Leipzig (Ziemsen): 63 S.

WICHARD W., 1979: Köcherfliegen. In: Rote Liste der in NRW gefährdeten Pflanzen und Tiere. Schriftenr. LA Ökol., Landschaftsentw. u. Forstplanung NRW 4: 65-67.

Adresse

Dr. M. Droste
Fachbereich Biologie Philipps-Univ.
K.-v.-Frisch-Straße

D-3550 Marburg

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Die rezente Chironomidenfauna eines abwasserbelasteten Sees (Tegeler See) in Berlin

Christian Frank

The influence of sewage-polluted inflows of Tegeler Lake on the recent chironomid fauna was investigated along four transects. Dominant species were *Glyptotendipes paripes* and *Dicrotendipes nervosus* in the litoral zone and *Chironomus plumosus* and *Procladius* spec. in the profundal. The lake would be classified as eutrophic-hypertrophic according to SAETHER (1979)

The influence of the inflows of Tegeler Fließ and Nordgraben could be shown at transect A in a decrease in species and individual numbers (fig. 2). The transects in the central part of the Lake displayed the highest species numbers and abundances. There is no effect of the hypolimnetic oxygen enrichment on the chironomid fauna. In 1981 and 1982 the artificial aeration forced a circulation of the waterbody during July/August (17.5 °C isothermie), which resulted in 28% increased phosphorus level.

Belüftung, Chironomidenlarven, Diversität, Eutrophierung, Gewässer (stehend).

1. Einführung

Der Tegeler See ist in den letzten 100 Jahren intensiven anthropogenen Eingriffen ausgesetzt gewesen. Er hat sich in dieser Zeit von einem oligo- bis mesotrophen See (SCHAKAU, FRANK 1983; PACHUR i. Vorb.) zu einem hypertrophen See entwickelt. Zur Charakterisierung dieser Entwicklung kann hingewiesen werden z.B. auf den Rückgang der Sichttiefe von 10 m (um 1850) bis auf 0.85 m in der Gegenwart (Tab. 1), auf die Abnahme und das Aussterben empfindlicher Arten wie z.B. Characeen und Teichfaden (*Zannichellia palustris* L.) (SCHMIDT 1974) sowie auf die Reduzierung der Tauchblattbestände und des Schilfs (SUKOPP et al. 1975). Ursachen dafür sind Abwässer, die seit 1882 über Rieselfeldabflüsse in das Tegeler Fließ und damit in den Tegeler See gelangten. Der Anschluß des Nordgrabens an den Tegeler See 1952 zerstörte, was noch an Unterwasservegetation vorhanden war und bewirkte seit 1953 mit seinen Nährstofffrachten (Mittel der Sommerhalbjahre 1966/75 1.98 t/d Gesamtstickstoff, 1.01 t/d PO_4-P; KLOOS 1978) Blaualgenblüten. Einen Überblick über die Nährstoffsituation gibt Tab. 2. Die aus der Nährstoffbelastung resultierenden Algenblüten führten zu einer verstärkten Faulschlamm- (> 5 mm/a) und H_2S-Bildung während der Stagnationsperioden. Beschwerden der Anlieger über Geruchsbelästigungen und Fischsterben führten dazu, daß vom Senat 1979 probeweise an drei Stellen des Hypolimnions eine O_2-Belüftungsanlage (Atlas Copco, Schweden) eingebracht wurde. Von Dezember 1980 an wurde die Anlage auf 15 Geräte erweitert. Der See soll auf diese Weise vor dem 'Umkippen' geschützt werden, bis die Phosphateliminierungsanlage 1985 ihren Betrieb aufnimmt.

Tab. 1: Sichttiefen im Tegeler See 1850 - 1981. (* Sommermittel).

Jahr	1850	1945	1957*	1963*	1968*	1981*
M	10	4.0	1.7	1.1	0.85	0.85

Eine Untersuchung der Bodenfauna des Tegeler Sees sollte Aufschluß über die Auswirkungen der Abwasserbelastungen sowie über die Wirksamkeit der hypolimnischen Belüftung geben. Mit Hilfe von Indikatororganismen sollte versucht werden, den trophischen Zustand des Sees zu charakterisieren. Chironomiden sind zu diesem Zweck als Indikatororganismen gut geeignet (SAETHER 1979). Sie zeigen außerdem eine sauerstoffabhängige Tiefenverteilung (NEUBERT, FRANK 1980). Die Auswirkungen der abwasserbelasteten Zuflüsse auf die Deformationshäufigkeit des Mentums der Chironomidenlarven sind bei FRANK (1983) beschrieben.

2. Das Untersuchungsgebiet

Der Tegeler See in Berlin (-West) (Abb. 1) ist mit 408 ha Fläche, 32 Mill. m³ Volumen, einer durchschnittlichen Tiefe von 8 m und einer maximalen Tiefe von 16 m das wichtigste Gewässer im Erholungsgebiet des Berliner Nordens und ein unentbehrliches Reservoir zur Trinkwassergewinnung durch Uferfiltration und Grundwasseranreicherung; er deckt 30% des Berliner Trinkwasserbedarfs. Hauptzuflüsse sind das Tegeler Fließ mit 24 Mill. m³/a und der Nordgraben mit 46 Mill. m³/a . Hinzu kommen etwa 110 kleinere Einläufe häuslicher und gewerblicher Kläranlagen sowie die Oberflächenwässer ausgedehnter Bereiche des Bezirks, die auf etwa 6.5 Mill. m³/a geschätzt werden (EWERS, SCHULZ 1982). Wegen der multifunktionalen Nutzung des Sees sollen entsprechende Schutzmaßnahmen - seit 1981 hypolimnische Sauerstoffanreicherung und ab 1985 Entphosphatisierung der Zuflüsse - die Gewässergüte verbessern.

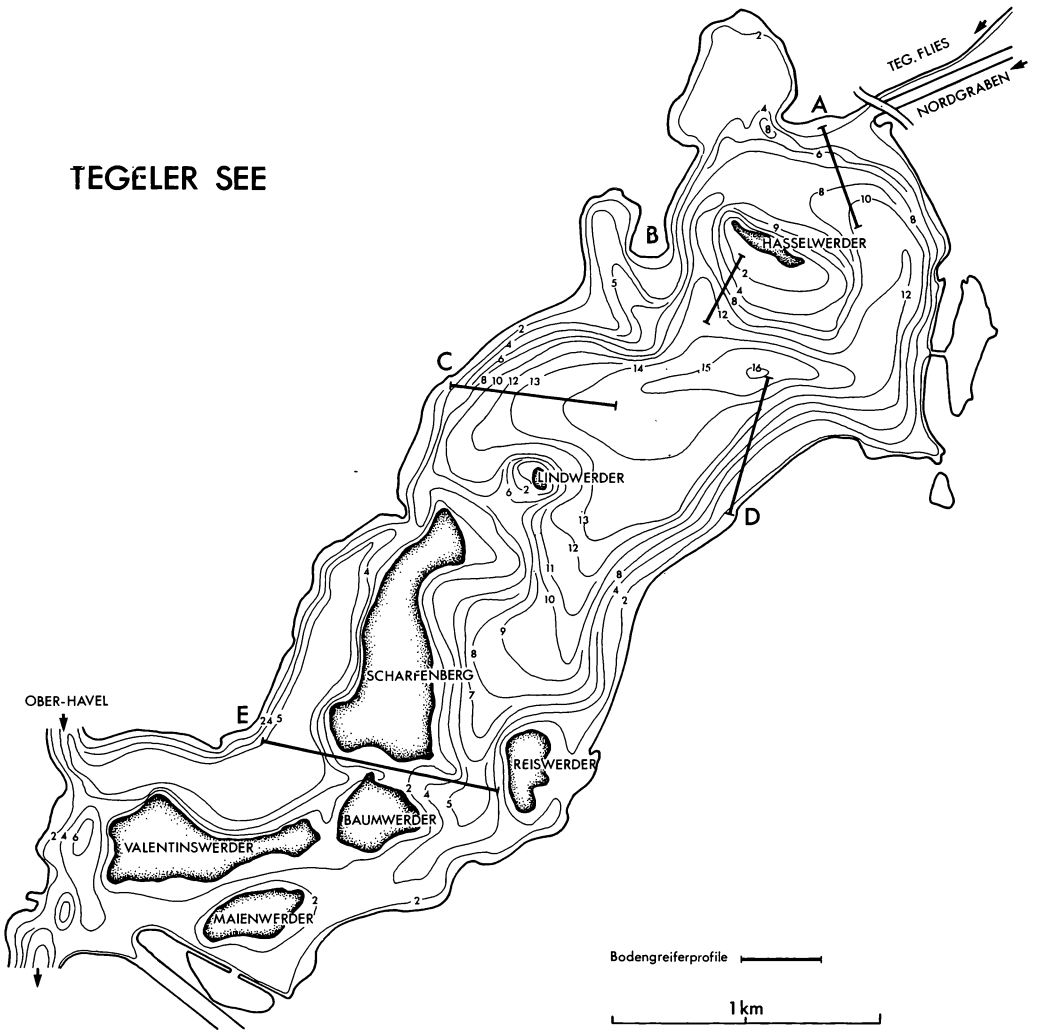


Abb. 1: Tegeler See mit Lage der Profile.

3. Methoden

Im Rahmen einer Voruntersuchung wurden 11 Profile untersucht, von denen vier für die Hauptstudie als repräsentativ ausgewählt wurden. Die Lage der Profile war so gewählt, daß sie sowohl den Einfluß der verschiedenen Zuflüsse als auch die Wirkungen der hypolimnischen Belüftung erkennen lassen müßten. Profil A in der Nähe der Einmündung des Tegeler Fließes und des Nordgrabens ist am stärksten von Abwasser beeinflußt. Die Profile B, C, D liegen auf Grund der Entfernung vom Zufluß des Tegeler Fließes und des Nordgrabens und der Nähe zur 'reineren' Oberhavel in einem Bereich abgeschwächter Abwasserbelastung. Die Proben wurden, beginnend im Herbst 1980, jeweils im Frühjahr, Sommer und Herbst bis Herbst 1981 mit einem Van Veen Bodengreifer (0.1 m^2) entnommen und anschließend mit Sieben der Maschenweite 1 mm aussortiert. Durch den Verlust der Junglarven sind die Abundanzen nur Minimalwerte. MAITLAND et al. (1972) fanden eine Unterbestimmung von 2.7% bei einer Maschenweite von 0.5 mm.

Die Proben wurden in 2 m-Tiefenstufen entnommen, beginnend bei 2 m. Die Tiefenstufen von 2-6 m wurden zum Litoral, jene von 8-12 m zum Profundal gerechnet. Die limnochemischen Daten wurden von der Abt. Wasserwesen beim Senator für Bau- und Wohnungswesen übernommen. Die Berechnung der Diversität (Mannigfaltigkeitsindex) erfolgte nach der Formel

$$H_s = \sum_{i=1}^{S} p_i \log p_i \quad \text{(Shannon-Weaver aus MÜHLENBERG 1976)}$$

und Evenness $E = \frac{H_s}{L_n S}$

4. Ergebnisse

In den Sedimentproben des Tegeler Sees wurden folgende Arten gefunden:

Tab. 2: Artenliste der Chironomiden des Tegeler Sees.

Tanypodinae	*Procladius* spec.
Prodiamesinae	*Prodiamesa olivacea* MG.
Chironominae	
Chironomini	*Chironomus plumosus* L.
	Crypotchironomus spec.
	Dicrotendipes nervosus STAEG.
	Endochironomus spec.
	Glyptotendipes paripes EDW.
	Microtendipes spec.
	Polypedilum nubeculosum MG.
	Stictochironomus spec.
Tanytarsini	*Tanytarsus gregarinus* K.

Im Litoral dominieren *Glyptotendipes paripes* (33-66%) und *Dicrotendipes nervosus* (5-15%). Im Profundal dominieren wechselweise Larven der Art *Chironomus plumosus* (20-100%) und *Procladius* spec. (1-100%).

Die Abundanzen aller Chironomidenlarven im Jahresverlauf spiegeln die spezifischen Entwicklungszyklen wider. Emergenzmaxima im Juni und September führen zu niedrigen Abundanzen im August und Anfang Oktober. Die Abundanzen nehmen in allen Profilen zur Tiefe hin ab (Abb. 2). Die Maxima liegen im Litoral zwischen 2 und 4 m und erreichen durchschnittlich bis zu 5500 Ind./m^2. Im Profundal werden maximal 1500 Ind./m^2 erreicht.

Die durch die Insel Hasselwerder stärker geschützten Profile B und D zeigen mit durchschnittlich 2300 Ind./m^2 bzw. 1800 Ind./m^2 gegenüber Profil C mit 870 Ind./m^2 und dem am stärksten mit Abwasser belasteten Profil A mit 530 Ind./m^2 bis zu 4.3 mal höhere Werte. Im Durchschnitt ist die Abundanz an der Probenstelle A signifikant verschieden von B, C, D ($P < 0.01$).

Die Diversität nach Shannon-Weaver und die Evenness wurden zur Bewertung von Veränderungen in den Chironomidengesellschaften der Profile A-D herangezogen.

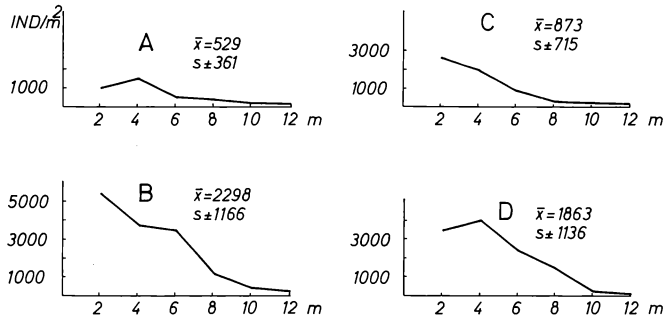


Abb. 2: Durchschnittliche Abundanz der Chironomiden-Larven an den Profilen (1979-1981).
Mittelwerte und Streuung über alle Tiefen und Proben.

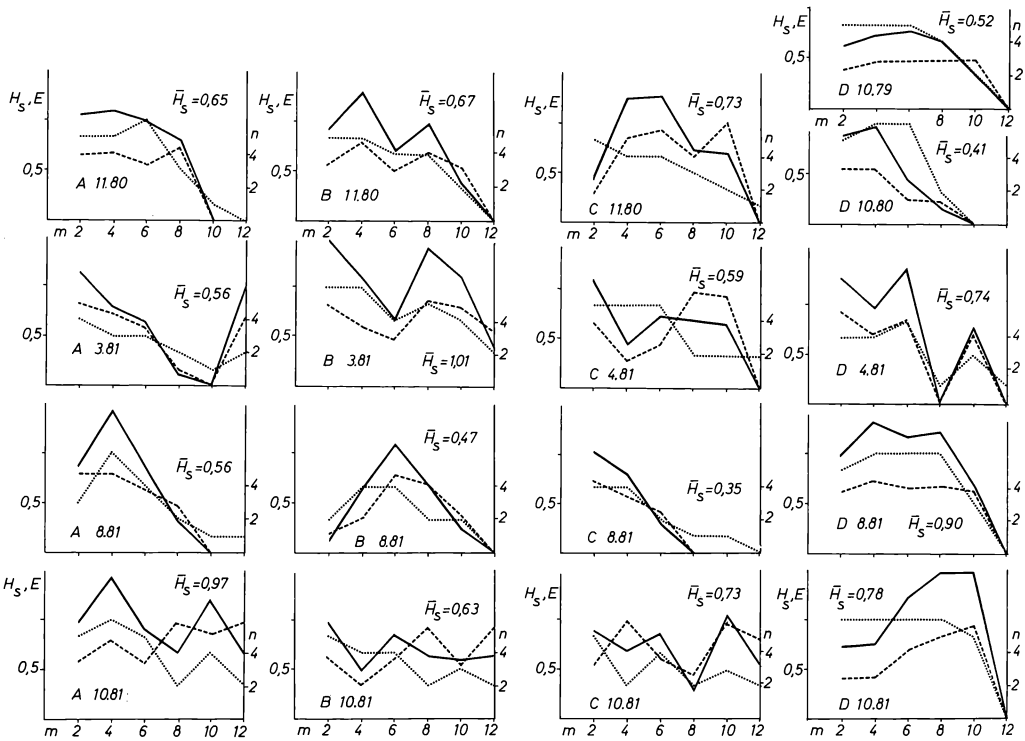


Abb. 3: Diversität H_S ——— , Evenness E ----- und Artenzahl n ····· an den Profilen im Tegeler See.

Abb. 3 zeigt, daß die Diversität sich von 1979 zu 1981 geringfügig erhöht hat, diese Zunahme aber nicht signifikant ist. Hohen Diversitätswerten liegen in den Proben hohe Evennesswerte, d.h. eine gleichmäßige Verteilung der Individuen auf wenige Arten, zugrunde. An den Profilen B und D ist der negative Einfluß des Nordgrabens und des Tegeler Fließes auf den See verringert. Die H_S-Werte und Individuenzahlen sind hier am größten.

Der Einfluß der Oberhavel mit besserer Wasserqualität ist im Untersuchungsgebiet gering. Die Auswirkungen des Strandbades Tegel in der Nähe des Profiles C scheinen für die Besiedlung durch Chironomiden wichtiger zu sein. Die gerin-

geren Werte von H_S und Individuenzahl sowie die Tiefenbesiedlung unterstützen diese Aussage. Hohe Diversitätswerte auf Grund hoher Artenzahlen mit unterschiedlicher Individuenzahl sind in den Proben aus dem Tegeler See nicht zu finden. In einem stark mit Abwässern belasteten Kanal (KOEHN 1982) und in einem mit Pestiziden belasteten Teich (ROSENBERG 1974) wurden ebenfalls H_S-Werte in der gleichen Größenordnung wie im Tegeler See beobachtet.

Vergleicht man die Profile auf der Basis der Zusammensetzung der profundalen Chironomidenfauna auf einer 15stufigen Trophieskala (SAETHER 1979), so ergibt sich folgendes Bild:

Profil A 1980 Stufe 14, Tendenz zu Stufe 12 Ende 1981
" B gleichbleibend Stufe 14
" C 1980 Stufe 12, Tendenz zu Stufe 14 Ende 1981
" D 1979 Stufe 12, Tendenz zu Stufe 14 1980 bzw. Stufe 12 ab Sommer 1981.

Diese Unterschiede sind gering und können durch Änderungen in der Phytoplanktonzusammensetzung bedingt sein. MAITLAND u. HUDSPITH (1974) berichten von dramatischen Veränderungen im Zoobenthos von Loch Leven während einer Untersuchungsperiode von drei Jahren, in der das System als stabil angenommen wurde; Änderungen der Algenbiozönose und das Freßverhalten der Chironomidenlarven werden als Ursachen angesehen. Die Sonnenscheindauer, nach SCHRÖDER u. SCHRÖDER (1978) ein wichtiger Faktor für die Primärproduktion (Faktor Aufbau), variiert im Untersuchungszeitraum zwischen 85-92% des langjährigen Mittels, so daß sich für den Parameter 'Aufbau' im Tegeler See Abweichungen bis zu 13% ergeben. Die wichtigen Nährstoffkomponenten der Algen, anorganischer Stickstoff und Phosphor nehmen 1981 im Durchschnitt um 34 bzw. 37% zu (Tab. 3). Mögliche Änderungen der Phytoplanktonbiozönose, die aber nicht mituntersucht wurden, könnten somit die Zusammensetzung des Benthos beeinflußt haben. Expertenbefragungen zum Gütezustand des Tegeler Sees (EWERS, SCHULZ 1982) ergaben bei der Beurteilung Schwankungen von Güteklasse III - IV bis schlechter als IV.

Tab. 3: Gesamt-N (anorganisch) und PO_4-P im Nordgraben, Tegeler Fließ und Tegeler See (Jahresmittelwerte).
[1] SCHMIDT 1974;
[2] Senator für Bau- u. Wohnungswesen, Berlin.

	Jahr	Gesamt-N mg/l	PO_4-P mg/l	BSB_1 mg/l
Nordgraben	1968[1]	21	5.6	
	1979[2]	18.25	3.5	3
	1980[2]	17.9	3.3	3.3
	1981[2]	17	2.8	2.8
Tegeler Fließ	1968	7.0	2.4	
	1979	5.3	1.0	3.2
	1980	4.1	1.0	2.22
	1981	4.3	1.2	1.25
Tegeler See	1968	6.0	1.7	
	1979	3.3	1.1	2.5
	1980	3.2	0.8	2.2
	1981	4.3	1.1	1.6

Die 1980 probeweise eingesetzte Tiefenwasserbelüftung bewirkte, daß keine starken H_2S-Bildungen auftraten, da ungefähr 4.5 t O_2/d dem See zugeführt wurden (Abb. 4). Die Belüftung bewirkte keine zusätzliche Besiedlung der Tiefenzone des Sees. Der Esromsee in Dänemark zeigt bei vergleichbaren Sauerstoffgehalten eine dichte Besiedlung des Profundals durch *Chironomus anthracinus* (JONASSON 1972).

1981 und 1982 kam es auf Grund der Belüftung im Juli zu einer Zwangszirkulation, da die Luft nicht auf die Temperatur des Hypolimnions gekühlt wurde (Isothermie bei 17.5 °C [Bau- u. Wohnungswesen, KLOOS pers. Mitt.]). Der PO_4-P stieg dadurch um 28% im August an. In anderen Seen mit künstlicher Belüftung (HICKEL 1978; TOETZ 1981; STEINBERG, SCHRIMPF 1982) bewirkte die Volldurchmischung Veränderungen im Phytoplankton: Die dominierenden Blaualgen wurden durch Grünalgen verdrängt. Im Tegeler See wurden im Sommer 1981 intensive Blaualgenblüten beobachtet, eine Veränderung zu einer von Grünalgen dominierten Phytoplanktonbiozönose konnte nicht beobachtet werden (Senator Bau- u. Wohnungswesen).

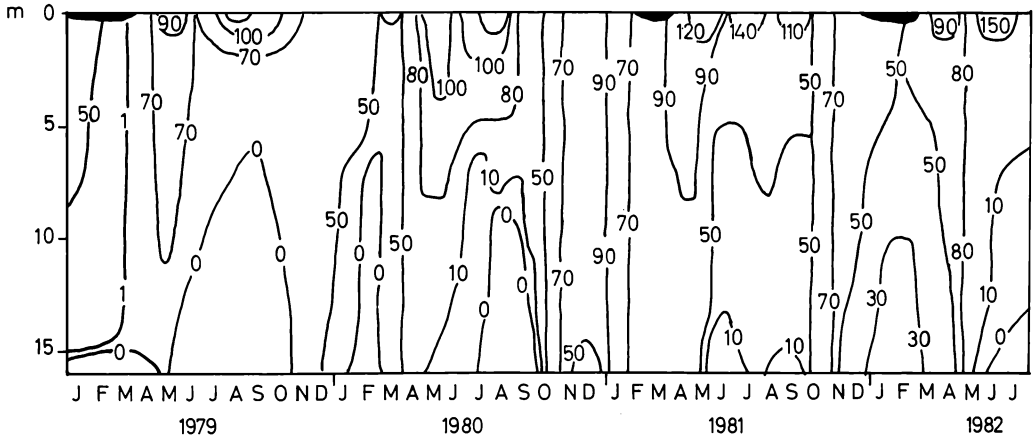


Abb. 4: Sauerstoff-Isoplethen des Tegeler Sees (% Sauerstoffsättigung).

Tab. 4: Vorkommen der Larven von *Chaoborus flavicans* und *Chironomus* im Profundal des Tegeler Sees (ab 8 m).
- keine Proben, + *Chaoborus flavicans*, * *C. plumosus*.

Profil	A	B	C	D
Datum				
10.79	-	-	-	*
10.80	*	*	*	+*
4.81	+*	*	*	*
8.81	*	*	+*	*
10.81	*	+*	+*	+*

Lediglich die im See immer vorhandenen Larven der Büschelmücke *Chaoborus flavicans* sind seit 1980 vereinzelt und seit 1981/82 massenhaft im Hypolimnion zu finden (Tab. 4). Da diese Larven H_2S-Konzentrationen bis 15 mg/l ertragen können, ist ihr Auftreten als Bewertungskriterium für eine Verbesserung fragwürdig.

Die Untersuchung wurde durch die Mithilfe des Fischereiamtes Berlin (Frau Sigele, Auszählen der Chironomidenlarven) und des Wasserlabors der Landesanstalt für Lebensmittel, Arzneimittel und gerichtliche Chemie sowie finanziell im Rahmen des Forschungsprojektschwerpunktes 'Interdisziplinäre ökologische Untersuchungen an Berliner Landschaften' gefördert.

Literatur

EWERS H.-J. SCHULZ W., 1982: Die monetären Nutzen gewässergüteverbessernder Maßnahmen. [Forschungsbericht 101 03 037/2 Umweltbundesamt - FB 82-041]. Berlin (Schmidt).

FRANK C., 1983: Beeinflussung von Chironomidenlarven durch Umweltchemikalien und ihre Eignung als Belastungs- und Trophieindikatoren. Verh. Dt. Zool. Ges. 1983: 143-146. Stuttgart (Fischer).

HICKEL B., 1978: Phytoplankton-Sukzessionen im Grebiner See während einer künstlichen Belüftung des Hypolimnions. Arch. Hydrobiol. 82: 216-230.

JONASSON P.M., 1972: Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Esrom. Oikos Suppl. 14: 1-148.

KLOOS R., 1978: Die Berliner Gewässer-Wassermenge, Wassergüte. Bes. Mitt. z. Gewässerkundl. Jahresber. des Landes Berlin (Senator f. Bau- u. Wohnungswesen).

KOEHN T., 1982: Zur Ökologie des Makrobenthos des Teltowkanals unter den Einflüssen von Kraftwerksabwärme und Gewässerverschmutzung, mit besonderer Berücksichtigung der Chironomiden. Diplomarbeit Freie Univ. Berlin.

MAITLAND P.S., CHARLES W.N., MORGAN N.C., EAST K., GRAY M.C., 1972: Preliminary research on the production of Chironomidae in Loch Leven, Scotland. In: (Ed. KAJAK Z., HILLBRICHT-ILKOWSKA A.): Productivity problems of freshwaters. Warszawa [Pol. Sci. Publ.]: 795-812.

MAITLAND P.S., HUDSPITH P.M.G., 1974: The zoobenthos of Loch Leven, Kinross, and estimates of its production in the sandy littoral area during 1970 and 1971. Proc. R. Soc. Edinb. (B) 74: 219-239.

MÜHLENBERG M., 1976: Freilandökologie. Heidelberg (Quelle & Meyer): 214 S.

NEUBERT I., FRANK C., 1980: Response of chironomid fauna after autumn overturn in an eutrophic lake. In: (Ed. MURRAY D.A.): Chironomidae. Oxford (Pergamon Press): 283-290.

ROSENBERG D.M., 1974: The use of Chironomidae as indicators of macroinvertebrate diversity in a study of pesticide pollution. Ent. Tidskr. 95 Suppl.: 212-215.

SAETHER O.A., 1979: Chironomid communities as water quality indicator. Holarct. ecol. 2: 65-74.

SCHAKAU B., FRANK C., 1983: Die Entwicklung der Chironomidenfauna (Dipt.) des Tegeler Sees im Spät- und Postglazial. Verh. Ges. Ökol. 12: 375-382.

SCHMIDT E., 1974: Ökosystem See. Heidelberg (Quelle & Meyer).

SCHRÖDER R., SCHRÖDER H., 1978: Ein Versuch zur Quantifizierung des Trophiegrades von Seen. Arch. Hydrobiol. 82: 240-262.

STEINBERG C., SCHRIMPF A., 1982: Auswirkungen einer künstlichen Volldurchmischung auf das Geschehen im Fischkaltersee. Beitr. Limnol. bayerischer Seen [München (Bayerisches LA Wasserwirtschaft)] 1: 7-54.

SUKOPP H., HARKSTEIN B., TREPL L., 1975: Röhrichte unter intensivem Großstadteinfluß. Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl. 34: 371-385.

TOETZ D.W., 1981: Effects of whole lake mixing on water quality and phytoplankton. Water Res. 15: 1205-1250.

Adresse

Dr. Christian Frank
Institut für Tierphysiologie
und Angewandte Zoologie FU
Haderslebener Str. 9

D-1000 Berlin 41

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Die Entwicklung der Chironomiden-Fauna (Diptera) des Tegeler Sees im Spät- und Postglazial

Barbara Schakau und Christian Frank

The subfossil remains of chironomid larvae from a 29 m long sediment core were determined. The subfossil chironomid-fauna showed no greater qualitativ changes in their composition during the late- und postglazial time. Larvae of the tribi *Tanytarsini* and *Chironomini* dominated in relation 2.6 : 1. Profundal indicator species *(Micropsectra* sp., *Tanytarsus lugens*-gr., *Heterotrissocladius* sp., *Stictochironomus* sp.*)* gave prove of oligo- to mesotrophic conditions during the developmental history of the lake.

Numerous head capsules of *Cladotanytarsus*-larvae deriving from the litoral zone point to a light eutrophication of the litoral zone since the subboreal.

Chironomidenlarven, Gewässer (stehend), Oligotrophie, Paläolimnologie, Postglazial, Seenentwicklung, Seentypologie, Spätglazial.

1. Einführung

Für die Interpretation der Entwicklung eines Sees wird die Untersuchung von Mikrofossilien aus den Seesedimenten benutzt. Wie schon bei FREY (1964), STAHL (1969) und HOFMANN (1971a, 1978) beschrieben, liefert diese Methode nicht nur Hinweise auf Ökologie und Ausbreitungsgeschichte der Arten, sondern auch auf Veränderungen des Biotops während der Seegeschichte.

Einen großen Teil der fossilen Überreste von Insekten in Seesedimenten stellen die larvalen Kopfkapseln von Chironomiden. Die profundale Chironomiden-Fauna eines Sees kann als Indikator für seine Trophiestufe benutzt werden. Da bestimmte Arten eine spezifische Toleranz in bezug auf O_2-Gehalt, Nahrung und Temperatur haben, reagieren sie auf Veränderungen des Biotops. Die vertikale Verteilung der Chironomiden-Fauna eines Sedimentkernes gibt also Hinweise auf die Wechsel der Produktivität im Verlauf der Seegeschichte.

Die zuerst von THIENEMANN (1913) konzipierte bodenfaunistische Seetypisierung, die von BRUNDIN (1956) und SAETHER (1979, 1980) weiterentwickelt wurde, ist in dieser Arbeit als Grundlage für die Interpretation von Ergebnissen verwandt worden, die an einem 29 Meter langen Bohrkern aus dem Tegeler See (Berlin) gewonnen wurden. Da von diesem Kern Untersuchungen zur Sedimentologie (PACHUR, in Vorb.), zur subfossilen Diatomeen-Fauna (BERTZEN, in Vorb.) und zur Pollenführung (BRANDE, in Vorb.) gemacht wurden, außerdem die rezente Chironomiden-Fauna des Tegeler Sees untersucht wurde (FRANK 1984), können die trophischen Veränderungen des Sees von verschiedenen Aspekten aus diskutiert werden.

2. Der Tegeler See und seine Sedimente

Der Tegeler See ist einer der großen Märkischen Flußseen (Wasserfläche 408 ha, Volumen 32 Mill. m^2). Sein Seebecken gehört zu der während des Weichselglazials im Berliner Urstromtal angelegten Schmelzwasserrinne. Tiefere Teile des Seebeckens können auch als Folge von Toteis entstanden sein. Die Bohrungen an der tiefsten Stelle des Tegeler Sees erbrachten eine Sedimentmächtigkeit von 29 Metern. Die limnische Sedimentation setzte der Pollenanalyse zufolge in der Allerödzeit mit geschichteten Kalkmudden ein. Im Laufe des Holozäns wuchs die Sedimentationsrate exponentiell. Die im wesentlichen vorhandenen ungeschichteten Kalkmudden reichten bis zu den obersten 2 Metern des Sedimentkernes (PACHUR, mdl. Mitt.).

3. Datierung

Die Pollenanalyse des Sedimentkernes des Tegeler Sees wurde von BRANDE (1978/79, in Vorb.) durchgeführt. Die waldgeschichtlichen Abschnitte wurden nach FIRBAS (1949) bestimmt. Die im Sedimentkern enthaltenen waldgeschichtlichen Abschnitte umfassen einen Zeitraum vom Alleröd-Interstadial (II) bis zum Subatlantikum (IX/X). Von den beiden obersten Metern des Kerns

liegen keine pollenanalytischen Untersuchungen vor, da das Sediment durch die Munitionssuche nach dem zweiten Weltkrieg zu sehr gestört und bohrtechnisch nicht einwandfrei war. Dadurch konnte die Grenze zwischen den Abschnitten IX und X nicht bestimmt werden. Die Darstellung der Entwicklung des Tegeler Sees reicht in dieser Arbeit nicht bis zur unmittelbaren Gegenwart; es fehlen die letzten 200-400 Jahre.

4. Material und Methode

Der Sedimentkern des Tegeler Sees wurde unter der Leitung von PACHUR (Geomorpholog. Labor FU Berlin) mit dem Livingstone-Bohrgerät gezogen. Die Untersuchungen zur Sedimentologie wurden von PACHUR (in Vorb., vgl. PACHUR, HABERLAND 1977) durchgeführt. Die Wassertiefe betrug 16 m, was der Maximaltiefe des Tegeler Sees entspricht. Aus dem Kern wurden in unregelmäßigen Abständen (0.2 - 1 m) je nach Länge der waldgeschichtlichen Abschnitte 63 Einzelproben entnommen. Die Aufbereitung der Proben von je 1 ml Sediment erfolgte nach der leicht veränderten Methode von HOFMANN (1971a). Die Chironomiden-Kopfkapseln wurden mit der Ventralseite nach oben in Polyvinyl-Lactophenol eingebettet.

5. Taxonomie

Bei der taxonomischen Bearbeitung der subfossilen Larvenkopfkapseln von Chironomiden treten Schwierigkeiten auf: Das subfossile Material bietet nur einen Teil der larvalen Merkmalsträger. Man findet kaum vollständig erhaltene Kopfkapseln. Durch die manchmal erhebliche Beschädigung blieben bei vielen Kopfkapseln nur das Mentum und die Paralabialplatten als hauptsächliche Bestimmungsmerkmale. So konnte in den meisten Fällen nur bis zur Gattung bestimmt werden.

Trotz der nicht bis zur Art durchführbaren Differenzierung ist eine Interpretation im Sinne der Problemstellung möglich. FITTKAU (1968) schreibt: "Erweist es sich, daß, wie bei den Tanypodinen, auch in den anderen Unterfamilien die Chironomiden-Gattungen sowohl morphologische als auch weitgehend ökologische Einheiten darstellen - die bisherigen Beobachtungen sprechen in vielen Fällen dafür - , so mag es dem Ökologen meist genügen, zu wissen, welche Gattungen in einem Biotop vertreten sind, um ihn zu charakterisieren."

In dem speziellen Fall von *Lauterbornia coracina* und dem Taxon *Micropsectra* im Tegeler See konnte keine endgültige Unterscheidung vorgenommen werden, weil entsprechendes Vergleichsmaterial fehlte. Verschiedene *Micropsectra*-Arten sind genau wie *Lauterbornia coracina* Profundalbewohner oligotropher Seen; deshalb ist in dieser Arbeit die Art *Lauterbornia coracina* in dem Taxon *Micropsectra* mit dargestellt (HOFMANN 1978; SAETHER 1980).

Bei der Gattung *Chironomus* ist bei den subfossilen Kopfkapseln bis jetzt noch keine vollständige Unterteilung in die *Chironomus anthracinus*-Gruppe und die *Chironomus plumosus*-Gruppe vorgenommen worden. Da die Vertreter der beiden Gruppen unterschiedliche ökologische Ansprüche haben (SAETHER 1979, 1980), wird diese Gattung bei der Interpretation nicht berücksichtigt. Hinsichtlich der taxonomischen Beurteilung des subfossilen Materials wurde besonders auf eine Arbeit von HOFMANN (1971b) Bezug genommen. Hilfe zur Identifikation der larvalen Kopfkapseln lieferten auch BRYCE (1960), BRYCE u. HOBART (1972), MASON (1973) sowie OLIVER et al. (1978). Bis dahin vernachlässigte Merkmale des Larvenkopfes sind bei MOZLEY (1979) erläutert.

6. Ergebnisse

Die Gesamtzahl der gefundenen Kopfkapseln beträgt 820 Exemplare, mit einer mittleren Abundanz von 13 Ex./ml. Abb. 1a zeigt, daß die vertikale Verteilung der Kopfkapseln in den Sedimentschichten nicht gleichmäßig ist, sondern pro Volumeneinheit stark schwankt. Maxima treten in der Jüngeren Dryaszeit (III) (46 Ex./ml) und im Subatlantikum (IX) (53 Ex./ml) auf.

Bei der Interpretation der Ergebnisse soll auf die waldgeschichtlichen Abschnitte Bezug genommen werden. Dazu wurde die mittlere Fossiliendichte (Ex./ml) je waldgeschichtlicher Abschnitt ermittelt (Abb. 1b). Die Durchschnittswerte wurden aus einer unterschiedlichen, von der Sedimentmächtigkeit der Abschnitte abhängigen Zahl von Einzelproben berechnet. Dabei ist zu beachten, daß der Mittelwert von einer stark abweichenden Probe beeinflußt werden kann. Schon in den Sedimentschichten der Jüngeren Dryaszeit (III) erreicht die Fossiliendichte einen maximalen Wert (19 Ex./ml). Zu Beginn des Postglazials, im Präboreal (IV), sinkt die Fossiliendichte auf ihren niedrigsten Wert (4 Ex./ml). Sie steigt im Boreal (V) und Atlantikum (VI u. VII) wieder an und erreicht im Subboreal (VIII) und Subatlantikum (IX) ein zweites Maximum.

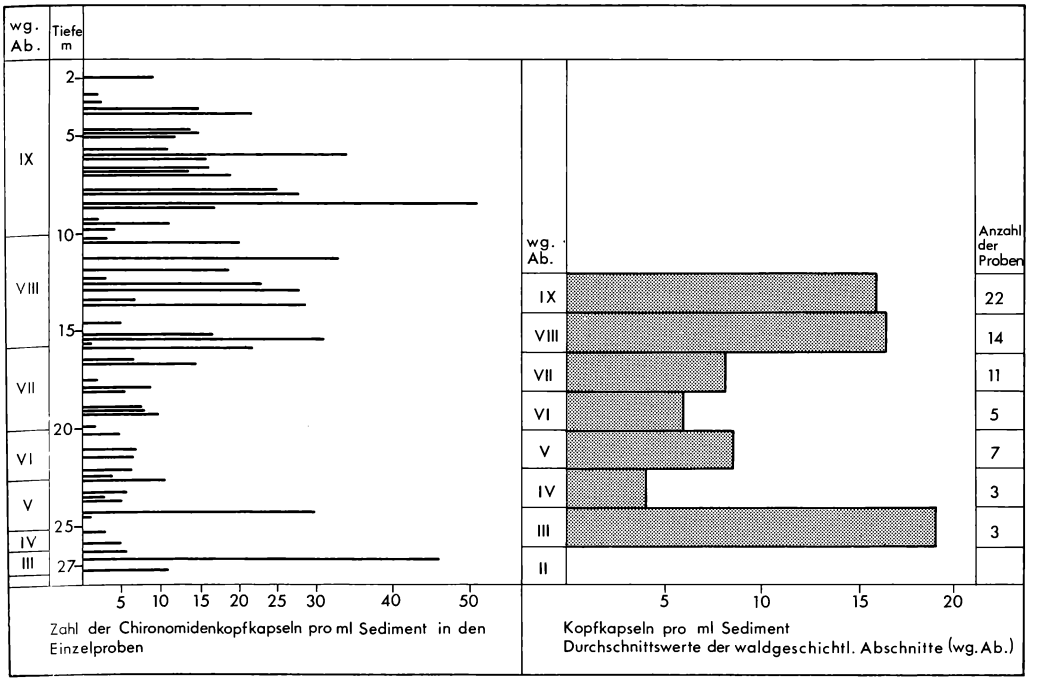


Abb. 1a, b: Abundanz der Chironomiden des Tegeler Sees im Spät- und Postglazial.

6.1 Die Chironomiden-Subfamilien

Die Abundanz der Chironomiden-Subfamilien ist in Abb. 2 dargestellt. Ein Vergleich der Fossiliendichten der Unterfamilien der Chironomiden - *Tanypodinae, Orthocladiinae, Chironominae (Tanytarsini* und *Chironomini)* - zeigt, daß die verschiedenen Maxima in der Fossiliendichte der Gesamtzahl der Chironomiden sich bei den einzelnen Unterfamilien in fast gleicher Höhe wiederholen. Alle drei Unterfamilien kommen schon in der Jüngeren Dryaszeit in sehr hohen Mengen vor und gehen im Präboreal stark zurück. Im Boreal steigt die Fossiliendichte an, fällt im Atlantikum leicht zurück und erreicht einen Maximalwert im Subboreal und Subatlantikum.

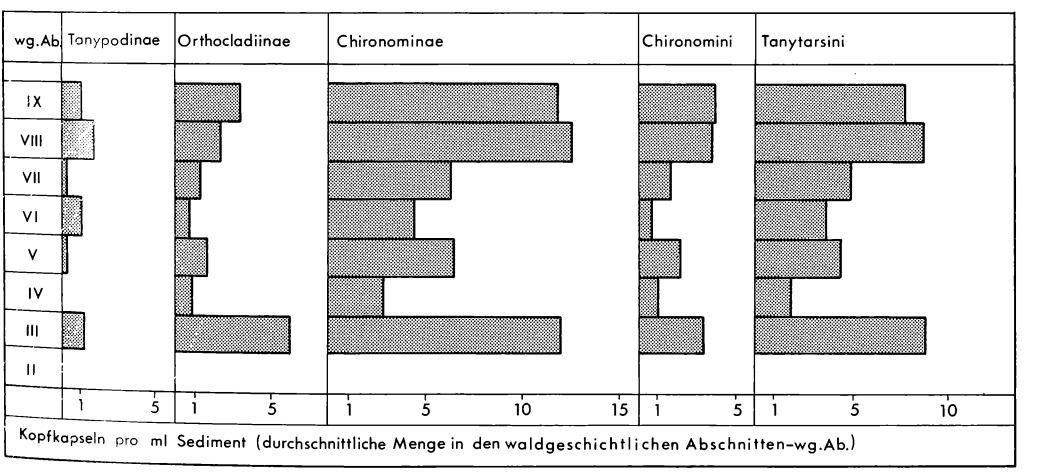


Abb. 2: Abundanz der Chironomiden-Subfamilien im Spät- und Postglazial (Tegeler See).

Tab. 1: Häufigkeit der Chironomiden-Taxa aus dem Sedimentkern des Tegeler Sees.
N : Zahl der gefundenen Kopfkapseln, % : relative Häufigkeit.

	N	%
Cladotanytarsus sp.	189	23
Micropsectra sp.	69	8.4
Paratanytarsus sp.	40	4.9
Corynocera ambigua	27	3.3
Tanytarsus part.	17	2.1
Tanytarsus lugens-Gruppe	15	1.8
Tanytarsus chinyensis-Gr.	10	1.2
Thienemanniola sp.	9	1.1
Stempellinella sp.	6	<1
Stempellina sp.	3	<1
Tanytarsus pallicornis-Gr.	1	<1
Tanytarsus v.d. WULP s.str. B	1	<1
Lauterborniella sp.	1	<1
Polypedilum sp.	29	3.5
Dicrotendipes sp.	29	3.5
Glyptotendipes sp.	21	2.6
Cryptocladopelma sp.	12	1.5
Endochironomus sp.	10	1.2
Chironomus sp.	9	1.1
Chironomus anthracinus-Typ	3	<1
Chironomus plumosus-Typ	2	<1
Stictochironomus sp.	9	1.1
Cryptotendipes sp.	10	1.1
Cryptochironomus sp.	7	1.1
Sergentia coracina ZETT.	5	<1
Parachironomus sp.	3	<1
Microtendipes sp.	3	<1
Demicryptochironomus sp.	1	<1
Einfeldia sp.	1	<1
Xenochironomus sp.	1	<1
Pseudochironomus sp.	1	<1
Cricotopus sp.	68	8.3
Cricotopus (v.d. WULP) EDWARDS A	9	1.1
Psectrocladius sp.	23	2.8
Heterotrissocladius sp.	10	1.2
Corynoneura sp.	5	<1
Orthocladius sp.	4	<1
Thienemanniella sp.	2	<1
Smittia sp.	2	<1
Trissocladius sp.	2	<1
Parakiefferiella bathophila KIEFER	1	<1
Procladius sp.	32	3.9
Ablabesmyia sp.	7	<1
Psectrotanypus sp.	1	<1
Chironominae	544	66.3
- *Tanytarsini*	*(388)*	*(47.3)*
- *Chironomini*	*(156)*	*(19.0)*
Orthocladiinae	161	19.3
Tanypodinae	41	5.0
Unbestimmbare	76	9.3

Diese Übereinstimmung in den Schwankungen der Fossiliendichte deutet darauf hin, daß die Kopfkapseln nicht zufällig entlang des vertikalen Profils verteilt sind. Diese Schwankungen müssen vielmehr spezielle Ereignisse in der Seegeschichte reflektieren. Diese Ereignisse können lokalen Charakter gehabt oder den ganzen See betroffen haben. Zahlenmäßig dominieren die *Tanytarsini*, die in allen Abschnitten in den höchsten Abundanzen gefunden wurden. Sie stellen 47% des Gesamtmaterials. 19% der Kopfkapseln sind *Chironomini*, 19.3% *Orthocladiinae*. *Tanypodinae* wurden nur vereinzelt mit 5% relativer Häufigkeit gefunden. 9.3% der Kopfkapseln konnten nicht weiter determiniert werden.

6.2 Die einzelnen Taxa

Die Kopfkapseln aus den Sedimenten des Tegeler Sees lassen sich 43 Taxa zuordnen. Die am häufigsten gefundenen Kopfkapseln gehören zu *Cladotanytarsus*-Larven, sie machen 23% des Gesamtmaterials aus. Weitere dominante Formen der subfossilen Chironomiden-Fauna sind: *Cricotopus* sp. (9.4%), *Micropsectra* sp. (8.4%), *Procladius* sp. (3.9%), *Paratanytarsus* sp. (4.9%), *Polypedilum* sp. (3.5%) und *Dicrotendipes* sp. (3.5%). 22 der 43 Taxa sind mit jeweils weniger als 1% vertreten. Die qualitative Zusammensetzung der subfossilen Chironomiden-Fauna zeigt, daß 60% der Kopfkapseln von Arten stammen, deren Lebensraum das Litoral ist. Dazu gehören vor allem Vertreter der Gattungen *Cladotanytarsus*, *Cricotopus*, *Paratanytarsus*, *Endochironomus* und *Glyptotendipes*. Dieser hohe Prozentsatz von Chironomiden-Kopfkapseln, die zu vorwiegend im Litoral lebenden Taxa gehören, deutet darauf hin, daß die Kopfkapseln zusammen mit dem anfallenden Detritus ins Profundal transportiert und erst dort endgültig abgelagert wurden.

Etwa 30% der gefundenen Kopfkapseln zählen zu Taxa, die zu den obligaten Profundalbewohnern gehören oder unter bestimmten Bedingungen im Profundal leben können. Arten der Gattungen *Chironomus*, *Sergentia*, *Lauterbornia*, *Micropsectra*, *Heterotrissocladius* und *Procladius* sind Bewohner des tiefen Profundals. Andere Taxa, wie z.B. *Dicrotendipes*, *Polypedilum*, *Psectrocladius* und *Microtendipes* kann man nicht einer bestimmten Wassertiefe zuordnen.

Für einige Chironomiden ist in Abb. 3 die durchschnittliche Abundanz in den waldgeschichtlichen Abschnitten dargestellt. Häufigkeitsmaxima konnten für 4 profundale Taxa in der Jüngeren Dryaszeit festgestellt werden. Dazu gehören: *Micropsectra* sp., *Tanytarsus lugens*-Gr., *Stictochironomus* sp. und *Heterotrissocladius* sp. Bis auf *Micropsectra* treten diese Taxa nicht im Präboreal auf. *Heterotrissoclaidus* erscheint mit geringer Abundanz wieder im Boreal, ist dann aber nur in geringer Abundanz im Subboreal und Subatlantikum vertreten.

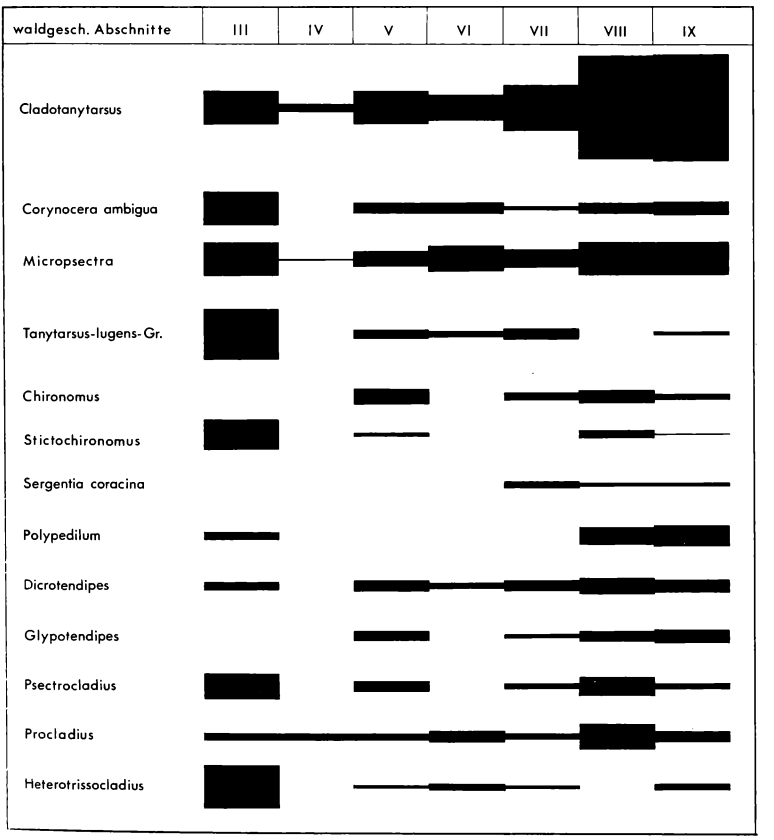


Abb. 3: Abundanz einiger Chironomiden-Taxa des Tegeler Sees. Durchschnittswerte der waldgeschichtlichen Abschnitte.

Die Vertikalverteilung von *Procladius* stellt sich in fast allen Abschnitten als gleichmäßig dar, im Subatlantikum konnte ein Häufigkeitsmaximum festgestellt werden. *Polypedilum*-Kopfkapseln wurden schon in der Jüngeren Dryaszeit gefunden, dann verschwindet dieses Taxon bis zum Subboreal und hat im Subatlantikum sein Abundanzmaximum. *Sergentia coracina* wandert erst im Atlantikum ein und erscheint in fast gleichbleibender Abundanz in den beiden folgenden Abschnitten. *Chironomus* ist erst im Boreal vorhanden, verschwindet aber im Älteren Atlantikum (VI) und wurde wieder im Jüngeren Atlantikum (VII) bis zum Subatlantikum in gleichbleibender Abundanz gefunden. *Corynocera ambigua* hat ihre Häufigkeitsmaximum in der Jüngeren Dryaszeit und erscheint nicht im Präboreal. Im Boreal trifft man Kopfkapseln dieser Art wieder an, die vertikale Verteilung bleibt bis in die jüngsten Sedimente gleichmäßig.

Zu den postglazialen Einwanderern gehören neben *Chironomus* und *Sergentia coracina* auch die Taxa *Cryptotendipes* (Subboreal), *Thienemaniella* (Subboreal) und *Cryptocladopelma* (Boreal).

7. Diskussion

Die Diskussion der Entwicklung des Tegeler Sees beruht auf der relativen Abundanz der Chironomiden-Taxa. Nach HOFMANN (1978) besteht zwischen der absoluten Abundanz pro Sedimenteinheit und dem trophischen Zustand eines Sees keine signifikante Beziehung. MENZIE (1980) gibt die larvale Produktion in Abhängigkeit von der Nährstoffproduktion für verschiedene aquatische Systeme an. Die larvale Produktion steigt um ein Vielfaches, je höher die Nährstoffproduktion ist.

Die vertikale Verteilung der Chironomiden-Kopfkapseln im Sedimentkern des Tegeler Sees zeigt zwei Maxima, nämlich in der Jüngeren Dryaszeit und im Subboreal, während im Präboreal kaum Chironomiden gefunden wurden. Das Verschwinden eines relativ hohen Nahrungsangebotes, wie es in der Jüngeren Dryaszeit bestanden haben könnte, wäre eine Erklärung für die niedrige Abundanz der Chironomiden im Präboreal, während in den nachfolgenden Abschnitten das Nahrungsangebot wieder stieg und die Abundanz der Chironomiden zunahm.

Eine von einem relativ hohen spezifischen Nährstoffstandard (Detritus von abgestorbenen submersen Wasserpflanzen) abhängige Art ist *Corynocera ambigua*. Zusätzlich sind ihre Ansprüche durch hohen Sauerstoffgehalt und niedrige Temperaturen geprägt. Die oben beschriebene Veränderung der Nährstoffproduktion würde die vertikale Verteilung dieser Art erklären, die ihr Häufigkeitsmaximum in der Jüngeren Dryaszeit hat, im Präboreal verschwindet und in den nachfolgenden Abschnitten wieder vorkommt. Die geomorphologischen und paläoklimatischen Ursachen für die oben beschriebenen Ereignisse können noch nicht endgültig diskutiert werden, da die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind (BERTZEN in Vorb.; PACHUR in Vorb.).

Bei der Diskussion wurden die Taxa nicht berücksichtigt, die mit weniger als 1% relativer Häufigkeit vorkommen. Ihre geringe Abundanz läßt eine Interpretation nicht zu, da auf die waldgeschichtlichen Abschnitte Bezug genommen wird. Die subfossile Profundalfauna des Tegeler Sees weist sechs Taxa auf, die nach BRUNDIN (1956) und SAETHER (1979, 1980) Indikatoren für eine bestimmte Trophiestufe eines Sees darstellen (Trophiestufen von α = ultra-oligotroph bis o = hypertroph). Fünf dieser Taxa sind Mitglieder der *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft (BRUNDIN 1956), deren Arten das Profundal mäßig oligotropher zentraleuropäischer Seen bewohnen: *Micropsectra* sp., *Tanytarsus lugens*-Gr., *Heterotrissocladius* sp., *Stictochironomus* sp. und *Sergentia coracina*. Nach SAETHER (1979, 1980) kommen die Arten dieser Taxa in einem trophischen Bereich von β - ζ-oligotroph *(Micropsectra insignobilis, Tanytarsus lugens)* oder bis ι-mesotroph *(Stictochironomus rosenchoeldi, Sergentia coracina)* vor. Die Gattung *Chironomus* als Indikatororganismus wird nicht diskutiert.

Auf Grund der speziellen Zusammensetzung der Chironomidenfauna mit den oben erwähnten Indikatororganismen stellt sich die Seentwicklung folgendermaßen dar: Der Tegeler See entwickelte sich ohne ultra-oligotrophe Phase direkt zu einem mäßig oligotrophen See. Die Mitglieder der *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft erscheinen schon im Spätglazial *(Micropsectra, Heterotrissocladius, Stictochironomus, Tanytarsus lugens*-Gr.). Bis auf *Micropsectra* verschwinden sie zu Beginn des Postglazials im Präboreal, werden aber im Boreal wieder angetroffen und besiedeln den See bis ins Subatlantikum. *Sergentia coracina* wandert im Jüngeren Atlantikum ein. Da die profundale Chironomiden-Fauna keinen großen qualitativen Veränderungen unterworfen ist, müssen im See bis vor 200-400 Jahren oligo- bis mesotrophe Bedingungen geherrscht haben.

Die litoralen Formen der Chironomiden-Fauna können nicht zur Charakterisierung des gesamten Sees herangezogen werden. Sie liefern nur Hinweise auf den Zustand des begrenzten Seeteils, in dem sie gelebt haben. Die Hauptform der Litoral-Fauna des Tegeler Sees ist die Gattung *Cladotanytarsus*, deren Kopfkapseln 23% des gesamten Materials ausmachen. *Cladotanytarsus*-Larven kommen oft dort in Massen vor, wo es im Litoral eines Sees eine leichte Eutrophierung gibt, während der See ansonsten oligotrophe Bedingungen aufweist (SAETHER 1980). Das verstärkte Auftreten von *Cladotanytarsus*-Larven im Subboreal und Subatlantikum kann als Folge stärkerer anthropogener Beeinflussung des Sees und seines Einzugsgebietes und damit stärkerer Nährstoffzufuhr ins Litoral interpretiert werden.

Die von HOFMANN (1971a, 1978) untersuchten ostholsteinischen Seen (Schöhsee, Großer Plöner See, Großer Segeberger See) unterscheiden sich in ihrer Entwicklung von der des Tegeler Sees. Während im Tegeler See oligo- bis mesotrophe Bedingungen bis in die nähere Gegenwart herrschten, setzte im Schöhsee und Plöner See die Eutrophierung im Subatlantikum ein (ca. 1200 v.Chr.) (HOFMANN 1971a); der Segeberger See war seit dem Spätglazial ein eutropher *Chironomus-Chaoborus*-See (HOFMANN 1978).

8. Zusammenfassung

Die Verteilung der subfossilen Chironomiden-Fauna wurde in einem 29 m langen Sedimentkern aus dem Tegeler See untersucht. Die Beurteilung der Ergebnisse beruht auf der relativen Abundanz der Taxa in den waldgeschichtlichen Abschnitten und ihren ökologischen Ansprüchen. Die See-Entwicklung von der Jüngeren Dryaszeit bis in die Zeit vor 200-400 Jahren stellt sich nach der Verteilung der profundalen Chironomiden-Fauna folgendermaßen dar: Taxa, deren Arten nach SAETHER (1979, 1980) in einem oligotrophen bis mesotrophen See leben und Mitglieder der *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft sind (BRUNDIN 1956), erscheinen schon im Spätglazial. Es sind *Micropsectra* sp., *Heterotrissocladius* sp., *Stictochironomus* sp. und *Tanytarsus lugens*-Gr. Bis auf *Micropsectra* verschwinden sie zu Beginn des Postglazials im Präboreal, werden aber im Boreal wieder angetroffen und besiedeln den See bis ins Subatlantikum. Vom Jüngeren Atlantikum an lebt *Sergentia coracina* im See. Zahlreiche aus dem Litoral eingeschwemmte Kopfkapseln von *Cladotanytarsus*-Larven deuten auf eine leichte Eutrophierung des Litorals seit dem Subboreal hin (SAETHER 1980). Diese erhöhte Nährstoffzufuhr ist auf verstärkten anthropogenen Einfluß auf den See und sein Einzugsgebiet zurückzuführen.

Die Arbeit wurde finanziell im Rahmen des Forschungsprojektschwerpunktes 'Interdisziplinäre ökologische Untersuchungen an Berliner Landschaften' gefördert. Wir danken Herrn Pachur für die Überlassung der Sedimentproben und Herrn Brande für die pollenanalytische Bearbeitung des Kerns.

Literatur

BRANDE A., 1978/79: Die Pollenanalyse im Dienste der landschaftlichen Erforschung Berlins. Berliner Naturschutzblätter 65/66: 435-443; 469-575.

BRUNDIN L., 1956: Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 37: 186-235.

BRYCE D., 1960: Studies on the larvae of the British Chironomidae (Diptera), with keys to the Chironominae and Tanypodinae. Trans. Soc. Br. Ent. 14: 19-62.

BRYCE D., HOBART A., 1972: The biology and identification of the larvae of the Chironomidae (Diptera). Entomologist's Gaz. 23: 175-217.

FIRBAS F., 1949: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Jena.

FITTKAU E.J., 1968: Die Abgrenzung der Gattungen bei Chironomiden. Ann. Zool. Fenn. 5: 34-36.

FRANK C., 1984: Die rezente Chironomidenfauna eines abwasserbelasteten Sees (Tegeler See) in Berlin. Verh. Ges. Ökol. 12: 367-373.

FREY D.G., 1964: Remains of animals in quaternary lake and bog sediments and their interpretation. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 2: 1-114.

HOFMANN W., 1971a: Die postglaziale Entwicklung der Chironomiden- und Chaoborus-Fauna (Dipt.) des Schöhsees. Arch. Hydrobiol. Suppl. 40: 1-74.

HOFMANN W., 1971b: Zur Taxonomie und Palökologie subfossiler Chironomiden (Dipt.) in Seesedimenten. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 6: 1-50.

HOFMANN W., 1978: Analysis of animals microfossils from the Großer Segeberger See (F.R.G.). Arch. Hydrobiol. 82(1/4): 316-346.

MASON W.T., 1973: An introduction to the identification of Chironomid larvae. Cincinnati, Ohio 45268 U.S.A. (Anal. Qual. Control Lab., Nat. Envir. Res. Center, U.S. Envir. Prot. Agency).

MENZIE C.A., 1980: Potential significance of insects in the removal of contaminants from aquatic systems. Water, Air, Soil Poll. 13: 473-479.

MOZLEY S.C., 1979: Neglected characters in larval morphology as tools in taxonomy and phylogeny of Chironomidae (Dipt.) Ent. scand. Suppl. 10: 27-36.

OLIVER D.R., McCLYMONT D., ROUSSEL M.E., 1978: A key to some larvae of Chironomidae (Diptera) from the Mackenzie and Porcupine River watersheds. Techn. Rep. Fisheries and Marine Serv. 791.

PACHUR H.-J., HABERLAND W., 1977: Untersuchungen zur morphologischen Entwicklung des Tegeler Sees (Berlin). Erde 108: 320-341.

SAETHER O.A., 1979: Chironomid communities as water quality indicators. Holarctic Ecology 2: 65-74.

SAETHER O.A., 1980: The influence of eutrophication on deep lake benthic invertebrate communities. Prog. Wat. Tech. 12: 161-180.

STAHL J.B., 1969: The uses of chironomids and other midges in interpreting lake histories. Mitt. Int. Ver. Limnol. 17: 111-125.

THIENEMANN A., 1913: Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph 6: 243-249.

Adresse

Barbara Schakau
Dr. Christian Frank
Institut für Tierphysiologie
und Angewandte Zoologie FU
Haderslebener Str. 9

D-1000 Berlin 41

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Spätquartäre See- und Moorentwicklung in der Schweiz
Stand und erste Ergebnisse eines Forschungsprogrammes des Systematisch-Geobotanischen Institutes der Universität Bern

Gerhard Lang

The program, supported by the Swiss National Foundation for Scientific Research, is a Swiss contribution to the "International Geological Correlation Programme (IGCP) Nr. 158b: Paleohydrological changes in the temperate zone during the last 15 000 years - lake and mire environments". Within the large natural landscapes of Switzerland (Jura, Swiss plateau, Northern Alps, Central Alps, Southern Alps) late- and postglacial sediments of selected lakes and mires are under investigation by using standardized methods: Pollen analysis, botanical macro analysis, zoological micro and macro analysis, chemical and physical analysis, isotope analysis. The combined results are supposed to give new insight in the environmental history since the last glaciation with main emphasis to regional vegetation and landscape history as well as to local lake and mire development on the background of climatic changes and impact of man. Preliminary results of three 'primary sites' are discussed: Lobsigensee (514 m a.s.l.) near Aarberg in the Swiss plateau (B. Ammann), Hobschensee (2017 m a.s.l.) near Simplon in the Central Alps (G. Lang) and Lago di Ganna (459 m a.s.l.) near Varese on the border of the Southern Alps (R. Schneider). Some results of investigations of 'secondary sites' are mentioned only briefly: Les Embreux (1020 m a.s.l.) near Les Genevez in the Jura (F. Hubschmid), Lörmoos (583 m a.s.l.) near Bern in the Swiss plateau (R. Zwahlen) and Nussbaumer Seen (434 m a.s.l.) near Frauenfeld in the Swiss plateau (M. Rösch).

Paläoklimatologie, Paläolimnologie, Palynologie, Postglazial, Schweiz, Spätglazial.

1. Einführung

Seen und Moore sind Ökosysteme, die mit ihren Ablagerungen sowohl ihre eigene Geschichte als auch die ihrer Umgebung aufzeichnen. Da die meisten unserer Seen und Moore spät- und postglazial entstanden sind, stellen sie vor allem Quellen für die Erforschung der letzten fünfzehn- bis zwanzigtausend Jahre dar.

Im mitteleuropäischen Raum sind See- und Moorablagerungen bisher vor allem unter regional-vegetationsgeschichtlichen Gesichtspunkten untersucht worden, das heißt mit dem Ziel, die Vegetationsentwicklung im weiteren Umkreis der jeweiligen Lokalität aufzudecken. Hierüber liegen aus der Schweiz zahlreiche pollenanalytische Untersuchungen vor, insbesondere von Lüdi, Welten, Zoller und ihren Schülern.

Die Entwicklungsgeschichte der Seen und Moore selbst wurde demgegenüber erst in verhältnismäßig wenigen Fällen genauer analysiert. Unter den frühen Ansätzen dieser Forschungsrichtung sind die Arbeiten von NIPKOW (1920, 1927) über Schlammablagerungen im Zürichsee und Baldegger See zu erwähnen, die Monographie von LÜDI (1935) über das Große Moos im westschweizerischen Seeland sowie die beispielhaften Untersuchungen von WELTEN (1944) im Faulenseemoos im Berner Oberland. Neuere Forschungen, die sich moderner Methoden bedienen, lassen zumeist gewisse thematische Schwerpunkte erkennen. Stark limnogeologisch-sedimentologisch orientiert sind die Arbeiten von SERRUYA u. Mitarbeitern (1967, 1969) über den Genfer See, von NIKLAUS (1967) über den Öschinensee, von STURM sowie STURM u. MATTER (1972, 1976) über den Thuner und Brienzer See, ferner von SCHINDLER (1976) über den Zürichsee. Seespiegelschwankungen wurden auf palynologischer Grundlage verfolgt, teilweise in Verbindung mit archäologischen Untersuchungen, von TROELS-SMITH (1955) in Egolzwil und Thayngen, von VILLARET u. BURRI (1965) am Genfer See, von AMMANN-MOSER (1975) am Bieler See. Sauerstoff-Isotopenuntersuchungen liegen von EICHER u. SIEGENTHALER (1976) sowie von EICHER (1979) vom Gernzensee und mehreren anderen Seen vor. Eine vielseitige botanisch-zoologische Arbeit von MARKGRAF (1969) behandelt den alpinen Böhnigsee im Wallis. Schließlich gehen ZÜLLIG (1956, 1961, 1982) und STAUB (1981) auf die Eutrophierungseinflüsse des Menschen in den jüngsten Sedimenten mehrerer Schweizer Seen ein.

Thematisch vielseitige und methodisch vergleichbare Untersuchungen über See- und Moorentwicklung in den verschiedenen Naturräumen der Schweiz liegen danach erst spärlich vor.

In diese Lücke greift ein seit einigen Jahren vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanziertes Projekt ein mit dem Titel 'Palynologische und stratigraphische Untersuchungen schweizerischer See- und Moorablagerungen'. Das Forschungsvorhaben liefert einen nationalen Beitrag zum Internationalen Geologischen Correlations-Programm (IGCP) Project 158 B ('Palaeohydrological Changes in the Temperate Zone in the last 15 000 years - Lake and Mire Environments'; BERGLUND 1979a).

2. Ziele und Methoden

Das Hauptziel der Untersuchungen besteht, in Übereinstimmung mit den Zielen des internationalen Projektes, in der möglichst genauen Erforschung der spät und postglazialen Entwicklungsgeschichte einzelner, ausgewählter Seen und Moore, wobei im wesentlichen drei Problemkreise verfolgt werden:

I. See- und Moorentwicklung als klimaabhängige Ereignisse: Einflüsse von Klimaänderungen, Seespiegelschwankungen, Moorbildungsphasen u.a.

II. See- und Moorentwicklung als bodenabhängige Ereignisse: Einflüsse von Gesteinsunterlage und Geländemorphologie.

III. See- und Moorentwicklung unter dem Einfluß des Menschen: Eutrophierung u.a.

Hierzu werden in den drei Großlandschaften ('type regions') der Schweiz, nämlich im Jura, im Mittelland und in den Alpen (unterteilt in Nordalpen, Zentralalpen und Südalpen), geeignete Lokalitäten für die monographische Bearbeitung ausgesucht ('reference sites', unterteilt in 'primary sites' und ergänzende 'secondary sites'). Unsere Untersuchungsstellen sind auf einem von Nordwest nach Südost über Bern verlaufenden Transekt durch die Schweiz angeordnet (Abb. 1 u. 2); ein zweiter, durch die Ostschweiz verlaufender Transekt ist, in Verbindung mit anderen schweizerischen Instituten, im Aufbau.

Hinsichtlich der Methoden bilden den Ausgangspunkt Hand- und Maschinenbohrungen, die entlang von nivellierten Linienprofilen in den Untersuchungsstellen niedergebracht werden. Unser vorzugsweise dafür verwendetes Bohrgerät ist ein modifizierter Stechrohr-Kolbenbohrer, Modell Streif und Modell Merkt, mit 5 cm und 8 cm Kerndurchmesser. Die gewonnenen Bohrkerne werden, entsprechend den im Project Guide des IGCP 158 B (BERGLUND 1979b, 1979c, 1982) beschriebenen standardisierten Methoden aufbereitet und bearbeitet.

1) Pollenanalyse (relative und, teilweise, absolute Pollenfrequenzen)
2) Botanische Großrestanalyse (Samen, Früchte, Blätter, Gewebe, Holz)
3) Algenanalyse (Diatomeen, Desmidiaceen, Characeen)
4) Analyse tierischer Reste (Cladoceren, Chironomiden, Trichopteren, Coleopteren, Mollusken)
5) Grobstratigraphische Analyse (Sediment- und Torftypen)
6) Feinstratigraphische Analyse (Jahresschichten, Vulkanaschen)
7) Physikalische Sedimentanalyse (Korngrößen)
8) Chemische Sedimentanalyse (Organischer C, Organischer N, Ca, K, Fe, CO_2, PO_4)
9) Isotopenanalyse (^{14}C, ^{18}O, falls geeignet).

3. Überblick über die Untersuchungsstellen (reference sites)

Nachstehend folgt eine Übersicht über die bisher bearbeiteten und gegenwärtig in Bearbeitung befindlichen Seen und Moore, bei denen durchweg kleinere Objekte mit nur wenigen hundert Metern Durchmesser ausgewählt wurden. Im Sinne des IGCP 158 B handelt es sich einerseits um Hauptuntersuchungsstellen (primary sites), die methodisch möglichst vielseitig untersucht werden, andererseits um ergänzende Untersuchungsstellen (secondary sites), die in Form von Diplom- und Promotionsarbeiten methodisch nicht so vielfältig, sondern vorwiegend pollenanalytisch untersucht werden (Abb. 1 u. 2).

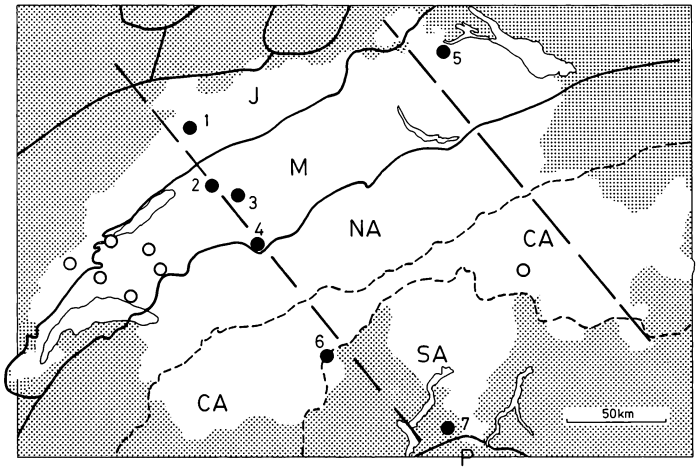


Abb. 1: Lage der Untersuchungsstellen (reference sites).
Punkte: Untersuchungsstellen des Berner Institutes.
Kreise: Untersuchungsstellen anderer Institute.

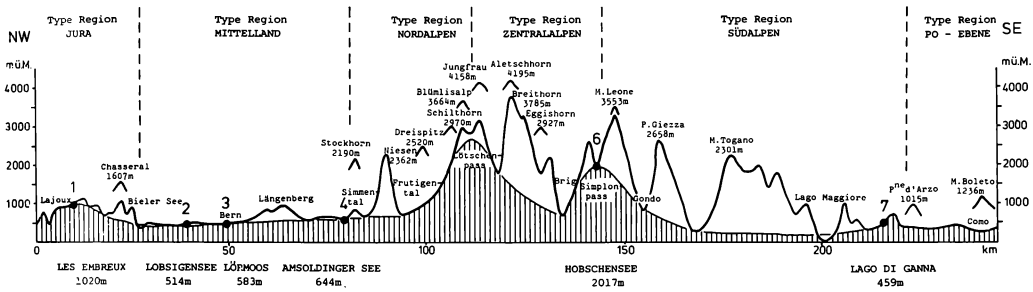


Abb. 2: Transekt NW-SO mit Untersuchungsstellen.

3.1 Les Embreux bei Les Genevez (Jura)

Bei der in den Freibergen (Franche Montagnes) im Plateaujura in 1020 m Meereshöhe gelegenen Untersuchungsstelle handelt es sich um ein kleines, in Teilen noch naturnah wirkendes Hochmoor. Die geologische Unterlage besteht aus Jurakalken des Dogger und Malm, das Moor selbst liegt auf Verwitterungstonen des Oxfordien. Die umgebenden Höhen erreichen 1100 bis 1200 m Meereshöhe, die Jahresniederschläge betragen 1300 bis 1400 mm. Die Untersuchungsstelle befindet sich in der montanen Buchen-Tannenstufe.

Entlang eines Längs- und Querprofils wurden in dem bisher noch nicht untersuchten Moor insgesamt 20 Bohrungen zum Studium des stratigraphischen Aufbaus niedergebracht. Sämtliche Profile wurden großrestanalytisch bearbeitet, drei davon auch pollenanalytisch. Danach handelt es sich um ein Versumpfungsmoor, also um eine Moorbildung ohne vorangegangene Seeverlandung.

Die Torfbildung begann am Anfang des Postglazials, wobei das Moor bis zum Ende des Subboreals von einem Birkenbruch eingenommen wurde. Zu Beginn des Subatlantikums bildete sich ein offenes Übergangsmoor, in dem bis zu 3 m mächtiger *Scheuchzeria*-Torf abgelagert wurde. Die Entstehung von *Sphagnum*-Torf ist allerjüngsten Datums und anthropogen zu deuten, ebenso wie die heutige Baumbestockung.

Secondary site. Bearbeiter: HUBSCHMID (1981: abgeschlossene Diplomarbeit).

3.2 Lobsigensee bei Aarberg (Mittelland)

Der kleine, stark in Verlandung begriffene Lobsigensee liegt auf dem Frienisberg-Plateau nordwestlich von Bern in 514 m Meereshöhe. Das Plateau gehört zum tertiären Molassegebiet, das von Grundmoräne des würmzeitlichen Rhonegletschers überdeckt ist. Die umgebenden Höhen erreichen bis 800 m ü.d.M., die Jahresniederschläge betragen rund 1000 mm. Die Untersuchungsstelle liegt im kollinen Buchen-Eichengebiet mit vorherrschenden Waldmeister-Buchenwäldern. In der Umgebung überwiegen heute jedoch Acker- und Wiesenflächen, lediglich der Seerand ist noch von einem Erlen-Eschenwald gesäumt.

Aus dem Uferbereich liegt ein älteres Pollendiagramm von HAENI (1964) vor. Für die neuen Untersuchungen wurden entlang zweier Linienprofile insgesamt zwölf Bohrungen niedergebracht, teils im ausgedehnten verlandeten Bereich nordwestlich des Sees, teils im See selbst. Im Verlandungsgebiet wurde ferner eine Grabung vorgenommen. Die Profile wurden stratigraphisch beschrieben, sechs sind pollenanalytisch bearbeitet; für einen Teil der Profile liegen ferner Spezialuntersuchungen vor. Danach ist das im frühen Spätglazial eisfrei gewordene Seebecken von Tonen ausgekleidet, die in der Ältesten Dryaszeit abgelagert wurden. Darüber finden sich mächtige Gyttjen, in den ufernäheren Teilen als Kalkgyttja und Seekreide, im Bereich des heutigen Restsees überwiegend als Feindetritusgyttja. Diese limnischen Bildungen reichen im Seebereich von der Bölling-zeit bis zur Gegenwart, während sie im Verlandungsgebiet im Verlauf des jüngeren Postglazials von Seggen- und Bruchtorf abgelöst werden, in denen eine Kulturschicht mit verkohlten Getreideresten enthalten ist.

Primary site. Hauptbearbeiter: Dr. B. Ammann. Spezialbearbeiter: Dr. L. Chaix-Genf (Mollusken), Dr. U. Eicher-Bern u. Dr. U. Siegenthaler-Bern (^{18}O), Dr. S. Elias-Waterloo/Canada (Coleopteren), Dr. M.-J. Gaillard-Lausanne (*Betula*-Pollenanalyse), Dr. W. Hofmann-Plön/BR Deutschland (Cladoceren, Chironomiden), Doz. Dr. K. Tobolski-Poznan/Polen (botanische Großreste), B. Wilkinson-Birmingham/England (Trichopteren).

3.3 Lörmoos bei Bern (Mittelland)

Das in der Nähe der Aare nördlich von Bern in 583 m Meereshöhe gelegene kleine Moor befindet sich, ebenso wie der Lobsigensee, im grundmoränenüberdeckten tertiären Molassegebiet des Frienisberg-Plateaus. Die Jahresniederschläge betragen ähnlich wie dort etwa 1000 mm, und die Untersuchungsstelle liegt ebenfalls im kollinen Buchen-Eichengebiet mit vorherrschenden Waldmeister-Buchenwäldern. Das Moor ist heute auf drei Seiten von Wald umgeben.

Aus dem Moor stammt ein in den sechziger Jahren ausgearbeitetes Pollendiagramm von WELTEN (1982). Bemerkenswert ist der hier erstmals in der Region Bern gelungene Nachweis des Laacher Bimstuffes (WEGMÜLLER, WELTEN 1973). Für die neuen Untersuchungen wurden entlang eines Längs- und Querprofils insgesamt 45 Bohrungen niedergebracht. Zum Studium des stratigraphischen Aufbaus wurde das hierbei gewonnene Material auf Großreste analysiert, ein Hauptprofil nahe der tiefsten Stelle wurde pollenanalytisch bearbeitet. Danach handelt es sich beim Lörmoos um ein Verlandungsmoor in einem spätglazial entstandenen Seebecken. Die limnischen Ablagerungen bestehen aus Tonen, die aus der Ältesten Dryaszeit stammen, sowie aus stellenweise mehr als zwei Meter mächtigen kalkfreien Detritusgyttjen aus den Zeitabschnitten Bölling bis älteres Atlantikum. Darüber lagern, in geringer Mächtigkeit, Seggen-Wollgrastorf und *Sphagnum*-Torf aus dem Subatlantikum. In historischer Zeit wurde die Mooroberfläche teilweise abgetorft.

Secondary site. Bearbeiter: R. Zwahlen (1983 abgeschlossene Diplomarbeit).

3.4 Amsoldinger See bei Thun (Mittelland)

Der kleine, in Grundmoräne des würmzeitlichen Aaregletschers eingebettete See liegt in 644 m Meereshöhe unmittelbar am Fuße der Nordalpen. Die Gipfel der nahegelegenen Stockhornkette übersteigen 2000 m Meereshöhe; die Jahresniederschläge dürften zwischen 1100 und 1200 mm betragen. Die Untersuchungsstelle befindet sich in der oberen kollinen Stufe am Übergang zur montanen Stufe mit Buchen und Tannen. Die nähere Umgebung ist vorwiegend landwirtschaftlich genutzt.

An der bislang nicht untersuchten Lokalität wurden drei Bohrungen niedergebracht, zwei im See selbst, eine im nördlichen Verlandungsgebiet. Die Untersuchungen umfassen Pollenanalyse, Sedimentanalyse (einschließlich ^{18}O) und Pigmentanalyse nach ZÜLLIG (1982). Nach den bis jetzt vorliegenden Ergebnissen umfassen die Seeablagerungen das Spät- und Postglazial, allerdings mit mehreren Hiaten.

Secondary site. Bearbeiter: A. Lotter (1983 abgeschlossene Diplomarbeit).

3.5 Nussbaumer Seen bei Frauenfeld (Mittelland)

Das Untersuchungsobjekt besteht aus einer in 434 m Meereshöhe gelegenen Seengruppe nahe des Bodensees: Nussbaumer See, Hüttwiler See, Hasensee. Die Seen liegen im Grundmoränengebiet des würmzeitlichen Rheingletschers. Die umgebenden Höhen reichen bis 600 m Meereshöhe, die Jahresniederschläge betragen zwischen 800 und 900 mm. Das Gebiet gehört zur kollinen Buchen-Eichenstufe mit vorherrschenden Waldmeister-Buchenwäldern. Heute überwiegt jedoch die landwirtschaftliche Nutzung, wobei eine gewisse klimatische Begünstigung aus dem Anbau von Wein, Tabak und Spargel ersichtlich ist.

Über die Seen lag bisher nur eine kurze Notiz über den Nachweis des Laacher Bimstuffes durch HOFMANN (1963) vor; es war dies der erste Nachweis auf Schweizer Boden. Zum Studium der stratigraphischen Verhältnisse der drei Seen wurden, auf 15 Linienprofile verteilt, 164 Sondierbohrungen niedergebracht und 10 Profile für eingehende pollenanalytische Untersuchungen gewonnen. In einigen Profilen wurden zusätzliche Sedimentanalysen ausgeführt (^{18}O, Schwermetalle u.a.). Das Seengebiet besteht danach aus einer Anzahl von Teilbecken, die im Liegenden von Sand, Silt und Ton aus der Ältesten Dryaszeit ausgekleidet sind. Darüber lagern in den heute ganz verlandeten Seeteilen sowie in den ufernahen Partien der noch vorhandenen Restseen Seekreide und Kalkgyttja, während in den zentralen Seeteilen schwach kalkhaltige bis kalkfreie Gyttja vorhanden ist. Im heutigen terrestrischen Bereich schließt sich darüber Schilf-Seggentorf und Bruchwaldtorf an.

Secondary site. Bearbeiter: RÖSCH (1982: Abgeschlossene Dissertation). Spezialbearbeiter: Dr. U. Eicher-Bern (^{18}O), Dr. G. Michler u. Dr. P. Schramel-München (physikalisch-chemische Sedimentanalyse).

3.6 Hobschensee am Simplonpaß (Zentralalpen)

Der See liegt abseits der Paßstraße in der kristallinen Rundhöckerlandschaft der Paßhöhe auf 2017 m über Meer. Das Gebiet wurde im letzten Hochglazial von einem Ausläufer des Rhonegletschers überflossen, jedoch schon früh im Spätglazial eisfrei. Die umgebenden Höhen erreichen mit dem Mcnte Leone 3553 m Meereshöhe. Die Niederschläge belaufen sich auf etwa 1700 mm. Der See liegt heute im Grenzbereich zwischen der oberen subalpinen Stufe und der unteren alpinen Stufe, zwischen der aus Lärchen und Arven gebildeten Waldgrenze und der Baumgrenze. Die vorherrschende Vegetation der Umgebung besteht aus Ericaceen-Zwergstrauchheiden mit Rostroter Alpenrose, Bärentraube und Wacholder.

Die Lokalität wurde bereits mehrfach pollenanalytisch untersucht, zuerst von KELLER (1935), später von KÜTTEL (1979) und WELTEN (1982). Für die erneute Untersuchung wurden entlang eines NO-SW-verlaufenden Linienprofils sieben Bohrungen zum stratigraphischen Studium niedergebracht, davon fünf im terrestrischen Verlandungsgebiet im Südwesten, zwei im See selbst. Hiervon ist ein terrestrisches und ein subaquatisches Profil in pollenanalytischer Bearbeitung; die Großrestanalyse der beiden Profile ist bereits abgeschlossen. Ein Teilprofil wird diatomeenanalytisch bearbeitet. Das Seebecken ist von spätglazialen Tonen und Sanden ausgekleidet und von einer, an der tiefsten Stelle des Seebeckens über 5 m mächtigen, außerordentlich homogenen Feindetritusgyttja überschichtet. Im Verlandungsbereich findet sich darüber ein wenig mächtiger Seggentorf.

Primary site. Hauptbearbeiter: Prof. Dr. G. Lang. Spezialbearbeiter: Dr. B. Marciniak-Warszawa/Polen (Diatomeen), Doz. Dr. K. Tobolski-Poznan/Polen (botanische Großreste).

3.7 Lago di Ganna bei Varese (Südalpen)

Der kleine See liegt in 459 m Meereshöhe im Valganna, einem tief eingeschnittenen Tal der südlichen Südalpen zwischen dem Lago Maggiore und dem Luganer See. Die Gesteinsunterlage ist kristallin, doch steht in der südlichen Nachbarschaft auch Dolomit an. Die umgebenden Höhen steigen bis auf 1000 m Meereshöhe, die Jahresniederschläge betragen mehr als 2000 mm. Bei bestimmten Wetterlagen treten Temperaturinversionen auf. Das Gebiet gehört der kollinen Stufe an. Die umgebende Vegetation besteht auf sauren Böden aus Eichenmischwäldern mit viel Edelkastanien, an feuchten Standorten aus Eschenwäldern, auf Kalk aus Flaumeichen-Hopfenbuchenwäldern. Das gesamte Gebiet ist durch jahrhundertelangen Niederwaldbetrieb stark beeinflußt.

Über die bisher nicht untersuchte Lokalität wurden entlang dreier Linienprofile 14 Bohrungen niedergebracht, teils in den verlandeten terrestrischen Bereichen, teils im See selbst. Alle Profile wurden stratigraphisch studiert, sechs davon wurden pollenanalytisch untersucht, drei davon auch großrestanalytisch und sedimentologisch. Das verhältnismäßig tiefe Seebecken ist mit Ton und Sand aus der Ältesten Dryaszeit ausgekleidet, darüber folgen in den mehr zentralen Teilen, von der Böllingzeit bis zur Gegenwart reichend, bis zu 10 m mächtige kalkfreie Fein- und Grobdetritusgyttja. Im Verlandungsbereich wird diese von Schilf-Seggentorf überdeckt.

Primary site. Hauptbearbeiter: Dr. R. Schneider. Spezialbearbeiter: Doz. Dr. K. Tobolski-Poznan/Polen (botanische Großreste).

4. Erste vorläufige Ergebnisse

Die bisher erzielten, ebenso wie die noch zu erwartenden weiteren Ergebnisse lassen sich in mehrfacher Richtung auswerten. Im Hinblick auf die Fragestellungen des Projektes interessieren vor allem zwei Themenkreise: Zum einen geht es um neue, detaillierte Erkenntnisse über die - in den großen Zügen bereits bekannte - regionale Vegetations- und Klimageschichte in den einzelnen Untersuchungsgebieten. Zum anderen sind Aufschlüsse erwünscht über die - im einzelnen noch kaum bekannnte. Entwicklungsgeschichte unserer Seen und Moore. Im nachfolgenden wird nur auf die Hauptuntersuchungsstellen eingegangen (primary sites).

4.1 Zur regionalen Vegetations- und Klimageschichte

Zur Altersbestimmung der einzelnen vegetationsgeschichtlichen Abschnitte liegen von unseren Untersuchungsstellen noch keine ^{14}C-Daten vor, diese sind jedoch in Vorbereitung. Aus der Verknüpfung unserer pollenanalytischen Befunde mit älteren Untersuchungen kann aber entnommen werden, daß Lobsigensee, Hobschensee und Lago di Ganna jeweils Ablagerungen vom frühen Spätglazial bis zur Gegenwart enthalten. Eine wichtige Datierungsmöglichkeit im Lobsigensee bietet der dort (wie auch im Lörmoos, Amsoldinger See und in den Nussbaumer Seen) gelungene Nachweis des Laacher Bimstuffs als allerödzeitlichem Leithorizont (ca. 11 000 Jahre vor heute). Im Hobschensee und Lago di Ganna ist dieser Nachweis bis jetzt nicht gelungen.

Für die spätglaziale, die Abschnitte Älteste Dryas bis Jüngere Dryas umfassende Vegetationsentwicklung ergeben sich für die Umgebung des Lobsigensees neue Einzelheiten hinsichtlich Ausbreitung und wechselndem Mengenanteil der Gehölze *Betula nana* (dominierend in der Ältesten Dryas), *Betula pendula* und *B. pubescens (B. 'alba'*, dominierend im Bölling und Alleröd, Rückgang in der Jüngeren Dryas) und *Pinus sylvestris* (ab Alleröd). *Populus* ist erst vom Präboreal an nachgewiesen.

Für das rund 2000 m hochgelegene Simplon-Paßgebiet zeigen die Großrestuntersuchungen eindeutig, daß hier bis zum Ende des Spätglazials kein Wald vorhanden war, vielmehr offene Pioniervegetation mit *Salix herbacea, Dryas octopetala* und *Saxifraga oppositifolia*.

In der Umgebung des Lago di Ganna am Südalpenrand hingegen wird die waldlose Vegetation in Höhenlagen zwischen 400 und 500 m erwartungsgemäß, und ähnlich wie im Mittelland, schon vor dem Alleröd durch Baumbirken und *Pinus sylvestris* verdrängt. Während des Klimarückschlages der Jüngeren Dryas erfährt hier offenbar *Pinus* einen Rückgang, umgekehrt wie am Lobsigensee, wo *Betula* etwas zurückgedrängt wird.

Hinsichtlich der postglazialen Entwicklung bestätigen die Untersuchungen am Lobsigensee die für das Mittelland bekannte Gehölzfolge. Bemerkenswert scheint, daß offenbar weder *Abies* noch *Picea* in der näheren Umgebung vorkamen. Die zunehmenden Einflüsse der menschlichen Besiedlung auf die Vegetation vom Neolithikum an lassen sich deutlich erkennen.

Das Simplon-Paßgebiet war offenbar vom Beginn des Postglazials bis in die jüngere Zeit hinein von *Larix-Pinus cembra*-Wäldern mit vereinzelter *Picea* bestockt. Wohl erst unter menschlicher Einwirkung sank die Waldgrenze unter den Paßbereich ab, nicht aber die Baumgrenze. Interessant ist das frühe postglaziale Auftreten von Zwergsträuchern und *Alnus viridis*.

Im Bereich des Lago di Ganna am Südalpenfuß ist die postglaziale Entwicklung durch die rasche Ausbreitung von Eichenmischwäldern gekennzeichnet, verbunden mit einer frühen, durch Pollen und Großreste gut belegten *Abies*-Entfaltung. *Fagus* breitet sich dagegen erst wesentlich später aus. Mit der Römerzeit beginnt die deutlich erkennbare Kultur von *Castanea* und *Juglans*.

4.2 Zur lokalen See- und Moorentwicklung

Die Verknüpfung der stratigraphischen Erhebungen mit den Befunden über die Veränderungen der Wasserflora und -fauna erlaubt Aussagen über die lokale Entwicklung in den untersuchten Seebecken.

Beim Lobsigensee haben wir es im Spätglazial und frühen Postglazial mit einem kalkreich-oligotrophen See zu tun, zunächst in Gestalt eines heutigen Gebirgssees mit starker mineralischer Einschwemmung und subarktisch-borealen Trichopteren und Coleopteren, später als *Chara*-See mit mehr temperierten Insektenarten. Im Verlauf des Postglazials nahm der Nährstoffgehalt im See allmählich zu, wie zum Beispiel Chironomiden und Cladoceren zeigen. Das Vorkommen von *Najas marina* über längere Zeit kann möglicherweise als Folge höherer Wassertemperaturen gedeutet werden.

Mit der menschlichen Besiedlung vom Neolithikum an verstärkt sich die Eutrophie; *Ceratophyllum* tritt auf, und *Nymphaea* nimmt erheblich zu.

Über die Entwicklung des Hobschensees lassen sich gegenwärtig in Ermangelung von Algen- und Tierrestanalysen noch keine Angaben machen. Dagegen gewähren die Pollen- und Großrestanalysen vom Lago di Ganna gute Einblicke in die Entwicklung am Südalpenrand. Danach haben wir es hier bis ins Postglazial hinein mit einem kalkarm-oligotrophen See zu tun, einem *Nitella*-See. Auch hier verläuft die weitere Entwicklung, wie am Lobsigensee, in Richtung zunehmender Eutrophie, wie an der Ausbreitung von *Potamogeton*-Arten, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum verticillatum* u.a. zu erkennen ist. Der gehäufte Nachweis der wärmeliebenden *Trapa natans* - heute im See erloschen - ist möglicherweise als Hinweis auf ehemals höhere Wassertemperaturen im Subboreal zu deuten. Aus den Großrestanalysen im Uferbereich ergeben sich Rückschlüsse auf Wasserstandsschwankungen im Verlauf der Entwicklung.

Literatur

AMMANN-MOSER B., 1975: Vegetationskundliche und pollenanalytische Untersuchungen auf dem Heidenweg im Bielersee. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 56: 74 S.

BERGLUND B., 1979a: Presentation of the IGCP project 158 B palaeohydrological changes in the temperate zone in the last 15 000 years - Lake and mire environments. Acta Univ. Oul. A 82 Geol. 3: 39-48.

BERGLUND B. (Ed.), 1979b: Palaeohydrological changes in the temperate zone in the last 15 000 years. IGCP 158 B. Lake and mire environments. Project guide, vol. I. General project description. Lund (Dept. of Quaternary Geology): 123 pp. + Appendix. [Typoscript].

BERGLUND B. (Ed.), 1979c: Palaeohydrological changes in the temperate zone in the last 15 000 years. IGCP 158 B. Lake and mire environments. Project guide, vol. II. Specific methods. Lund (Dept. of Quaternary Geology): 340 pp. [Typoscript].

BERGLUND B. (Ed.), 1982: Palaeohydrological changes in the temperate zone in the last 15 000 years. IGCP 158 B. Lake and mire environments. Project guide, vol. III. Specific methods. Lund (Dept. of Quaternary Geology): 163 pp. [Typoscript].

EICHER U., SIEGENTHALER U., 1976: Palynological and oxygen investigations on late glacial sediment cores from Swiss lakes. Boreas 5: 109-117.

EICHER U., 1979: Die $^{18}O/^{16}O$- und $^{13}C/^{12}C$-Isotopenverhältnisse in spätglazialen Süßwasserkarbonaten und ihr Zusammenhang mit den Ergebnissen der Pollenanalyse. Diss. Univ. Bern: 205 S.

HAENI R., 1964: Pollenanalytische Untersuchungen zur geomorphologischen Entwicklung des bernischen Seelandes um und unterhalb Aarberg. Mitt. naturf. Ges. Bern N.F. 21: 75-97.

HOFMANN F., 1963: Spätglaziale Bimsstaublagen des Laachersee-Vulkanismus in schweizerischen Mooren. Eclogae geol. Helv. 56: 147-164.

HUBSCHMID F., 1981: Entwicklungsgeschichte und heutiger Zustand des Moores von Les Embreux im Kanton Jura. Diplomarb. Univ. Bern: 101 S.

KELLER P., 1935: Pollanalytische Untersuchungen an Mooren des Wallis. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 80: 17-74.

KÜTTEL M., 1979: Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsgeschichte und zum Gletscherrückzug in den westlichen Schweizer Alpen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 89: 9-62.

LÜDI W., 1935: Das Grosse Moos im westschweizerischen Seelande und die Geschichte seiner Entstehung. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 11: 344 S.

MARKGRAF V., 1969: Moorkundliche und vegetationsgeschichtliche Untersuchungen an einem Moorsee an der Waldgrenze im Wallis. Bot. Jb. 89: 1-63.

NIKLAUS M., 1967: Geomorphologische und limnologische Untersuchungen am Öschinensee. Beitr. Geol. Schweiz, Hydrol. 14.

NIPKOW F., 1920: Vorläufige Mitteilungen über Untersuchungen des Schlammabsatzes im Zürichsee. Schweiz. Z. Hydrol. 1: 100-122.

NIPKOW F., 1927: Über das Verhalten des Skelette planktischer Kieselalgen im geschichteten Tiefenschlamm des Zürich- und Baldegger Sees. Z. Hydrol. Hydrogr. Hydrobiol. 4.

RÖSCH M., 1982: Geschichte der Nussbaumer Seen/Kt. Thurgau und ihrer Umgebung seit dem Ausgang der letzten Eiszeit auf Grund quartärbotanischer, stratigraphischer und sedimentologischer Untersuchungen. Diss. Univ. Bern: 155 S.

SCHINDLER C., 1976: Eine geologische Karte des Zürichsees und ihre Deutung. Eclogae geol. Helv. 69.

SERRUYA C., LEENHARDT O., LOMBARD A., 1967: Etudes géophysiques dans le Lac Léman. Interprétation géologique. Arch. Sci. Genève 19.

SERRUYA C., 1969: Les dépôts du Lac Léman en relation avec l'évolution du bassin sédimentaire et les charactères du milieu lacustre. Arch. Sci. Genève 22.

STAUB E.A., 1981: Diagenese im rezenten Sediment des Vierwaldstättersees und ihre Veränderung durch die Eutrophierung; Tiefenprofile biologisch-chemischer Parameter im Sediment und Porenwasser. Diss. ETH Zürich.

STURM M., MATTER A., 1972: Geologisch-sedimentologische Untersuchungen im Thuner und Brienzer See. Jb. 1972 Thuner und Brienzer See: 3-23.

STURM M., 1976: Die Oberflächensedimente des Brienzersees. Eclogae geol. Helv. 69: 111-123.

TROELS-SMITH J., 1955: Pollenanalytische Untersuchungen zu einigen schweizerischen Pfahlbauproblemen. In: Das Pfahlbauproblem. Basel: 11-58.

VILLARET P., BURRI M., 1965: Les découvertes palynologiques de Vidy et leur signification pour l'histoire du Lac Léman. Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat. 69: 1-19.

WELTEN M., 1944: Pollenanalytische, stratigraphische und geochronologische Untersuchungen aus dem Faulenseemoos bei Spiez. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 21: 201 S.

WELTEN M., 1982: Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den westlichen Schweizer Alpen: Bern-Wallis. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 95: 104 S. (Textheft) + Diagrammheft.

WEGMÜLLER S., WELTEN M., 1973: Spätglaziale Bimstufflagen des Laacher Vulkanismus im Gebiet der westlichen Schweiz und der dauphinê (F). Eclogae geol. Helv. 60: 533-541.

ZÜLLIG H., 1956: Sedimente als Ausdruck des Zustandes eines Gewässers. Schweiz. Z. Hydrol. 18: 5-143.

ZÜLLIG H., 1961: Die Bestimmung von Myxoxanthophyll in Bohrprofilen zum Nachweis vergangener Blaualgenentfaltungen. Verh. Int. Ver. Limnol. 14: 263-270.

ZÜLLIG H., 1982: Untersuchungen über die Stratigraphie von Carotinoiden im geschichteten Sediment von 10 Schweizer Seen zur Erkundung früherer Phytoplankton-Entfaltungen. Schweiz Z. Hydrol. 44: 1-98.

Adresse

Prof. Dr. Gerhard Lang
System.-Geobot. Inst. Univ.
Altenbergrain 21

CH-3013 Bern

IUGS UNESCO IGCP

A contribution to IGCP project number 158 b.

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Untersuchungen an Sedimentkernen aus 25 südbayerischen Seen hinsichtlich umweltrelevanter und paläoökologischer Fragestellungen – ausgewählte Beispiele (Datierung, Sedimentationsrate, Isotopenhydrologie, Schwermetalle und andere Schadstoffe)

The heavy metal content in sediment cores from 25 South Bavarian lakes has been determined. The cores, with lengths up to 6 m, reflect the history of sedimentation over periods of up to 15 000 years and therefore allow good estimates of the natural heavy metal background. The enrichment in natural lakes amounts up to 8 times for cadmium, 10 times for lead, 20 times for zinc, in artificial basins up to 50 (Zn), 400 (Pb) and 500 (Cd) times in comparison with the natural background. The I_{geo}-value was used to give a normalized value for the heavy metal contamination in these lakes. With the help of δ^2H-, $\delta^{13}C$- and ^{14}C-isotope analysis of sediment cores from Lake Großer Arbersee (Bayerischer Wald, Bavaria) research on other palaeoecological questions could be carried out, i.e. on the share of limnic and of terrestric sedimentation and on the temperature changes in postglacial time.

Eutrophierung, Gewässer (stehend), Paläoklimatologie, Postglazial, Redox, Schwermetalle, Spätglazial.

1. Einführung

Unsere Seen stellen im geologischen Zeitmaßstab nur kurzfristige Sedimentationsräume dar. Doch die Zeit der mehr oder minder ungestörten Lagerung der Seesedimente reicht, um aus einer Reihe von chemischen und physikalischen Parametern interessante Rückschlüsse auf paläoökologische, paläohydrologische und umweltrelevante Fakten und Zusammenhänge ziehen zu können.

2. Methoden

2.1 Probennahme und Analyse

Entscheidend für die Bearbeitung paläoökologischer Fragestellungen an Hand von Seesedimenten ist die Möglichkeit, aus dem Seesediment Bohrkerne zu entnehmen, die einen möglichst langen Zeitraum der Seegeschichte umfassen, d.h. hinreichend tief in das Sediment hinabreichen. Mit einem von der DFG zur Verfügung gestellten Großrammkolbenlot (mehrfach modifiziert nach Züllig) konnten vom Institut für Geographie der Universität München (Lehrstuhl von Prof. Dr. F. Wilhelm) bislang in 25 südbayerischen und alpinen Seen bis zu 6 m lange Bohrkerne entnommen werden, die in mit wenig allochthoner Sedimentzufuhr befrachteten Seen auch noch das Spätglazial erfassen und damit die Untersuchung der Sedimentationsgeschichte seit Beginn der postglazialen limnischen Sedimentation gestatten. Die in einem PVC-Rohr eingeschlossenen Bohrkerne von 3.5 cm Durchmesser wurden halbiert, die Proben im gewünschten Abstand von 1 (oben) bis 5 cm (unten) aus der Kernmitte entnommen, getrocknet und gemahlen. Für die Schwermetallanalyse wurden jeweils ca. 0.3 g Sediment 15 min lang bei 130 °C in Königswasser aufgeschlossen und anschließend auf ihren Gehalt an Schwermetallen (Cd, Pb, Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Cr, Ti, V) und Erdalkalimetallen (Ca, Mg) atomabsorptionsspektrometrisch (LA f. Wasserwirtschaft München, Dr. C. Steinberg) oder über ICP-AES (Ges. f. Strahlen- u. Umweltforschung, München-Neuherberg, Dr. P. Schramel) bestimmt. Zur ^{14}C-Gehaltsbestimmung wurden die Proben verbrannt, der Probenkohlenstoff (ca. 5 g) aus dem dabei erhaltenen CO_2 in Benzol übergeführt und mit einem Flüssigkeitsszintillationsspektrometer ein bis zwei Tage lang gemessen (EICHINGER et al. 1980). Der ^{13}C-Gehalt der Proben wurde am CO_2 massenspektrometrisch bestimmt und als relative Abweichung $\delta^{13}C$ der Verhältnisse der Isotope ^{13}C zu ^{12}C in der Probe und in einem Standard (PDB) in ‰ angegeben. Zur δ^2H-Messung wurden jeweils ca. 100 mg des getrockneten organischen Materials verbrannt, ca. 0.1 ml des entstehenden '(Verbrennungs-)Wassers' wurden zu Wasserstoff reduziert und der massenspektrometrischen ^2H-Messung zugeführt (STICHLER et al. 1982).

2.2 Datierung

Das Alter der einzelnen Straten konnte mit verschiedenen Methoden annähernd bestimmt werden. Zeigen die Sedimentkerne eine jahreszeitlich bedingte Wechsellagerung, so kann an Hand dieser Warwen eine grobe Datierung vorgenommen werden. Ist im Sediment hinreichend organischer Kohlenstoff vorhanden, so kann über eine ^{14}C-Datierung eine zeitliche Einordnung relativ genau erfolgen.

Leider tritt in den karbonathaltigen Wässern des Alpenvorlandes der sog. Hartwassereffekt (MÜNNICH 1957) auf, d.h. die später sedimentierten Algen bauen bei der Photosynthese auch ^{14}C-armen, geologisch alten Kohlenstoff aus dem gelösten Bikarbonat in ihre organischen Verbindungen ein, so daß die Radiokarbonmethode ein bis zu 20% höheres Alter angibt. Eine weitere Datierungsmöglichkeit bietet die Pollenanalyse an, mit der man in der Moorstratigraphie so große Erfolge erzielt hat. Bei den jüngsten Seeablagerungen (nach 1945) lassen sich schließlich Radionuklide zur Datierung heranziehen (z.B. ^{137}Cs mit seinem Maximum 1963). Am günstigsten sind zeitlich eindeutig fixierbare Ereignisse, sofern sie sich im Sediment deutlich erkennbar (z.B. an Hand von Korngrößenparametern oder chemisch-biologischer Zusammensetzung) niederschlagen, z.B. massive Eingriffe des Menschen in das Einzugsgebiet (wie die Isarüberleitung in den Walchensee im Jahre 1924).

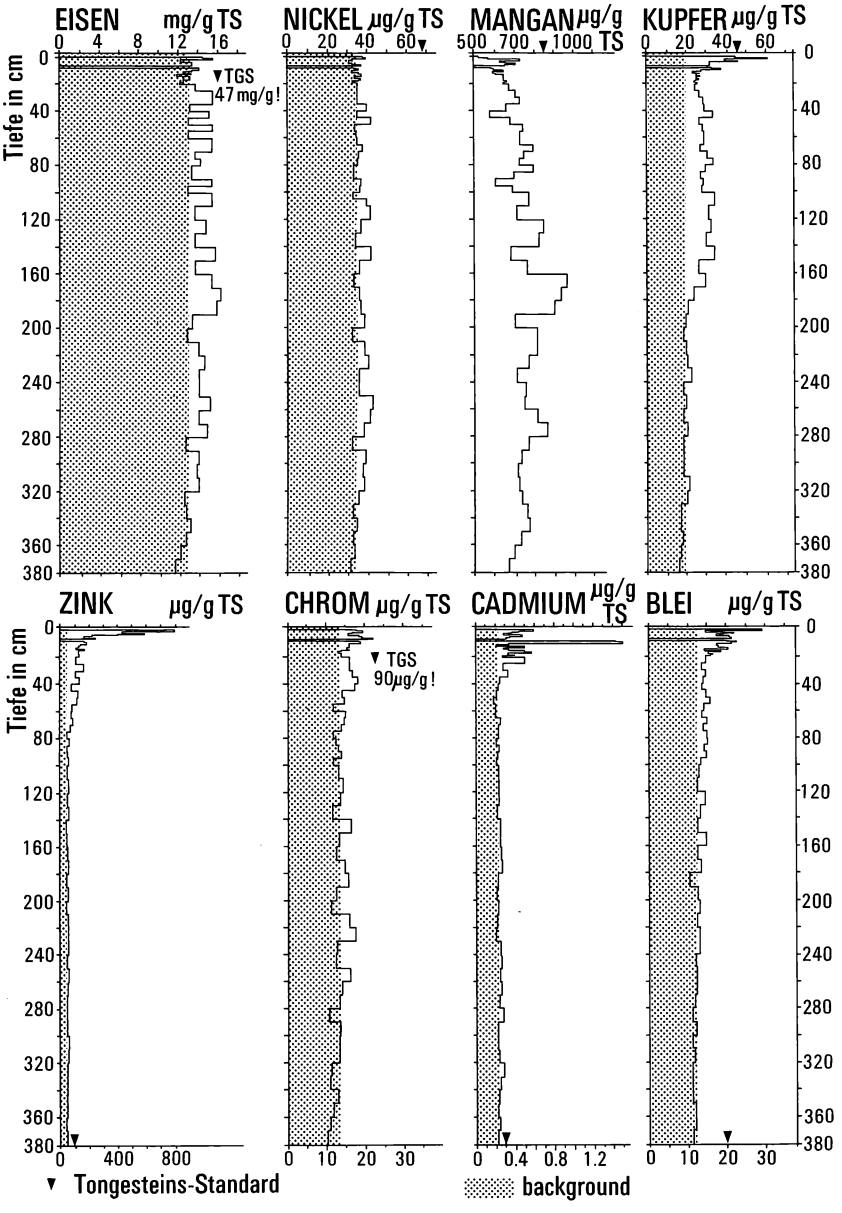


Abb. 1: Gehalt an Eisen, Nickel, Mangan, Kupfer, Zink, Chrom, Cadmium und Blei in µg/g der Sediment-Trockensubstanz (ppm) des Ammersees.

3. Schwermetallgehalte in Seesedimenten als Zivilisationsindikatoren

Durch ihr im Vergleich zur Zivlisationsgeschichte hohes Alter gestatten es die Seesedimente, den natürlichen Anteil ('background') der Schwermetallsedimentation, wie er sich aus den Naturgrundlagen des Einzugsgebietes ergibt, plausibel abzuschätzen und Schlüsse zu ziehen auf das Ausmaß, die Verteilung und die Herkunft von zivilisatorischen Schwermetallbelastungen, seit deren Verwendung oder Freisetzung durch den Menschen im Einzugsgebiet des jeweiligen Sees bzw. auch im weiteren Umfeld bei atmosphärischem Eintrag. Die Kenntnis des präzivilisatorischen Schwermetalleintrags ist erforderlich, um die Rate und das Ausmaß der zivilisatorischen Schwermetallakkumulation erfassen und bewerten zu können.

Die in Abb. 1 exemplarisch vorgestellten Cadmium-, Blei-, Kupfer-, Zink- und Chrom-Gehalte in einem Sedimentkern aus dem Ammersee (Oberbayern) - die Kernlänge von 382 cm umfaßt etwa die vergangenen 1500 Jahre - zeigen in den tieferen Schichten einen nahezu ungestörten Verlauf des Vertikalprofils bei insgesamt niedrigen Konzentrationen, den sozusagen natürlichen Anteil ('background'), d.h. jene Konzentration, die sich aus dem Milieu des Ammersee-Einzugsgebietes (988 km²) ergibt. Die beginnende Unruhe in den Konzentrationsprofilen oberhalb von 190 cm Tiefe (nach Warwen datiert in das 13. Jh.) kann mit ausgedehnten Rodungen (bei gleichzeitig verstärkter Bodenerosion) der Klöster Wessobrunn und Polling sowie der Wittelsbacher im Einzugsgebiet des Ammersees in Zusammenhang gebracht werden. Außerdem entwickelte sich in jener Zeit in Murnau, Weilheim und im Kloster Ettal (gegründet 1330) sowie in Oberammergau das heimische Gewerbe mit Töpferei und Schnitzerei (mit vermutlich erhöhtem Schwermetallgebrauch - z.B. Farbenverwendung) überdurchschnittlich gut (FRIED, HIERETH 1971). Vom 18. Jh. an (in ca. 70 cm Tiefe) kommt es zu einer ersten Anreicherung von Zink, die mit dem beginnenden Pechkohle-Bergbau in Peißenberg und Peiting korreliert werden kann. Von 1818 bis 1970 stieg die Bevölkerungszahl im Einzugsgebiet des Ammersees von 25 000 auf 1 050 000 Menschen an; gleichzeitig nahm die gewerbliche Wirtschaft einschließlich einiger Galvanisierungsbetriebe und Leichtmetallwerke (u.a. Flugzeugbau im 2. Weltkrieg mit Verbrauch Cd-haltiger Farben als Tarnfarben) als unmittelbaren Emittenten zu (siehe oberflächennaher Bereich in Abb. 1). Hinzu kam der allgemein kräftig gestiegene Eintrag von Zink, Blei und Cadmium aus dem Kohlebergbau bzw. dem Hausbrand von Kohle (Flugasche) und in jüngster Zeit aus dem hohen Verbrauch von Erdölprodukten, wie er in vielen Ablagerungen, z.B. auch in der Ostsee, in enger Korrelation mit der industriellen Entwicklung in Mitteleuropa nachgewiesen wurde. Es werden zwar als toxisch

Tab. 1: Maximal- und Minimalkonzentrationen (ppm der Sediment-Trockensubstanz) sowie I_{geo}-Werte ausgewählter Schwermetalle in einigen Seen Südbayerns.

See	Cu			Pb			Cr			Cd			Zn		
	Max	Min	I_{geo}	Max	Min	I_{geo}	Max	Min	I_{geo}	Max	Min	I_{geo}	Max	Min	I_{geo}
Ammersee	60	20	1.0	30	12	0.7	22	14	0.06	1.5	0.21	2.2	800	50	3.4
Wörthsee	65	40	0.1	125	18	2.2	22	7	0.5	1.2	0.95	1.4	340	50	2.2
Pilsensee				46	5	2.5	19	3	2.1	0.1	0.01	1.5	55	13	1.5
Walchensee	24	6.9	1.2	11.5	1	3.8	43	6	2.2	0.6	0.34	0.1	105	18	1.9
Kochelsee				310	50	2.0							480	50	2.6
Gr. Ostersee	33	30	-0.4	60	8	2.3				0.5	0.10	1.6	30	20	0
Pohnsee	36	27	-0.2	49	14	1.2				0.9	0.20	1.5	125	30	1.5
Waschsee	81	42	0.4	68	12	1.9				1.4	0.30	1.6	520	100	1.8
Herrensee	28	32	-0.7	80	3	4.1				0.6	0.30	0.3	60	100	-1.3
Sengsee	50	30	0.2	44	11	1.4				1.2	0.30	1.4	110	30	1.3
Gr. Arbersee	27	32	-0.8	52	8	2.1	0.3	0.4	-0.9	0.4	0.28	-0	82	70	-0.2
Weßlinger See	70	60	-0.4	244	23	2.8	13	20	-1.2	1.7	0.50	1.1	308	27	2.9
Höllensteinsee	80	1)	0.7	155	1)	3.7	80	1)	3.3	5.9	1)	3.8	420	1)	2.0
Speichersee	420	2)	3.8	2100	2)	6.8	830	2)	5.3	100	2)	8.2	2500	2)	5.0
Ausgl.-Weiher	123	2)	2.1	609	2)	5.0				31	2)	6.4	259	2)	2.1
Isar/Eching	203	2)	2.8	685	2)	5.2				30	2)	6.4	243	2)	2.0
N.-aichbach	142	2)	2.3	1950	2)	6.7				23	2)	6.0	765	2)	3.6

1) Vgl. Gr. Arbersee, da Zufluß Schwarzer Regen im Gr. Arbersee entspringt.
2) Vgl. Ammersee, da Werte aus dem Isarbereich bislang fehlen.

I_{geo}
- unter 0 praktisch unbelastet
- 0-1 unbelastet - mäßig belastet
- 1-2 mäßig belastet
- 2-3 mäßig - stark belastet
- 3-4 stark belastet
- 4-5 stark - übermäßig belastet
- > 5 übermäßig belastet

geltende Schwermetallkonzentrationen im Ammersee-Sediment nicht erreicht, und die Konzentrationen liegen größtenteils sogar unter dem Tongesteinsstandard mit seinen natürlichen Schwermetallgehalten (der Karbonatgesteinsstandard der Nördlichen Kalkalpen liegt in der Regel unter dem internationalen Tongesteinsstandard). Es läßt sich jedoch aus einer Zunahme um bis zum 20fachen (z.B. bei Zink) aus den Ablagerungen die zivilisatorische Schwermetallbelastung im Ammersee-Einzugsgebiet über einen Zeitraum von etwa 1500 Jahren abschätzen. Errechnet man den Geo-Akkumulationsindex nach MÜLLER (1979), so ergibt sich für eine Auswahl südbayerischen Seen folgendes Bild (Tab. 1):

Selbst in sehr abgeschiedenen Seen (z.B. Osterseen-Gruppe, Großer Arbersee/ Bayerischer Wald) ohne nahegelegene Schwermetallemittenten ist die Anreicherung von Blei im oberflächennahen Sediment fast durchweg beachtlich, was auf einen ständigen atmosphärischen Eintrag dieses Schwermetalls in diese Seen hinweist. Ähnliches, wenngleich nicht ganz so gravierend, gilt für Cadmium, bei dem neuerdings auch dessen Anteil in landwirtschaftlichen Düngemitteln ins Gerede gekommen ist. Alarmierend ist die Anreicherung von Schwermetallen in vielen vom Menschen geschaffenen oder stark überprägten Seen. Der jetzt über 50 Jahre alte Speichersee (Abb. 2) im Nordosten Münchens, den bis zu 80% des Münchner Abwassers durchfließen, weist dort, wo die kleineren, schwermetallreicheren Schwebstoffe sedimentiert werden, extrem hohe Konzentrationen an Blei (2000 ppm) und Cadmium (bis 100 ppm) auf, die diesen künstlichen See als 'Schwermetallfalle' ausweisen und die hohe Belastung des Abwassers mit Schwermetallen aus dem Raum München widerspiegeln.

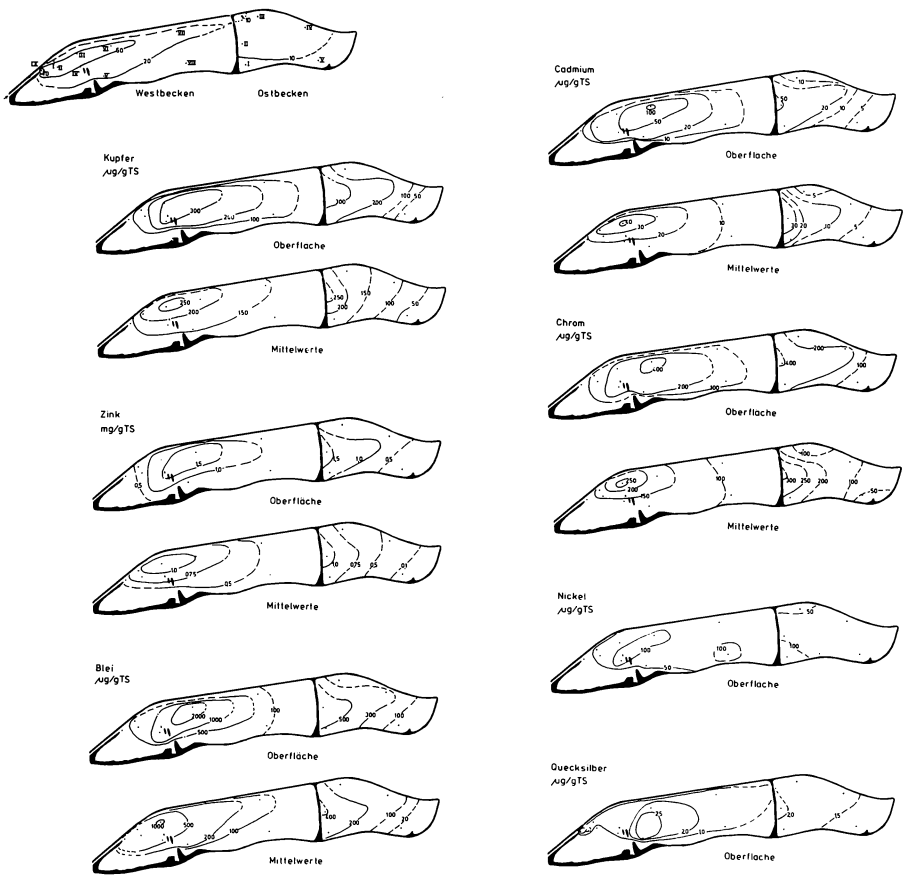


Abb. 2: Verteilungsmuster von Schwermetallen im Sediment des Speichersees nordöstlich Münchens.
Oben jeweils das oberflächennahe Sediment, unten jeweils ein Mittelwert der Schwermetallkonzentration aus dem gesamten Sedimentkern. Links oben ist die Lage der entnommenen Sedimentkerne eingezeichnet (nach GRIMMINGER et al. 1979).

Wenngleich diese hohen, toxischen Schwermetallgehalte zunächst im Sediment immobilisiert und damit festgelegt zu sein scheinen, so können sie doch über die im Boden lebenden Organismen wieder in die allgemeine Nahrungskette eingeschleust werden und außerdem durch Hochwasserereignisse oder Remobilisation aus dem Sediment bei stark reduzierendem Milieu (anaerob) im Tiefenwasser zu hohen Schwermetallkonzentrationen im Wasserkörper führen.

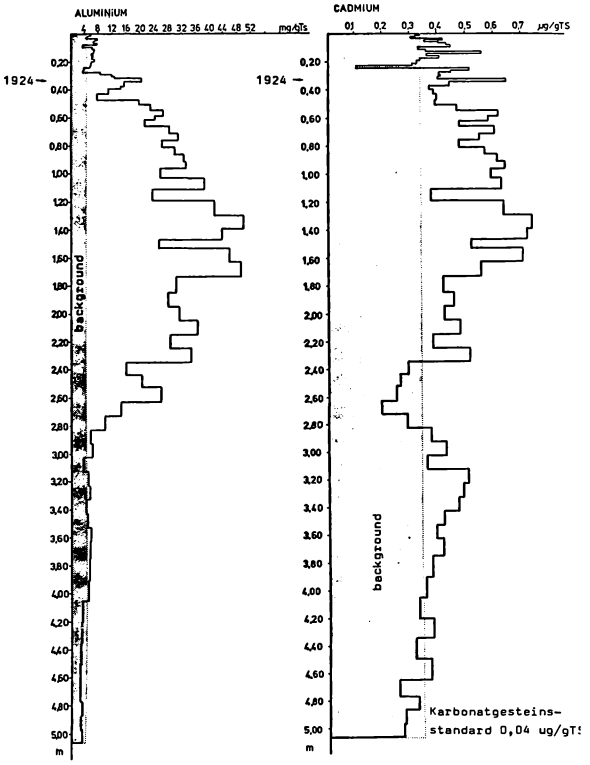


Abb. 3: Vertikale Verteilung von Aluminium und Cadmium im Sediment des Walchensees.
Obernacher Winkel nahe der Isarzuleitung (aus STEINBERG et al. 1981).

Wie sehr anthropogene Eingriffe das Sedimentationsgeschehen verändern, läßt sich eindrucksvoll am Walchensee belegen. Dieser mit 16.1 km² Fläche größte deutsche Alpensee wird seit 1924 für hydroelektrische Zwecke genutzt. Da sein natürliches Einzugsgebiet von 74.25 km² zu wenig Wasser geliefert hätte, um das Walchensee-Kraftwerk effektiv betreiben zu können, wurde 1924 die obere Isar mit 13 m³/s und 1949 der Rißbach mit 8 m³/s dem Walchensee zugeleitet und so das Einzugsgebiet auf insgesamt 783 km² vergrößert. Betrachtet man den Konzentrationsverlauf ausgewählter Schwermetalle mit der Tiefe, so fällt auf, daß der Zeitpunkt der Überleitung (1924) der Isar durch einen einschneidenden Rückgang der Schwermetallkonzentrationen gekennzeichnet ist (z.B. Al und Cd in Abb. 3). Dieser Rückgang der eingebrachten Schwermetalle hängt mit der vermehrten allochthonen Zufuhr vorwiegend anorganischer Schwebstoffe aus dem relativ schwermetallarmen, karbonatischen Einzugsgebiet zusammen. Schätzt man die Sedimentationsrate nach 1924 auf das Zehnfache der vor 1924 (entsprechend dem um das Zehnfache vergrößerten Einzugsgebiet), kann man die Schwermetallsedimentation in mg/m² · a errechnen, indem man die für den Zeitraum nach 1924 gemessenen Schwermetallgehalte mit dem Faktor 10 multipliziert (STEINBERG et al. 1981): Wurden z.B. zinkhaltige Partikel vor der Isar-Einleitung mit rd. 20 mg/m² · a sedimentiert, brachte das Jahr 1924 eine Steigerung um das 25fache. In der Folge pendelte sich die Sedimentation bis ungefähr 1950 auf einen Wert von ca. 260-300 mg/m² · a ein und steigerte sich bis zur Gegenwart auf gut das Doppelte. Ähnliches gilt auch für die übrigen untersuchten Schwermetalle, etwa Cd (Abb. 4). Das isolierte Maximum 1924, das auch bei Nickel, Cadmium und Chrom sowie bei Calcium auftritt, scheint eine Auswaschung des zur Aufnahme des Isar-Wassers neugebauten Kanalbetts (Obernach-Kanal) zu dokumentieren.

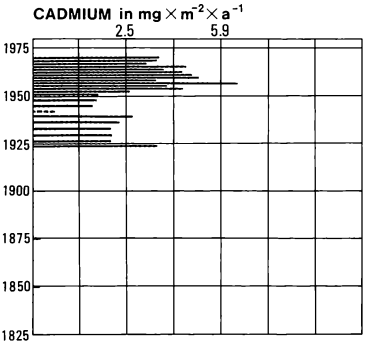


Abb. 4: Die Sedimentationsrate von Cadmium in mg/m² · a.
(nach STEINBERG et al. 1981).

Ein langzeitlicher Transport von anthropogen freigesetzten Schwermetallen durch den atmosphärischen Staub läßt sich nicht nur in den nahe den Industriezentren gelegenen Seen nachweisen. Geochemische Untersuchungen eines Sedimentkerns aus dem arktischen Access Lake (MÜLLER, BARSCH 1980) zeigen ebenfalls eine Zunahme der Schwermetallgehalte, besonders von Blei und Zink, nach 1900. Die Bleikonzentrationen nahmen von 2.9 ppm auf 10.3 ppm, diejenigen von Zink von 40 ppm auf 80 ppm und die von Cadmium von 0.11 ppm auf 0.26 ppm zu. Nach BRUNNER u. BACCINI (1981) wird ein großer Teil der von Westen durch die Atmosphäre herantransportierten Schwermetalle über den Alpen ausgewaschen.

Für den Untersuchungsraum (Südbayern und Alpen) wären daher Aussagen zu folgenden Themen wünschenswert:

I. Trennung der lokalen und der überregionalen Immission
II. Bestimmung der Herkunftsgebiete (Lage der Emittenten) der überregionalen Immission
III. Berücksichtigung seenspezifischer Besonderheiten bei der Schwermetallsedimentation (s. Kap. 4) auf quantitativer Grundlage.

Mit ähnlichen Fragestellungen hat u.a. THOMAS (1981) die Anreicherung von Schwermetallen und ausgewählten organischen Schadstoffen in rezenten Moosen bearbeitet. Inwieweit hier angesichts der sehr komplexen Sedimentationsprozesse in Seen durch Untersuchung von Seesedimenten Fortschritte erzielt werden können, ist noch fraglich.

4. Aussagen zur Bioproduktion

Durch die über ^{14}C-Messungen mögliche absolute Altersdatierung von Sedimentkernen lassen sich auch zur Entwicklung der Bioproduktion bzw. zum Eutrophierungsablauf in unseren Seen gut datierte Aussagen machen. Für den Großen Arbersee z.B. läßt sich eine Zunahme der Bioproduktion seit 10 000 J. v.h. an der Erhöhung des Anteils organischer Substanz im Sediment feststellen (Abb. 9). Das Maximum der organischen Sedimentation liegt bei ca. 4500-5000 J. v.h., d.h. an der Wende des wärmeren Atlantikums zum kühleren Subboreal. Denkbar ist jedoch auch eine erhöhte Zufuhr organischer Schwebstoffe (Huminstoffe) aus der Vegetationsdecke des Einzugsgebietes, die während des Klimaoptimums (besonders in der Höhenlage von 850-1300 m ü.d.M.) allgemein einen höheren Stoffumsatz aufwies als heute. Auch in allen anderen Seen Südbayerns, in denen die autochthone Sedimentation die allochthone Schwebstoffzufuhr überwiegt (z.B. Walchensee, Steinsee, Wesslinger See, Riegsee), kann die Faziesgrenze von Spät- zu Postglazial um 10 000 J. v.h. in 4-7 m Sedimenttiefe beobachtet werden, die Zunahme der organischen Sedimentation im Klimaoptimum und eine insgesamt erhöhte Sedimentationsrate in jüngster Zeit (Eutrophierung). Als weitere Eutrophierungskennzeichen können auch der Verlauf der Fe-, Mn-, Al- sowie der P-ges.-, P-anorg.- und P-org.-Konzentrationen dienen (als Beispiel der Wesslinger See in Abb. 5). Hohe Konzentrationen von Fe, Mn und Al in 200 cm Sedimenttiefe an der Faziesgrenze Spätglazial/Postglazial entsprechen den üblichen Gehalten in vorwiegend anorganischen Sedimenten (Tonen). Im Verlauf des Postglazials mit zunehmender organischer Sedimentation sinken die Konzentrationen, in 50 cm Tiefe steigen sie dann

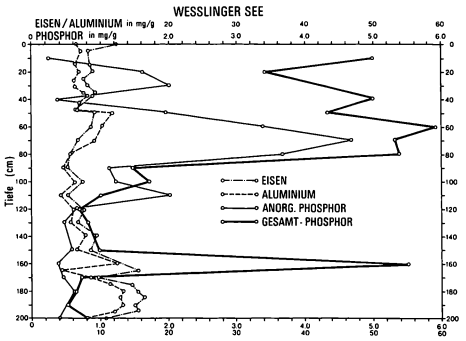


Abb. 5: Gesamtphosphor und anorg.-Phosphor (Differenz zwischen beiden ist $P_{org.}$) sowie die Gehalte an Aluminium und Eisen in mg/g Trockensubstanz im Wesslinger See südwestlich von München.

wieder an. Vergleicht man hiermit die Gehalte an anorgan. und Gesamt-Phosphor, erkennt man, daß diese ebenfalls zwischen 100 und 50 cm Tiefe ansteigen und zur Oberfläche hin wieder abnehmen, während der Anteil des organischen Phosphors oberhalb von 50 cm allmählich zunimmt. Hierzu bietet sich folgende Erklärung an: Die allmähliche Phosphoranreicherung im Profil zwischen 100 und 50 cm infolge von Eutrophierung war verbunden mit einer verstärkten Ausfällung der Elemente Fe, Mn und Al. Die Ursache für die Abnahme des Gesamt-Phosphorgehalts von 50 cm zur Oberfläche hin ist nicht in einer Verringerung des Phosphorangebots im Wasser zu sehen, sondern eher in einer weiteren Zunahme. Doch auf Grund der nun eingetretenen anaeroben Bedingungen im Hypolimnion trat die schon von zahlreichen Autoren beschriebene Remobilisierung von Phosphaten ein bei gleichzeitiger Reduktion der Fe-, Mn- und Al-Ionen. Die sedimentierten Phosphat-, Eisen-, Mangan- und Aluminium-Mengen nehmen ab. Lediglich der Anteil von organ. Phosphor am Gesamtphosphor nimmt im Sediment auf Grund des hohen Eutrophierungsgrades zu. Im Gegensatz zu den redoxempfindlichen Elementen Fe, Mn und Al zeigen die Elemente Cu, Zn, Pb und Cd (Abb. 6) im jüngeren Sedimentbereich die in Kap. 3 bereits geschilderte zivilisatorisch bedingte Anreicherung, nicht jedoch die Elemente Cu, Ti und Ni.

Die redoxabhängige Freisetzung von Eisen und Mangan aus dem Sediment zeigt ebenfalls ein Vergleich von Sedimentkernen aus dem Pilsensee (polytroph, während der Sommerstagnation sauerstofffrei) und dem Wörthsee (eutroph, jedoch sauerstoffhaltiges Tiefenwasser auch während der Sommerstagnation). Während im Pilsensee in den oberen Sedimentlagen eine Abnahme an Eisen und Mangan auftritt, ist diese im Wörthsee nicht zu beobachten (Abb. 7). Läßt sich der Beginn dieser Abnahme im Pilsensee datieren, so kann damit ausgesagt werden, seit wann dieser See im Sommer sauerstofffrei und damit polytroph ist.

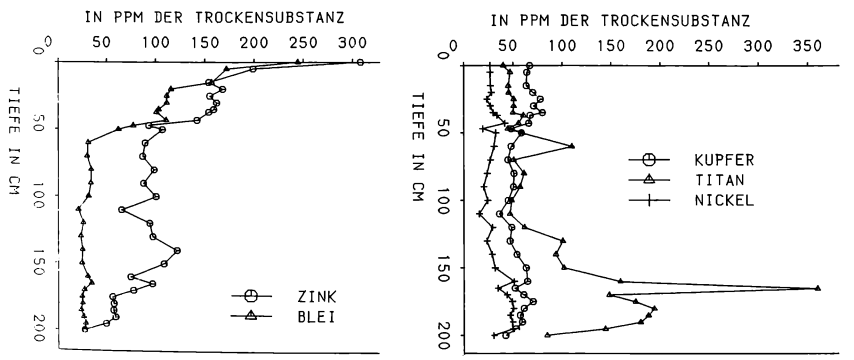


Abb. 6: Die Gehalte an Zink und Blei sowie an Kupfer, Titan und Nickel im Wesslinger See.

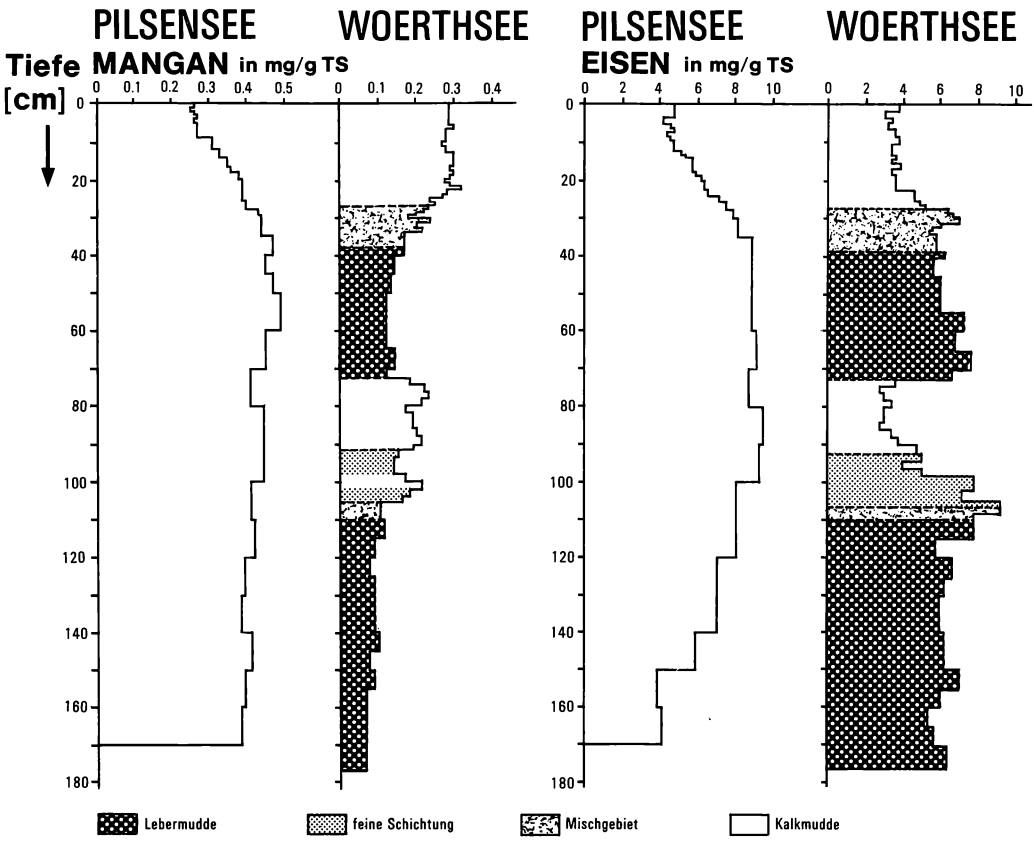


Abb. 7: Die Gehalte an Eisen und Mangan in Pilsensee und Wörthsee südwestlich von München.

5. Paläoklimatische und paläolimnische Aussagen

An Hand von ^{2}H-, ^{13}C- und ^{14}C-Isotopenanalysen lassen sich eine Reihe von weiteren paläoökologischen Fragen bearbeiten, wie an drei Sedimentkernen aus dem Großen Arbersee (Bayerischer Wald) aufgezeigt werden soll. Die durch das Inst. f. Radiohydrometrie (Ges. f. Strahlen- und Umweltforschung, München-Neuherberg) ^{14}C-datierten Alter der Sedimentstraten sind in Abb. 8 dargestellt. Das ^{14}C-Alter stimmt mit dem pollenanalytisch bestimmten Alter im älteren Bereich jeweils gut überein, während im jüngeren Bereich die ^{14}C-Werte systematisch höher sind. Dies könnte z.B. durch eine Durchmischung der relativ lockeren, bis zu 94% wasserhaltigen, oberen Sedimentschicht über einem bestimmten Altersbereich oder durch Einbau älterer Huminstoffe aus dem Einzugsgebiet ins Sediment erklärt werden. Dagegen kann der Hartwassereffekt (MÜNNICH 1957), durch den eine Datierung über ^{14}C-Bestimmung zu großen Fehlern führt, auf Grund des kristallinen Einzugsgebietes mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Auch Isotopenaustauschvorgänge mit dem im Wasser gelösten CO_2 bzw. über Methanbildung erscheinen wenig wahrscheinlich. Für die Gültigkeit der ^{14}C-Alter im Bereich von ca. 10 000 Jahren v.h. spricht neben pollenanalytischen Untersuchungen der Schnittpunkt der Alterskurven von K II und K III mit dem Fazieswechsel von Spätglazial zu Postglazial, der in Skandinavien auf 10 000 ±300 J. v.h. datiert wurde (VOGEL 1970, 1980) und der offensichtlich auch im Gr. Arbersee wie in Seen Südbayerns in den Zeitraum 9 600 - 10 000 v.h. fällt. Dieser Fazieswechsel zeichnet sich im Gr. Arbersee durch einen relativ scharfen Wechsel von grauen bis hellbraunen, mehr sandigen und tonigen Mudden des Spätglazials zu schwarzbraunen, stark organischen Mudden des Postglazials aus.

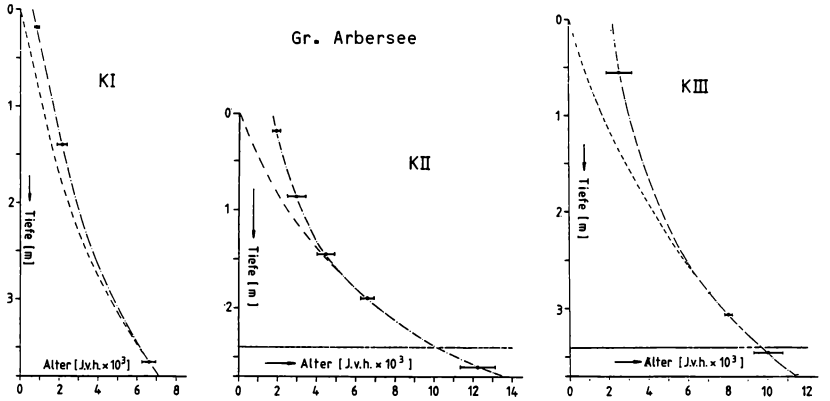


Abb. 8: Korrigierte ^{14}C-Alter der drei Sedimentkerne K I, K II und K III in Abhängigkeit von der Tiefe unter der Sedimentoberfläche.
——●—— korrigierte ^{14}C-Alter mit zweifacher Standardabweichung
-·-·-·-·- auf Grund der ^{14}C-Altersdaten möglicher Verlauf der Alterskurve
- - - - - - möglicher Verlauf der Alterskurve bei Annahme eines 'Huminstoff-effektes' und/oder ähnlicher Effekte.
---------- Faziesgrenze Spätglazial/Postglazial in den datierten Sedimentkernen.

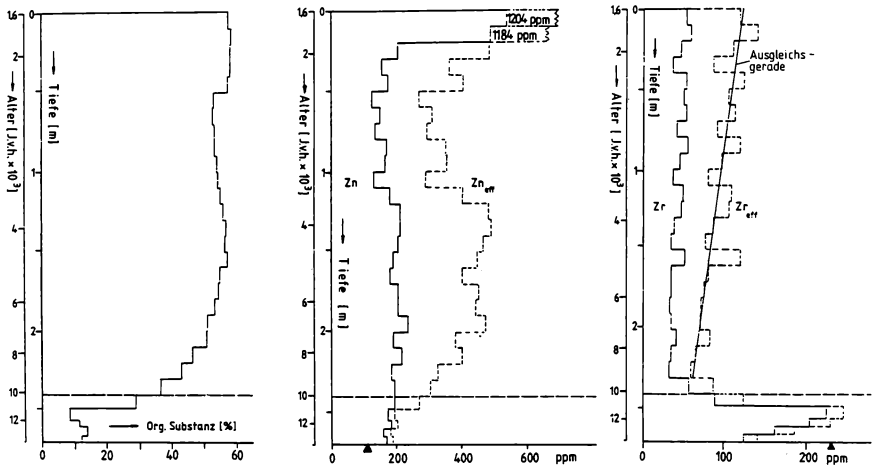


Abb. 9: Gehalt (in Gewichtsprozent) an organischer Substanz, Zn und Zr im Sediment des Kerns K II, aufgetragen gegen die Tiefe unter der Sedimentoberfläche bzw. gegen korrigierte ^{14}C-Alter.
Durchgezogene Linie: Gehalt, bezogen auf Trockensubstanz;
gestrichelte Linie: Gehalt, bezogen auf Glückrückstand.
▲ 'Moränenstandard' (mittlerer Zn- bzw. Zr-Gehalt im Moränenmaterial).

In Abb. 10 sind die $\delta^{13}C$-Meßergebnisse von I I, K II und I III sowie $\delta^{2}H$-Meßergebnisse von K II gegen das ^{14}C-Alter der Ablagerungen aufgetragen. Beim Vergleich der $\delta^{13}C$-Werte lassen sich im Altersbereich von 2000-8000 J. v.h. für jeden Kern fast konstante $\delta^{13}C$-Werte feststellen, die sich mit zunehmender Entfernung der Kernentnahmestelle vom Zufluß zu geringen $\delta^{13}C$-Werten verschieben. Dieser Effekt könnte durch einen geringeren Gehalt terrestrischer organischer Substanz ($\delta^{13}C$ ca. -27‰ bei der im Untersuchungsgebiet vorherrschenden Vegetation [z.B. OSMOND, ZIEGLER 1975; DEINES 1980]) und einen höheren Gehalt an limnischem Plankton ($\delta^{13}C$ ca. -30‰ [PEARSON, COPLEN 1978]) in größerer Entfer-

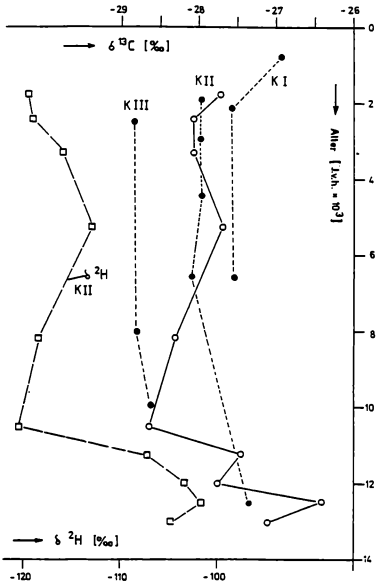


Abb. 10: δ^2H- und $\delta^{14}C$-Werte von Sedimentproben aus dem Großen Arbersee in Abhängigkeit vom korrigierten ^{14}C-Alter.
□ δ^2H-Werte des Kerns K II } Einzelproben aus 5-10 cm-Abschnitten
○ $\delta^{13}C$-Werte des Kerns K II
• $\delta^{13}C$-Werte der Kerne K I - K III, Mischproben aus ca. 30-40 cm-Abschnitten.

Tab. 2: $\delta^{13}C$- und δ^2H-Werte von Sedimentproben (Einzelproben) des Kerns K II. Außerdem sind angegeben jeweilige Tiefe im Sedimentkern (von oben) und zugehörige korrigierte ^{14}C-Alter.

Tiefe (cm)	$\delta^{13}C$ (‰)	δ^2H (‰)	korr. ^{14}C-Alter (J.v.h. x 10^3)	Proben-Nr.
0 bis 10	-27.71	-119.4	1.8	29
50 bis 60	-28.05	-119.0	2.4	24
100 bis 110	-28.05	-115.9	3.3	19
160 bis 170	-27.68	-112.9	5.3	13
210 bis 220	-28.30	-118.3	8.2	8
240 bis 247.5	-28.67	-120.3	10.5	5
247.5 bis 255	-27.44	-107.2	11.3	4
255 bis 260	-27.76	-103.3	12.0	3
260 bis 265	-26.43	-101.6	12.5	2
265 bis 270	-27.10	-104.9	13.2	1

nung vom Zufluß erklärt werden. Beim Vergleich der δ^2H- und $\delta^{13}C$-Altersprofile von K II fällt der nahezu gleichsinnige Gang der Gehalte beider Isotope im Altersbereich von über 2000 J. v.h. auf. Innerhalb des Postglazials besitzen beide Isotopenganglinien bei ca. 5000 J. v.h. ein - allerdings nur durch eine Probe belegtes - Maximum, welches möglicherweise auf das ausklingende Klimaoptimum zurückzuführen ist. Für ^{14}C-Alterswerte über 11 000 J. v.h. steigen die δ^2H- und $\delta^{13}C$-Werte deutlich an. Die verbrennbare Substanz dieser Proben weist einen Kohlenstoffgehalt von ca. 33% auf, während der entsprechende Gehalt der postglazialen Proben erwartungsgemäß bei 50% liegt. Der niedrige Kohlenstoffgehalt ist möglicherweise auf anaerobe Gärungsprozesse zurückzuführen. SCHIEGL

(1970) hat bei chemischen Umwandlungen für Torf empirisch einen Zusammenhang zwischen dem δ^2H-Wert und dem Kohlenstoffgehalt im Bereich von 50 bis 65% Kohlenstoff gefunden. Unter der Annahme, daß diese Beziehung auch für die hier vorliegenden Proben mit ihrem geringen Kohlenstoffgehalt gilt, ergibt sich eine Verringerung der δ^2H-Werte der Muddenproben mit einem ^{14}C-Alter von über 11 000 J. v.h. bis auf ca. -155‰. Dies würde nach der ebenfalls von SCHIEGL (1970) angegebenen δ^2H-Temperatur-Beziehung (3.2‰/°C) einem Temperaturanstieg vom Spätglazial zum Postglazial um rund 10 °C entsprechen, was einen durchaus möglichen Wert darstellt (z.B. RUDLOFF 1980). Die Sicherung dieses Befundes und insbesondere die Deutung der δ^{13}C-Werte im Spätglazial bedürfen weiterer Untersuchungen.

Literatur

BRUNNER H.P., BACCINI P., 1981: Die Schwermetalle, Sorgenkinder der Entsorgung? Neue Zürcher Zeitung v. 25.3.

DEINES P., 1980: The isotopic composition of reduced organic carbon. In: (Ed. FRITZ P., FONTES J.C.): Handbook of Environmental Isotope Geochemistry. Amsterdam/Oxford/New York (Elsevier): 329-393.

EICHINGER L., RAUERT W., SALVAMOSER J., WOLF M., 1980: Large volume liquid scintillation counting of carbon-14. Radiocarbon 22(2): 417-427.

FRIED P., HIERETH S., 1971: Landgericht Landsberg und Pflegegericht Rauhenlechsberg. Hist. Atlas von Bayern, Teil Altbayern. Bd. 22/23, München.

GRIMMINGER H., MICHLER G., STEINBERG C., 1979: Der Speichersee. Mitt. Geogr. Ges. München 64: 41-76.

MICHLER G., PRÖMPER R., RAUERT W., STICHLER W., WOLF M., 1982: Isotopenmessungen an Sedimenten des Großen Arbersees/Bayerischer Wald. = GSF-Bericht R 290. München (Ges. f. Strahlen- u. Umweltforschung): 202-225.

MÜLLER G., 1979: Schwermetalle in den Sedimenten des Rheins - Veränderungen seit 1971. Umschau 79(24): 778-783.

MÜLLER G., BARSCH D., 1980: Anthropogenic lead accumulation in sediments of a high arctic lake Oobloyah Bay, N. Ellesmere Island N.W.T. (Canada). Env. Techn. Letters 1: 131-140.

MÜNNICH K.O., 1957: Messung des ^{14}C-Gehalts von hartem Grundwasser. Naturwissenschaften 44: 32-39.

OSMOND C., ZIEGLER H., 1975: Schwere Pflanzen und leichte Pflanzen: Stabile Isotope im Photosynthesewechsel und in der Biochemischen Ökologie. Naturwiss. Rundschau 28(9): 323-329.

PEARSON F.J. jr., COPLEN T.B., 1978: Stabile isotope studies of lakes. In: (Ed. LERMAN A.): Lakes - Chemistry, geology, physics. New York/Heidelberg/Berlin (Springer): 325-339.

RUDLOFF H. von, 1980: Die Klima-Entwicklung in den letzten Jahrhunderten im mitteleuropäischen Raume (mit einem Rückblick auf die postglaziale Periode). In: (Ed. OESCHGER H., MESSERLI B., SVILAR M.): Das Klima. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 125-148.

SCHIEGL W.-E., 1970: Natural deuterium in biogenic materials. Diss. Univ. Pretoria.

STEINBERG C., HÄMMERLE E., MICHLER G., 1981: Sedimente - die historischen Dokumente der Seenentwicklung. Rekonstruktion der jüngsten Belastungen des Walchensees. Bauintern

STICHLER W., TRIMBORN P., AUER R., LOWAG H., WAHL M., 1982: Meßmethoden zur Bestimmung der Gehalte von stabilen Isotopen. Beiträge über hydrologische Tracermethoden und ihre Anwendungen. GSF-Bericht R 290: 50-73.

THOMAS W., 1981: Entwicklung eines Immissionsmeßsystems für PCA, Chlorkohlenwasserstoffe und Spurenmetalle mittels epiphytischer Moose - angewandt auf den Raum Bayern. (= Bayreuther Geowiss. Arb. 3): 143 S.

VOGEL J.C., 1970: C14 trends before 6000 B.P. In: (Ed. OLSSON I.U.): Radiocarbon variations and absolute chronology. Stockholm (Almquist & Wiksell): 313-333.

VOGEL J.C., 1980: Accuracy of the radiocarbon time-scale beyond 15000 B.P. Radiocarbon 22(2): 210-218.

Adresse

Dr. Günther Michler
Institut f. Geographie Univ.
Luisenstr. 37/II

D-8000 München 2

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Veränderungen im Sedimentationsgeschehen des Walchensees (Oberbayern) durch anthropogene Eingriffe in das Einzugsgebiet

Christian Steinberg, Eva Hämmerle und Josef Meilhammer

Zusammenfassung

Durch Zuleitung der oberen Isar mit Nebenbächen (seit 1924) und des Rißbaches (seit 1950) wurde das ursprünglich nur 59.3 km² große Einzugsgebiet des Walchensees (nördliche Kalkalpen, Oberbayern) auf insgesamt 983.6 km² vergrößert, wovon das Isar-Einzugsgebiet allein rund 510 km² ausmacht. Isar- und Rißbach-Überleitungen münden in verschiedene Buchten des stark gegliederten Seebeckens, so daß der Einfluß der einzelnen Überleitungen auf den Stoffhaushalt an Hand von Sedimentuntersuchungen weitgehend getrennt von einander studiert werden kann. Es werden jährliche Sedimentationsraten von Calcium (≙ Erosion im Einzugsgebiet), Phosphor (≙ Eutrophierungsfaktor) und Pflanzenpigmente (≙ Produzentenbiomasse) für drei Seebuchten vorgestellt. In die dritte Bucht mündet keine Überleitung, sondern nur zwei kleine Wildbäche.

Die Isar-Überleitung erhöhte die Calcium-Sedimentationsrate von 30 auf rund 900 g/m² · a, wobei sich seit Mitte der 50er Jahre ein Plateau einstellte. Die Phosphor-Sedimentationsrate von rund 100 mg/m² · a stieg auf 1000-1500 mg/m² · a; sie hat sich seit Ende der 50er Jahre auf 2500 bis 7400 mg/m² · a gesteigert. Die letztgenannte enorme Erhöhung ist auf die starke touristische Erschließung des Isar-Einzugsgebietes zurückzuführen. Diese Entwicklung läßt sich auch an der Sedimentation von Pflanzenpigmenten ablesen, die vor der Isar-Überleitung weniger als 6 und gegenwärtig rund 325 mg/m² · a beträgt.

Die Rißbach-Einleitung führte zu einer Calcium-Sedimentationsrate von 1 bis 3 kg/m² · a mit einer in den letzten Jahren abnehmenden Tendenz. Ähnliches gilt für die Sedimentation von phosphorhaltigen Partikeln seit Anfang der 70er Jahre. Gegenläufig ist aber die Ablagerung von Pflanzenpigmenten, die seit Beginn der 60er Jahre stetig zunimmt. Hier macht sich das große Eutrophierungspotential der Isar-Überleitung bemerkbar, das abnehmende Phosphorfrachten des Rißbaches überkompensiert.

Entsprechendes läßt sich in der Walchensee-Bucht (Bucht ohne Überleitungen) feststellen, wo ebenfalls trotz abnehmender Phosphor-Sedimentationsrate die der Pigmente signifikant zunimmt.

Eutrophierung, Flußumleitung, Gewässer (stehend), Stratigraphie.

Eine ausführliche Publikation erfolgte in der Zeitschrift für Wasser- und Abwasserforschung, Bd. 16 (1983): 48-54.

Adresse

Dr. C. Steinberg
Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft
Lazarettstr. 67

D-8000 München 19

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Chemisch-stratigraphische Untersuchungen zur postglazialen Entwicklung des Plußsees (Holstein)

Hans-Henning Stabel

The post-glacial development of Lake Plußsee (northern Germany) was determined on the basis of chemical analysis of a sediment core (11.0 m long, strata dated by pollen analysis).

Three different developmental stages were deduced from the organic contents of the sediments: I) From the Younger Dryas (PZ IV) to the Boreal Time (PZ VI) a typical mineral sediment with only 3-6% O.S./d.w. settled. The sediments had mainly terrestrial origin. II). From the Boreal (PZ VI) to the Subboreal (PZ IX) layers rich in organic substance (ca. 80% O.S./d.w.) followed. These sediments were highly influenced by allochthonous matter as well. III) From the Subboreal (ca. 3000 B.C.) up to the recent layers, decreasing amounts of organic matter (40-60% O.S./d.w.) were measured, mostly resulting from autochthonous processes.

Since the Boreal Time (ca. 7500 B.C.) a continuous natural eutrophication process occurred within the lake, as documented by increasing chlorophyllid and phosphorus concentrations. Hints for man-accelerated eutrophication, however, have been found only from analysis of the uppermost 60 cm of the sediment core, referring to the very last decades.

Gewässer (stehend), Paläolimnologie, Seenentwicklung, Stratigraphie.

1. Einführung

Auf dem Grund eines Sees abgelagerte Substanzen können entweder aus abiotischen oder aus biogenen Umsetzungen im See selbst hervorgebracht worden sein (autochthone Herkunft) oder aber aus der Gewässerumgebung stammen (allochthoner Eintrag). Eine Vielzahl unterschiedlicher Faktoren (z.B. Seebeckenmorphologie, Vegetationsdecke in der Seeumgebung, Klima, Phytoplanktonproduktion, Detritusabbau, Struktur der Nahrungsketten, Wasserchemismus) bestimmt Menge, qualitative Zusammensetzung und Herkunft des sedimentierten Materials. Durch postsedimentäre Verfrachtungen, durch Bioturbation seitens benthischer Invertebraten und durch Uferrutschungen kommt es zu Umlagerungen bzw. zu Umschichtungen des Primärsediments. Die Intensität solcher diagenetischer Vorgänge im Sediment nimmt allerdings mit zunehmender Tiefe rasch ab, so daß Ablagerungen entstehen, die in ihrer Schichtenfolge mehr oder weniger deutlich die Prozesse allochthoner Stoffzufuhr oder authigener Partikelbildung reflektieren.

In der chemisch-paläoökologischen Erforschung der Binnengewässer wird die Schichtenabfolge repräsentativ entnommener Sedimentkerne analysiert und mit Hilfe verschiedener Methoden datiert, z.B. durch Pollenanalyse, ^{14}C-Datierung, ^{137}Cs-Datierung und andere Methoden. Aus der Interpretation solcher sedimentstratigraphischer Zusammenhänge wird die Entwicklungsgeschichte eines Sees abgeleitet. Als sehr nützlich hat sich dabei die Kenntnis der Vegetationsgeschichte in der umgebenden Landschaft, der klimatischen Veränderungen und geologischen Vorgänge sowie anthropogener Eingriffe in die Biotope erwiesen. Durch die zeitliche Einordnung deutlicher Veränderungen lassen sich einzelne Abschnitte der Seenentwicklung rekonstruieren.

Alle norddeutschen Seen sind postglazialen Ursprungs, und ihre Entwicklungsdauer ist daher, gemessen an erdgeschichtlichen Perioden, relativ kurz. Die Entstehungsgeschichte der ostholsteinischen Seen ist bei GRIPP (1953) beschrieben. Das postglaziale Klima und die menschliche Siedlungstätigkeit in dieser Landschaft sind recht gut erforscht und bieten daher Anhaltspunkte zur Erklärung verschiedener Sedimentationsvorgänge. Im südskandinavischen Raum - im Gebiet der Gletschertätigkeit der letzten Vereisung - sind bisher eine Reihe von Seesedimenten chemisch-stratigraphisch untersucht worden: In Dänemark der Esrom Sø (FOGED 1968; HANSEN 1968), der Gribsø (HANSEN (1965), der Växjösjö (BATTARBEE, DIGERFELDT 1976) und der Järlasjö (DIGERFELDT et al. 1975) sowie in Südnorwegen der Nordvann (BØYUM 1976) und der Svinsjö (KJENSMO 1968). Daneben sei auf die vielen Untersuchungen aus Finnland (ALHONEN 1967, 1970 u. 1972; GRANBERG 1972; TOLONEN et al. 1975, u.a.) verwiesen.

Im engeren Umkreis des Plußsees, eines eutrophen Sees in Ostholstein, wurden bisher Sedimentbohrkerne aus dem kleinen Ukleisee (OHLE 1933; WASMUND 1934; BOEHM-HARTMANN 1973), aus dem Gr. Plöner See (OHLE 1972, 1973 u. 1979) und aus dem Schöhsee (SAAD 1970) chemisch untersucht. Dadurch ist ein direkter Vergleich mit den Sedimentationsvorgängen benachbarter Seen möglich, und es lassen sich auf diesem Hintergrund Hinweise auf eigene Prozesse in der Entwicklung des Plußsees ableiten.

2. Material und Methoden

Der Plußsee ist ein kleiner zu- und abflußloser Waldsee. Er hat eine Maximaltiefe von 28 m und ein Oberflächenareal von 13.5 ha. KRAMBECK (1974) beschreibt die Morphometrie des trichterförmigen Seebeckens, die einen typischen 'Toteissee' ausweist. Zahlreiche Arbeiten befassen sich mit limnologischen Untersuchungsergebnissen, von denen hier nur einige genannt seien: OHLE 1960, 1964, 1965, 1976a, 1976b; OVERBECK 1971, 1972, 1975; STABEL, MÜNSTER 1976; ALBRECHT et al. 1978; STABEL 1981.

Die Bohrkerne wurden im Winter 1975/1976 vom Eise aus über der tiefsten Stelle fast in der Seemitte mit einem Kolbenstecher nach LIVINGSTONE (1955) entnommen (vgl. AVERDIECK 1978). Im oberen Teil eines insgesamt 11 m langen Bohrkerns traten erhebliche Verluste auf. Deshalb wurde eine Parallelbohrung durchgeführt und durch den Vergleich der chemischen Zusammensetzung in tieferen Schichten eine Zuordnung der Schichtenabfolge beider Kerne erzielt. Aus den Daten des Parallelkerns konnte die Stratigraphie der obersten Schicht eindeutig rekonstruiert werden.

In Abständen von 10 cm wurden Proben entnommen und vor den nachfolgend beschriebenen Analysen mit dem Spatel gut verrührt. Die Dichte des Sediments wurde in Anlehnung an SAAD (1970) mit einem austarierten Glasgefäß bestimmt; Wassergehalt und Glühverlust wurden nach UNGEMACH (1960) ermittelt.

Mit einem Elementaranalysator (Fa. Erba Science, Mod. 1106) wurde der C-, H-, N-Gehalt bestimmt, eine Parallelbestimmung in den bei 520 °C veraschten Proben ergab den anorganischen Kohlenstoffgehalt. Ein Säureaufschluß mit verd. HNO_3 zerstörte die Carbonate in der Asche, und ein nachfolgendes Abrauchen der überschüssigen Säure bzw. der Nitrate erlaubte eine weitere Abschätzung des Carbonat-Kohlenstoffs durch Differenzwägung. Ein Teil des Glührückstandes (ca. 100 mg) wurde mit 1n HCl bei 100 °C mehrere Stunden aufgeschlossen und der Rückstand mit Blaubandfilter abfiltriert. Im Filtrat wurde der Phosphor- und der Eisengehalt mit einem Autoanalyser (Fa. Technicon) nach den Angaben von ALBRECHT (1973) bestimmt. Die Erfassung des Mangangehaltes erfolgte photometrisch nach HENRIKSEN (1966).

Sedimentpigmentreste (SPDU = sedimentary pigment degradation products nach ADAMS u. DUTHIE 1976) wurden im Acetonextrakt photometrisch bei 664 nm (Chlorophyllide) und bei 446 nm (Carotinoide) gemessen. Als Eichsubstanzen dienten dabei reines Chlorophyll *a* (Fa. Sigma Chemicals) und β-Carotin (Fa. Merck).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Habitus, Datierung und Zuwachsraten des Sediments

Die rezenten Oberflächensedimente des Plußsees wurden von UNGEMACH (1960) und GOLACHOWSKA (1979) beschrieben. Danach sind die Sedimente als Dy-Gyttja anzusprechen.

Durch die Datierung (AVERDIECK, in Vorb.) des Sedimentkerns läßt sich die Sedimentationsgeschwindigkeit in den einzelnen Pollenzonen (PZ) errechnen (Abb. 1). Der Sedimentzuwachs im Plußsee schwankte zwischen 0.2 und 2.34 mm/a. Einem Maximum in der Dryaszeit (1.59 mm/a, PZ IV) folgt eine Abnahme bis ins Boreal (PZ VI, 0.2 mm/a). Ein langsamer erneuter Anstieg der Zuwachsraten führt zu einem weiteren Maximum im Subboreal (PZ IX, 1.81), dem ein Minimum im jüngeren Subboreal/älteren Subatlantikum (PZ X, 0.72 mm/a) und eine erneute Zunahme bis zur Gegenwart (2.34 mm/a) folgt (vgl. Abb. 1). Obwohl die pollenanalytische Abgrenzung der verschiedenen Zonen mit gewissen Unsicherheiten behaftet ist (vgl. AVERDIECK et al. 1972) und auch in den verschiedenen Zeitabschnitten keineswegs gleichförmige Sedimentation stattfindet, zeigt sich in grober Annäherung eine Analogie zum postglazialen Klimaablauf in Nordeuropa (vgl. SCHWARZBACH 1974). Einer Klimaverschlechterung in der Jüngeren Dryaszeit, verbunden mit Temperaturabnahmen um 7-8 °C im Jahresmittel, folgte im Boreal (PZ VII) ein rascher Eisrückgang und in der postglazialen Wärmezeit (ca. 5000-3000 v.Chr.) ein Anstieg der Temperatur auf 2-3 °C höhere Jahresmittel. Danach ging die Temperatur leicht zurück, was bis zur Jetztzeit anhielt. Wenn ein Zusammenhang zwischen dem Temperatur- und dem Niederschlagsverlauf und dem Sedimentzuwachs bestehen sollte, so muß zur Deutung des steilen Anstiegs der Zuwachsraten in den letzten 2000 Jahren allerdings noch eine Zusatzannahme getroffen werden.

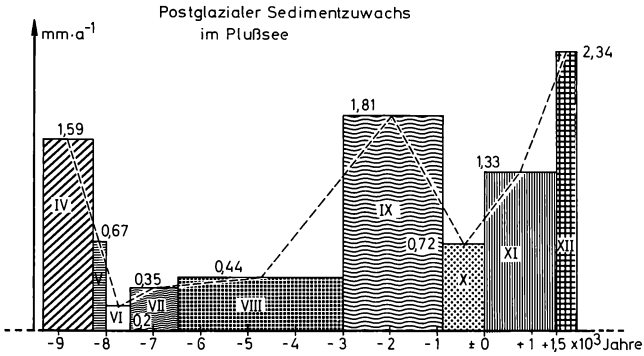


Abb. 1: Jährlicher Sedimentzuwachs in den postglazialen Sedimenten des Plußsees von der Jüngeren Dryaszeit (PZ IV) bis zur Gegenwart.
Die unterbrochene Linie verbindet die Zuwachsraten der mittleren Sedimentmächtigkeiten einzelner Pollenzonen.

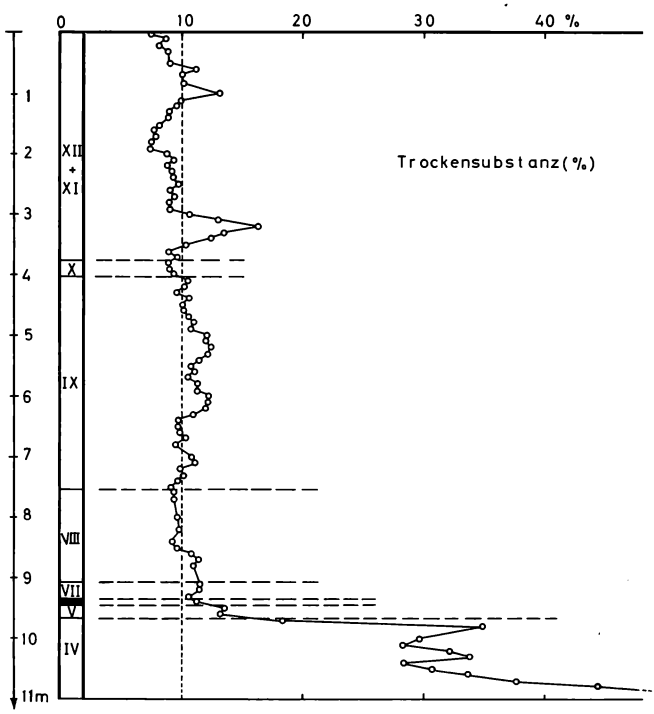


Abb. 2: Prozentualer Anteil der Trockensubstanz im Sedimentkern des Plußsees.
In der Vertikalen sind die Tiefe in m bzw. die Mächtigkeit der Pollenzonen (PZ) aufgetragen.

Der Habitus des Sediments änderte sich erst bei einer Kernlänge von 9.60 m. Hier traten dunkelbraune bis schwarze, ton- bzw. sandhaltige Schichten auf, die am Ende des Bohrkerns in Geschiebemergel übergingen. Dementsprechend wurden nur geringfügige Abweichungen in der Dichte des größten Teils des Bohrkerns (bis zur Tiefe 9.60 m) gemessen. Mit einer Ausnahme (bei 3.30 m Tiefe, D = 1.11; Sandanteile im Sediment) schwankte die Dichte in diesem Teil zwischen 1.04 und 1.06 g/cm³. Bei einer Kernlänge von 9.80 m stieg die Dichte auf 1.18 und im

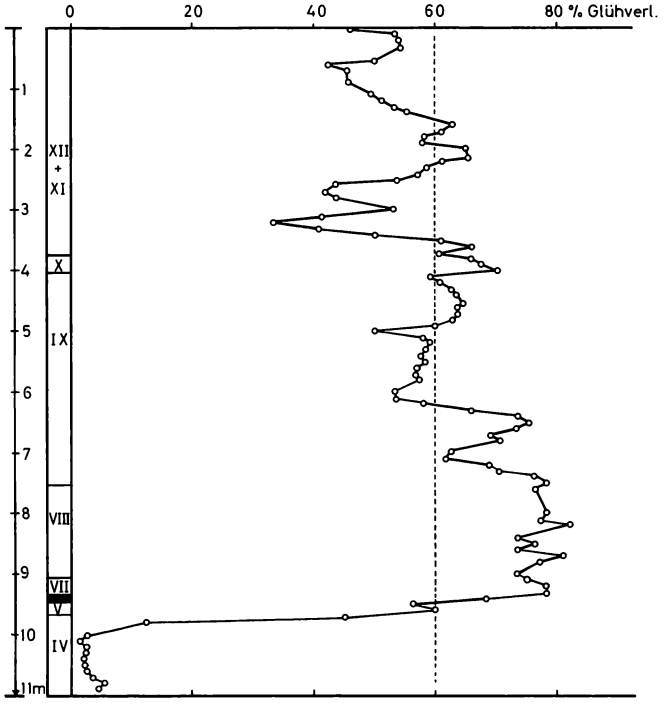


Abb. 3: Organischer Gehalt der Trockensubstanz in den postglazialen Sedimenten des Plußsees.
Punktierte Linie = optische Hilfslinie.

tiefsten Sedimentabschnitt (bei 10.2 m) auf 1.87 g/cm³. Der niedrige, fast konstante Anteil an Festsubstanz bzw. der hohe Wassergehalt der obersten Sedimentsäule, der parallel zur Dichtezunahme im untersten Teil des Kerns sprunghaft anstieg (von ca. 11% bis auf über 40%, vgl. Abb. 2), deutet auf einen hohen Anteil quellfähiger organischer Substanz hin.

3.2 Organische Sedimentanteile

Im Gegensatz zum eintönigen vertikalen Habitus und den geringen Dichteunterschieden im größten Teil der Sedimentsäule ist eine ungleichförmige Verteilung organischen Materials über den gesamten Bohrkern festzustellen (Abb. 3). In der Jüngeren Dryaszeit (von -9.65 bis -11.00 m) enthielt das Sediment nur 2 bis 5 Gewichtsprozent organische Substanz. Im Präboreal steigen diese Anteile jedoch rapide auf ca. 60% der Trockensubstanz an, und im Boreal (PZ VI und VII) sowie im Atlantikum wurden Maximalwerte von über 80 Gewichtsprozent ermittelt. Vom Subboreal bis zur Gegenwart nehmen die organogenen Bestandteile des Sediments allmählich bis auf 45 bis 50% ab, von einigen Schwankungen abgesehen (vgl. Abb. 3).

SAAD (1970) fand in der Sedimentsäule des Schöhsees ebenfalls eine Abnahme des organischen Gehalts. Aus diesem Befund und aus der abnehmenden Sedimentationsrate schloß er auf einen Rückgang in der Produktivität des Schöhsees. Obwohl in der Entwicklung des Plußsees ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen, soll ein gleichlautender Schluß nicht gezogen werden. Aus der Zusammensetzung der Sedimentsäule können auf Grund der Anteile organischer Substanz drei Abschnitte der Seenentwicklung abgelesen werden: In der Jüngeren Dryaszeit wurde ein typisches Mineralsediment mit geringen Anteilen organischer Substanz abgelagert. Bis zum Subboreal sammelte sich ein Laubdy an, der hohe Anteile an organischer Materie aufwies und sehr humushaltig war. Er wurde abgelöst von Sedimenten mit ständig abnehmenden organischen Anteilen.

Die chemische Charakterisierung der organischen Ablagerungen durch die Elementaranalyse und insbesondere durch das C/N-Verhältnis unterstützt diese Folgerung.

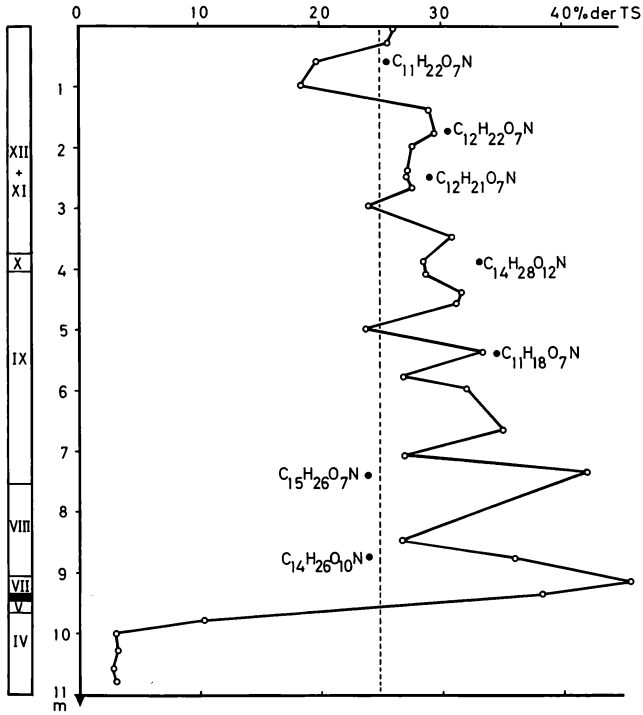


Abb. 4: Organischer Kohlenstoff als Bestandteil der Trockensubstanz (TS) sowie Darstellung einiger Elementarzusammensetzungen.
Punktierte Linie = optische Hilfslinie.

Prinzipiell ergibt sich ein ähnlicher Verlauf des Gehalts an organischem Kohlenstoff wie für die gesamte organische Substanz (vgl. Abb. 3). Bei der Betrachtung des Stickstoffgehalts (Abb. 8) muß berücksichtigt werden, daß in der vorliegenden Untersuchung nicht zwischen anorganischem Stickstoff (NH_4^+-Gehalt der Interstitiallösung und adsorbierte Ammoniumsalze) und organisch gebundenem Stickstoff (in Aminosäuren, Heterozyklen usw.) unterschieden werden konnte. Im C/N-Verhältnis tritt der Stickstoff also als Gesamtstickstoff auf; die in Abb. 4 dargestellten Werte erscheinen deshalb als etwas zu niedrig. Der Anteil des Interstitial-N an der Trockensubstanz ist maximal 0.05%, entsprechend 50 mg NH_4^+-N/l im Interstitialwasser.

Die in der ersten Entwicklungsperiode gemessenen, hohen C/N-Verhältnisse (der Quotient übersteigt bisweilen den Wert von 15) sind nur mit Vorsicht zu interpretieren. Hier entstehen bei der Elementaranalyse auf Grund der sehr geringen organischen Anteile die größten Fehler bei der Abschätzung des C-, H- und N-Gehalts, die sich bei der Quotientenbildung noch vergrößern können. Eine sprunghafte Veränderung des Seencharakters beim Eintritt in das Boreal kann allerdings auch aus dem nun folgenden Abfall des Quotienten auf Werte von 12.5 bis 10 gefolgert werden. Solche Werte sind kennzeichnend für Sedimente mit großem Huminstoffanteil. Schließlich erreicht der C/N-Quotient im Subboreal und im Subatlantikum Werte von 8 bis 9, wie sie auch in rezenten Ablagerungen des Plußsees gefunden werden.

Die unterschiedliche Zusammensetzung der abgelagerten organischen Materie wird auch bei der Analyse der in ihr gebundenen Photosynthesepigmente deutlich. Die nacheiszeitliche Sedimentation der Chlorophyll-Abbauprodukte spiegelt bis zu einem gewissen Grad die Höhe der Phytoplanktonproduktion wider. Da die terrestrischen Makrophyten beim Absterben ihre Chlorophyllide sehr schnell abbauen und nur die Carotinoide zurückbleiben (herbstliche Fallaubfarbe), ist ein allochthoner Beitrag zum Chlorophyllgehalt des Sediments als sehr gering anzusetzen. Carotinoide hingegen können sowohl aus der Gewässerumgebung als auch aus der autochthonen Phytomasse stammen (vgl. Diskussion bei ADAMS u. DUTHIE 1976).

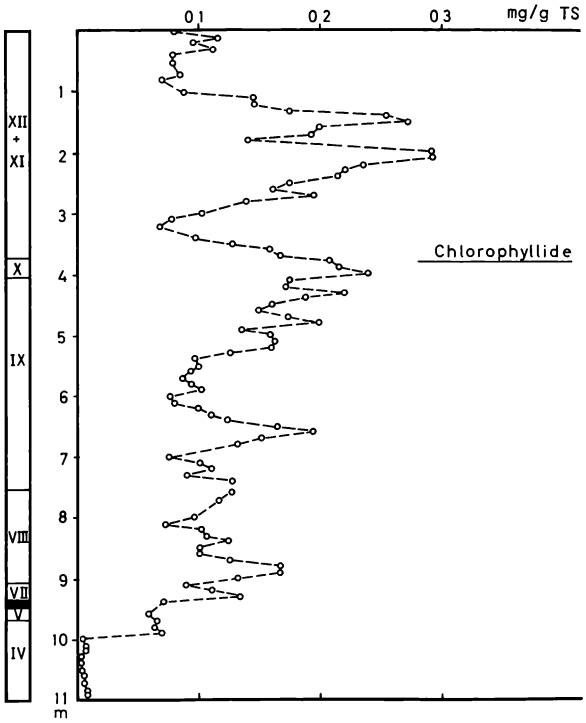


Abb. 5: Chlorophyllid-Gehalt der Trockensubstanz (TS) postglazialer Sedimente des Plußsees.

In den spätglazialen Mineralsedimenten des Plußsees finden sich entsprechend einer geringen Produktion sehr niedrige Chlorophyllidwerte (ca. 30 bis 60 µg/g Trockensubstanz). Zum Beginn des Boreals steigen diese Werte von ca. 60 µg auf 100 bis 150 µg/g TS. Obwohl erhebliche Abweichungen von einem kontinuierlichen Anstieg auftreten, die im einzelnen schwer zu deuten sind, läßt sich dennoch eine allmähliche Zunahme der Chlorophyllid-Konzentration bis auf 330 µg/g TS verfolgen; in allerjüngster Zeit nahm sie wieder auf ca. 100 µg/g ab (Abb. 5). Der Anstieg der Pigmentwerte ist - von Unterbrechungen abgesehen - auf eine ständige Zunahme der autochthonen Phytoplanktonproduktion zurückzuführen.

In diesem Zusammenhang gewinnt die Interpretation der Carotinoid-Konzentrationen besondere Bedeutung (Abb. 6). Bereits in der Jüngeren Dryaszeit ist ein starker Anstieg der SPDU auf über 200 µg/g TS zu verzeichnen. Dieser Anstieg setzt sich durch das Boreal (PZ VI und VII) fort und findet ein erstes Maximum am Beginn des Atlantikums. An der Wende des Atlantikums zum Subboreal (PZ VIII/IX) und zur Eichen-Buchenzeit (PZ XI), etwa 1000 v.Chr. bis Christi Geburt sowie im Jung-Subatlantikum (in 2 m Tiefe, PZ XII, vgl. Abb. 6) wurden ausgeprägte Maxima der Carotinoidablagerung gemessen.

Die Vertikalverteilung der Carotinoidreste unterscheidet sich demnach erheblich von der Stratifikation der Chlorophyllid-Konzentrationen. In einigen Arbeiten wird ein Quotient der verschiedenen Pigmentkonzentrationen zur paläolimnologischen Interpretation von Stoffwechselvorgängen in Seen verwendet (FOGG, BELCHER 1961; MOSS 1968; WETZEL 1970; ADAMS, DUTHIE 1976). Nach SANGER u. GORHAM (1972) kann aus gleichlaufenden Chlorophyllid- und Carotinoidkurven und aus einem relativ niedrigen Quotienten der Pigmentkonzentration auf geringe allochthone Einwirkungen auf das Gewässer geschlossen werden.

Die ältesten Sedimentschichten des Plußsees weisen sehr hohe Quotienten (> 1) auf (Abb. 7). In dieser Zeit war die Pflanzendecke in der Seeumgebung noch nicht vollständig geschlossen (PZ IV). Mit der eingeschwemmten partikulären und gelösten anorganischen Substanz wurden auch geringe Mengen organischer Materie terrestrischen Ursprungs in den See eingeschleust und zusammen mit den Resten der sehr geringen Phytoplanktonproduktion abgesetzt. Der Quotient der Pigment-

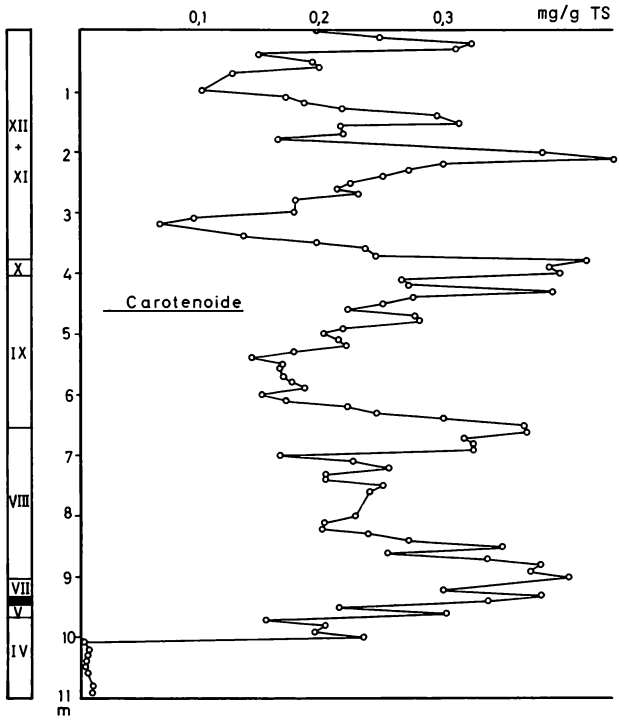


Abb. 6: Carotinoid-Gehalt in den Plußseesedimenten.

konzentrationen fällt noch in der letzten Periode des Spätglazials rapide ab und steigt von dieser Zeit an bis in die jüngsten Sedimentschichten allmählich wieder an (von ca. 0.3 bis auf 0.9, vgl. Abb. 7). Diese in grober Annäherung kontinuierliche Zunahme ist auf den ansteigenden Trophiegrad des Plußsees (vgl. steigende Chlorophyllwerte, Anstieg des Phosphorgehaltes im Sedimentkern) zurückzuführen.

Mit dieser Schlußfolgerung steht der Rückgang des C/N-Verhältnisses auf Werte, wie sie im unzersetzten Phytoplankton gefunden werden, im Einklang (Abb. 4). Aus allen diesen Daten kann geschlossen werden, daß etwa in der Mitte des Subboreals ein entscheidender Wechsel in der Zusammensetzung der sedimentierten organischen Materie auftrat. Der allochthone Einfluß (etwa aus Mooren) ging spürbar zurück.

3.3 Anorganische Komponenten im Sediment

Mit Werten zwischen 2 und 3 Gewichtsprozent nimmt der Carbonatkohlenstoff nur einen relativ geringen Raum im Spektrum der Sedimentbestandteile ein (vgl. Abb. 8). Im Spätglazial wurden vermutlich größere Mengen von Erdalkalicarbonaten eingeschwemmt, und mit dem starken Anstieg der organischen Sedimentation (PZ VI und VII) gingen die Werte für den anorganischen Kohlenstoff von 8 bis 9% auf ca. 3% der TS zurück. Im Boreal wurden Konzentrationen von etwa 3% gefunden, die bis ins späte Subatlantikum kontinuierlich abnahmen, entsprechend einer ständigen, leicht verringerten Einschwemmung von Erdalkalien. Die geringen Zunahmen der Carbonat-C-Werte in den verbleibenden Jahrhunderten bis zur Gegenwart können mit einer erneuten, verstärkten Einschwemmung gedeutet werden. Die laut AVERDIECK et al. (1972) in diese Zeit fallende fortschreitende Waldvernichtung (ab etwa 12./15. Jahrhundert) ging mit erhöhter Bodenerosion einher. Die darum verstärkte allochthone Sedimentation spiegelt sich auch in einer Erhöhung des Trockengewichts, des Glühverlusts, der Carotinoidanteile und im ansteigenden Eisen-, Mangan- und Phosphorgehalt wider (vgl. Abb. 2, 3, 6, 9, 10, 11), während der Chlorophyllidgehalt (Abb. 5) nahezu konstant bleibt.

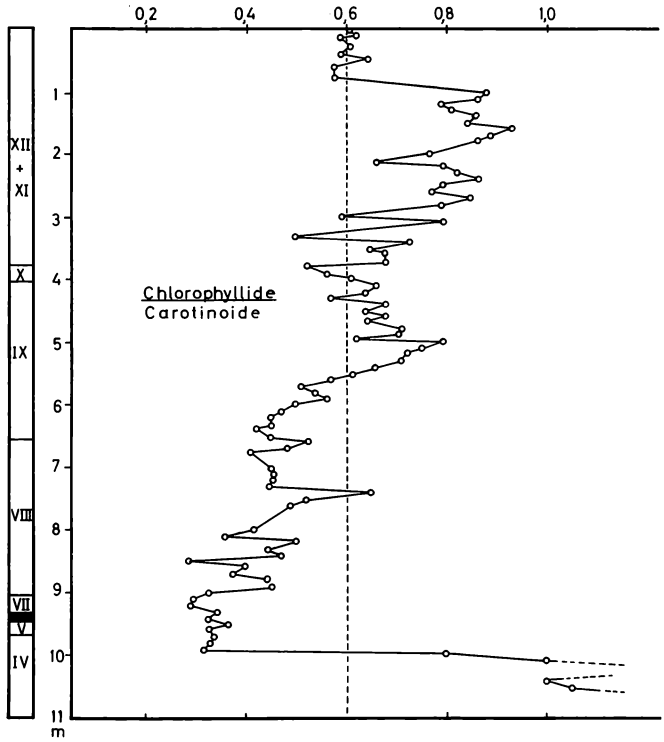


Abb. 7: Quotient der Chlorophyllid- und Carotinoid-Gehalte der aufeinanderfolgenden Schichten im 11 m langen Bohrkern des Plußsees.
Punktierte Linie = optische Hilfslinie.

Die geringen Schwankungen des Carbonatanteils im Bohrkern zwischen -1.00 und -8.00 m deuten dagegen auf ein sich nur wenig veränderndes Einzugsgebiet und relativ gleichbleibende 'Entkalkungs'-Raten hin (Abb. 8).

Für nichtflüchtige Elemente wirken die allermeisten stehenden Gewässer als 'Sammelfallen'. Phosphor ist als Minimumstoff für die Phytoplanktonproduktion der norddeutschen Seen begrenzend. Bei erhöhter Zufuhr von P aus der Gewässerumgebung steigert sich das Algenwachstum bis zur völligen Ausnutzung der verfügbaren Phosphate (Eutrophierung). Innerhalb einer Vegetationsperiode gelangen bei kontinuierlich gesteigerter P-Zufuhr zum Gewässer auch größere P-Mengen in biologisch abbaubaren organischen Substanzen auf den Seegrund und werden dort mit den zusätzlich eingeschwemmten mineralischen P-Fraktionen abgelagert. Seit dem Boreal (PZ VI und später auch in PZ VII) sind solche Eutrophierungsvorgänge in den Sedimenten des Plußsees dokumentiert (Abb. 9). Seit dem Boreal (PZ VI) wird eine kontinuierliche Phosphoranreicherung im Sediment des Plußsees bis zum Beginn des Subatlantikums (PZ X) von 0.1 bis ca. 1.0 mg P pro Gramm Trockensubstanz ablesbar. Im Verlauf der Ablagerung anderer Elemente, die wahrscheinlich mit der mineralischen Fracht zugeführt wurden, ist keine derartige Zunahme (z.B. beim anorganischen Kohlenstoff, vgl. Abb. 8) oder beim Mn (vgl. Abb. 11), sondern eher ein Rückgang (z.B. beim Fe, vgl. Abb. 10) zu beobachten.

Die zugeführten Phosphorverbindungen akkumulierten im See und führten zu Eutrophierungserscheinungen, u.a. zu hoher Biomasseproduktion der Planktonalgen. Im Jahresmittel erreichten daher ständig zunehmende Mengen an Überresten dieser Algenproduktion den Seeboden, was sich u.a. auch im erhöhten Chlorophyllid-Gehalt und im Quotienten der Pigmentkonzentrationen widerspiegelt (vgl. Abb. 5 und Abb. 7). In den darauffolgenden Abschnitten der See-Entwicklung (PZ XI und PZ XII) wurde zumeist ein Sediment mit P-Gehalten von ca. 0.8 mg/g TS abgelagert. Die Maxima bei -2.0 m und -3.0 m Profiltiefe können noch nicht interpretiert werden, während die P-Zunahme in allerjüngster Zeit vermutlich einem erneuten Eutrophierungsprozeß zuzuschreiben ist.

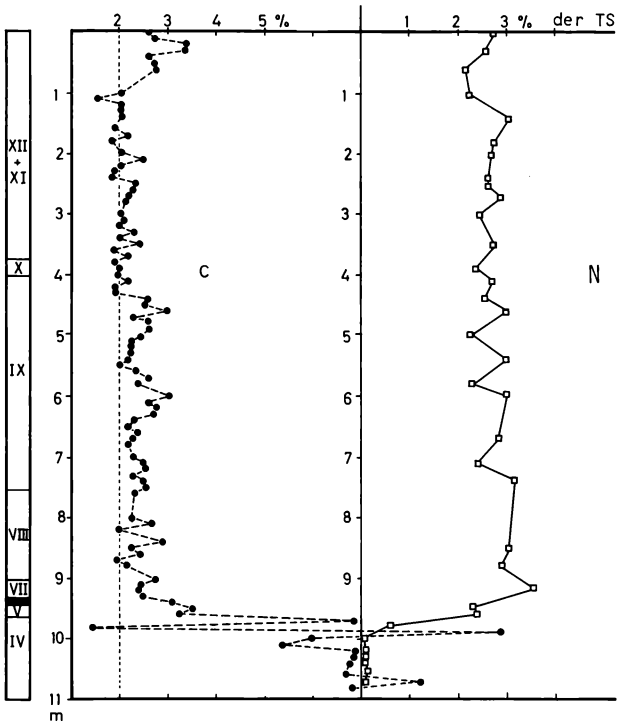


Abb. 8: Anorganischer Kohlenstoff und Gesamt-Stickstoff als Bestandteil der Trockensubstanz.

OHLE (1972 und 1979) wies in der postglazialen Entwicklung des Großen Plöner Sees sprunghafte, anthropogen bedingte Sedimentzuwachsraten mit stark erhöhten Phosphor- und Chlorophyllgehalten in den Ablagerungen des jüngeren Subatlantikums nach. In den älteren Schichten wurde dagegen nur ein sehr geringer Zuwachs des Phosphorgehalts in der Sedimentsäule beobachtet. Anthropogen herbeigeführte Eutrophierungserscheinungen in der Entwicklungsgeschichte des Plußsees können allenfalls in den obersten 60 Zentimetern der Sedimentsäule nachgewiesen werden.

Die Verteilung des Eisens im postglazialen Bereich der Sedimentsäule folgt in groben Zügen der Ablagerung der organischen Substanz (vgl. Abb. 10 und Abb. 3). Eine Festlegung von Eisen in Seesedimenten ist jedoch nur mittelbar von deren organischem Gehalt abhängig. Eisen in unlöslichen Fe^{3+}-Verbindungen wird in Abhängigkeit vom pH-Wert und vom Redoxpotential zu löslichen Fe^{2+}-Ionen reduziert. Eine Ablagerung großer Mengen organischer Substanz an der Sediment/Wasser-Kontaktzone führt zu Erniedrigung des Redoxpotentials durch den hohen Sauerstoffverbrauch der heterotrophen Mikroorganismen bei der Remineralisierung des organischen Materials. Bei Unterschreitung eines Redoxpotentials von E_h = 250 mV wird Fe^{2+} in das überstehende Wasser freigesetzt (WETZEL 1975). Von Schwankungen abgesehen, wird ein allmählicher Rückgang des Eisengehaltes seit dem Boreal (ab PZ VI und PZ VII, vgl. Abb. 10) festgestellt. Diese Abnahme wird unter der Voraussetzung, daß fortlaufend ungefähr gleichbleibende Frachten mineralischer Komponenten in den See gelangten, nur durch eine ansteigende Sauerstoffzehrung an der Sedimentoberfläche zu deuten sein. Die Verschlechterung der Sauerstoff- und damit der Redox-Verhältnisse steht im Einklang mit den bereits vorher (Phosphor- und Chlorophyllablagerungen) diskutierten Eutrophierungserscheinungen. MACKERETH (1966) deutete einen Anstieg des Fe : Mn-Verhältnisses in Sedimentkernen durch gleichzeitigen Anstieg der Sauerstoffkonzentrationen im See. Bei nahezu konstanten Mn-Konzentrationen im Bohrkern des Plußsees seit der Jüngeren Dryaszeit (PZ IV, Abb. 11) wird der Fe : Mn-Quotient mit dem Rückgang der Eisenkonzentration gleichfalls kleiner. Auch aus diesen Messungen und Konzentrationsvergleichen geht die allmähliche Eutrophierung des Sees hervor.

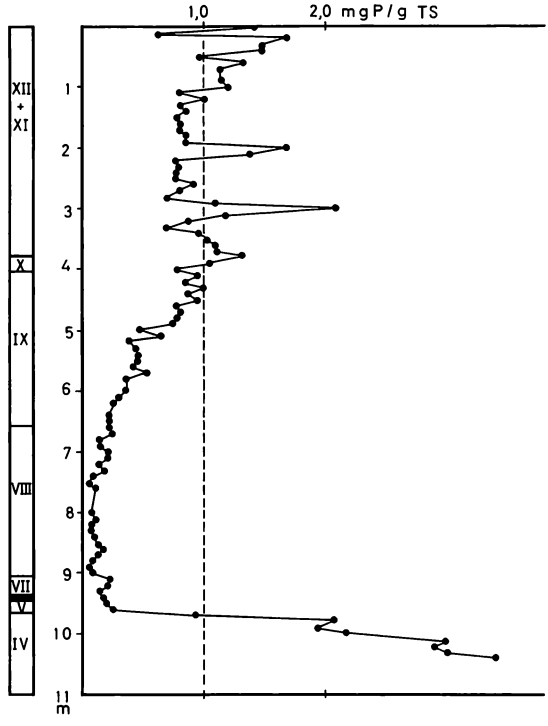


Abb. 9: Akkumulation von Phosphor in den postglazialen Sedimenten des Plußsees. Punktierte Linie = optische Hilfslinie.

4. Zusammenfassung

Auf Grund der chemisch-stratigraphischen Analyse des 11 m langen Bohrkerns und der Einordnung der Ergebnisse in ein durch Pollenanalyse aufgestelltes Zeitschema lassen sich folgende Aussagen zur Ontogenie des Plußsees seit der Jüngeren Dryaszeit machen: An Hand der Konzentrationen an organischer Materie konnten drei völlig verschiedene Sedimentbildungsabschnitte voneinander abgegrenzt werden.

I. In der Jüngeren Dryaszeit entstand ein Mineralsediment mit geringen Mengen organischer Substanz (ca. 3-6% OS/TS), hohen Festsubstanz- und Carbonatanteilen sowie hohen Mn- und P-Gehalten. Ein hoher Quotient aus den Pigmentkonzentrationen (Chlorophyllid : Carotinoid-Konzentration) weist auf starke allochthone Einflüsse in jener Zeitperiode hin. Alle diese Befunde lassen sich mit einer hohen Erosionsrate und starker Einschwemmung mineralischer Komponenten aus einem noch nicht vollständig mit einer Pflanzendecke bestandenen Einzugsgebiet erklären.

II. Im Präboreal (PZ V) und in den folgenden Zeitabschnitten bildete sich dagegen ein organogenes Sediment im Plußsee. Bis zur Mitte des Subboreals (PZ IX) überwiegen allochthone organische Substanzen, gekennzeichnet durch einen hohen C/N-Quotienten und einen hohen Quotienten der Pigmentkonzentrationen. Das Sediment kann als ein Laub-Dy angesprochen werden.

III. Danach wurde bis zur Gegenwart ein stärker von autochthonem Detritus bestimmtes Sediment abgelagert. Der organische Anteil ging auf etwa 40-60% des Trockengewichts zurück. Das Sediment kann als Dy-Gyttja klassifiziert werden.

Eine natürliche Eutrophierung des Plußsees ist seit dem Boreal eingetreten. Dafür spricht, daß der Chlorophyllid- und der Phosphorgehalt nahezu kontinuierlich zunehmen. Autochthone Substanzen wurden vermehrt abgelagert und die Sauerstoffversorgung der Sedimente verschlechterte sich. Eutrophierungserscheinungen, die auf anthropogene Einwirkungen zurückzuführen sind, können, wenn überhaupt, nur aus dem Chemismus der obersten 60 cm der Sedimentsäule erschlossen werden. Die Entwicklung des Plußsees ist - nach den hier aufgezeigten Kriterien - völlig verschieden von der des benachbarten Gr. Plöner Sees, des Schöhsees und der des Kl. Ukleisees.

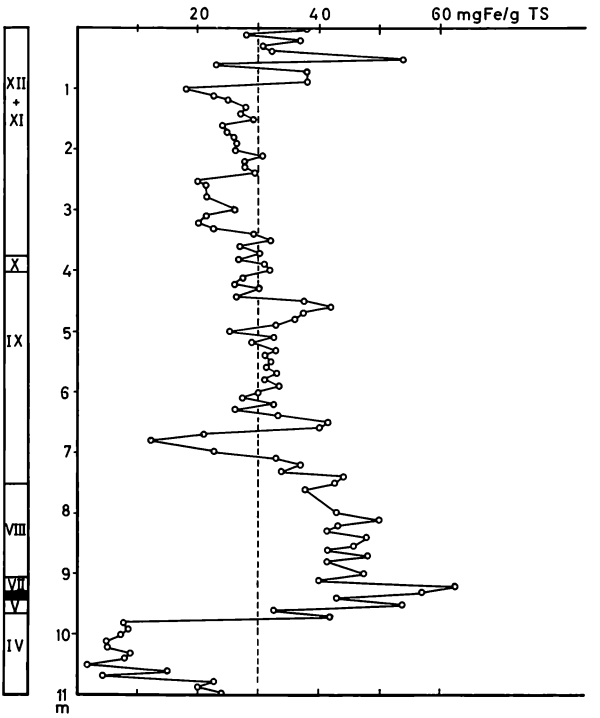


Abb. 10: Eisen als Bestandteil der Trockensubstanz.
Punktierte Linie = optische Hilfslinie.

Literatur

ADAMS R.W., DUTHIE H.C., 1976: Relationships between sediment chemistry and postglacial production rates in a small Canadian lake. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 61: 21-36.

ALBRECHT D., 1973: Verbesserte Methode zur automatischen Wasseranalyse in der Limnologie. Vom Wass. 41: 129-135.

ALBRECHT D., MÜNSTER U., STABEL H.-H., 1978: Untersuchungen zum Stoffhaushalt des Plußsees. Verh. Ges. Ökol. (Kiel 1977) 6: 109-118.

ALHONEN P., 1967: Palaeolimnological investigations of three inland lakes in south-western Finland. Acta bot. fenn. 76: 1-59.

ALHONEN P., 1970: The palaeolimnology of four lakes in south-western Finland. Ann. Acad. Sci. Fennicae A. III. 105: 1-39.

ALHONEN P., 1972: Gallträsket: The geological development and palaeolimnology of a small polluted lake in southern Finland. Commentationes Biol. 57: 1-34.

AVERDIECK F.R., 1972: Die nacheiszeitliche Vegetations- und Besiedlungsdichte im Spiegel des Großen Plöner Sees. Jb. Heimatkunde (Plön) 2: 28-39.

AVERDIECK F.R., ERLENKEUSER H., WILLKOMM H., 1972: Altersbestimmungen an Sedimenten des Großen Segeberger Sees. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 42: 47-57.

AVERDIECK F.R., 1978: Palynologischer Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Großen Plöner Sees und der Vegetation seiner Umgebung. Arch. Hydrobiol 83: 1-46.

BATTARBEE R., DIGERFELDT G., 1976: Palaeoecological studies in the recent development of Lake Växjösjön. I. Introduction and chronology. Arch. Hydrobiol. 77: 330-346.

BOEHM-HARTMANN H., 1973: Zur Entwicklungsgeschichte des Kleinen Ukleisees. Arch. Hydrobiol. 71: 323-362.

BØYUM A., 1976: Limnology and Paleolimnology of Lake Nordvann, south-eastern Norway. Arch. Hydrobiol. 77: 277-329.

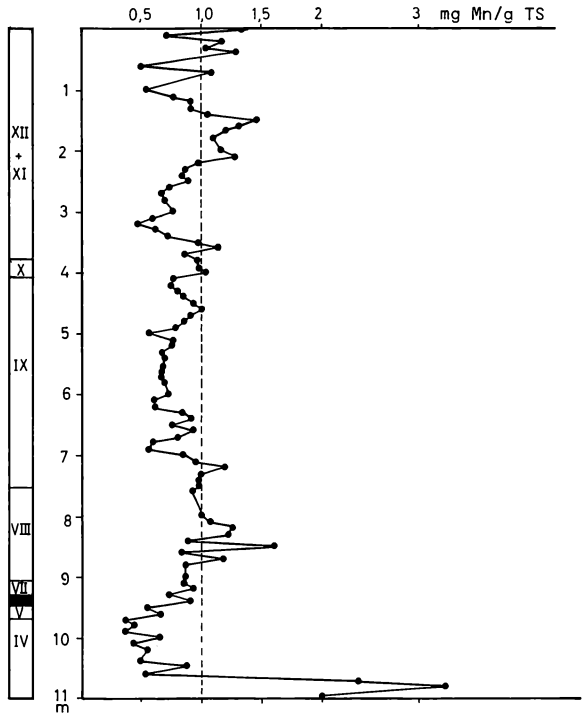


Abb. 11: Mangangehalt der postglazialen Sedimente des Plußsees.
Punktierte Linie = optische Hilfslinie.

DIGERFELDT G., 1972: The post-glacial development of Lake Trummen. Fol. Limnol. Scand. 16: 1-96.

DIGERFELDT G., BATTARBEE R.W., BENGTSSON L., 1975: Report on annually laminated sediment in Lake Järlasjön, Nacka, Stockholm. Geol. Fören. Stockh. 97: 29-40.

FOGED N., 1968: Diatomeerne i en postglacial boreprøve fra bunden af Esrom Sø, Danmark. Medd. Dan. Geol. Foren. 18: 161-180.

FOGG G.E., BELCHER J.H., 1961: Pigments from the bottom deposits of an English lake. New Phytol. 60: 129-138.

GOLACHOWSKA J., 1979: Phosphorus forms and their seasonal changes in water and sediments of Lake Plußsee. Arch. Hydrobiol. 86: 217-241.

GRANBERG K., 1972: The diatom succession in the recent sediments and the eutrophication of Ristiselkä, Lake Päijänne, central Finland. Aqua fenn. 1972: 20-27.

GRIPP K., 1953: Die Entstehung der ostholsteinischen Seen und ihrer Entwässerung. Beitr. Landesk. Schlesw.-Holst., Schr. Geogr. Inst. Univ. Kiel (Sonderbd. O. Schmieder): 11-26.

HANSEN K., 1965: The postglacial development of Grane Langsø. Medd. Dan. Geol. Foren. 15: 446-458.

HANSEN K., 1968: En boring i Esrom Sø. Medd. Dan. Geol. Foren. 18: 244-246.

HENRIKSEN A., 1966: An automatic, modified formaldoxim method for determining low concentrations of manganese in water containing iron. Analyst 91: 647-651.

KJENSMO J., 1968: Late and postglacial sediments in the small meromictic Lake Svinsjön. Arch. Hydrobiol. 65: 125-141.

KRAMBECK H.-J., 1974: Energiehaushalt und Stofftransport eines Sees - Beispiel einer mathematischen Analyse limnologischer Prozesse. Arch. Hydrobiol. 73: 137-192.

LIVINGSTONE D.A., 1955: A lightweight piston sampler for lake deposits. Ecology 36: 137-139.

MACKERETH F.J.H., 1966: Some chemical observations on post-glacial lake sediments. Phil. Trans. Royal Soc. London 250: 165-213.

MOSS B., 1968: Studies on the degradation of chlorophyll a and carotenoids in freshwaters. New Phytol. 67: 49-59.

OHLE W., 1933: Chemisch-stratigraphische Untersuchungen der Sedimentmetamorphose eines Waldsees. Biochem. Z. 258: 420-428.

OHLE W., 1960: Die Seen Schleswig-Holsteins, ein Überblick nach regionalen, zivilisatorischen und produktionsbiologischen Gesichtspunkten. Jb. vom Wass. 26: 16-41.

OHLE W., 1964: Interstitiallösungen der Sedimente, Nährstoffgehalt des Wassers und Primärproduktion des Phytoplanktons in Seen. Helgol. wiss. Meeresunters. 10: 411-429.

OHLE W., 1965: Primärproduktion des Phytoplanktons und Bioaktivität holsteinischer Seen, Methoden und Ergebnisse. Limnologiesymp. Helsinki: 24-43.

OHLE W., 1972: Die Sedimente des Großen Plöner Sees als Dokumente der Zivilisation. Jb. Heimatkunde (Plön) 2: 7-27.

OHLE W., 1973: Die rasante Eutrophierung des Großen Plöner Sees in frühgeschichtlicher Zeit. Naturwiss. 60: 47.

OHLE W., 1976a: Grenzen der Produktivität und optimale Nutzung holsteinischer Seen. Vom Wass. 47: 3-37.

OHLE W., 1976b: General considerations on environmental problems of lakes. In: Science for better environment - Proc. Int. Congr. Human Environment (Kyoto 1976): 383-390.

OHLE W., 1979: Ontogeny of the lake Großer Plöner See. In: (Ed. HORIE S.): Paleolimnology of Lake Biwa and the Japanese Pleistocene 7: 3-33.

OVERBECK J., 1971: Distribution pattern of phytoplankton and bacteria, microbial decomposition of organic matter and bacterial production in eutrophic, stratified lake. In: (Ed. HILBRICHT-ILKOWSKA A., KAJAK Z.): Proc. IBP-UNESCO Symp. on productivity problems of freshwater (Kazimierz Dolny/Polen): 227-237.

OVERBECK J., 1972: Experimentelle Untersuchungen zur Bestimmung der bakteriellen Produktion im See. Verh. Int. Ver. Limnol. 18: 176-187.

OVERBECK J., 1975: Distribution pattern of uptake kinetic responses in a stratified eutrophic lake (Plußsee ecosystem study IV). Verh. Int. Ver. Limnol. 19: 2600-2615.

SAAD M.A.H., 1970: Entwicklungsgeschichte des Schöhsees aufgrund mikroskopischer und chemischer Untersuchungen. Arch. Hydrobiol. 67: 33-77.

SANGER J.E., GORHAM E., 1972: Stratigraphy of fossil pigments as a guide to the postglacial history of Kirchner Marsh, Minnesota. Limnol. Oceanogr. 17: 840-854.

SCHWARZBACH M., 1974: Das Klima der Vorzeit. 3. Aufl. Stuttgart (Enke): 380 S.

STABEL H.-H., MÜNSTER U., 1977: On the structure of soluble organic substances in sediments of Lake Plußsee. In: (Ed. GOLTERMAN H.L.): Proc. SIL-UNESCO Symposium 'Interactions between sediments and freshwater'. Den Haag, Wageningen (Junk, Pudoc): 151-161.

STABEL H.-H., 1981: In situ studies on the estimation of the heterotrophic bacterial activity using two types of substrates. Verh. Int. Ver. Limnol. 21: 1359-1364.

UNGEMACH H., 1960: Sedimentchemismus und seine Beziehung zum Stoffhaushalt in 40 europäischen Seen. Diss. Univ. Kiel: 420 S.

WASMUND E., 1934: Prähistorie, Anthropologie und Pollenanalyse in Schleswig-Holstein. Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst. 20: 365-383.

TOLONEN K., SIIRIÄINEN A., THOMPSON R., 1975: Prehistoric field erosion sediment in Lake Lojärvi, S. Finland, and its palaeomagnetic dating. Ann. bot fenn. 12: 161-164.

WETZEL R.G., 1970: Recent and postglacial production rates of a marl lake. Limnol. Oceanogr. 15: 491-503.

WETZEL R.G., 1975: Limnology. Philadelphia/London/Toronto (Saunders): 743 pp.

Adresse

Dr. Hans-Henning Stabel
Limnologisches Institut Univ.
Mainaustr. 212

D-7750 Konstanz

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Rasterelektronenmikroskopische und röntgenmikroanalytische Untersuchungen an Eisenorganismen

Manfred Noll und Karl Zierold

Plankton samples of various waters were investigated by scanning electron microscopy and X-ray micro-analysis. The results are compared with those of other papers and gradual differences in dependence on iron and manganese are represented.

Bioindikatoren, Eisen.

1. Eisenorganismen als Untersuchungsobjekte

Eisenanzeiger sowohl im Plankton als auch im Aufwuchs sind vielfach bekannt und treten als braune bis schwarze, überwiegend pflanzliche Mikroorganismen aus sehr unterschiedlichen systematischen Gruppen auf. Ihre Oberflächenstruktur ist häufig durch eine massive Eisenablagerung unregelmäßig und unansehnlich geworden. Die Farbe der Oberfläche läßt eindeutig auf eine Anreicherung von Eisen und/oder Mangan schließen, wodurch eine rostbraune Farbe der Gewässer entsteht.

Inwieweit man solche Organismen als Eisenorganismen bezeichnet, ist nicht eindeutig. Man stößt auf zwei unterschiedliche Meinungen: CHOLODNY (1926) faßt nur solche Organismen als Eisenorganismen auf, die in ihrem Stoffwechsel auf Eisenverbindungen als Energiequelle angewiesen sind. Das sind jedoch nach heutiger Auffassung nur Eisenbakterien im engeren Sinne. Trachelomonaden sind aber im reifen Zustand ebenfalls, wenn auch nicht als Enrgieträger, auf Eisen angewiesen. Eine Reihe von Flagellaten kommt fast ausschließlich in eisenhaltigen Gewässern vor. Sie weisen dann meist Eiseninkrustierungen auf. Gleiches gilt auch für mehrere Algenarten unterschiedlicher systematischer Gruppen und für andere Protozoen. Deshalb spricht DORFF (1934) unter Bezug auf NAUMANN (1922) von Eisenorganismen als solchen, die Eisen vertragen oder es für ihren Stoffwechsel benötigen, ohne den Eisenkreislauf zu beeinflussen. Die letztgenannten Organismen werden auch als Eisenindikatoren bewertet. Sie sollen unter Ausschluß der Eisenbakterien Gegenstand der Untersuchung sein.

DORFF (1934) gibt an, daß vor allem Geißelalgen, Jochalgen und beschalte Amöben, aber auch Kieselalgen und Blaualgen Auflagerungen von Eisen und/oder Mangan aufweisen. Diese Artenangaben von Dorff sind heute inhaltlich wie methodisch kritisch zu betrachten u.a., weil Dorff ein nicht quantifizierbares Verfahren, die Berliner-Blau-Methode, angewandt hatte. Auch gab er weder die pH-Werte noch die Grenzwerte des Eisengehaltes der untersuchten Gewässer an. Somit besteht die Möglichkeit, daß es sich nicht in allen Fällen um eisenspeichernde Organismen handelt, sondern vielmehr um Begleitorganismen.

In der Literatur werden als nichtbakterielle Organismen, von denen Eisenauflagerungen bekannt sind, vor allem *Trachelomonas hispida* und *Anthophysa vegetans* erwähnt. *Trachelomonas hispida* ist eine Art, die zu allen Jahreszeiten in stehenden, meist flachen Gewässern vorkommt und in eisen- und manganreichem Wasser einen Panzer aus Eiseninkrustierungen hat. Er ersetzt die Zellwand. Nach LIEBMANN (1962) spielt der Eisengehalt von über 0.5 mg/l im Wasser eine wesentliche Rolle für das Vorkommen der Art. *Anthophysa vegetans* kommt in Wasser mit weniger als 0.1 mg/l Fe nicht vor.

Weit verbreitet ist die Aufnahme von Eisen auch bei *Rhizopoda* und einigen grünen Algen des Aufwuchses, ohne daß diese Formen aber als eisenspeichernd in der Literatur angeführt sind. Relativ selten sind Eisenspeicherungen bei Blaualgen, häufiger bei Kieselalgen und sehr typisch bei Jochalgen ebenso bei den wenigen Vertretern der Rotalgen des Süßwassers. Für die erwähnten eisenspeichernden Mikroorganismen gilt, daß sie in gleicher Weise wie Eisen auch Mangan einlagern, entweder beides oder sogar nur Mangan. Welches der Metalle bevorzugt eingelagert wird, scheint von den Umweltbedingungen, wie pH-Wert und organischem Gehalt, abzuhängen.

Die auf den Untersuchungen von DORFF (1934), LIEBMANN (1962), BEGER (1966) und WETZEL (1967) basierenden Ergebnisse sollten durch Rasterelektronenmikroskopie und Röntgenmikroanalyse überprüft werden.

2. Verfahrensweise

Die Rasterelektronenmikroskopie (SEM) ist, besonders in Verbindung mit der energie-dispersiven Röntgenmikroanalyse, eine wertvolle, moderne Methode, die besonders geeignet erscheint, den Unklarheiten, die im Zusammenhang mit eisen- und manganspeichernden Mikroorganismen bestehen, nachzugehen. Der wesentliche Vorteil der Methode besteht in dem sicheren und für die Struktur eindeutigen Nachweis von Eisen und Mangan. DORFF (1934) konnte durch die Farbreaktion lediglich den Nachweis im Zellumfeld, nicht aber für die Zelle selbst, führen. Durch die Röntgenmikroanalyse ist dagegen der Eisen- und Mangan-Nachweis für die Zelle möglich. Hierin liegt die Bedeutung für die Überprüfung der älteren Ergebnisse.

Vorteilhaft ist es, daß bei der SEM eine chemische Vorbehandlung, die zu Artefakte-Bildung führen kann, entfällt. Ein Waschen, Entwässern, Fixieren der Proben würde das Meßergebnis der Metallgehalte beeinträchtigen. Bei dem durchgeführten Verfahren bleibt lediglich die Oberfläche der zu untersuchenden Organismen erhalten. Nach Anwendung dieser Methode können die wichtigsten Struktureinzelheiten der Organismen mit hinreichender Deutlichkeit dargestellt werden.

Die entnommenen Wasserproben wurden an Ort und Stelle membranfiltriert. (Die verwendeten Membranfilter weisen eine Porenweite von 0.45 µ auf und bestehen aus einem Gemisch von Zelluloseacetat und Zellulosenitrat. Solche Filter werden benutzt, weil die Nucleopore-Filter, die sonst bei der Rasterelektronenmikroskopie Verwendung finden, durch die hohen Energien des Meßstrahls verbrannt würden.) Die Fixierung erfolgte durch Auftropfen einer 2%igen Glutaraldehyd-Lösung auf den Membranfilter. Als Verdünnungswasser für die Herstellung der Glutaraldehyd-Lösung wurde das bei der Membranfiltration ablaufende Probewasser verwendet. Nach Lufttrocknung sind die einzelnen Membranfilter im staubgeschützten Raum oder in entsprechenden Gefäßen bis zur rasterelektronenmikroskopischen Bearbeitung aufbewahrt worden. Ältere Proben, die auf andere Weise fixiert waren, wurden ohne eine erneute Fixierung entsprechend behandelt.

Für die Rasterelektronenmikroskopie und Mikroanalyse wurden die Membranfilter der Wasserproben auf entsprechenden Objektträgern für die SEM mit Kohle bedampft. Daraus entstehen allerdings für die bildliche Darstellung der Organismen Nachteile auf Grund einer elektrischen Aufladung, wodurch sich bandartige Bildstörungen und stärkere Schattenbildungen ergeben. Es ist aber möglich, nachträglich die Objekte mit Gold zu bedampfen und so zu aussagekräftigeren Aufnahmen zu kommen.

Zur Röntgenmikroanalyse wurden ein Rasterelektronenmikroskop Autoscan der Fa. Etec und ein energie-dispersives Röntgenanalysesystem der Fa. Edax verwendet. Das Meßprinzip ist in Abb. 1 skizziert. Die Probe, z.B. eine kugelförmige Alge, liegt auf einer planen, in Richtung der Detektoren gekippten Oberfläche. Der Elektronenstrahl wird über die Oberfläche gerastert. Die auftreffenden Elektronen werden in einem birnenförmigen Anregungsvolumen in der Probe abgebremst. Abgesehen von den rückgestreuten Elektronen, die hier von untergeordneter Bedeutung sind, entstehen dabei in einer etwa 10 nm dünnen Oberflächenschicht Sekundärelektronen, die von einem Elektronendetektor abgesaugt und für die elektronenmikroskopische Abbildung weiterverarbeitet werden. Die Energie der eindringenden Elektronen wird z.T. in Röntgenstrahlung umgewandelt, die von einem Si-Li-Detektor aufgefangen und mit einem Vielkanalanalysator entsprechend ihrer Energieverteilung sortiert wird. Abgesehen von der weißen Untergrundstrahlung erzeugt jedes chemische Element charakteristische Röntgenlinien definierter Energie. Das Energiespektrum dieser Linien verrät die Elementzusammensetzung der Probe (Abb. 2). Bei der hier verwendeten Anregungsenergie des Elektronenstrahls von 20 keV und einer Dichte der Probe von ca. 1 g/cm³ beträgt die Reichweite der Elektronen, d.h. die Tiefe des Anregungsvolumens, ca. 7 µm. Die laterale Auflösung, d.h. die Breite des Anregungsvolumens, liegt bei ca. 4 µm. Dies bedeutet, daß, abgesehen von sehr kleinen Objekten, die Röntgenstrahlung ausschließlich aus den Algen selbst kommt.

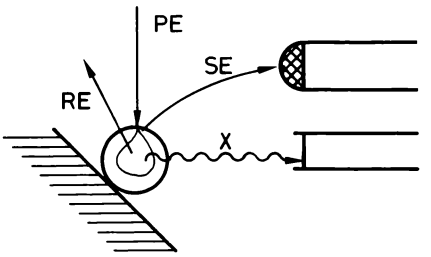


Abb. 1: Meßprinzip der Röntgenmikroanalyse an Algen.
Der Elektronenstrahl trifft auf die zu den Detektoren geneigten Probenträger. Dabei erzeugen die Primärelektronen (PE) in dem birnenförmigen Anregungsvolumen in der rund gezeichneten Alge Rückstreuelektronen (RE), Sekundärelektronen (SE) und Röntgenstrahlen (X).

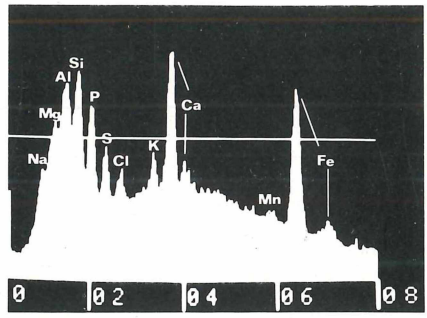


Abb. 2: Typisches energiedispersives Röntgenspektrum.
Die Ordinate gibt die Anzahl der gemessenen Röntgenquanten an, die Abszisse die Röntgenenergie in keV.
Charakteristische Röntgenlinien sind z.B.: Natrium 1.0 keV; Magnesium 1.2 keV; Aluminium 1.5 keV; Silicium 1.7 keV; Phosphor 2.0 keV; Schwefel 2.3 keV; Chlor 2.6 keV; Kalium 3.3 keV; Calcium 3.7 keV; Mangan 5.9 keV; Eisen 6.4 keV.

Bei der Probennahme wurden im Minimalfall wenigstens der pH-Wert (mit Universalindikator Merck) und der Eisengehalt (mit Merckoquant-Teststäbchen) der Probe bestimmt. Nur solche Proben, in denen Eisen nachweisbar war, wurden weiter untersucht. In den meisten der Fälle war eine weitergehende Erfassung der chemischen Kenndaten des Probewassers nicht möglich, weil es sich um abgelegene Standorte handelte. Lediglich bei der Untersuchung von *Trachelomonas* (Abb. 7, 8), die über längere Zeit in einem Bergsenkungsgewässer bei Dortmund durchgeführt wurde, kam es zu Erweiterungen: Eisen und Mangan wurden durch Atomabsorbtionsspektrometrie erfaßt, der pH-Wert elektrometrisch und die gelöste organische Substanz titrimetrisch bestimmt (NOLL, ZIEROLD 1981).

3. Erste Ergebnisse

Nach der beschriebenen Methode wurden in den Jahren 1976 bis 1981 gesammelte Proben belasteter und unbelasteter stehender Gewässer der Umgebung von Dortmund, Material aus den Anreicherungsanlagen des Wasserwerkes der Dortmunder Stadtwerke, aus der Umgebung von Abisko in Nordschweden und Fairbanks in Alaska untersucht (Abb. 3-11).

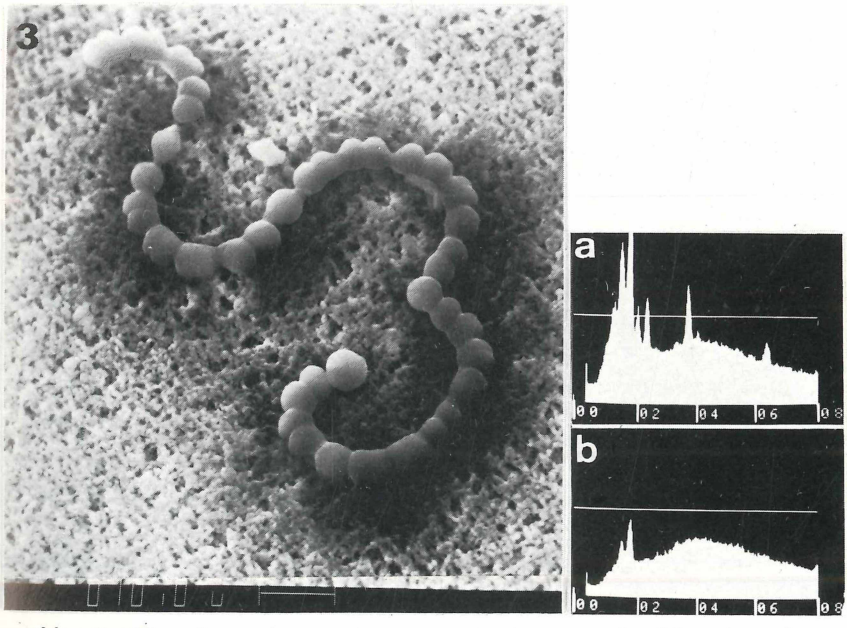


Abb. 3: Blaualgen *(Cyanophyceae): Anabaena spiroides* (KLEB).
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

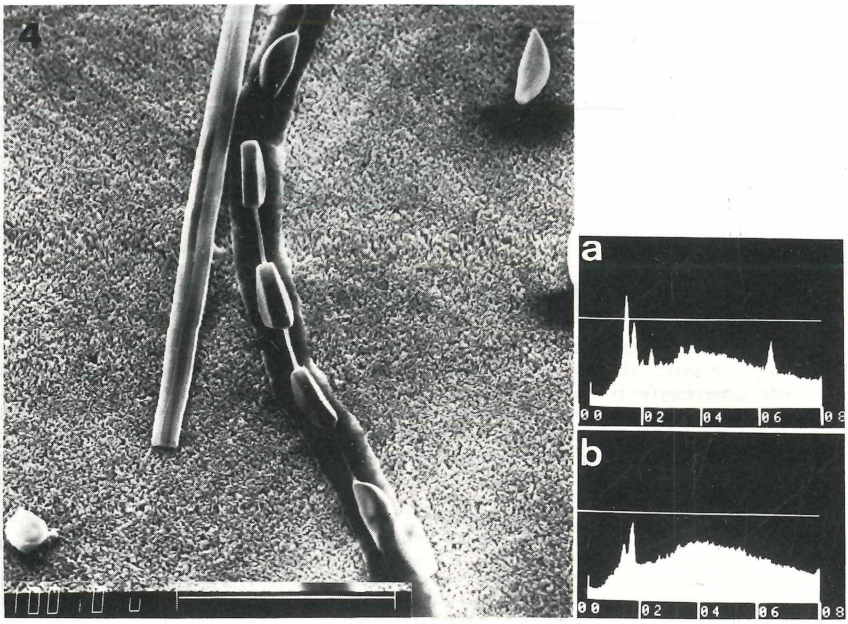


Abb. 4: Kieselalgen *(Diatomeae): Amphora ovalis* (KUETZ.).
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

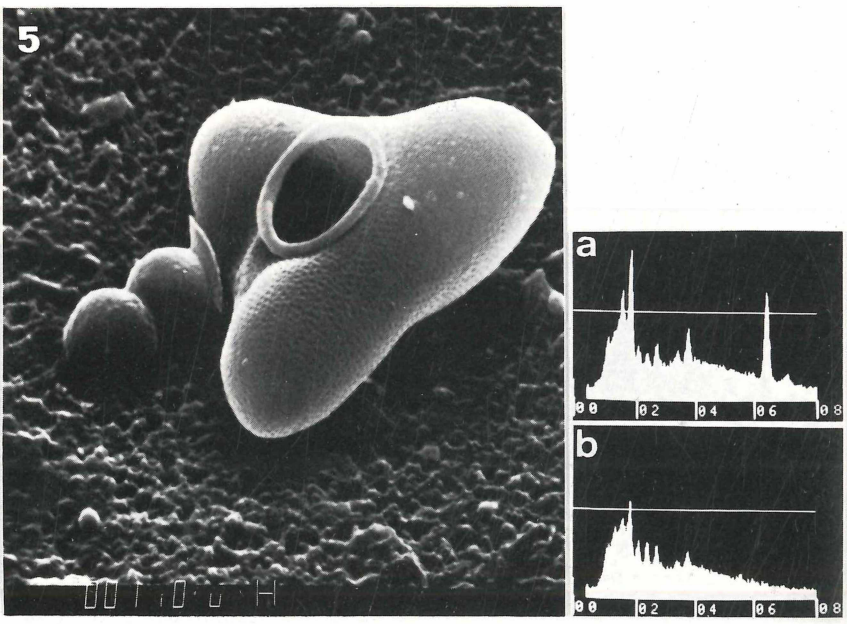


Abb. 5: Jochalgen *(Conjugatae): Staurastrum punctulatum* (MEYEN).
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

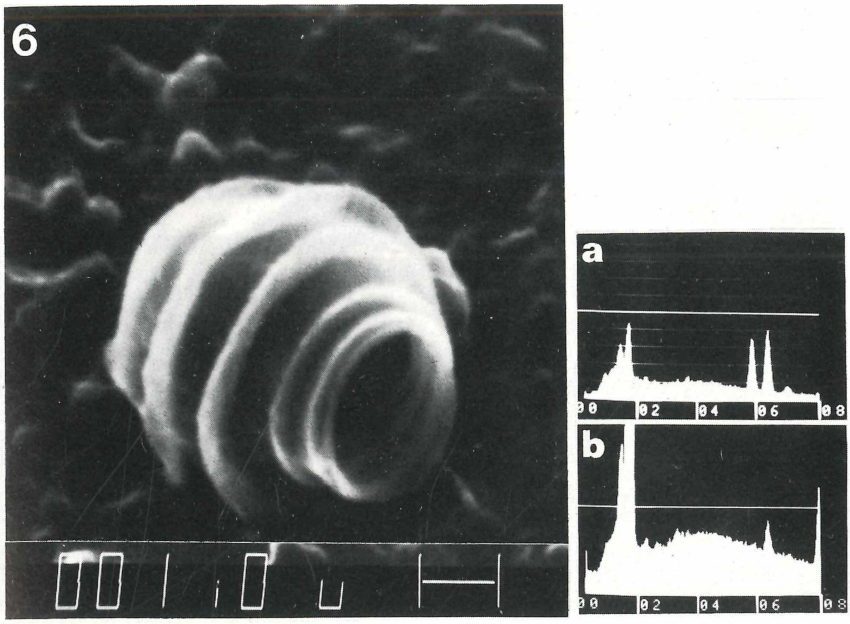


Abb. 6: Goldalgen *(Chrysophyceae): Stenocalyx spirale* (SCHILLER).
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

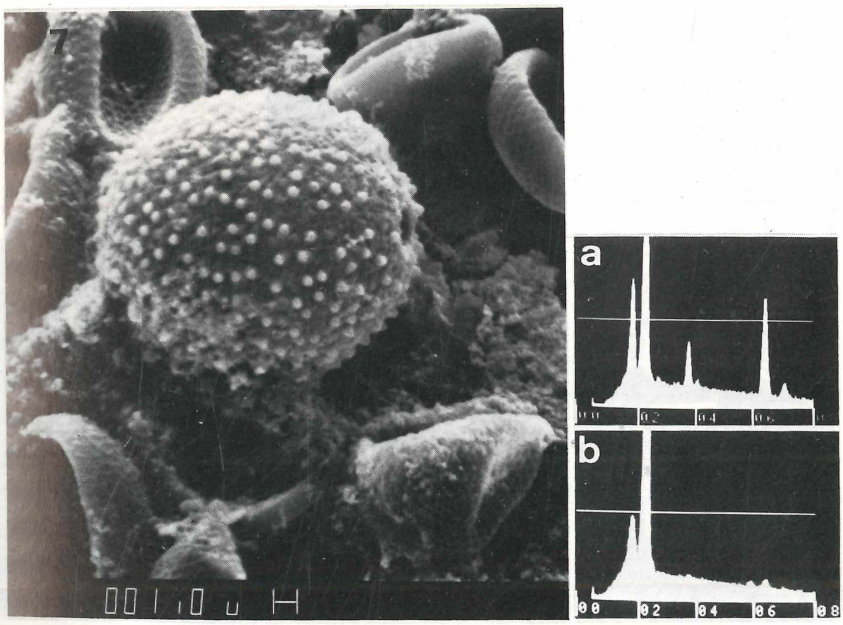


Abb. 7: Geißelalgen *(Flagellata): Trachelomonas hispida* var. *punctata* (STEIN).
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

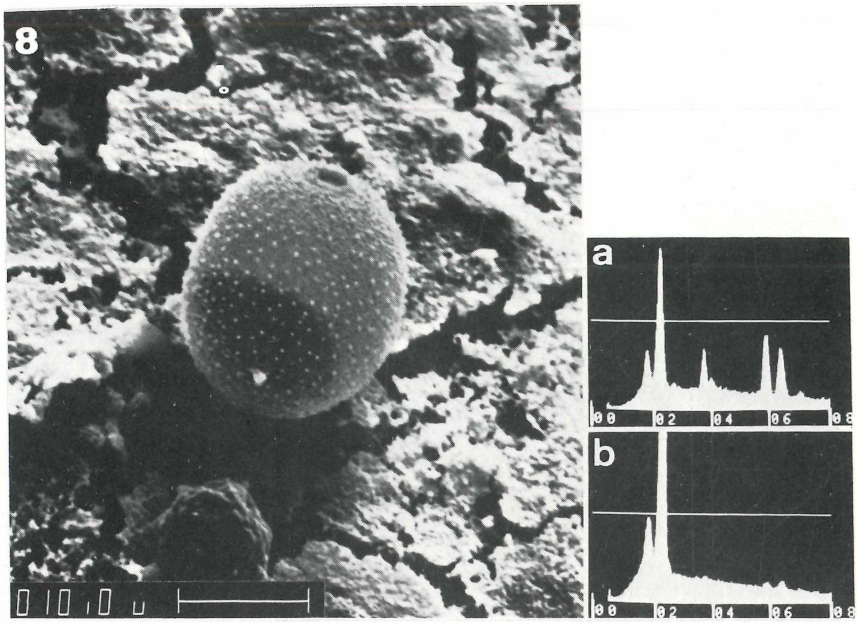


Abb. 8: Geißelalgen *(Flagellata): Trachelomonas hispida* (STEIN).
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

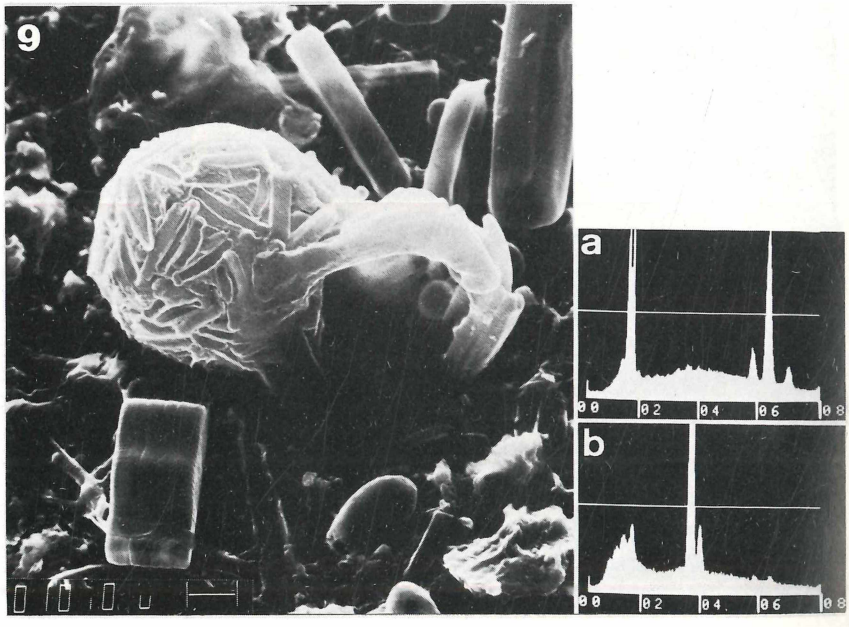


Abb. 9: Einzeller *(Protozoa, Testacea): Difflugia* spec.
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

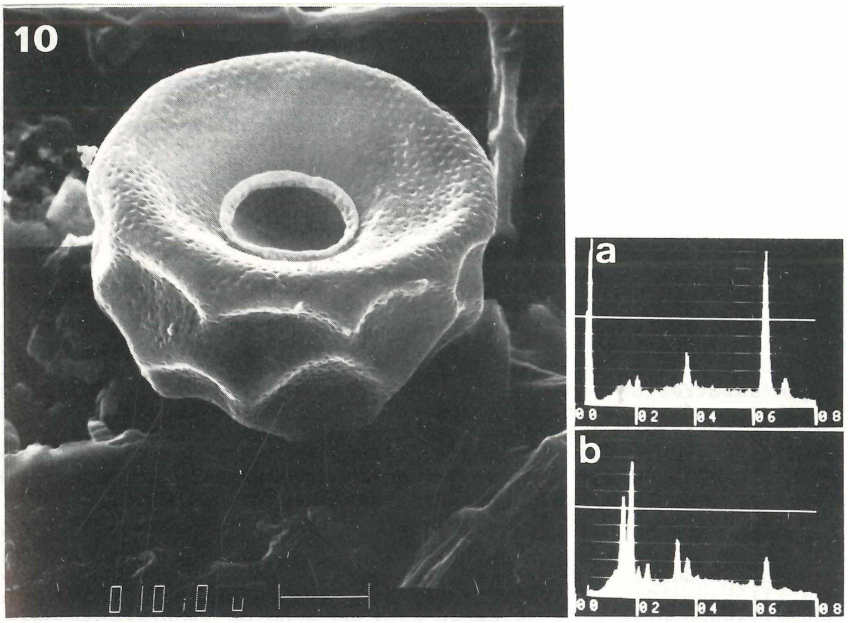


Abb. 10: Einzeller *(Protozoa, Testacea): Arcella gibbosa* (EHRBG.).
a: Spektrum im Organismus, b: Spektrum im Membranfilter.

	DORFF 1934		eigene Ergebnisse	Fe	Mn	Fundort*	pH
Bakterien	16 Gattungen	2	*Crenothrix*	●		Do	6.7
			Gallionella	●		Do	5.5
Blaualgen	4 *Chroococc.*	4	*Anabaena* sp.	O		Fb	6.5
	14 *Hormogon.*		*macr.*	O			
			Oscillatoria	O			
			Nostoc	O			
Goldalgen		5	*Kephyrion*	◒	◒	Ab	5.5
			Dinobryon	◒			5.5
			Pachysoeca	◒	◒	Do	6.7
	Anthophysa		*Anthophysa*	◒		Do	7.2
Kieselalgen	3	7	*Synedra*	O		Do	7.2
	Cocconeis sp.		*Cym. solea*	O			
			ellipt.	O			
			Cymbella	O		Ab	5.5
Grünalgen	20	2	*Hydrodict.*	O	O	Fb	6.5
Jochalgen	18 *Closterium*	6	*Closterium*	◒		Ab	6
	Euastrum		*Euastrum*	O		Do	7.2
	Staurastrum		*Staurastrum*	◒		Fb	6
			Cosmarium	◒			
Geißelalgen	25	7	*Trachelomonas*	◒	◒	versch.	
	keine		*hispida*				
			andere sp.	●			
	Dinofl.		*Peridinium*	◒		Ab	6
tierische Einzeller	7 *Arcella*	3	*Arcella*	◒		Ab	6
	Difflugia		*Difflugia*	●	O	Ab	6
			Cyphoderia	O	●	Ab	6.5

* Fundorte: Ab: Abisko, Do: Dortmund, Fb: Fairbanks.

Abb. 11: Vorkommen von Eisen und Mangan in Organismen verschiedener Gewässer.

Bei den beiden untersuchten Bakteriengattungen besteht über die große Quantität der Eisenauflagerungen kein Zweifel, wie die Röntgenmikroanalyse bestätigt. Die Blaualgen weisen dagegen nur sehr geringe Auflagerungen auf. Gleiches gilt auch für die Kieselalgen, besonders *Cocconeis*, eine Art, der DORFF (1934) Indikatorfunktion zumißt. Bei den übrigen untersuchten Eukaryonten liegen außer bei den Grünalgen oft sehr deutliche Eisen- und teilweise auch Mangan-Auflagerungen vor.

Dies ist bei den Trachelomonaden und bei den Goldalgen der Fall. Die von DORFF (1934) erwähnten Eiseninkrustierungen bei Jochalgen konnten durch die Messungen grob quantifiziert werden. Sie erreichen eine Dimension, die jener der beiden vorher genannten Gruppen entspricht. Manganeinlagerungen waren bei Jochalgen nicht festzustellen. Unter den tierischen Einzellern wurden nur bei beschalten Amöben Eisen-Auflagerungen gefunden, in zwei Fällen auch solche von Mangan.

Diese Ergebnisse entsprechen insoweit jenen von DORFF (1934), als festzustellen ist, daß bei unterschiedlichsten systematischen Gruppen Eisenspeicherungen vorkommen. Andererseits können aber die bisherigen Kenntnisse durch diese Untersuchungen erweitert werden: In den gleichen Arten sind neben Eisen- auch Manganablagerungen anzutreffen (Abb. 3-11). Es zeigte sich, daß, wie schon von DORFF (1934) erwähnt, auch Eukaryonten Eisen und Mangan in nennenswerter Weise auflagern. Interessant ist, daß es sich dabei nicht nur um Gruppen handelt, bei denen es an Gallerten zu adsorptiven Vorgängen kommen kann. Abweichend von den Dorff'schen Ergebnissen muß erwähnt werden, daß bei vielen Arten, die er als Eisenspeicherer beschrieb, kein Eisen nachgewiesen werden konnte.

Als weitergehendes Ergebnis lassen sich Korrespondenzen zwischen den chemischen Parametern und dem Umfang der Eisenablagerung feststellen: Dies kann man z.B. an Untersuchungen der *Trachelomonas*-Arten im Bergsenkungsgebiet Dortmund-Dorstfeld verdeutlichen (NOLL, ZIEROLD 1981). Dort traten nur kurz nacheinander zwei Formen von *Trachelomonas hispida* neben einigen anderen *Trachelomonadales* auf. Sie unterscheiden sich durch die Oberflächenstruktur (Abb. 7, 8): *Trachelomonas hispida* var. *punctata* mit kleinen Dornen und Poren, *Trachelomonas hispida* mit gröberen Dornen. Die erste Art ist durch den deutlichen Mangangehalt - er ist teilweise höher als der Eisengehalt - gekennzeichnet. Die zweite Art enthält nur Eisen. Das Vorkommen der ersten Art fiel zusammen mit einem erhöhten Gehalt an Mangan und organischer Belastung im Gewässer. Der pH-Wert ist dabei relativ am niedrigsten.

Es erscheint notwendig, weitere Aufschlüsse über das Vorkommen und die Bedingungen von Eisen- oder Mangan-Auflagerungen zu erhalten. Dafür ist es notwendig, weitere Daten zu sammeln und Einzelbeobachtungen durchzuführen. Besonders wichtig erscheint es, die Bedeutung des Eisens oder Mangans für den Einzelorganismus intensiver zu untersuchen. Dafür sind halbexperimentelle Beobachtungen geplant, weil die zu untersuchenden Organismen nur schwer in Kultur zu nehmen sind.

Wir danken Frau M. Seiffert für ihre sorgfältige technische Assistenz.

Literatur

BEGER H., 1966: Leitfaden der Trink- und Brauchwasserbiologie. Stuttgart (Fischer).

CHOLODNY N., 1926: Die Eisenbakterien. Pflanzenforschung 4.

DORFF P., 1934: Die Eisenorganismen. Pflanzenforschung 16.

LIEBMANN H., 1962: Handbuch der Frischwasser- und Abwasser-Biologie. München.

NAUMANN E., 1922: Untersuchungen über die Eisenorganismen Schwedens. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. I, 62, T. 4.

NOLL M., ZIEROLD K., 1981: Rasterelektronenmikroskopische und röntgenmikroanalytische Untersuchungen an Trachelomonas spec. des Bergsenkungsgebietes Hallerey in Dortmund-Dorstfeld. Arch. Hydrobiol. 9(2): 242-253.

Adressen

Privatdoz. Dr. Manfred Noll
Abteilung 12 Univ.
Emil-Figge-Str.
D-4600 Dortmund 50

Dr. Karl Zierold
Max-Planck-Institut für Systemphysiologie
Rheinlanddamm
D-4600 Dortmund 1

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Zur Struktur und Verflechtung von Kleinlebensvereinen in Felstümpeln der Meeresküste

August Wilhelm Steffan

Ecological investigations during the summer months of 1978-81 on the rocky shore of Stenshuvud at the Swedish SEcoast of the Baltic Sea evidence the existence of 3 main types of rockpools or lithotelmata. Their different physiographical and biocoenotic structures prove to depend on whether they are fed primarily by brackish seawater (11 000 µS/cm), soil water (400 µS/cm), or rain water (20 µS/cm). Each type of Lithotelmal, A) Halo-Lithotelmal (11 000 - 15 000 µS/cm), B) Limno-Lithotelmal (350 - 500 µS/cm), C) Pluvio-Lithotelmal (30 - 200 µS/cm) harbours a specific type of Lithotelmon, i.e. a biocoenoid consisting of a few species only, but in large individual numbers. Their short food chains, the general lack of complex biocoenotic interactions, and their short span of existence, is all evidence for them being extreme biocoenoses. An overflow of saline water connecting Halo- and Pluvio-Lithotelmata will cause an interference of the different water bodies and lead to the temporary connection of the previously independent biocoenoids, the food chains of which can be extended from the primary to the secondary consumer level. Likewise, a connection and interference of lithotelmata of all 3 types will lead to a prolongation of the food chain up to the tertiary consumer level. Only when rain water is piled up above saline water will this lead to a physiographic and biocoenotic stratification of such pools: The previous halobiontic biocoenoid will continue in the lower saline stratum (Hypotelmal) and be permanently delimited by a chemical barrier (Mesotelmal) from the inhabitants of the previous independent Pluvio-Lithotelmal, invading into the upper freshwater stratum (Epitelmal).

Brackwasser, Felstümpel, Ostsee.

1. Einführung und Problemstellung

Felstümpel oder Lithotelmen können überall dort entstehen, wo Felsgestein an die Erdoberfläche tritt, durch Witterungseinwirkungen weitgehend von Kies-, Sand- und Humusablagerungen freigehalten wird und sich in tektonisch oder erosionsbedingten Kerben und Mulden Wasser anzusammeln vermag: Außer in den Hochgebirgen erfolgt dies vor allem an Meeresküsten. Die hier im Bereich vom obersten Eulitoral bis zum oberen Epilitoral gelegenen Felstümpel werden von Wässern verschiedener Herkunft gespeist, bleiben über kürzere oder längere Zeit einzeln und getrennt voneinander bestehen, vergehen und werden wieder neu gebildet oder treten infolge besonderer Witterungseinwirkungen zeit- und stellenweise miteinander in Verbindung.

Als isolierte und überschaubare Kleinlebensstätten sind sie - wie bereits eine Reihe von Untersuchungen gezeigt haben (LEVANDER 1900; JÄRNEFELT 1940; LINDBERG 1944; McGREGOR 1964, 1965; PAJUNEN, JANSSON 1969; BERGGREN 1971; GANNING 1971; HÄMÄLÄINEN 1972; RANTA 1979) - der Ermittlung ihrer Physiographie bzw. ihres Faktorengefüges sowie ihrer Besiedlung leicht zugänglich. Die hier auftretenden Lebensvereine stellen Extrembiozönosen oder Biozönoide dar (STEFFAN 1974, 1979). An ihnen kann im Freilandexperiment geprüft werden, welche trophischen Beziehungen zwischen den Siedlerarten der einzelnen Tümpel vorliegen, und ob sich bei zeitweisem Kontakt zwischen unterschiedlichen Tümpeln Änderungen hinsichtlich biozönotischer Struktur und trophischer Stufenvielfalt ergeben (STEFFAN 1979; STEFFAN, RUDOLPH 1979).

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Die nachfolgenden Darstellungen fußen auf Untersuchungen im Naturschutzgebiet Stenshuvud an der südschwedischen Ostseeküste. Sie wurden dort in den Sommermonaten der Jahre 1978-1981 zum Teil mit Studenten der Universitäten Wuppertal und Paderborn durchgeführt und durch die Universität Lund (Prof. Dr. Per Douwes) unterstützt.

Etwa 15 km NNO von Simrishamn und etwa 4 km SO der Ortschaft Kivik ragt in der Provinz Schonen ein bis 98 m hoher Urgebirgshorst in die Ostsee vor (THAMM 1967). Sein küstenseitiger Sockel besteht aus OSO streichenden und nahezu parallel zur Küstenlinie etwa 30° landwärts einfallenden Granitklippen. Diese bilden mit ihren verschieden stark angewitterten und landwärts abgeschrägten, terrassenförmig ansteigenden Felsschichten mehrere Reihen parallel zur Streichrichtung gelegene flachtrichterförmige Wannen und senkrecht zur Streichrichtung ziehende tiefere Rinnen. Abb. 1 zeigt Lage und Ausdehnung des Gebietes mit den mehr als 90 zunehmend in die Untersuchungen einbezogenen kleineren und größeren Wasserbecken.

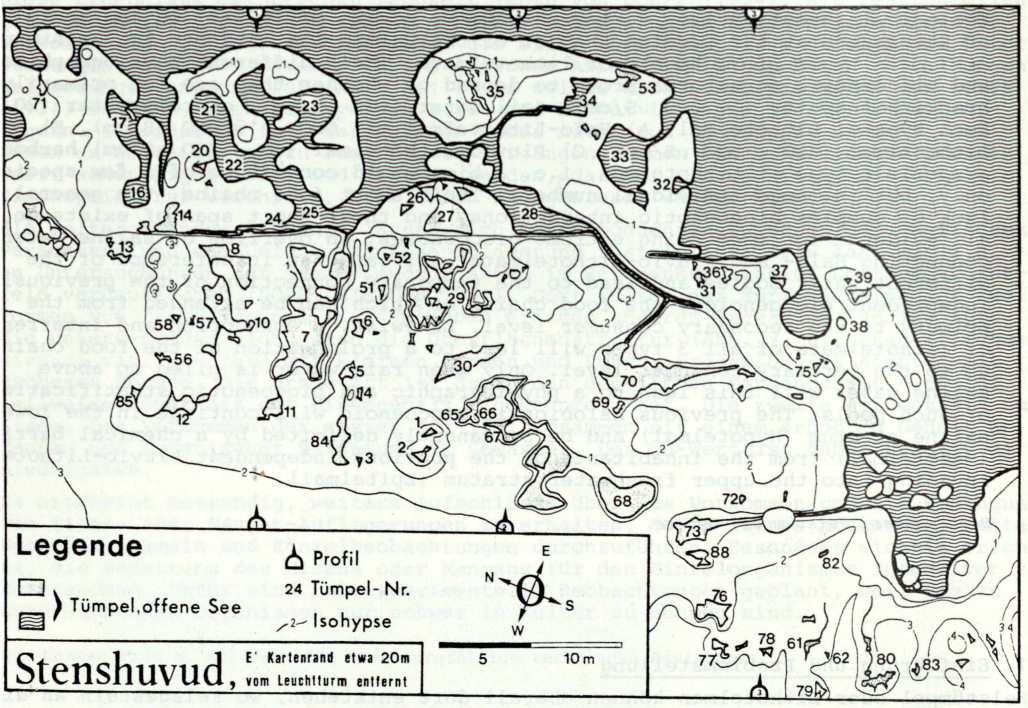


Abb. 1: Das Untersuchungsgebiet 'Felsstrand am Stenshuvud' mit einer Reihe der im Bereich des Eulitoral, Supralitoral und Epilitoral erfaßten Lithotelmen.
Nach einer topographischen Aufnahme (1979) durch T. Schlüter/Wuppertal, verändert.

In diesen Felstümpeln und ihrer Umgebung erfolgten Faktorenanalysen (u.a. Registrierung von Temperatur und Leitfähigkeit der Wässer über längere Zeit) sowie qualitative und quantitative floristische und faunistische Erhebungen, die teilweise bereits in nichtpublizierten Exkursionsprotokollen und Examensarbeiten (RUDOLPH 1978; GRÄFINGHOLT 1980; KÜSTERS 1982) niedergelegt wurden und einer umfassenden monographischen Darstellung vorbehalten bleiben sollen.

Im Vordergrund der biozönotischen Untersuchungen und damit auch der nachfolgenden Betrachtungen standen die als Benthonten und Nektonten die verschiedenen Tümpel besiedelnden *Arthropoda*, besonders Larvae und Imagines von *Insecta*.

Die Bestimmung der meist als Larvenstadien gesammelten Kerbtiere erfolgte nach Aufzucht im Labor an Hand der Imagines. Die Ermittlung der nachfolgend geschilderten Nahrungsbeziehungen wurde sowohl durch direkte Beobachtungen an den leicht überschaubaren Lebensorten vorgenommen als auch durch Nahrungswahlversuche im Freiland und unter dem Auflichtmikroskop im Labor sowie durch mikroskopische Darmuntersuchungen.

3. Die verschiedenen Felstümpel-Ökosysteme

3.1 Die ermittelten Kleinlebensort-Typen

3.11 Lage und Wasserspeisung

Die untersuchten Tümpel finden sich auf einem durchschnittlich 30 m breiten felsigen Küstenstreifen zwischen der Uferlinie der Ostsee und der unteren Grenze des den Stenshuvud-Berghang bedeckenden Laubwaldes, ein Bereich, der nach marin-ökologischer Terminologie als oberstes Eulitoral, Supralitoral und Epilitoral bezeichnet wird (Abb. 2). Je nach topographischer und orographischer Lage in bezug zum Meer einerseits und zum schottrig-humosen Berghang andererseits erfahren die einzelnen Felsnischen eine Wasserversorgung unterschiedlicher Herkunft und Menge bzw. auch von verschiedener Mischung (Abb. 3).

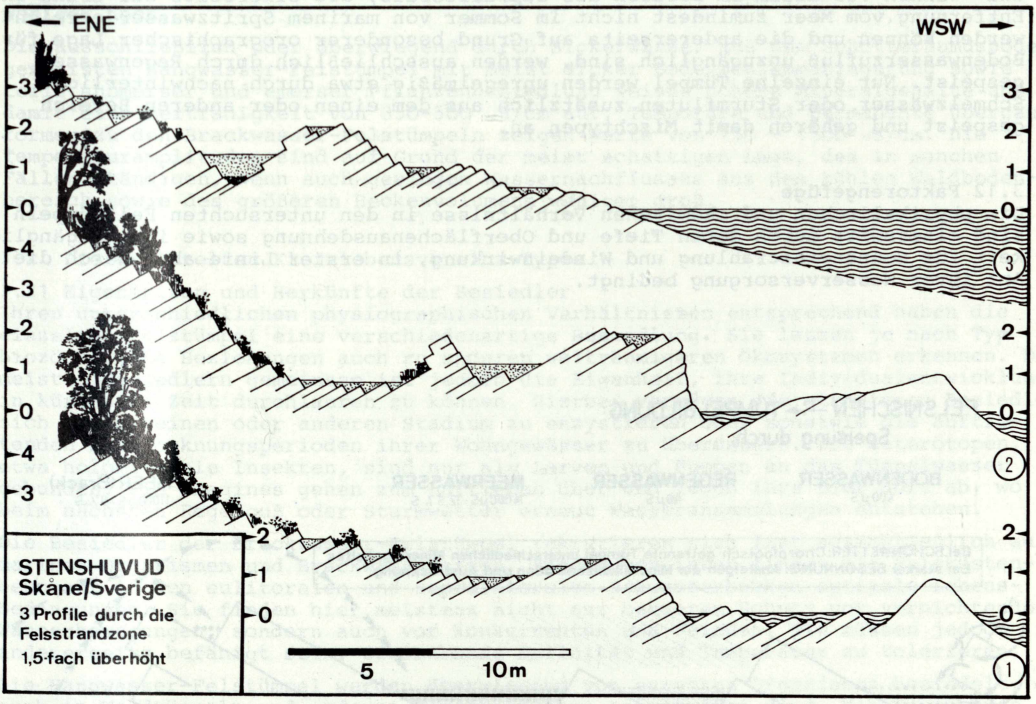


Abb. 2: Profile durch den 'Felsstrand am Stenshuvud' mit dem Eulitoral der Meeresküste, dem weitgehend vegetationsfreien Supralitoral und dem Epilitoral bis zum Beginn des Laubwaldes am Stenshuvud-Abhang.
Nach Vermessungen (1979) durch T. Schlüter/Wuppertal, stark verändert.

B r a c k w a s s e r - F e l s t ü m p e l (Halo-Lithotelmal): Felsbecken, die als 'Intralitorale Seewasserbassins' (LEVANDER 1900) etwa auf Meeresniveau liegen, mit diesem in der Regel nicht oder nur bei hohem Wasserstand oder auflandigen Winden in Verbindung stehen, werden ausschließlich durch Meerwasser bzw. durch das Brackwasser der Ostsee mit einem Salzgehalt von etwa 8‰ (11 000 µS/cm) gespeist. Auch starke Regenfälle bedingen auf Grund immer wiederkehrender Brackwasserzufuhr oder völligen -Austausches keine Salinitätsänderung. Weiter strandeinwärts gelegene Becken, die zumindest im Sommer keinen direkten Brackwasserzufluß haben, aber regelmäßig durch Spritzwasser versorgt werden, sind stärkeren Salzgehaltsschwankungen ausgesetzt. Sie können zeitweise von leichterem Regenwasser überschichtet und bei Windeinwirkung mit diesem durchmischt werden.

H a n g w a s s e r - F e l s t ü m p e l (Limno-Lithotelmal): Die meerseitigen Hänge des Stenshuvud sind von freiliegenden oder humusdurchsetzten und mit Laubwald bestandenen Geröll- und Schotterhalden bedeckt. In diesen Lockerböden fließt das Niederschlagswasser meist verborgen zu Tal und reichert sich auf diesem Weg mit anorganischen und organischen Lösungsprodukten an. Im Bereich des Epilitorals oder noch im unteren Waldbestand tritt es aus quellartigen Hohlräumen und Rinnen zutage und sammelt sich in anschließenden Felsbeckenfolgen bis zum jeweiligen Überlauf derselben. Es handelt sich nicht um echtes Quellwasser mit längerer unterirdischer Verweilzeit, sondern um sich oberflächennah abwärts bewegendes Hang- oder Bodenwasser. Auffangbecken mit umgebenden abschüssigen Felsflächen vergrößern ihr 'Einzugsgebiet' mit der zusätzlichen Zufuhr von Regenwasser. Manche dieser Bodenwasser-Auffangbecken stehen auch zeitweise direkt oder durch Spritzwasser mit dem Meer in Verbindung. Durch diese Speisung mit Wässern von zweierlei Herkunft ist ein weiterer Tümpel-Mischtyp bedingt.

R e g e n w a s s e r - F e l s t ü m p e l (Pluvio-Lithotelmal): Felsenbecken, -rinnen und -wannen vor allem im Bereich des Supralitorals, die einerseits auf Grund ihrer Entfernung vom Meer zumindest nicht im Sommer von marinem Spritzwasser erreicht werden können und die andererseits auf Grund besonderer orographischer Lage für Bodenwasserzufluß unzugänglich sind, werden ausschließlich durch Regenwasser gespeist. Nur einzelne Tümpel werden unregelmäßig etwa durch nachwinterliche Schmelzwässer oder Sturmfluten zusätzlich aus dem einen oder anderen Bereich gespeist und gehören damit Mischtypen an.

3.12 Faktorengefüge

Die physikalischen und chemischen Verhältnisse in den untersuchten Felstümpeln sind einerseits durch deren Tiefe und Oberflächenausdehnung sowie ihre Zugänglichkeit für Sonneneinstrahlung und Windeinwirkung, in erster Linie aber durch die Art ihrer Wasserversorgung bedingt.

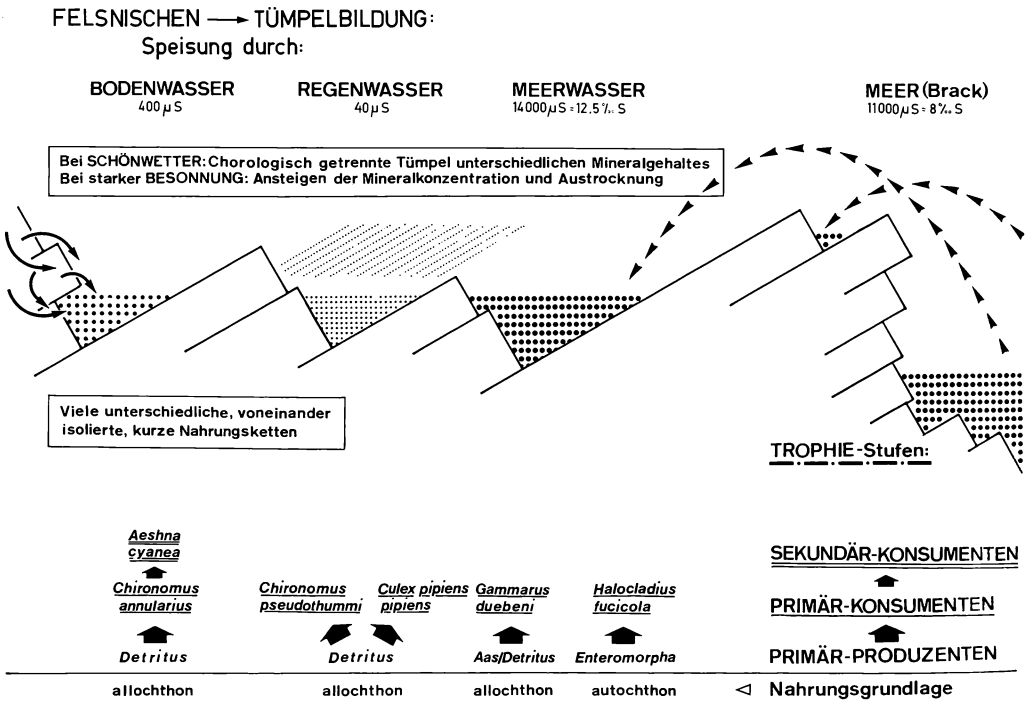


Abb. 3: Schematische Darstellung zur Lage und unterschiedlichen Wasserversorgung der Lithotelmen am 'Felsstrand von Stenshuvud' sowie der dadurch bedingten Lithotelmal- und Lithotelmontypen.

Das Wasser der Brackwasser-Felstümpel entspricht im Ionengehalt qualitativ dem des Ostseewassers (im Bereich der dem Bornholm-Becken angehörenden Hanö-Bucht). Quantitativ können die Ausgangsverhältnisse (11 000 µS/cm) durch Regenwassereinfluß in der einen (5000 - 10 000 µS/cm) oder durch längere Insolation (und damit bedingte stärkere Verdunstung und Salzgehaltskonzentration) in der anderen Richtung (12 000 - 15 000 µS/cm) verändert werden. Wenige der supralitoralen Halo-Lithotelmen trocknen zeitweise jedoch völlig aus. Während die Temperatur in den eulitoralen Brackwasser-Tümpeln weitgehend mit der des Meeres übereinstimmt, unterliegt die der supralitoralen häufig größeren Schwankungen.

In den Regenwasser-Felstümpeln liegt der Mineralgehalt des Wassers sehr niedrig (30-150 µS/cm). Nur in Felsbecken mit reichlicheren mineralischen und organischen Bodenablagerungen (meist eingewehte und eingespülte Pflanzenreste aus der Umgebung) kann er geringfügig höherliegen (200 µS/cm), bleibt jedoch immer deutlich unter dem der bodenwassergespeisten Tümpel. Je nach Ausdehnung und Tiefe können viele Angehörige dieses Typs recht kurzlebig sein, bei Regenschauern neugebildet werden und nach wenigen Tagen oder einigen Wochen wieder vergehen. Die Temperaturschwankungen sind dem unterschiedlichen Zugang der Insolation entsprechend mehr oder weniger hoch.

Die ausschließlich oder überwiegend durch Sickerwasser aus dem Schotterhumusboden gespeisten Hangwasser-Felstümpel mit meist dicker Bodenschlammablagerung sowie teils submerser und emerser Pflanzenbesiedlung weisen höhere Mineralgehalte und damit eine Leitfähigkeit von 350-500 µS/cm auf. Temporäre und permanente Übergangsformen zu den Brackwasser-Felstümpeln zeigen Werte von 750 - 1500 µS/cm. Die Temperaturamplituden sind auf Grund der meist schattigen Lage, des in manchen Fällen ständigen, wenn auch geringen Wassernachflusses aus dem kühlen Waldbodenbereich sowie des größeren Beckenvolumens weniger groß.

3.2 Die ermittelten Kleinlebensvereins-Typen

3.21 Eigenheiten und Herkünfte der Besiedler

Ihren unterschiedlichen physiographischen Verhältnissen entsprechend haben die einzelnen Felstümpel eine verschiedenartige Besiedlung. Sie lassen je nach Typ biozönotische Beziehungen auch zu anderen weiträumigeren Ökosystemen erkennen. Den meisten Besiedlern gemeinsam ist jedoch die Eigenheit, ihre Individualentwicklung in kürzester Zeit durchlaufen zu können. Hierbei vermögen die stenotopen Besiedler sich in dem einen oder anderen Stadium zu enzystieren oder sonstwie die auftretenden Austrocknungsperioden ihrer Wohngewässer zu überdauern. Die heterotopen, etwa holometabole Insekten, sind nur als Larven und Puppen an das Tümpelwasser gebunden. Die Imagines gehen zum Luftleben über und legen ihre Eier dort ab, wo beim nächsten Regenguß oder Sturmwetter erneut Wasseransammlungen entstehen.

Die Besiedler der Brackwasser-Felstümpel rekrutieren sich fast ausschließlich aus marinen Organismen und Brackwasserarten. Manche von ihnen finden als Felsküstenbewohner in den eulitoralen und supralitoralen Seewasserbecken optimale Lebensbedingungen. Sie finden hier meistens nicht nur besseren Schutz vor vernichtenden Wasserbewegungen, sondern auch vor Konkurrenten und Feinden. Sie müssen jedoch andererseits befähigt sein, schwankende Salinität und Temperatur zu tolerieren.

Die Hangwasser-Felstümpel werden überwiegend von euryöken Organismen besiedelt, die auch in Waldtümpeln und anderen Kleingewässern anzutreffen sind. Hierzu gehören eine Reihe hemimetaboler und heterometaboler Insekten, die als Imagines ebenfalls aquatisch leben, jedoch nicht ortsstet sind, sondern auf Grund ihrer Flugfähigket von Tümpel zu Tümpel zu wandern vermögen.

Die oft ephemere Existenz und extreme Faktorenstruktur der Regenwasser-Felstümpel bedingt eine strikte Auswahl der sie besiedelnden Organismen. Hier gilt vor allem die Fähigkeit zur schnellen Entwicklung und Austrocknungsresistenz. Andererseits können manche der auf diesen Tümpeltypus beschränkten Tierarten ihren abiotischen Ansprüchen gemäß auch in anderen Kleingewässern leben, kommen dort aber bestimmter Feinde wegen nicht zur Entwicklung oder Fortpflanzung.

3.22 Siedlungsgemeinschaften und Nahrungsketten

Die pflanzlichen und tierischen Vergesellschaftungen in den einzelnen Tümpeln stellen natürliche kleine Ökosysteme dar. Es bilden sich jedoch auf Grund der kurzen Existenzzeit und der überwiegend von außen einwirkenden abiotischen Faktoren keine selbstregulativen Lebensgemeinschaften oder Biozönosen aus. Jeder Einzeltümpel kann vielmehr als Synusie oder im Sinne von SCHWERDTFEGER (1956) und STEFFAN (1974) als Biozönoid (kurzlebiger, durch natürliche Vorgänge oder auch anthropogen gesteuert immer wieder neu entstehender und vergehender Kleinlebensverein charakteristischer Artenzusammensetzung) aufgefaßt werden. Alle dem einen oder anderen der aufgezeigten Kleinlebensort-Typen zuzuordnenden Kleinlebensvereine stimmen im Artenbestand

und den sich daraus ergebenden Nahrungsketten grundsätzlich überein. Bei Neubildung eines Tümpels unter Wiederkehr gleicher physiographischer Verhältnisse bzw. des gleichen Faktorengefüges stellen sich in der Regel wieder die gleichen Bewohner mit den ihnen eigenen trophischen Beziehungen ein. Von Übergangsformen und den noch zu erörternden biozönotischen Interaktionen abgesehen lassen sich hauptsächlich drei Lithotelmontypen aufzeigen.

Der Kleinlebensverein der Brackwasser-Felstümpel, das *Halo-Lithotelmon,* setzt sich aus einer Reihe von Brackwasser-Organismen zusammen, die entweder ständig hier leben oder regelmäßig durch den Seegang in die betreffenden Lithotelmen eingespült werden. Zu letzteren zählen vor allem abgerissene Thalli von *Phaeophyta* und *Rhodophyta,* daneben juvenile Individuen von *Mytilus edulis* sowie *Hydrobia ulvae, Theodoxus fluviatilis* und *Lymnaea peregra (Mollusca).* Charakterisierende Art ist jedoch der Brackwasserkrebs *Gammarus duebeni (Amphipoda).* Seine Nahrungsgrundlage scheint hier aus Aas und Detritus, also den Resten eingeschwemmter toter oder hier verendeter Pflanzen und Tiere zu bestehen und damit allochthon zu sein. Die an den Wänden der meisten Brackwasser-Felstümpel in dünner Schicht wachsenden *Cyanophyta, Rhodophyta, Chlorophyta* und *Lichenes* gehen als autochthone Primärproduzenten wohl nicht in diese Nahrungskette ein. Dagegen dürften die in manchen intralitoralen Brackwasser-Felstümpeln wachsenden Schlauchalgen *Monostroma* (cf.) *grevillei* und *Enteromorpha* (cf.) *intestinalis (Chlorophyta: Ulotrichophyceae: Ulvaceae)* die wichtigste und zwar autochthone Nahrungsbasis für die Larven der ausschließlich in Brackgewässern vorkommenden Zuckmückenart *Halocladius fucicola* darstellen. Diese bewohnt das schlauchartige Innere der Algenfäden und frißt an deren Wänden. In anderen, schlauchalgenfreien Tümpeln, die nicht ständig direktem Wellenschlag ausgesetzt sind und die Nischen und Ritzen aufweisen, bauen die Larven dieser Zuckmückenart zarte Wohnröhren aus Detritus und scheinen sich von diesem auch zu ernähren. Als wesentliche Feststellung muß gelten, daß sie auch bei Verlassen ihrer Algenschläuche oder Wohnröhrchen niemals von *Gammarus duebeni* verzehrt werden (Abb. 3).

Der Kleinlebensverein der Hangwasser-Felstümpel, das *Limno-Lithotelmon,* stellt eine recht artenreiche Organismengemeinschaft dar, deren Mitglieder in manchen der zugehörigen Tümpel zum Teil regelmäßig auftreten, zum Teil aber auch auf Grund ihrer Vagilität wechselnd oder nur zufällig anzutreffen sind. Charakteristisch ist der meist dichte Bewuchs mit dem Quellmoos *Fontinalis antipyretica.* Es zeigt an, daß es sich hier um einen Lebensverein handelt, wie er auch in kleinen, schwach eutrophierten Fließgewässern des Binnenlandes vorkommt. Andere Besiedler erinnern an Lebensvereine, die charakteristisch für Limnokrene oder kleine Waldtümpel sind. Neben *Nematoda* und *Oligochaeta* sind im Bodenschlamm regelmäßig und in großer Individuenzahl die Larven verschiedener Zuckmückenarten zu finden, u.a. von *Chironomus annularius (Nematocera: Chironomidae).* Auch Larven anderer *Diptera* sowie einiger *Coleoptera*-Spezies treten auf. Zu den üblichen Angehörigen dieser Gemeinschaft zählen die wahrscheinlich nicht sämtlich biotopsteten Imagines der *Coleoptera*-Spezies *(Hydroporidae): Bidessus nasutus, Hydroporus angustatus, H. piceus, H. planus; (Colymbetidae): Gaurodytes chalconotus, G. bipustulatus, G. sturmi, Colymbetes paykulli; (Hydrobiidae): Anacaena limbata; (Dryopidae): Dryops luridus* sowie der *Heteroptera*-Spezies *(Corixidae): Hesperocorixa sahlbergi, Sigara fossarum; (Notonectidae): Notonecta lutea; (Veliidae): Velia caprai.* Ein charakteristischer Vertreter dieses Lebensvereins ist schließlich die in allen Entwicklungsstadien nachgewiesene und damit hier vollständig ihre Entwicklung durchlaufende *Odonata*-Spezies *Aeshna cyanea.* Erwähnenswert sind auch die häufig anzutreffenden Juvenilstadien des Teichmolches *Triturus vulgaris.* Eine auch nur annähernd vollständige Erfassung der Angehörigen des Limno-Lithotelmon fehlt noch. Gewiß ist, daß hier mehrere Nahrungsketten vorliegen, die auch netzartig miteinander verflochten sind. Eine in dieser Gemeinschaft dominierende, durch Beobachtung und Experiment nachgewiesene Nahrungskette geht von den Detritus (und den an diesen lebenden Mikroorganismen) verzehrenden Larven der Zuckmückenart *Chironomus annularius* aus. Diese wiederum stellen eine wesentliche Nahrungsgrundlage für die Larven (vor allem der jüngeren und mittleren Stadien) von *Aeshna cyanea* dar (Abb. 3).

Der Kleinlebensverein der Regenwasser-Felstümpel, das *Pluvio-Lithotelmon,* ist - besonders was seine Mitglieder aus dem Insektenreich betrifft - artenarm. In der oft nur 1-2 cm dicken Bodenschicht aus Sand und Schlamm leben vor allem die Larven einiger Zuckmückenarten, u.a. *Chironomus pseudothummi.* Daneben treten regelmäßig die Larven der Stechmückenart *Culex pipiens* auf. Im freien Wasser finden sich manchmal auch Larven von *Chaoborus* spec., die sich dort von (noch nicht näher analysierten) Planktonten ernähren. Auf der Wasseroberfläche sind hin und wieder *Gerris lacustris* oder *Hydrometra stagnorum* anzutreffen, deren Nahrungsgrundlage die eingewehten toten und lebenden Luftinsekten oder auch

Collembola darstellen. Die wesentlichste und charakteristische Nahrungskette in diesen Regenwassertümpeln geht vom Detritus (und den an diesem lebenden Mikroorganismen) aus. Dieser stellt die Nahrungsgrundlage für die Larven von *Chironomus pseudothummi* einerseits und von *Culex pipiens* andererseits dar (Abb. 3).

Sieht man von den in allen Tümpeln vorkommenden detritophagen Mikroorganismen und mikrobiellen Primärproduzenten ab, so fußen alle Nahrungsketten des Limno- und des Pluvio-Lithotelmon auf verwesenden Pflanzen- und Tierresten, die eingeweht oder eingespült worden sind. Die Nahrungsgrundlage dieser Extrembiozönosen ist also im wesentlichen allochthon. Dies gilt auch für das Halo-Lithotelmon. Hinzu kommt hier noch eine weitere Nahrungskette, die auf dem Primärproduzenten *Enteromorpha intestinalis* basiert, also eine autochthone Grundlage besitzt.

In allen Fällen liegen kurze, nicht miteinander verknüpfte Nahrungsketten vor. Sie gehen, wie es für Extrembiozönosen charakteristisch ist (STEFFAN 1971, 1972) nicht über das Primärkonsumentenstadium hinaus. Eine Ausnahme bildet das Limno-Lithotelmon, das artenreicher und biozönotisch vielfältiger ist. Hier kommt es wahrscheinlich regelmäßig zur Bildung von Nahrungsnetzen. Dabei wird mit den sich räuberisch ernährenden *Coleoptera*-Spezies sowie mit *Triturus vulgaris* und vor allem *Aeshna cyanea* das Sekundärkonsumentenstadium erreicht (Abb. 3).

4. Kontinuität und Interaktionen der Holozönoide

4.1 Neubildung, Dauer und Vergehen

Eulitorale Brackwasser-Felstümpel sind zumindest in ihrer Rolle als Wasserspeicher permanente Gebilde, da sie zu allen Jahreszeiten mit dem angrenzenden Meer in direkter oder indirekter Verbindung stehen. Der Kontinuität des Halo-Lithotelmal (in physikalischer und chemischer Hinsicht) scheint aber eine Diskontinuität des Halo-Lithotelmon gegenüberzustehen: Durch Herbst- und Frühjahrsstürme dürften die pflanzlichen und tierischen Besiedler weitgehend vernichtet oder ausgeschwemmt werden bzw. diese Periode nur als in Ritzen und Nischen verborgene Dauerstadien überstehen können. Ähnliches gilt für die supralitoralen Brackwasser-

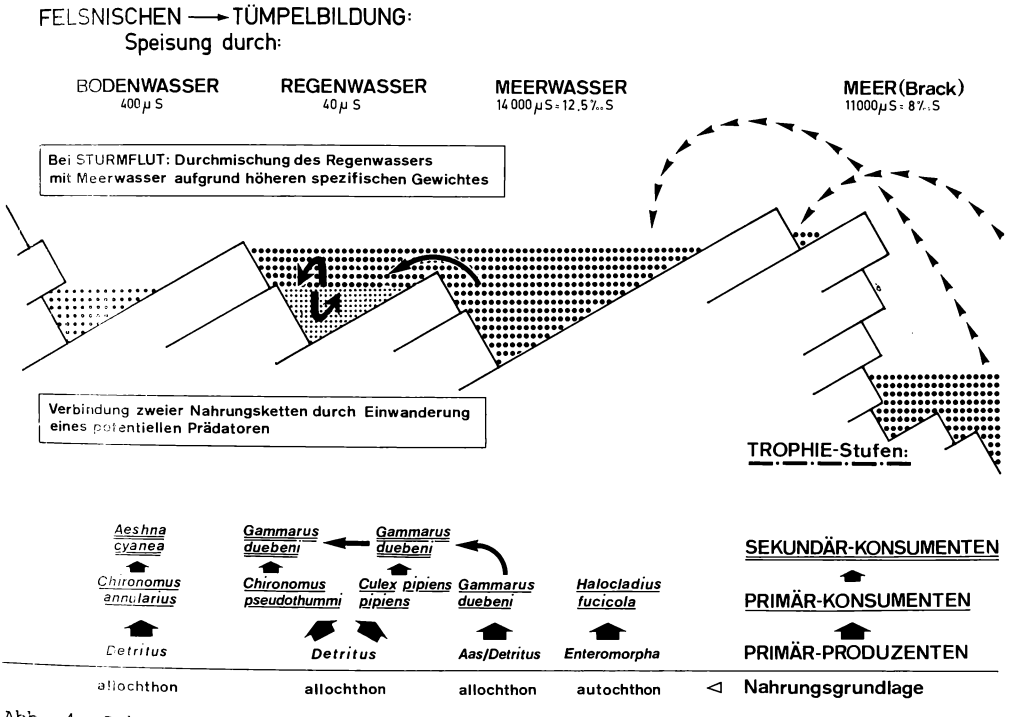


Abb. 4: Schematische Darstellung des Verbundes von Halo- und Pluvio-Lithotelmal durch stärkere Brackwasserzufuhr und der damit bedingten biozönoiden Interaktionen.

Felstümpel: Bei diesen kommen allerdings im Sommer zusätzliche Unterbrechungen durch insolationsbedingte Temperaturerhöhung, Verdunstung, extreme Ionenkonzentration und völlige Austrocknung hinzu. Ihre Existenzdauer ist daher je nach sommerlicher Witterung u.U. wesentlich kürzer. Ihre Wiederbesiedlung und der Neuaufbau der Kleinlebensvereine muß also immer wieder mit dem erneuten marinen Wassereintrag, mit der Entwicklung der verborgenen Dauerstadien und der erneuten Eiablage halophiler und halobionter Insekten erfolgen.

Hangwasser-Felstümpel, die durch Sickerwasser versorgt werden, schwanken je nach jahreszeitlichem Niederschlagsreichtum erheblich in ihrem Wasservolumen. In den meisten Fällen bleibt auch bei sommerlichen Trockenperioden eine Restwassermenge vorhanden, ansonsten zumindest ständig durchfeuchteter Bodenschlamm. In den Wintermonaten erfolgt jedoch ein völliges Gefrieren des Restwassers und ein Durchfrieren des Bodenschlammes. Die meisten Biozönoidangehörigen können kürzere sommerliche Trockenperioden auch in sehr geringen Restwassermengen überstehen, andere nur als Eier oder sonstige Ruhestadien. Manche, so die Mehrzahl der Insektenimagines, fliegen zu anderen Wasseransammlungen und wandern erst bei erneuter Füllung wieder zu. Während der Sommermonate bleibt demnach eine gewisse Kontinuität der Kleinlebensvereine der Hangwasser-Felstümpel gewahrt. Infolge winterlicher Frosteinwirkung muß aber auch hier im Frühjahr eine Neuentfaltung erfolgen.

Regenwasser-Felstümpel und ihre Kleinlebensvereine haben vergleichsweise eine sehr kurze Lebensdauer. Diese währt je nach Fassungsvermögen der Felsbecken, Niederschlagshäufigkeit und Besonnung verschieden lang, wenige Tage oder auch Wochen. Kürzere Trockenperioden vermögen die Larven von Zuckmücken und Stechmücken hier ebenfalls im feuchten Bodenschlamm oder in Ritzen zu überdauern. Sie setzen die Nahrungsaufnahme und ihre Weiterentwicklung erst wieder fort, wenn das Becken sich erneut mit Regenwasser füllt. Daneben erfolgt eine Neuentfaltung des Biozönoids durch die sich nun entwickelnden Eier, die von den während der Austrocknungsperiode geschlüpften Imagines am Wasserrand oder am feuchten Tümpelboden abgelegt worden sind. Auf diese Weise können manche Regenwasser-Felstümpel gleichzeitig mehrere sich altersmäßig überlappende Generationen von Zuckmücken und Stechmücken beherbergen.

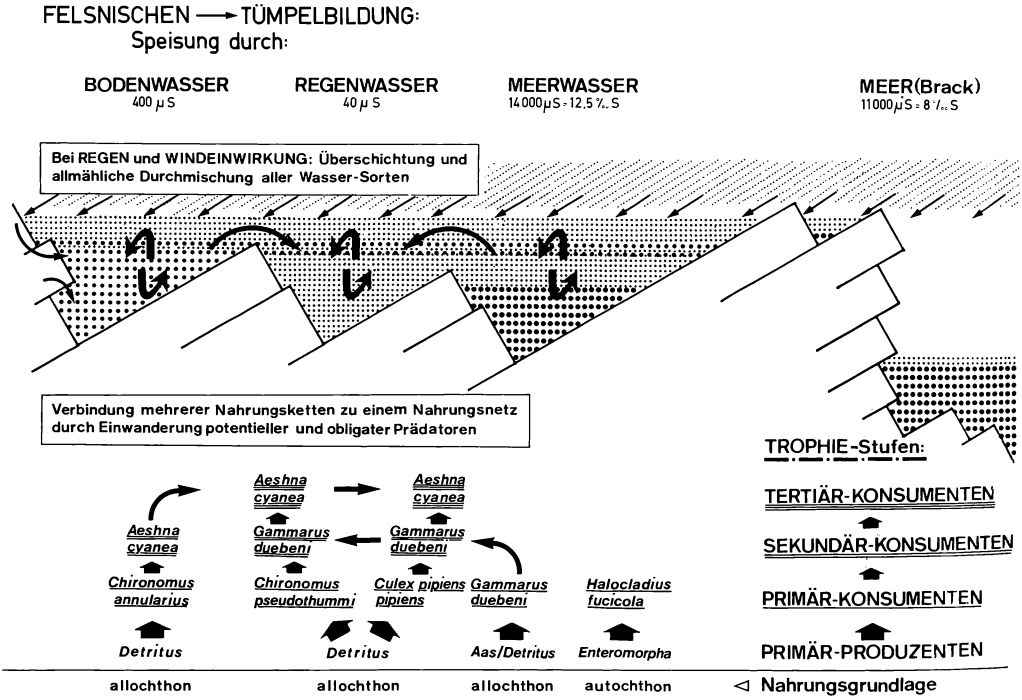


Abb. 5: Schematische Darstellung des Verbundes von Halo-, Pluvio- und Limno-Lithotelmal durch stärkere Wasserzufuhr verschiedener Herkunft und der damit bedingten biozönoiden Interaktionen.

4.2 Physiographische Interaktionen

Zum allmählichen oder plötzlichen Abbruch der Kontinuität von Tümpeln des einen oder anderen Lithotelmaltyps kommt es auch durch fortdauernde und übermäßige Wasserzufuhr und andere witterungsbedingte Einwirkungen.

So können bei landwärts gerichteten Sturmböen Spritzwasser und Flutberge auch über den Bereich der eulitoralen und supralitoralen Brackwasser-Felstümpel hinausgelangen und bis dahin ungestörte Regenwasser-Felstümpel erreichen. Das schwerere Brackwasser bleibt dann nicht über dem leichteren Süßwasser der Regenwasser-Tümpel liegen, sondern vermischt sich auch ohne windverursachte Zirkulation sehr schnell mit diesem. Auf diese Weise erhöht sich die Salinität eines solchen Tümpels; die Leitfähigkeit seines Wassers kann von zuvor 30-200 auf 3 000 - 6 000 µS/cm ansteigen. Bei weiterer Meerwasser- (und auch Regenwasser-) Zufuhr können dann zwei benachbarte, aber bis dahin völlig getrennte und nach ihrer Wasserversorgung völlig verschiedene Tümpel miteinander in direkte Verbindung treten. Die beiden nach Genese und Physiographie unterschiedlichen Wasserkörper verschmelzen miteinander und bilden infolge allmählicher Durchmischung und Salinitätsausgleichs einen physiographisch neuartigen Kleinlebensraum (Abb. 4).

Im Spätsommer und Herbst kommt es zu länger andauernden Schlechtwetterperioden. Diese bringen auch einen stärkeren Bodenwasserabfluß. Zusammen mit direktem Niederschlagswasser und Brackwasserzufuhr kann das zur Verbindung von Lithotelmen aller drei Typen führen. Dabei kommt es allmählich zur Durchmischung der 'süßen' und verschieden stark brackigen Wasserschichten. Aus zuvor getrennten Limno-, Pluvio- und Halo-Lithotelmen entstehen die gleichen Mischwassertümpel von geringer Salinität und einer Leitfähigkeit von 1 000 - 3 000 µS/cm (Abb. 5).

Andere Verhältnisse treten bei ergiebigen Niederschlägen auf, die nicht von stärkeren Stürmen begleitet sind. Regenwasser, das auf Brackwasser-Tümpel trifft, kann sich auf Grund seines geringeren spezifischen Gewichtes über das schwerere Brackwasser legen und über diesem einen durch Sprungschicht getrennten eigenen Wasserkörper bilden. Gefördert wird diese Schichtbildung noch durch die Fähigkeit der leichteren Oberschicht, sich schneller zu erwärmen als das dichtere Wasser der brackigen Unterschicht. Infolge der geringen Wärmeleitfähigkeit von Wasser findet kaum ein Wärmeausgleich unter die Sprungschicht hinab statt. Auch durch Windeinwirkung wird nur selten der wärmere und leichtere Süßwasserkörper der Oberschicht in die kühlere und schwerere Unterschicht verfrachtet: Einerseits liegen viele Wasserbecken windgeschützt, und zum anderen bieten sie mit ihrer geringen Oberflächenausdehnung kaum eine Angriffsmöglichkeit. Die so entstandenen Schichttümpel mit einem süßen, wärmeren Epitelmal und einem brackigen, kühleren Hypotelmal können über viele Tage hin fortbestehen. Schließlich kann bei anhaltendem Regen die Regenwasseroberschicht mit benachbarten Regenwasser-Tümpeln in Verbindung treten, ohne daß dabei Pluvio-Lithotelmal und Halo-Lithotelmal tatsächlich miteinander verschmelzen (Abb. 6).

4.3 Trophische Interaktionen

Bei gleichbleibenden oder wiederkehrenden physiographischen Bedingungen, d.h. Bestehen der beschriebenen Lithotelmaltypen, treten allsommerlich kontinuierlich oder stetig neugebildet die zugehörenden Kleinlebensvereine mit den ihnen jeweils eigenen Nahrungsketten auf. Bei einem Wechsel der physikalischen und chemischen Voraussetzungen und bei Zusammentreffen von Lithotelmen verschiedener Typzugehörigkeit kommt es jedoch zu Änderungen der Biozönoidstruktur und der trophischen Beziehungen.

Verschmelzen Regen- und Brackwasser-Felstümpel miteinander zu Mischwasser-Tümpeln, (Mixohalo-Lithotelmen), so bedeutet das für einen Teil der Bewohner der Ausgangstümpel das Ende ihrer Entwicklung und meist den alsbaldigen Tod. Wie sowohl Freilandbeobachtungen als auch Experimente zeigten, sind hiervon besonders die jüngeren Entwicklungsstadien der meisten Angehörigen *(Arthropoda,* Planktonten nicht berücksichtigt) beider Ausgangsbiozönoide betroffen. Sie scheinen stenök dem jeweiligen Salinitätsgrad ihrer Geburtsgewässer am engsten angepaßt zu sein. Dagegen ertragen die älteren Larvenstadien der Mückenarten *Chironomus pseudothummi* und *Culex pipiens* eine Erhöhung des Salzgehaltes ohne erkennbare Einschränkung: Sie gelangen zur Verpuppung und zum Schlüpfen der Imagines. Ebenso tolerieren die größeren Exemplare des Brackwasser-Flohkrebses *Gammarus duebeni* nicht nur eine Verminderung des Salzgehaltes, sondern wandern sogar aktiv in die salzwasserdurchmischten Regenwasser-Tümpel ein. Hier stellen sie ihre Ernährungsweise um: An Stelle von Detritus und Aas verzehren sie nun Larven von *Chironomus* und *Culex,* die sie aktiv in Schlamm und Ritzen des Telmobenthal auf-

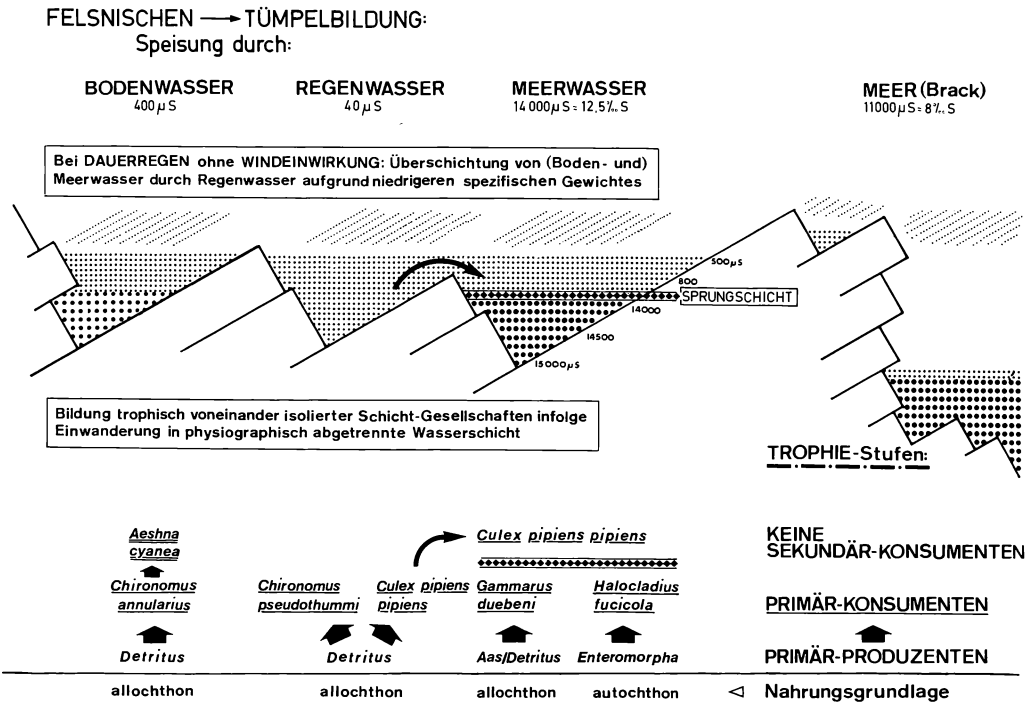


Abb. 6: Schematische Darstellung der pluvialen Überschichtung des Halo-Lithotelmal und der dadurch bedingten Stratozönoide mit einer chemischen Sprungschicht zwischen Epilithotelmal und Hypolitho-telmal.

suchen und verfolgen. Aus Primärkonsumenten werden auf diese Weise Sekundär-konsumenten: Die Trophiekette wird um eine Stufe verlängert (Abb. 4).

Noch weitergehende trophische Interaktionen werden provoziert, wenn durch gleich-zeitige oder aufeinanderfolgende Zufuhr von Bodenwasser, Regenwasser und Brack-wasser Limno-, Pluvio- und Halo-Lithotelmen miteinander in Verbindung treten. Salzintolerante Angehörige des Limno-Lithotelmon und des Pluvio-Lithotelmon verlassen einen derartigen Mischwassertümpel, soweit sie flug- oder sonstwie wanderfähig sind. Stenöke Jugendstadien aller Herkünfte versuchen auszuweichen und sterben ab, wenn das nicht gelingt. Euryöke erwachsene Tiere und ältere Larven *(Crustacea, Insecta)* dagegen breiten sich über den gesamten auf diese Weise gebildeten Mischwasser-Tümpel aus. Hierzu gehören auch die mittleren und älteren Larvenstadien der Libellenart *Aeshna cyanea*. Ihre seitherigen Beutetiere, Larven von *Culex pipiens* sowie von *Chironomus pseudothummi, Ch. halophilus* etc. werden nun auch durch *Gammarus duebeni* gejagt und verzehrt. Dafür erweitert sich das Nahrungsangebot für *Aeshna cyanea* in anderer Richtung: Die Libellen-larven erbeuten nun auch oder bevorzugt mittlere und größte Exemplare von *Gamma-rus duebeni*. Dieser Brackwasserflohkrebs wird also auch hier zum Sekundärkonsu-menten und steht dem ehemaligen Sekundärkonsumenten *Aeshna cyanea* als Nahrung zur Verfügung, der damit zum Tertiärkonsumenten wird. Auf diese Weise wird die Trophiekette nicht nur um noch eine weitere Stufe verlängert, sondern es ent-steht gleichzeitig ein Nahrungsgeflecht (Abb. 5).

Bei der Bildung von Schichttümpeln jeweils aus einem halinen Hypotelmal und einem pluvialen (oder auch limnetischen) Epitelmal bleiben die bisherigen Biozönoide und Nahrungsketten bestehen. Planktische und vagile Mitglieder des Pluvio-Litho-telmon wandern lediglich in die Süßwasseroberschicht solcher Mischtümpel ein. In der Brackwasserunterschicht leben die dort beheimateten Organismen weiter Die chemische Schichtgrenze wird weder in der einen noch in der anderen Rich-tung durchbrochen. Beide Biozönoide bleiben mit den ihnen eigenen Nahrungsketten erhalten. Halo-Lithotelmon und Pluvio-Lithotelmon stellen in übereinanderliegen-den Wasserkörpern existierende, völlig voneinander getrennte Stratozönoide dar (Abb. 6).

5. Zusammenfassung

Ökologische Untersuchungen, die während der Sommermonate der Jahre 1978-1981 am Felsstrand von Stenshuvud an der südschwedischen Ostseeküste (Schonen, Schweden) durchgeführt wurden, führten zum Nachweis von drei hauptsächlichen Lithotelmentypen. Ihre verschiedenartige Physiographie und Biozönotik erweist sich als Folge ihrer jeweils ausschließlichen oder vorzugsweisen Speisung entweder durch (A) Brackwasser der Ostsee (11 000 µS/cm), (B) Bodenwasser mit kurzer Verweilzeit in waldbedeckten Felsschotterhängen (400 µS/cm) oder (C) Regenwasser (40 µS/cm). Den drei Lithotelmaltypen

(A) Halo-Lithotelmal (11 000 - 15 000 µS/cm)
(B) Limno-Lithotelmal (350 - 500 µS/cm)
(C) Pluvio-Lithotelmal (30 - 200 µS/cm)

entsprechen bestimmte Lithotelmontypen:

(A) Halo-Lithotelmon
(Nahrungsketten: a *Enteromorpha intestinalis* → *Halocladius fucicola*,
b Aas + Detritus → *Gammarus duebeni*),
(B) Limno-Lithotelmon
(Nahrungskette: Detritus → *Chironomus annularius* → *Aeshna cyanea*)
(C) Pluvio-Lithotelmon
(Nahrungskette: Detritus → *Chironomus pseudothummi* + *Culex pipiens*).

Die wenigstufigen, einfachen und parallelverlaufenden Trophieketten, Artenarmut und Individuenreichtum, die meist kurzzeitige Existenz und gleichartige Neubildung unter einseitigen physiographischen Bedingungen weisen diese Lebensvereine als Extrembiozönosen (sensu STEFFAN 1971, 1972) oder Biozönoide (sensu SCHWERDTFEGER 1956) aus.

Bei gleichbleibenden bzw. für die Örtlichkeit durchschnittlichen sommerlichen Witterungsbedingungen erweisen sich alle einem der drei aufgezeigten Lithotelmen-Holozönoide zuzuordnenden Tümpel und ihre spezifischen Kleinlebensvereine als 'kurzzeitig-permanente' Naturerscheinungen. Fortdauernde und übermäßige Wasserzufuhr oder andere stärker wirksame Witterungseinflüsse führen jedoch zu physiographischen und biozönotischen Änderungen und zur Ausprägung neuer trophischer Beziehungen.

Die Verbindung zuvor getrennter Halo- und Pluvio-Lithotelmen infolge sturmbedingter Überflutung mit Brackwasser verursacht die Entstehung eines dann beide umfassenden Mixohalo-Lithotelmals (3 000 - 6 000 µS/cm), dessen Mixohalo-Lithotelmon nun zwei zuvor getrennte Biozönoide vereinigt. Hierbei kommt es mit der Umstellung von Ernährungsgewohnheiten des sich auch in subhaline Bereiche ausbreitenden Brackwasser-Flohkrebses zur Verlängerung der Nahrungskette um eine Trophiestufe: Detritusfresser und Primärkonsumenten: *Chironomus pseudothummi* und *Culex pipiens* → Prädator und Sekundärkonsument: *Gammarus duebeni*.

Die Verbindung zuvor getrennter Halo-, Pluvio- und Limno-Lithotelmen infolge gleichzeitiger oder aufeinanderfolgender stärkerer Zufuhr aller Wassersorten verursacht die Ausprägung eines weiteren Mischwasser-Lithotelmaltyps (1 000 - 3 000 µS/cm). Hierbei werden die zuvor selbständigen Biozönoide von Halo-, Pluvio- und Limno-Lithotelmon vereinigt und weitere Ernährungsumstellungen ermöglicht: Ältere Entwicklungsstadien von Libellenlarven vermögen ebenfalls in subsaline Bereiche einzudringen und treffen dort auf Brackwasserorganismen. Dies führt zur Verlängerung der Nahrungskette um eine weitere Trophiestufe und zur Bildung eines Nahrungsgeflechts: Detritusfresser und Primärkonsumenten: *Chironomus pseudothummi*, *Ch. annularius*, *Ch.* spec., *Culex pipiens* → Prädator und Sekundärkonsument: *Gammarus duebeni* → Prädator und sowohl Sekundär- als auch Tertiärkonsument: *Aeshna cyanea*.

Die Überschichtung von Halo-Lithotelmen mit leichterem Regenwasser und die Verbindung dieser Schicht (Epitelmal) mit einem benachbarten Pluvio-Lithotelmon führt zur Ausprägung von Stratozönoiden, die durch eine chemische Schichtgrenze strikt voneinander getrennt bleiben: Hypotelmon: *Gammarus duebeni*, *Halocladius fucicola* etc.; Epitelmon: *Culex pipiens*.

Lithotelmen und die ihnen eigenen Siedlungsgemeinschaften erweisen sich als temporäre Kleinstökosysteme, die der Untersuchung leichter als komplexe Gesellschaften zugänglich sind. Die an ihnen gewonnenen Ergebnisse vermitteln nicht nur spezielle Informationen, sondern geben gleichsam durch Naturexperimente auch Aufschluß über Struktur und Wandelbarkeit in Ökosystemen im allgemeinen.

Literatur

BERGGREN F., 1971: Ecological investigations on the insect fauna in rock pools in Blekinge, Sweden. Diss. Univ. Lund (Schweden).

GANNING B., 1971: Studies on chemical, physical and biological conditions in swedish rock pool ecosystems. Ophelia 9: 51-105.

GRÄFINGHOLT-WERNITZ A., 1980: Die bestandsbildenden Kryptogamen im Lithotelmen-Bereich des Stenshuvud-Gebietes (Schwedische Ostseeküste). Staatsexamensarbeit Wuppertal.

HÄMÄLÄINEN T., 1972: Kallivaltaiden hydrografiasta Tvärinessä (Hydrology of rock pools in Tvärminne). Master-Thesis Univ. Helsinki (Finnland).

JÄRNEFELT H., 1940: Beobachtungen über die Hydrologie einiger Schärentümpel. Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol. 9: 79-101.

KÜSTERS A., 1982: Die Phanerogamen-Besiedlung im Lithotelmen-Bereich des Stenshuvud-Gebietes in Abhängigkeit von edaphischen Faktoren. Staatsexamensarbeit Wuppertal.

LEVANDER K.M., 1900: Zur Kenntnis des Lebens in den stehenden Kleingewässern auf den Skäreninseln. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 18: 1-107.

LINDBERG H., 1944: Ökologisch-geographische Untersuchungen zur Insektenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. Acta Soc. Fauna Flora 41: 1-178.

McGREGOR D.D., 1964: Physical ecology of some New Zealand supralittoral pools. Hydrobiologia 25: 277-284.

McGREGOR D.D., 1965: Aspects of the biology of Opifex fuscus Hutton (Diptera: Culicidae). Proc. R. ent. Soc. London A40(1-3): 9-14.

PAJUNEN V.I., JANSSON A., 1969: Dispersal of the rock pool Corixides Arctocorisa carinata (Sahlb.) and Callicorixa producta (Reut.) (Heteroptera, Corixidae). Ann. Zool. Fenn. 6: 391-427.

RANTA E., 1979: Niche of Daphnia species in rock pools. Arch. Hydrobiol. 87(2): 205-223.

RUDOLPH I., 1978: Zur Physiographie und Biozönologie regen- und meerwasser-gespeister Lithotelmen der südschwedischen Ostseeküste. Staatsexamensarbeit Wuppertal.

SCHWERDTFEGER F., 1956: Biozönose und Pflanzenschutz. Mitt. Biol. Bundesnast. 85: 11-21.

STEFFAN A.W., 1971: Chironomid (Diptera) biocoenoses in Scandianvian glacier brooks. Can. Entomol. 103(3): 477-486.

STEFFAN A.W., 1972: Zur Produktionsökologie von Gletscherbächen in Alaska und Lappland. Verh. Dt. Zool. Ges. (Helgoland 1971) 65: 73-78.

STEFFAN A.W., 1974: Die Lebensgemeinschaft der Gletscherbach-Zuckmücken (Diptera: Chironomidae) - eine Extrembiozönose. Ent. Tidsskr. 95 (Suppl.): 225-232.

STEFFAN A.W., 1979: Biozönotische Interaktionen zwischen boden-, regen- und meerwasser-gespeisten Lithotelmen der südschwedischen Ostseeküste. Ent. Tidsskr. 100(3/4): 241-244.

STEFFAN A.W., RUDOLPH I., 1979: Biozönotische Interaktionen zwischen benachbarten Synusien bei temporärem Wegfall ihrer räumlichen Isolierung. Verh. Dt. Zool. Ges. (Regensburg 1979) 72: 258.

THAMM E., 1967: Stenshuvud. Skånes Natur 54: 87-103.

Adresse

Prof. Dr. A. Wilhelm Steffan
F.R. Zoologie, F.B. Naturwissenschaften II
Bergische Universität-Ghs
Gaußstr. 20

D-5600 Wuppertal

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Ökotoxikologische Untersuchungen an Rotatorien: Subletale Effekte von ausgesuchten Referenzchemikalien

- Udo Halbach †, Manfred Siebert und Manfred Westermayer -

The paper describes the effects of sublethal doses of toxic chemicals on the population dynamics of the rotifer species *Brachionus rubens* (EHRENBG.), exemplified by three selected substances, pentachlorophenol (PCP), p-nitrophenol and p-chloroaniline. Several population parameters are chosen to show a very sensitive reaction of the system, the 'carrying capacity' (K), the 'intrinsic rate of natural increase' (r), the frequency of the oscillations (f), longevity and fertility. The usefulness of these parameters as bioindicators for an ecotoxicological bioassay is discussed. As control for an exact application of the sublethal concentrations chemical analyses have been made by using GC/FID and GC/MS, including investigations about the fate of the substances in the testing system, in order to detect possible metabolites.

Bioindikatoren, Brachionus rubens, Populationsdynamik, Rotatorien, Toxische Chemikalien, Umweltschutz.

1. Einführung

Im Zuge des neuen Chemikaliengesetzes der Bundesrepublik Deutschland wurde vom Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) ein Projekt gestartet mit dem Ziel, sensible Testmethoden zu entwickeln, die eine aussagekräftigere Beurteilung neu entwickelter chemischer Substanzen hinsichtlich ihrer Toxikologie zulassen. Dieses Projekt zielt darauf ab, sowohl Reaktionen von Laborökosystemen auf subletale Kontaminationen zu erfassen, als auch die Möglichkeiten eines solchen Testes im Halbfreiland und Freiland zu untersuchen.

Die weiteren Schritte dieses Teilprojekts sollen stufenweise in gleicher Richtung, nämlich vom Labor zum Freiland hin, vollzogen werden. Solche umfangreichen Testprozeduren erweisen sich als notwendig, da die bisherigen toxikologischen Kriterien, wie z.B. die LC 50, für eine umfassende ökotoxikologische Beurteilung von Chemikalien unzureichend sind.

Im Laufe früherer Untersuchungen (HALBACH 1970, 1972, 1973) stellte sich heraus, daß die Populationsdynamik von Rotatorien ein ausgezeichneter und höchst sensibler Meßfühler für Effekte subletaler Konzentrationen toxischer Substanzen sein kann. Hierbei macht man sich zu Nutzen, daß Rädertiere eine kurze Generationsdauer und einen relativ schematischen Lebensablauf besitzen. Ihre hohe Reproduktivität während ihrer parthenogenetischen Wachstumsperiode - nur diese ist relevant für unsere Untersuchungen - erlaubt auch einen Einblick in mögliche Effekte wie Akkumulation und Adaptation. Es sollen diejenigen Populationsparameter herausgearbeitet werden, die eine bestmögliche Aussage über die Effekte subletaler Dosen chemischer Substanzen liefern. Es handelt sich hierbei um die Kapazität (K), die potentielle Wachstumsrate (r) und die Frequenz der Oszillationen (f). Diese Parameter stellen geeignete Bioindikatoren für einen ökotoxikologischen Standardtest dar.

Durch die begleitende chemische Analytik wird einerseits eine Konzentrationskontrolle während der Dauer der Experimente gewährleistet, andererseits wird in gesonderten Versuchen das Medium auf Metabolite der eingesetzten Chemikalien untersucht.

2. Methodik

Als Testorganismen dienen Rädertiere der Art *Brachionus rubens* (EHRENBG.). Dies ist eine polytherme Art, die man häufig in flachen und kleinen Gewässern findet (RUTTNER-KOLISKO 1972). Als Kosmopolit kommt sie überall auf der Erde vor. Die Tiere lassen sich leicht im Labor kultivieren. Für unsere Experimente verwenden wir einen selbst gezogenen Klon aus einem Nidda-Altarm aus der Nähe von Frankfurt/Main. Die Organismen werden in 300 ml-Erlenmeyerkolben bei einer Testtemperatur von 25 °C gehalten. Als Kulturmedium dient synthetisches Süßwasser (Zusammensetzung siehe HALBACH, HALBACH-KEUP 1974). Die Kulturen erhalten zweimal wöchentlich frisches sterilisiertes Medium und werden täglich gefüttert. Als Nahrung wird die chlorococcale Alge *Monoraphidium minutum* (NÄGELI) KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ sowohl in der Kultur als auch im Experiment verwendet. (In früheren Arbeiten wurde stets *Kirchneriella lunaris* MOEBIUS angegeben. Das bedeutet nicht, daß die Futteralge inzwischen gewechselt wurde, sondern nur, daß diese jetzt eine taxonomisch korrekte Zuordnung bei unserer Bezugsquelle (Algensammlung Göttingen, Stamm Nr. 243-1) erfahren hat.)

Die Algen werden in sterilem, synthetischem Süßwasser kultiviert. Dies hat eine etwas andere Zusammensetzung als das Rädertiermedium, denn es enthält zusätzlich noch verschiedene Schwermetallionen als Spurenelemente (s. HALBACH, HALBACH-KEUP 1974). Da die Rotatorien empfindlich auf diese Schwermetallionen reagieren, werden die Algen vor dem Verfüttern zentrifugiert und nach Dekantieren in Rädertiermedium resuspendiert. Die Algendichte wird photometrisch bei einer Wellenlänge von 680 nm bestimmt. Für den Test werden zwei verschiedene Experimente durchgeführt:

I. Ein Versuch soll die Populationsdynamik erfassen. Hierfür werden bei Versuchsbeginn pro Versuchsgefäß 750 Tiere aus einem Kulturgefäß ungezielt mit einer Glaskapillarpipette entnommen und als Startpopulation eingesetzt. Als Versuchsgefäße dienen Schnappdeckelgläser mit einem Volumen von 15 ml. Das Populationswachstum wird durch fest vorgegebene Parameter bestimmt. Als limitierbare Größen stehen die Temperatur (25 ± 1 °C), das Volumen (15 ml) und die Nahrungsmenge (1 x 10^6 Algenzellen/ml Medium) zur Verfügung. Bei diesem Experiment werden die Populationsdaten durch tägliche Zählung mit Hilfe von Stichproben erfaßt. Das Medium, die Algen und die Chemikalie werden dabei erneuert. Für die anschließende chemische Analyse werden pro eingesetzter Konzentration dreimal im Laufe eines Experiments Proben von jeweils drei aufeinander folgenden Tagen genommen. Das Experiment dauert 30 Tage.

II. Der zweite Versuch dient der Ermittlung der Lebensdauer und der Fertilität der Tiere. Dieser Versuch wird in sogenannten Präparategläsern (Vol.: 2.5 ml) mit Schraubverschluß durchgeführt. Zur Vorbereitung werden mehrere (ca. 500-1000) amiktische Weibchen mit Eiern aus den Kulturgefäßen isoliert. Nach ca. zwei Stunden sind genügend juvenile Tiere geschlüpft, die einzeln in die Versuchsgläser eingesetzt werden. Es werden pro Versuchslauf 50 bzw. 100 juvenile Tiere benötigt. Die Temperatur und die Nahrungsdosis bleiben wie beim ersten Versuch. Dieses Experiment wird täglich zweimal kontrolliert. Dabei werden vorhandene Nachkommen der eingesetzten Tiere entnommen und gezählt. Das Medium, die Algen und die Chemikalie werden täglich erneuert. Um eine Sedimentation der Algen zu verhindern, werden die Versuchsgefäße beider Versuche auf einer Drehapparatur befestigt und mit einer Geschwindigkeit von $^1/_4$ Umdrehungen pro Minute gedreht. Zur Ermittlung des subletalen Konzentrationsbereiches der zu testenden Chemikalie bestimmt man zunächst die jeweilige LC 50. Danach wird der Bereich der im Experiment einzusetzenden Konzentrationen festgelegt. Bei unseren Versuchen wurden Konzentrationen zwischen 10 und 90% der LC 50 eingesetzt.

Die Kapazität wird errechnet als arithmetisches Mittel aller täglichen Individuenzahlen für den Zeitraum vom ersten Tag nach dem Beginn bis zum Ende des Experiments. Die Wachstumsraten werden bestimmt durch die Gleichung $r = 1/t \cdot \ln N_t/N_0$, wobei N_0 stets 750 Tieren entspricht. r wurde über einen Zeitraum von 0-4 Tagen (0 = Start) ermittelt. Der angegebene Wert ist das arithmetische Mittel über diesen Zeitraum.

Chemische Analytik: Die Medien werden im Verlauf der biologischen Tests auf den Gehalt an der jeweiligen Chemikalie untersucht. Der Nachweis der Chemikalien erfolgt in der Regel gaschromatographisch mit Flammenionisationsdetektor (GC/FID) und Integrator. Zur quantitativen Bestimmung wird die Methode des externen Standards herangezogen.

Bei der Probenaufarbeitung wird 4-Chloranilin durch Schüttelextraktion bzw. bei sehr verdünnten Lösungen durch kontinuierliche flüssig-flüssig-Extraktion angereichert, z.T. durch vorgeschaltete Wasserdampfdestillation, um andere lipophile Stoffe zu eliminieren. Durch Gaschromatograph-Massenspektrometerkopplung (GC/MS) werden die Hauptkomponenten bestätigt sowie nach eventuellen Metaboliten gesucht. (Bei 4-Chloranilin wurde eine Nebenkomponente in der Chemikalienlösung festgestellt, deren Struktur noch nicht eindeutig geklärt werden konnte, die aber jedenfalls einen chlorierten Benzolring enthält.) 4-Nitrophenol wird nach extraktiver Veresterung mit Essigsäureanhydrid (ACOAc) als Nitrophenylacetat im GC/FID bestimmt. Pentachlorphenol wird je nach Art der Probe nach extraktiver Veresterung teils nach Anreicherung durch Wasserdampfdestillation, teils durch einen stark basischen Anionenaustauscher bestimmt.

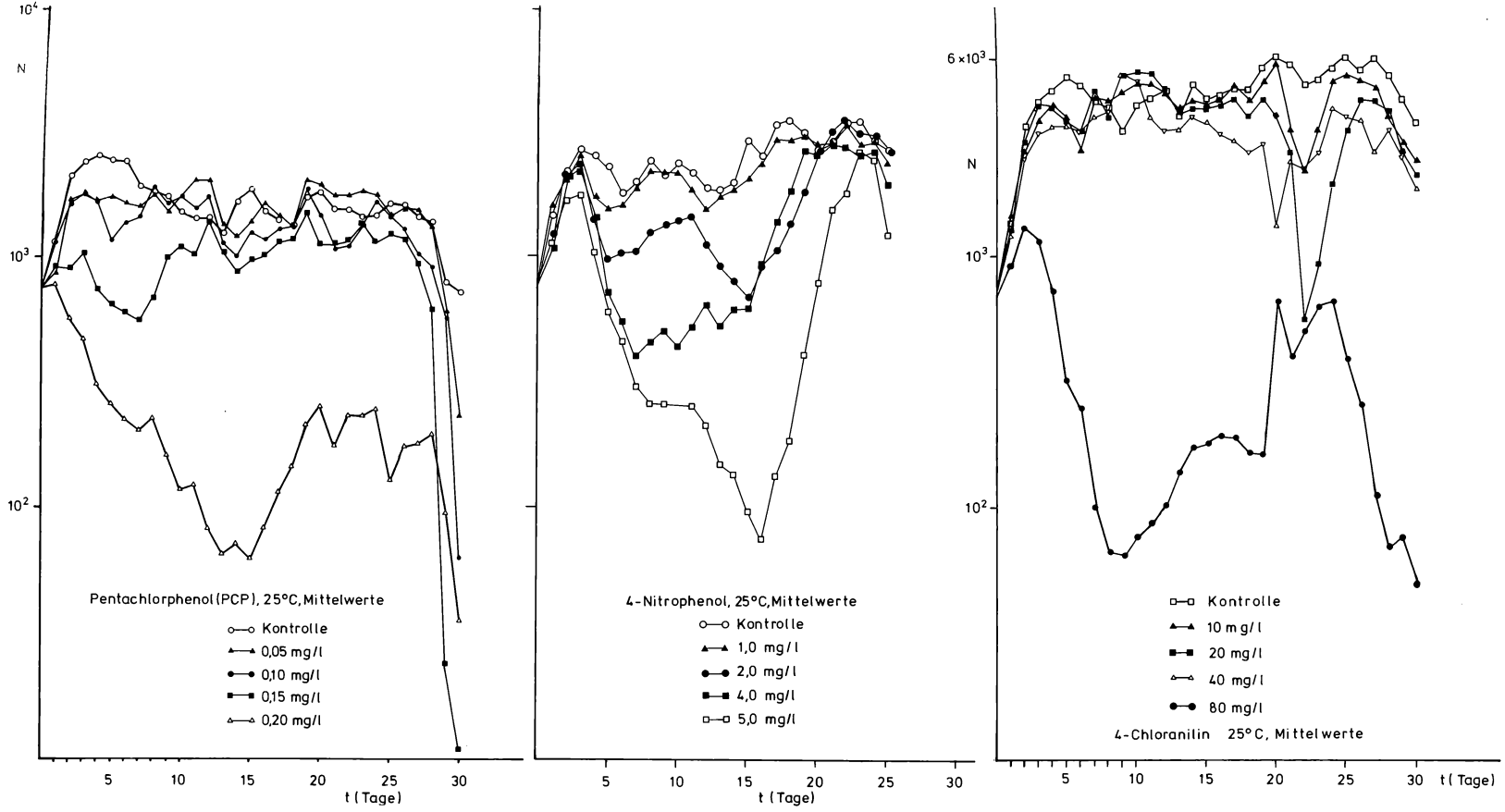


Abb. 1-3: Verlauf der Rädertierpopulationskurven unter Schadstoffeinfluß.

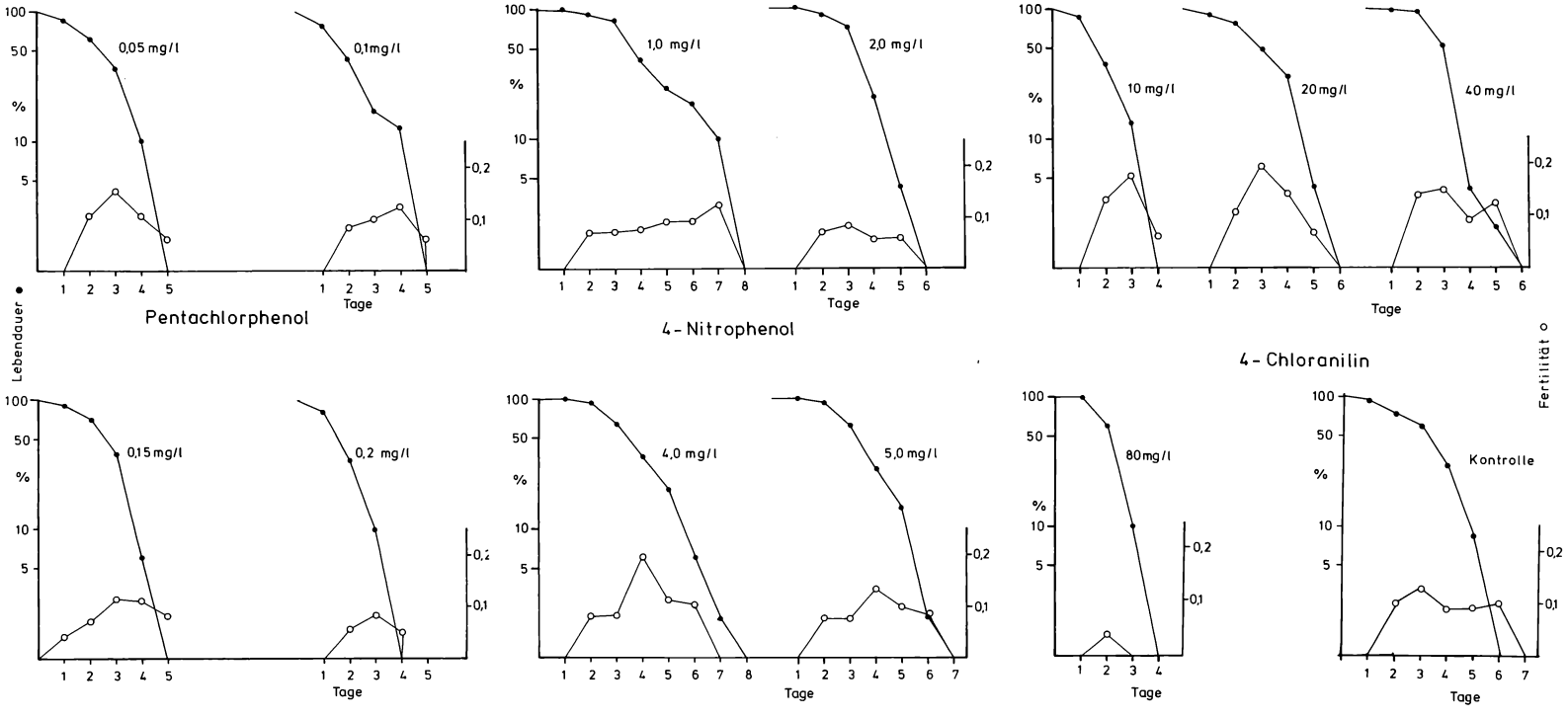


Abb. 4-6: Lebensdauer und Fertilität einzelner Rädertiere unter Schadstoffeinfluß.

3. Ergebnisse

Die Abb. 1-3 zeigen die Wachstumskurven von Rädertierpopulationen unter dem Einfluß von drei verschiedenen Chemikalien. Es handelt sich jeweils um Mittelwertkurven aus 2 bzw. 3 Parallelen pro Konzentration. Die Kurven zeigen keine deutlichen Oszillationen um einen Mittelwert (Kapazität), sondern mehr oder weniger starke Fluktuationen. Die Oszillationen können aber mit Hilfe einer Autokorrelationsanalyse (WISSEL et al. 1980) erkennbar gemacht werden. In Abb. 7 sind die Frequenzen der Oszillationen dargestellt, wie sie aus den Autokorrelationskurven errechnet werden können. Der starke Abfall der PCP-Kurven (Abb. 1) gegen Ende des Versuchs ist auf äußere Einflüsse zurückzuführen und darf nicht berücksichtigt werden. Bei den hier dargestellten Versuchen sind die Effekte der Chemikalien in der Abnahme der Kapazitäten und Wachstumsraten bei Zunahme der Konzentrationen deutlich zu erkennen. Ebenso werden die Lebensdauer und die Fertilität der einzelnen Tiere beeinflußt. Die Populationskurven mit 4-Nitrophenol zeigen aber auch, daß eine Adaptation der Organismen an die Chemikalie nicht auszuschließen ist. Ob jedoch hier ein vorzeitiger Abbau der Substanz (bekannt von Phenol) oder wirkliche Adaptation den Anstieg der Kurven bei 2, 4 und 5 mg/l nach ca. 15 Tagen veranlaßt, konnte bisher noch nicht festgestellt werden.

Einige Ergebnisse weisen auch auf die Möglichkeit hin, daß geringe Chemikalienkonzentrationen das Wachstum der Rädertiere, zumindest kurzfristig, stimulieren können. Ein ziemlich deutlicher Hinweis hierauf ist der Verlauf der Frequenzkurven bei PCP (Abb. 7). Die geringen Dosen von 0.05 und 0.1 mg PCP/l bewirken eine intensive Frequenzsteigerung, was auf einen hektischen Verlauf der Populationsdynamik, d.h. auf kurze Oszillationszeiten, schließen läßt. Erst bei Konzentrationen von 0.15 mg PCP/l sind die Reaktionen gegenläufig, und bei 0.2 mg PCP/l war keine Oszillation mehr festzustellen. Diese Interpretation findet ihre Bestätigung in den Überlebens- und Fertilitätskurven. Bei der niedrigsten Konzentration ist die Lebensdauer der Tiere nur geringfügig kürzer als bei der Kontrolle, die Nachkommenproduktion ist höher. Da es sich um frühe Nachkommen handelt (3. Tag), fällt dies für die Populationsentwicklung stark ins Gewicht. Diese Information ist aber aus den beiden anderen Parametern K und r nicht zu ersehen.

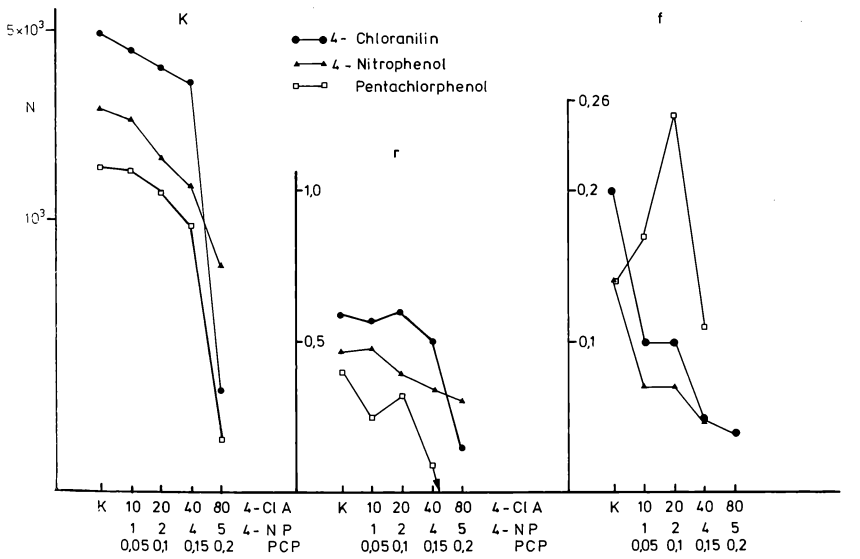


Abb. 7: Abhängigkeit von Kapazität (K), potentieller Wachstumsrate (r) und Frequenz der Oszillationen (f) von Schadstoff und Schadstoffmenge.

Tab. 1: Ökotoxikologische Parameter von Umweltchemikalien.

Verbindung	4-Chloranilin		4-Nitrophenol		Pentachlorphenol	
Strukturformel	Ia	Ib	IIa	IIb	IIIa	IIIb
pH-abhängige Form	Anilin alkalisch	Anilinum sauer	Phenol sauer	Phenolat alkalisch	Phenol sauer	Phenolat alkalisch
Wasserlöslichkeit (g/l) (25 °C)	3		0.8	16	0.014	33
Dissoziationskonstante (25 °C)	pK_b = 10.0		pK_s = 7.15		pK_s = 5.3	
Volatilität a. Wasser ($t_{1/2}$, 1molar)	40 d				5 d	
Bioakkumulation						
Verteilungskoeffizient (n-Octanol/Wasser)	68		81		102 000	
Biokonzentrationsfaktor (Goldorfe, 24 h)	10		2.6 (Schä.)		350	
(Alge, 24 h)	1200 (0.05 ppm Ek)		120 (Schä., 2 ppm Ek)		6000 (0.05 ppm Ek)	
Geoakkumulation (Klärschlamm)	1300		n.b.		1100	
Umweltrelevanz						
Produktionsmenge (t/a) BR Deutschland	500		n.b.		500	
Bedeutung	Zwischenprodukt f. Herbizide, Farbstoffe, Arzneimittel		Zwischenprodukt f. Farb- und Explosivstoffe		Endprodukt als Holzschutzmittel, Fungizid, Herbizid, Insektizid; f. Lebensmitteltechnologie	
Vorkommen in Umwelt	Trinkwassergefährdung durch bakterielle Zersetzung (im Boden) der Herbizide: Monuron IVa, Monolinuron IVb		Abbauprodukt von Parathion (V); durch photochemische Oxidation v. Nitrobenzol		durch direkte Anwendung; Abbauprodukt von Hexachlorbenzol	

Toxizität			
Säuger			
Ratte (LD_{50} - Schädigung)	420 ppm (oral, intrap.)	350 ppm	100 ppm 5 ppm/d (Leber, Niere)
Mensch (tox. Effekte)	Blut- und Nervengift; Nierenschädigung; Resorption durch die Haut	n.b.	Toxizität kann durch techn. Verunreinigungen, z.B. Dioxine, beträchtlich erhöht werden
Wassertiere			
Forelle	n.b.	n.b.	0.2 ppm (LC_{50})
Rädertiere (LC_{50}, 24 h)	85.5 ppm	7.7 ppm	0.4 ppm
tox. Effekte: Ausfall d. Schwimmbew.	3.2 ppm (LC_{50})	12 ppm (LC_{50})	n.b.
Pflanzen	n.b.	14 ppm, 80%ige Wuchshemmung	1.4 ppm (LC_{50}) Kontaktentlaubungsmittel
Mikroorganismen	n.b.	4 ppm, Zellteilungshemmung *(Pseudomonas putida)*	wirkt antibakteriell
Abbaubarkeit			
photochemisch	n.b.	n.b.	$t_{1/2}$ = 100 h (bei pH 3.3) $t_{1/2}$ = 5 h (bei pH 7.3)
Kläranlage, aerob	100%ige Ringspaltung in 59 h	95%iger Abbau in 4.5 d	7-26%iger Abbau in 5 d
Boden	schwer abbaubar	100%iger Abbau in 16 d	Abbau in 20-60 d
Metabolisierung			
Umwandlung der funktionellen Gruppe(n) durch Oxidation, Reduktion	Oxidation zu Nitrosobenzol	Reduktion zum Anilin	Austausch von Chlor durch -OH, -H und $-O-CO-CH_3$
u. Hydrolyse	Die Metabolisierung ist abhängig von Metabolisierungsenzymen wie z.B. Cytochrom P450. Ob in Algen bzw. Rädertieren diese Enzyme vorhanden sind, ist nicht bekannt. Im allgemeinen werden Fremdstoffe von Wasserorganismen per Diffusion mit dem umgebenden Wasser ausgetauscht. Sehr lipophile Substanzen wie z.B. DDT, DDE, PCB und auch PCP akkumulieren sich im Fettgewebe.		
Derivatisierung der funktionellen Gruppe durch Konjugation	Unter Konjugation wird verstanden die Anlagerung einer zusätzlichen Gruppe wie z.B. Acetyl-, Sulfat- und Glucuronsäuregruppe an die funktionelle Gruppe: hier $-NH_2$ und -OH; damit wird die Wasserlöslichkeit erhöht und kann die Fremdsubstanz leichter ausgeschieden werden. Die Konjugation ist ebenfalls enzymatisch kontrolliert (bei Insekten teilweise nachgewiesen).		

Erläuterungen

Biokonzentrationsfaktor $F = \frac{\text{Chemikalienkonz. in biol. Material (Trockensubstanz)}}{\text{Chemikalien-Endkonzentration im Wasser}}$

LC_{50} = Letalkonzentration für 50% der Population
Ek = Endkonzentration
Schä.= Schätzwert

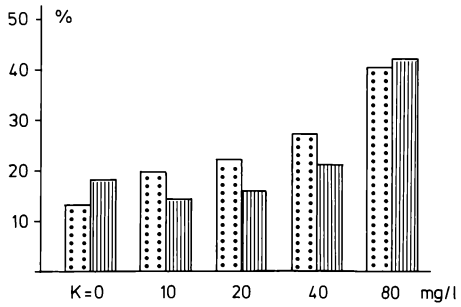


Abb. 8: Prozentualer Anteil (Mittelwerte) der Weibchen mit Eiern an der Gesamttierzahl und seine Abhängigkeit von der Schadstoffdosis (hier: 4-Chloranilin).

Zusätzlich zu der Erfassung der Individuendichte wurden bei den Versuchen mit 4-Chloranilin die Tiere mit Eiern gezählt und ihr prozentualer Anteil an der Gesamttierzahl errechnet. In Abb. 8 werden die arithmetischen Mittel über den gesamten Versuchszeitraum dargestellt. Die beiden Versuche differieren etwas in ihren Ergebnissen; es wird jedoch deutlich, daß bei höheren Konzentrationen der Anteil der Tiere mit Eiern sehr hoch liegt, fast 50% der Gesamttierzahl, aber wie die Populationskurven zeigen (Abb. 3), ist trotzdem nur ein geringes Wachstum möglich. Dies läßt darauf schließen, daß die Eier vor dem Schlüpfen der juvenilen Tiere absterben und vom Elterntier abgeworfen werden; letzteres konnte auch beobachtet werden.

3.1 Vergleich ökologisch-chemischer Parameter

Tab. 1 zeigt eine Zusammenstellung der wichtigsten ökotoxikologischen Parameter am Beispiel der hier untersuchten Chemikalien (vgl. Abb. 9). Als generelle Datensammlung dienten die 'Merkblätter über Referenzchemikalien der KFA Jülich' (KLÖPFFER et al. 1979). Die Tabelle ist inhaltlich untergliedert nach

- Parametern des physikalisch-chemischen Verhaltens (BUIKEMA et al. 1979; GEBEFÜGI et al. 1979),
- der Bioakkumulation (VERSCHUEREN 1977; FREITAG et al. 1979; KORTE 1980; KLAUS 1982),
- der Umweltrelevanz (KUSSMAUL, HEGAZI 1975; GRÄSER 1977; KORTE 1980; RÖMPP 1982),
- der Toxizität (mit eigenen LC_{50}-Werten für *Brachionus rubens* und mit Angaben folgender Autoren: NIOSH 1977; CANTON, SLOOFF 1979; GERIKE, FISCHER 1979; BRINGMANN, KÜHN 1982; HATTULA et al. 1982; RÖMPP 1982),
- der Abbaubarkeit (VERSCHUEREN 1977; RAO 1978; GERIKE, FISCHER 1979),
- der Metabolisierung (BONSE, METZLER 1978).

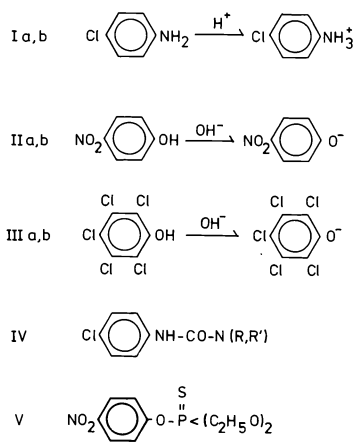


Abb. 9: I-III: Strukturformeln der Testsubstanzen und ihre pH-Abhängigkeit (siehe Tab. 1).
IV = Monuron, V = Parathion.

3.2 Metabolisierungsversuch

Ansatz: 1 l-Gefäß, rotierend; 90 Rädertiere/ml; 10^6 Algenzellen/ml; 0.15 ppm Pentachlorphenol (PCP). Nach 48 h sind ca. 165 Rädertiere im ml; Versuchsabbruch.

Aufarbeitung: die wässrige Lösung wurde nach Abfiltrieren von Rädertieren, Algen und Detritus über den Ionenaustauscher von freiem PCP befreit. Das Filtrat wurde nach der Konjugationshypothese, daß eventuelle Metaboliten als hydrophile Konjugate vorliegen (s. Tab. 1), mit Schwefelsäure hydrolysiert und wasserdampfdestilliert (PCP ist in der Phenolform wasserdampfflüchtig). Das biologische Material wurde getrennt aufgearbeitet, verrieben und mit H_2SO_4 (25%ig) in Methanol durch Rückflußkochen hydrolysiert. Die quantitative Bestimmung erfolgte im GC/FID nach extraktiver Veresterung und die qualitative, zur Absicherung, durch GC/MS. Die Ergebnisse sind in Tab. 2 dargestellt. Die Konzentrationsangaben, jeweils auf das Ausgangsvolumen von 1 l bezogen, sind Mittelwerte aus zwei Parallelansätzen. Die biologisch interessantere Angabe der Konzentration, nämlich bezogen auf das Lebendvolumen der Rädertiere von ca. 1 ml, ergibt 5 ppm PCP, was einer Anreicherung um den Faktor 60-70 entspricht, bezogen auf die Endkonzentration an freiem PCP in der Lösung. Die Konzentration der wässrigen Lösung, nachdem sie den Ionenaustauscher passiert hat, spricht für eine teilweise Metabolisierung durch Konjugation. Durch Anwendung anderer Methoden, wie z.B. HPLC, sollte dieses Ergebnis abgesichert werden, da hierbei direkt in der wässrigen Lösung analysiert wird.

Tab. 2: PCP-Konzentrationen nach 48 h.
Ausgangskonzentration 0.15 ppm.

wässrige Lösung	0.071 ppm
konjugiertes PCP	0.006 ppm
Rädertiere	0.005 ppm
Algen und Detritus	0.010 ppm

4. Diskussion

Unser Ziel ist es, einen robusten Standardlabortest zu entwickeln, mit Populationsparametern einer Rädertierpopulationsdynamik als sensible Bioindikatoren. Die vorläufigen Ergebnisse haben gezeigt, daß der Test praktizierbar ist und daß die 'Meßfühler' sensibel reagieren. Die Standardisierung aller Verfahrensschritte ist so weit fortgeschritten, daß die Testmethode auch von anderen Laboratorien durchgeführt werden kann. Dies soll durch einen Ringtest bestätigt werden, zu dessen Durchführung bereits erste Schritte unternommen wurden. Die Versuchsdauer war eines der Probleme des Testverfahrens, das durch die Erhöhung der Temperatur von zunächst 20 auf 25 °C verbessert werden konnte. Damit wurde erreicht, daß sich die Oszillationsdauer verkürzte; das hatte aber zur Folge, daß stärkere Fluktuationen im Verlauf der Populationsentwicklung auftraten. Diese Fluktuationen sind aus verschiedenen Gründen unerwünscht. Sie behindern die statistische Auswertung, da die Oszillationen schwerer erkennbar werden. Dieses Problem konnte durch die Auswertung mit Hilfe einer Autokorrelationsanalyse (WISSEL et al. 1980) bewältigt werden. Somit wurde die Versuchsdauer durch die Temperaturerhöhung auf 30 Tage verkürzt; eine weitere Reduzierung liegt im Bereich des Möglichen. Bei hohen Temperaturen kann es geschehen, daß sich Oszillationen und Fluktuationen überlagern und dabei so verstärken, daß im Oszillationsminimum die gesamte Population ausgelöscht wird (HALBACH 1979). Ein solcher Vorgang ist bei den bisherigen Versuchen jedoch nicht eingetreten.

Bisher wurden die Stichproben manuell entnommen und gezählt, was sich als arbeitsintensiv und zeitaufwendig erwiesen hat. Diesem Problem soll in Zukunft damit begegnet werden, daß die Zählungen automatisiert werden. Ein solcher Weg scheint auf verschiedene Weise möglich zu sein. An einer automatischen Zählung mit einem umgerüsteten Coulter-Counter wird z.Z. gearbeitet.

Wenn die Versuchsdauer verkürzt und die Versuchsdurchführung vereinfacht worden sind, bietet das Verfahren eine hervorragende Labortestmöglichkeit ökotoxikologischer Effekte subletaler Mengen von Chemikalien.

Die Untersuchungen wurden vom Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) gefördert. Die Autoren sprechen an dieser Stelle Frau C. Krüger und Fräulein I. Tomić ihren Dank aus für die ausgezeichnete Arbeit an den zeichnerischen Darstellungen.

Literatur

BONSE G., METZLER M., 1978: Biotransformationen organischer Fremdsubstanzen. Stuttgart (Thieme): 118 S.

BRINGMANN G., KÜHN R., 1982: Ergebnisse der Schadwirkungen wassergefährdender Stoffe gegen Daphnia magna in einem weiterentwickelten standardisierten Testverfahren. Z. Wasser Abwasser Forsch. 15: 1-6.

BUIKEMA A.L., McGINNIS M.J., CAIRNS J., 1979: Phenolics in aquatic ecosystems: A selected review of recent literature. Marine Environ. Res. 2: 87-181.

CANTON J.H., SLOOFF W., 1979: A proposal to classify compounds and to establish water quality criteria based on laboratory data. Ecotox. Env. Safety 3: 126-132.

FREITAG D., GEYER H., KLEIN W., KRAUS A.G., LAHANIATIS E., KORTE F., 1979: An approach for comparative screening of the environmental behavior of chemicals. Ecotox. Env. Safety 3: 144-151.

GEBEFÜGI I., PARLAR H., KORTE F., 1979: Occurrence of pentachlorophenol in enclosed environments. Ecotox. Env. Safety 3: 269-300.

GERIKE P., FISCHER W.K., 1979: A correlation study of biodegradability determinations with various chemicals in various tests. Ecotox. Env. Safety 3: 159-173.

GRÄSER H., 1977: Biochemie und Physiologie der Phytoeffektoren. Weinheim (Chemie): 448 S.

HALBACH U., 1970: Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres Brachionus calyciflorus PALLAS. Oecologia 4: 176-207.

HALBACH U., 1972: Einfluß der Nahrungsqualität und -quantität auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres Brachionus calyciflorus PALLAS im Labor und im Freiland. Verh. Dt. Zool. Ges. 1971: 83-88.

HALBACH U., 1973: Life table data and population dynamics of the rotifer Brachionus calyciflorus PALLAS as influenced by periodically oscillating temperatures. In: (Ed. WIESER W.): effects of temperature on ecothermic organisms. Berlin (Springer).

HALBACH U., HALBACH-KEUP G., 1974: Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators Brachionus calyciflorus PALLAS. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. Arch. Hydrobiol. 73: 273-309.

HALBACH U., 1979: Computer sagt Bevölkerungsentwicklung voraus. Mathematische Modelle für Schwankungen der Individuendichte. Umschau 79(11): 341-346.

HATTULA M.L., WASENIUS V.-M., REUNANEN H., ARSTILA A.U., 1981: Acute toxicity of some chlorinated phenols, catechols and cresols to trout. Bull. Env. Contam. Toxicol. 26: 295-298.

KLAUS J., 1982: Verteilung und Abbau von Pentachlorphenol und 4-Nitrophenol in Kulturmedien. Ber. ökol. Außenstelle Schlüchtern:

KLÖPFFER W., ZIETZ E., RIPPEN G., SCHÖNBORN W., FRISCHE R., 1979: Merkblätter über Referenzchemikalien. Jülich (KFA Projektträger Umweltchemikalien).

KORTE F., 1980: Ökologische Chemie. Stuttgart (Thieme): 212 S.

KUSSMAUL H., HEGAZI M., 1975: Zur Analytik von Phenylharnstoffherbiziden im Wasser. Gaschromatographische Bestimmung der Wirkstoffe und Metaboliten. Vom Wasser 44: 31-47.

NIOSH 1977: Manual of analytical methods. 2nd ed. part I, Vol. 1: 230 pp. [U.S. Department of Health, Education, and Welfare Cincinatti, Ohio. DHEW (NIOSH) Publ. 77-157-A].

RAO K.R. (ed.), 1978: Pentachlorophenol. Chemistry, pharmacology and environmental toxicology. New York (Plenum): 402 pp.

RÖMPP H., 1979-1983: Chemie-Lexikon. 8. Aufl. Stuttgart (Franckh'sche Verlagsh.).

RUTTNER-KOLISKO A., 1972: Rotatoria. In: Binnengewässer 26: 99-235. [Stuttgart (Schweizerbart)].

VERSCHUEREN K., 1977: Handbook of environmental data on organic chemicals. New York (Van Nostrand Reinhold).

WISSEL C., BEUTER K., HALBACH U., 1980: Analyse der Populationsdynamik von Rotatorien mittels Korrelationsfunktionen. Verh. Ges. Ökol. 8: 271-279.

Adressen

Prof. Dr. Udo Halbach †
Dr. Manfred Siebert
Dr. Manfred Westermayer
Arbeitsgruppe Ökologie
FB Biologie
Johann Wolfgang Goethe-Universität
Siesmayerstr. 70

D-6000 Frankfurt

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Stochastische Einflüsse auf Ökosysteme mit multipler Stabilität; die vollständige Lösung der Master-Gleichung

Christian Wissel

Using a model of an exploited fish population the characteristics of the multiple stability are deduced. A general method to solve the Master equation (demographic stochastics) is introduced. The strange behaviour of the metastability is found in the case of the multiple stability. Its relevance for ecology is investigated.

Modellierung, Stabilität, Stochastik.

1. Einführung

Die weit überwiegende Zahl aller mathematischen Modelle in der Ökologie ist von deterministischem Charakter. Dies steht in krassem Gegensatz zu den Beobachtungen an natürlichen Ökosystemen oder -teilsystemen, bei denen prinzipiell immer zufällige Einflüsse vorhanden sind. Der Grund, warum man in der Regel auf ihre Beschreibung durch stochastische Modelle verzichtet, liegt vornehmlich in der mathematischen Schwierigkeit solcher Modelle.

Zufällige Umwelteinflüsse werden im Prinzip durch stochastische Differentialgleichungen beschrieben, die schließlich zur sogenannten Fokker-Planck-Gleichung führen (GOEL, RICHTER-DYN 1974; WISSEL 1982). Die demographische Stochastik berücksichtigt die Tatsache, daß jedem Individuum einer Population eine Wahrscheinlichkeit zugeordnet werden kann, pro Zeitintervall zu sterben bzw. eine Geburt zu verursachen. Die wahrscheinlichkeitstheoretische Beschreibung geschieht durch die sogenannte Master-Gleichung (GOEL, RICHTER-DYN 1974; LUDWIG 1974). Für diese wie auch für die Fokker-Planck-Gleichung gilt, daß bislang Lösungen nur für sehr simple, ökologisch wenig interessante Beispiele gefunden werden konnten.

In dieser Situation behilft man sich in der Regel mit dem Argument, daß die Wirkung der Stochastik ja bekannt sei. Sie bestehe in einem 'Verwischen' des deterministischen Verhaltens, so daß man nun eine Wahrscheinlichkeitsverteilung um den deterministischen Wert herum erhalte. Das mittlere Verhalten sollte aber durch die deterministische Beschreibung gut wiedergegeben werden. Dies ist auch die einzige Begründung dafür, daß trotz der in Ökosystemen immer vorhandenen Stochastik deterministische Modelle benutzt werden.

In der vorliegenden Arbeit wird eine generelle Lösungsmethode der Master-Gleichung vorgestellt. Unter Zuhilfenahme von Computern läßt sich damit die Master-Gleichung vollständig lösen, so daß alle an das jeweilige Modell zu stellenden Fragen beantwortet werden können. Es sei betont, daß keine Simulationen vorgenommen werden müssen. Vielmehr sind nur einige Zwischenrechnungen numerisch zu lösen, so daß die Möglichkeit, ein Verständnis für die Zusammenhänge zu erlangen, dabei voll erhalten bleibt. Die wesentlichen numerischen Rechnungen lassen sich mit jedem besseren Taschenrechner durchführen.

Diese allgemeine Methode soll an dem besonders instruktiven Beispiel eines multipel stabilen Systems verdeutlicht werden. Das Phänomen der multiplen Stabilität hat in jüngster Zeit besonders Beachtung gefunden (HOLLING 1973; SUTHERLAND 1974; NOY-MEIR 1975; JONES 1977; MAY 1977; LUDWIG et al. 1978; CLARK et al. 1979; KEMPF 1980; WISSEL 1981, 1982). Man versteht darunter die Eigenschaft, daß ein System bei festen äußeren Bedingungen, also konstanten äußeren Parametern, nicht einem einzigen Gleichgewichtszustand zustrebt, sondern daß mehrere Gleichgewichte existieren. Das System wird in eines von diesen streben. In welches, das soll unter anderem auch das folgende Modell klären.

Speziell in multipel stabilen Systemen spielt die Stochastik eine besonders wichtige Rolle. Hier ist die oben genannte Argumentation mit dem einfachen 'Verwischen' nicht richtig. Die deterministische Beschreibung gibt hier nicht das mittlere Verhalten wieder, wie unten gezeigt wird, vielmehr führen die stochastischen Einflüsse zu qualitativ neuem Verhalten, welches mit deterministischen Gleichungen nicht beschrieben werden kann. Dies wird an einem Beispiel aus der Populationsökologie verdeutlicht werden.

Das Ziel des folgenden Modells ist weniger die quantitative Beschreibung ökologischer Sachverhalte, sondern es soll untersucht werden, welche qualitativen Veränderungen durch die zufälligen Einflüsse in multipel stabilen Systemen verursacht werden. Die Beschränkung auf diese Fragestellung ermöglicht die Benutzung eines einfachen Modells. Das bringt den Vorteil, daß das Zusammenwirken der wichtigen Faktoren leichter zu überblicken ist und das ursächliche Zustandekommen der Phänomene verständlicher wird. Auch erhält man so verallgemeinerungsfähige Ergebnisse, die nicht nur für ein spezielles System gültig sind.

Im 2. Abschnitt wird ein Modell für eine von Räubern ausgebeutete Population konstruiert. Die sich daraus ergebende multiple Stabilität wird diskutiert. In Abschnitt 3 wird die Master-Gleichung zur Beschreibung demographischer Stochastik hergeleitet und der Zusammenhang mit dem oben genannten Modell hergestellt. Das bislang einzige erreichbare Resultat, die Gleichgewichtsverteilung für die Individuenzahl wird untersucht. Im 4. Abschnitt wird eine generelle Lösungsmethode für die Master-Gleichung vorgestellt. Die Lösung wird in einfacher Form diskutiert. Dabei wird die sogenannte Metastabilität gefunden, ein in der theoretischen Ökologie bisher noch nicht untersuchtes Stabilitätsverhalten. In Abschnitt 5 werden die Eigenschaften dieses metastabilen Quasigleichgewichts diskutiert und die für die Ökologie relevanten Größen bestimmt.

2. Multiple Stabilität

In diesem Abschnitt wird ein Modell einer multipel stabilen Population vorgestellt, an dem in den folgenden Abschnitten die Wirkung demographischer Stochastik untersucht werden wird. Als konkretes Beispiel können Populationen der Raupe des Tannentriebwicklers *(Choristoneura fumiferana,* spruce budworm) dienen, die großen Schaden an den Nadelwäldern Nordostamerikas anrichten (LUDWIG et al. 1974; CLARK et al. 1979). Eine weitere Realisierung des Modells - und dies zeigt bereits seine Verallgemeinerungsfähigkeit - sind durch die Fischerei ausgebeutete Fischpopulationen (BEDDINGTON 1978). Wie in der Einleitung dargelegt, wird eine einfache, auf das Wesentliche ausgerichtete Beschreibung gewählt.

Die Individuenzahl zur Zeit t sei N(t). Ihre Veränderung dN pro Zeitintervall dt werde beschrieben durch:

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\left(1 - \frac{N}{K}\right) \qquad [1]$$

Diese Gleichung bestimmt das Wachstum der Population im Laufe der Zeit. Da es prinzipiell kein unbegrenztes Wachstum gibt, muß auf der rechten Seite von [1] eine Wachstumsfunktion mit beschränktem Wachstum stehen. Hier ist das bekannte logistische gewählt worden. Es sei betont, daß die qualitativen Ergebnisse dieser Arbeit unabhängig von der speziellen Wahl der Wachstumsfunktion sind, sofern diese nur ein begrenztes Wachstum liefern. Welches die limitierenden Faktoren sind, ob Nahrungsmangel, räumliche Einschränkungen usw., ist für das folgende ohne Belang.

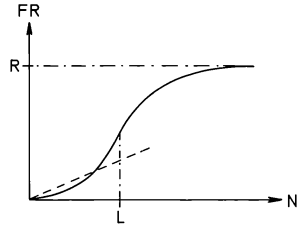


Abb. 1: Sigmoide funktionelle Reaktion (Fangrate).
Gestrichelte Gerade: Verlauf bei zufallsmäßigem Fang.

Zusätzlichen Einfluß auf die Größe der Populationen haben auftretende Räuber, im Fall der *Choristoneura*-Population vor allem Vögel. Für die zeitliche Veränderung der Individuenzahl ist die funktionelle Reaktion (die Fangrate FR der Räuber, also die pro Zeiteinheit gefangene Individuenzahl) maßgebend (HASSEL, COMINS 1978). Geschieht der Fang rein zufällig, so sollte die Fangrate FR proportional mit der Häufigkeit N der Beuteart ansteigen (gestrichelte Linie in Abb. 1). Nun achten aber die Vögel bei seltenem Vorkommen von *Choristoneura*, also bei kleinem N, mehr auf andere Arten, was zu einem Absinken der Fangrate für *Choristoneura* führt (Abb. 1). Wird diese Art häufiger, so kommt die Lernfähigkeit der Vögel ins Spiel: Das nun häufigere Beutebild von *Choristoneura* prägt sich ihnen ein, sie suchen gezielter nach den Raupen. Dies führt zu einem überproportionalen Anstieg der Fangrate mit N. Schließlich kommt es bei größeren N-Werten zu einer Sättigung, da jeder Vogel pro Zeiteinheit nur eine maximale Anzahl von Raupen fangen kann. Die Fangrate FR strebt gegen einen Sättigungswert R (Abb. 1). Diese sigmoide Form der funktionellen Reaktion wird auch vom Holling-Typ III genannt. Eine mögliche mathematische Beschreibung kann erfolgen durch die Funktion

$$FR = \frac{RN^2}{L^2 + N^2} \qquad [2]$$

Hier ist L die Individuenzahl, bei der der Lerneffekt der Räuber zum Tragen kommt (siehe Wendepunkt in Abb. 1), und R ist das Sättigungsniveau, das proportional zur Anzahl der Räuber ist. Diese Fangrate geht mit negativem Vorzeichen in die Wachstumsfunktion in [1] ein, da sie eine zusätzliche Abnahme der Individuenzahl N bewirkt.

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\,(1 - \frac{N}{K}) - \frac{RN^2}{L^2 + N^2} = f(N). \qquad [3]$$

Im Fall der Fischpopulation wäre der Räuber der Mensch, genauer gesagt die von ihm betriebene Fischerei. BEDDINGTON (1978) hat die entsprechende funktionelle Reaktion diskutiert und kam zu dem Schluß, daß auch sie eine sigmoide Form haben sollte. Die Begründung dafür ist ganz analog zu den obigen Ausführungen; auch die Fischerei wendet sich verstärkt häufiger auftretenden, alternativen Fischarten zu. Im folgenden wird dieses Beispiel weiter benutzt, da hier das Sättigungsniveau R variabel ist. Es ist proportional zur Zahl der Räuber, d.h. hier zur Anzahl der Fangschiffe.

Von primärem Interesse ist das Gleichgewicht, in welches die Population strebt. Dort ist

$$\frac{dN}{dt} = 0 = f(N)\ .$$

Aus [3] folgt hiermit die Gleichgewichtsbedingung:

$$\frac{r}{R}\,(1 - \frac{N}{K}) = \frac{N}{L^2 + N^2} \qquad [4]$$

Im Gleichgewicht muß also der Funktionswert der linken Seite von [4] mit dem der rechten übereinstimmen, d.h. der Verlust durch die Räuber wird durch das Wachstum gerade kompensiert. Die Schnittpunkte der Graphen der beiden Funktionen bestimmen also die Gleichgewichte (Abb. 2): Wir erhalten dort 3 Schnittpunkte. Ihre Stabilitätseigenschaften lassen sich leicht aus dem Vorzeichen der Wachstumsfunktion f(N) in [3] bestimmen. Wo in Abb. 2 die Gerade oberhalb des zweiten Graphen liegt, überwiegt also das Wachstum, die Individuenzahl nimmt zu. Die entsprechenden zeitlichen Veränderungen von N(t) sind in Abb. 2 durch Pfeile gekennzeichnet. Daraus ist zu entnehmen, daß bei N_c ein instabiles, bei N_1 und N_2 jeweils ein stabiles Gleichgewicht vorliegt. Diese Eigenschaft wird als multiple Stabilität bezeichnet; bei konstanten Systemparametern existieren zwei stabile Gleichgewichte. In einem (bei N_1) wird die Population durch die Räuber kontrolliert und in dem anderen (bei N_2) ist beispielsweise die Nahrungsversorgung der regulierende Mechanismus. In welchem der beiden Gleichgewichte sich das System aufhält, hängt, wie sogleich gezeigt werden wird, zum einen von der Vorgeschichte, zum anderen von den zufälligen Einflüssen ab.

Als nächstes sollen die Veränderungen mit der Variation von R, also der Zahl der Fangschiffe oder der Stärke der Befischung untersucht werden. Die Gerade in Abb. 2 hat nach [4] bei N = 0 den Wert $\frac{r}{R}$. Mit fallendem R nimmt dieser zu, die Gerade dreht nach rechts. Abgesehen von der Änderung der Lage von N_2 laufen die Schnittpunkte N_c und N_1 aufeinander zu und verschmelzen schließlich bei dem

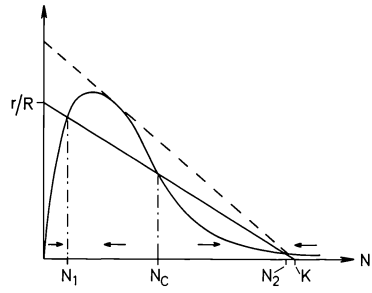


Abb. 2: Graphische Bestimmung der Gleichgewichtswerte N_1, N_2 und N_C für die Individuenzahl N gemäß Gl. [4].
Beim Schwellenwert R_2 für den Parameter R erhält man die gestrichelte Gerade. Die Pfeile zeigen die Richtung der zeitlichen Veränderung von N an.

Schwellenwert R_1 (siehe gestrichelte Linie in Abb. 2). Für noch kleinere Werte von R sind diese beiden Schnittpunkte verschwunden, und es bleibt als einziges Gleichgewicht dasjenige bei N_2. Entsprechend laufen bei wachsendem R die Schnittpunkte N_C und N_2 aufeinander zu, verschmelzen bei dem Schwellernwert R_2, und für $R > R_2$ bleibt nur noch der Schnittpunkt bei N_1. Dieses Ergebnis ist in Abb. 3 dargestellt. Dort sind die Gleichgewichtswerte der Individuenzahl N gegen die Stärke der Befischung R, wie eben diskutiert, aufgetragen. Die Richtungen der zeitlichen Veränderung entsprechend der Abb. 2 sind wieder durch Pfeile gekennzeichnet.

Abb. 3 ist wie folgt zu interpretieren: Bei geringer Stärke der Befischung R existiert nur das Gleichgewicht mit hoher Individuenzahl. Wird R langsam erhöht, so wird sich die Individuenzahl auf den jeweiligen Gleichgewichtswert gemäß Abb. 3 einstellen. Im Bereich $R_1 < R < R_2$ existiert zwar noch ein zweites Gleichgewicht, aber das System kann aus dem oberen Gleichgewichtszustand nicht entweichen, wie aus den Pfeilen für die Zeitveränderung hervorgeht. Das System verbleibt demnach in dem besagten Zustand, bis dieser beim Schwellenwert R_2 verschwindet. Für $R > R_2$ existiert nur noch das Gleichgewicht mit geringer Individuenzahl. In jenes strebt das System, wie die Pfeile anzeigen. Damit ergibt sich für den Gleichgewichtswert der Individuenzahl N bei R_2 eine sprunghafte Änderung (strich-punktierter Pfeil). Die Fischpopulation bricht zahlenmäßig zusammen, ein nicht selten beobachtetes Phänomen. Eine Absenkung der Stärke der Befischung R läßt das System nicht bei R_2 in das obere Gleichgewicht zurückkehren; dies verbieten die Pfeile für die Bewegungsrichtung. Das System verbleibt in dem unteren Gleichgewicht, bis dieses beim Schwellenwert R_1 verschwindet und das System in den oberen Gleichgewichtszustand sprunghaft zurückkehrt. Diese Form einer Schleife für die Gleichgewichtswerte ist für multipel stabile Systeme typisch. Einige wichtige Konsequenzen für Ökosysteme sind bei WISSEL (1981) diskutiert.

Es muß betont werden, daß das beschriebene multipel stabile Verhalten nur gefunden wird, falls der Parameter L (die Individuenzahl, bei der der Lerneffekt der Räuber zum Tragen kommt) nicht zu groß ist. Bei einer Kapazität $K = 200$ muß dazu $L < 34$ sein: Je kleiner L ist, umso ausgeprägter ist die Schleife in Abb. 3, d.h. umso größer ist der Abstand zwischen R_1 und R_2 und zwischen N_1 und N_2. Es ist L also ein inverses Maß für die Prägnanz der multiplen Stabilität.

Ausgehend von diesem deterministischen Modell soll im folgenden die Wirkung demographischer Stochastik untersucht werden. Wie zufällige Umwelteinflüsse zu beschreiben sind und welche Auswirkungen sie auf das Schwellenverhalten haben, ist von WISSEL (1982) untersucht worden.

3. Die Master-Gleichung

In diesem Abschnitt soll dargelegt werden, wie demographische Stochastik zu beschreiben ist. Dabei ist die Individuenzahl N als Zufallsgröße zu betrachten. Es sind deshalb nur Wahrscheinlichkeitsaussagen für sie möglich.

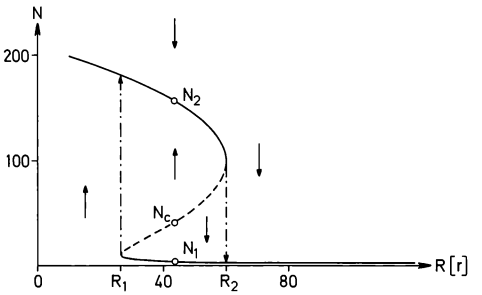


Abb. 3: Gleichgewichtswerte der Individuenzahl N und Stärke der Befischung R im Falle multipler Stabilität
Die gestrichelte Linie bezeichnet instabile Gleichgewichte. Die Pfeile zeigen die Richtung der zeitlichen Veränderung von N an.
Die strichpunktierten Pfeile bei den Schwellenwerten R_1 und R_2 geben die sprunghaften Verändungen der Gleichgewichtswerte an.
Modellparameter (siehe Gl. [3]): L = 6, Kapazität K = 200.

Die fundamentale Größe ist die Wahrscheinlichkeit $P_n(t)$, daß zur Zeit t die Individuenzahl den Wert n hat. Betrachten wir ein infinitesimal kurzes Zeitintervall δt. Die Änderung von $P_n(t)$ während dieser Zeit ergibt

$$\delta P_n(t) = P_{n-1}(t)\ \delta t\ g_{n-1} + P_{n+1}(t)\ \delta t\ s_{n+1} - P_n(t)\ \delta t\ (g_n + s_n) \qquad [5]$$

Eine Erhöhung der Wahrscheinlichkeit für die Individuenzahl n ergibt sich, wenn zu Beginn des Zeitintervalls gerade n+1 Individuen vorlagen, wofür die Wahrscheinlichkeit $P_{n+1}(t)$ ist, und während des Zeitintervalls gerade ein Individuum stribt. Die Wahrscheinlichkeit dafür ist proportional zu δt und zur Sterberate s_{n+1}, die natürlich von der vorliegenden Individuenzahl, also n+1 abhängt. Diese Faktoren zusammen ergeben den zweiten Summanden in [5]. Der erste ergibt sich analog aus der Tatsache, daß eine Erhöhung der Wahrscheinlichkeit P_n auch erfolgt, wenn zu Beginn n-1 Individuen vorhanden waren und während des Zeitintervalls eine Geburt auftritt. Die Wahrscheinlichkeit dafür ist proportional zu δt und zur Geburtsrate g_{n-1}. Eine Erniedrigung der Wahrscheinlichkeit P_n erhält man, wenn zunächst n Individuen vorhanden waren und in dem folgenden Zeitintervall ein Geburts- oder ein Sterbefall eintritt. Da die Wahrscheinlichkeit für eine Geburt oder einen Sterbefall proportional zu δt ist, ist die Wahrscheinlichkeit für zwei Geburten oder Sterbefälle proportional δt^2, was im Limes $\delta t \to 0$ gegen δt zu vernachlässigen ist. Dividiert man [5] durch δt und bildet den Limes $\delta t \to 0$, so folgt die Mastergleichung:

$$\frac{dP_{n,m}}{dt} = P_{n-1}\ g_{n-1} + P_{n+1}\ g_{n+1} - P_n\ (g_n + s_n) \qquad [6]$$

Dieses lineare Differentialgleichungssystem 1. Ordnung ist nur lösbar, wenn die Anfangsverteilung $P_n(0)$ zum Zeitpunkt t = 0 vorgegeben wird. Liegen bei t = 0 genau m Individuen vor, so wird dies mit einem zusätzlichen Index bei $P_{n,m}(t)$ vermerkt. Kennt man für alle möglichen Anfangszahlen m die Lösung von [6], so läßt sich daraus die Wahrscheinlichkeit $P_n(t)$ für beliebige Anfangsverteilungen $P_n(0)$ bestimmen.

Um aus [6] die Wahrscheinlichkeit $P_n(t)$ für die Individuenzahl zu berechnen, müssen die jeweiligen Geburtsraten g_n und Sterberaten s_n bekannt sein. Hier erfolgt die Verbindung zu dem Modell des vorherigen Abschnitts 2. Zunächst ist klar, daß die Differenz aus Geburts- und Sterberate gerade die Wachstumsrate in [3] ergibt:

$$g_n - s_n = rn\ \left(1 - \frac{n}{K}\right) - \frac{Rn^2}{L^2 + n^2} \qquad [7]$$

Die Aufteilung der rechten Seite von [7] auf Geburts- und Sterberate ist nicht eindeutig. Nur der letzte Term als Einfluß der Räuber ist eindeutig der Sterberate zuzurechnen. Da das qualitative Ergebnis nicht von der Art der Aufteilung abhängt, ist diese, wie folgt, vorgenommen worden:

$$s_n = rn\ \left(1 + \frac{n}{K}\right) + \frac{Rn^2}{L^2 + n^2} \qquad [8]$$

$$g_n = 2rn + Im \qquad [9]$$

Bei der Geburtsrate g_n ist eine konstante Immigrationsrate Im hinzugefügt worden. Ohne diese wäre der Zustand n = O absorptiv, d.h. hat die Individuenzahl erst einmal den Zustand n = O erreicht, so verharrt sie in diesem, da für n = O keine Geburten erfolgen. Ohne Immigration würde man im folgenden eine Überlagerung der Effekte der multiplen Stabilität und der Absorption bei n = O erhalten. Da unsere Fragestellung allein die Wirkung der Stochastik bei multipler Stabilität betrifft, werden wir eine Immigrationsrate Im berücksichtigen, zumal dies einer realistischeren Beschreibung der natürlichen Verhältnisse entspricht. Der geringe Wert Im = 10 für die Immigrationsrate läßt die qualitativen Ergebnisse des vorausgehenden Abschnitts 2 unverändert.

Die Master-Gleichung [6] ließ sich mit den herkömmlichen Methoden nur in einigen, ökologisch wenig interessierenden Fällen lösen. Für Geburts- und Sterberaten, die wie hier in [8] und [9] nichtlineare Funktionen von n sind, erhält man nur die Aussage, daß für $t \to \infty$ die Wahrscheinlichkeit $P_n(t)$ gegen eine Gleichgewichtsverteilung P_n^* strebt und in dieser verharrt:

$$P_n(t) \xrightarrow[t \to \infty]{} P_n^* \qquad [10]$$

Für diese gilt die Rekursionsformel (GOEL, RICHTER-DYN 1974)

$$P_{n+1} = \frac{g_n}{s_{n+1}} P_n^* \qquad [11]$$

Die hiermit für unser Modell berechneten Wahrscheinlichkeitsverteilungen P_n^* sind in Abb. 4 und Abb. 5 dargestellt. Für eine Stärke der Befischung $R < R_1$ lag in der deterministischen Beschreibung das einzige Gleichgewicht bei hohen Individuenzahlen n (siehe Abb. 3). Wie zu erwarten, bewirkt die Stochastik den Effekt des 'Verwischens'. Man erhält eine Wahrscheinlichkeitsverteilung um diesen Gleichgewichtswert herum (Abb. 4); Entsprechendes ist für $R < R_2$ bei kleinen n-Werten zu finden. Im Bereich $R_1 < R < R_2$, wo multiple Stabilität vorliegt, findet man eine Wahrscheinlichkeitsverteilung mit zwei Gipfeln (Abb. 5). Hier wird der Mittelwert, der bei mittleren Individuenzahlen zwischen den beiden Gipfeln liegt, durch die deterministischen Ergebnisse in keiner Weise wiedergegeben; denn im deterministschen Fall liegt für $R_1 < R < R_2$ das Gleichgewicht entweder bei hohen oder niedrigen Individuenzahlen n (Abb. 3). Als wesentliche Information läßt sich aus der Gleichgewichtsverteilung P_n^* die Wahrscheinlichkeit Z entnehmen, daß die Population zahlenmäßig zusammengebrochen ist. Dies wird weiter unten bei Abb. 8 diskutiert werden.

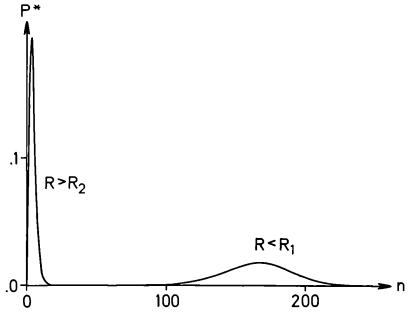


Abb. 4: Wahrscheinlichkeitsverteilung P_n^* der Individuenzahl n im Gleichgewicht außerhalb des Bereiches $[R_1, R_2]$.

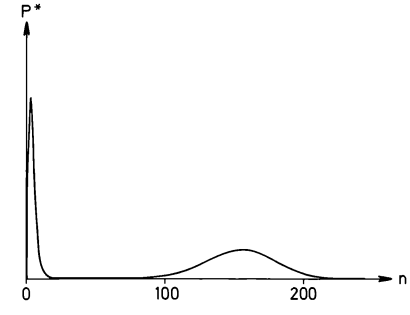


Abb. 5: Wahrscheinlichkeitsverteilung P_n^* der Individuenzahl n im Gleichgewicht im Bereich $R_1 < R < R_2$ der multiplen Stabilität.

Um die mathematische Aussage [10] ökologisch mit Sinn zu füllen, muß untersucht werden, wie lange es dauert, bis das Gleichgewicht P_n^* praktisch erreicht ist. Es sei hier vorweggenommen, daß sich hierfür enorme Zeiten - Jahrtausende, Jahrmillionen - ergeben können, wenn man für die Modellparameter realistische Werte einsetzt. Damit ergibt sich natürlich sofort die Frage, welche Zustände das System vor Erreichen des Gleichgewichts P_n^* durchläuft. Eine Antwort hierauf kann nur die zeitabhängige Lösung der Master-Gleichung [6] geben.

4. Die Lösung der Master-Gleichung

In diesem Abschnitt wird die zeitabhängige Lösung der Master-Gleichung [6] diskutiert und dabei im Bereich der multiplen Stabilität eine neue Art des Gleichgewichts gefunden. Die neu entwickelte, allgemeine Lösungsmethode der Master-Gleichung wird hier nur kurz skizziert. Der an mathematischen Details weniger interessierte Leser mag nach Gleichung [21] weiterlesen.
Durch die Transformation

$$\phi_{n,m} = P_n^{*-\frac{1}{2}} \; P_{n,m} \; P_m^{*\frac{1}{2}} \qquad [12]$$

wird die Master-Gleichung [6] in eine symmetrische Form überführt:

$$\frac{d\,\phi_{n,m}^{(t)}}{dt} = \sum_r A_{nr} \; \phi_{r,m}^{(t)} \qquad [13]$$

Für die Matrix A_{nr} ergibt sich dabei

$$A_{n,m} = -\,(g_n + s_n) \qquad [14]$$

$$A_{n+1,n} = A_{n,n+1} = (g_n \; s_{n+1})^{\frac{1}{2}} \qquad [15]$$

Die übrigen Elemente der Matrix sind identisch Null. Diese Tridiagonalität zusammen mit der Symmetrieeigenschaft [15] erleichtert die Lösung des Eigenwertproblems wesentlich:

$$\sum_r A_{nr} \; w_r^{(\nu)} = -\,\lambda_\nu \; w_n^{(\nu)} \qquad [16]$$

Besonders einfach ist die Bestimmung der reellen Eigenwerte $-\lambda_\nu$ mit der Bisektionsmethode (WILKINSON 1965). Die Eigenvektoren lassen sich dann mit der inversen Methode bestimmen. Es gilt

$$\lambda_\nu \leq 0 \qquad [17]$$

$$\lambda_\nu \neq \lambda_\mu \quad \text{für} \quad \nu \neq \mu \qquad [18]$$

Die Numerierung der Eigenwerte $-\lambda_\nu$ ist so vorgenommen, daß

$$\lambda_\nu < \lambda_\mu \quad \text{für} \quad \nu < \mu \qquad [19]$$

Der niedrigste Eigenwert ist

$$\lambda_o = 0 \qquad [20]$$

Die Lösung des Eigenwertproblems [16] ermöglicht bekanntlich die Angabe der Lösung von [12] und damit der Master-Gleichung [6]:

$$P_{n,m}^{(t)} = \sum_{\nu=0} P_n^{*\frac{1}{2}} \; w_n^{(\nu)} \; e^{-\lambda_\nu t} \; w_m^{(\nu)} \; P_m^{*-\frac{1}{2}} \qquad [21]$$

Für die folgende Diskussion schreiben wir die Lösung [21] der Master-Gleichung [6] in der vereinfachten Form:

$$P_{n,m}^{(t)} = \sum_{\nu=0} b_n^{(\nu)} \; e^{-\lambda_\nu t} \qquad [22]$$

Sie ist also eine Überlagerung von exponentiell mit der Zeit abfallenden Termen, wobei die Koeffizienten $b_n^{(\nu)}$ durch [21] bekannt sind. Wegen [20] ist

$$e^{-\lambda_o t} = 1 \; .$$

Die restlichen Faktoren des ersten Summanden ($\nu = 0$) ergeben zusammen gerade P_n^*, so daß

$$P_{n,m}^{(t)} = P_n^* + \sum_{\nu=1} b_n^{(\nu)} \; e^{-\lambda_\nu t} \qquad [23]$$

Für die weitere Untersuchung werden Näherungsbetrachtungen herangezogen, ein Verfahren, welches bei mathematischen Modellen in der Ökologie viel zu wenig erwogen wird. Zwar ist sich jeder bei der Konstruktion eines Modells bewußt, daß dieses Idealisierungen enthält und deshalb höchstens eine annähernde Beschreibung der Natur sein kann. Aber ist ein Modell erst einmal erstellt, wird von dortan fast durchweg mathematisch exakt weitergerechnet. Doch sollte man sich des Näherungscharakters des Modells immer bewußt bleiben und deshalb mathematische Vereinfachungen vornehmen, auch wenn sie einem geringfügigen quantitativen Fehler des Endergebnisses bewirken. Die 'zehnte Stelle hinter dem Komma' spielt in den Naturwissenschaften eben keine Rolle.

So sind Faktoren $e^{-\lambda_\nu t}$ mathematisch exakt erst bei $t \to \infty$ auf Null abgefallen, doch schon bei endlichen Zeiten sind sie so klein, daß sie im Vergleich zu den restlichen Summanden weggelassen werden können. Das Abklingen der Exponentialfaktoren erfolgt umso schneller, je größer das jeweilige λ_ν ist. Zuerst werden also die Terme mit den großen λ_ν vernachlässigbar klein. Als letzter wird der Summand mit $\nu = 1$ in [23] verschwindend klein. So wird bei $\lambda_1 t = 10$ der entsprechende Exponentialfaktor gleich $e^{-10} \approx 5 \cdot 10^{-5}$, also klein genug, um gegen Beiträge der Größenordnung 1 weggelassen werden zu können. Aus [23] folgt damit, daß für Zeiten größer als $\frac{10}{\lambda_1}$ alle Exponentialfaktoren verschwindend klein geworden sind und die Wahrscheinlichkeit $P_n(t)$ die Gleichgewichtsverteilung P_n^* erreicht hat:

$$P_n(t) \approx P_n^* \quad \text{für} \quad t \geq t^* := \frac{10}{\lambda_1} \qquad [24]$$

Das Inverse des Eigenwertes λ_1 gibt also bis auf den Faktor 10 die Zeit an, die das System zum Erreichen des Gleichgewichts benötigt.

Für uns ist von Interesse, wie sich das Zeitverhalten im Bereich der multiplen Stabilität ändert. Deshalb sind in Abb. 6 die beiden niedrigsten Eigenwerte λ_1 und λ_2 gegen die Stärke der Befischung R aufgetragen. Als Zeiteinheit wurde im folgenden immer die inverse potentielle Wachstumsrate $\frac{1}{r}$ (siehe [1]) benutzt, d.h. die Zeiten werden in Vielfachen von $\frac{1}{r}$ angegeben. Besonders

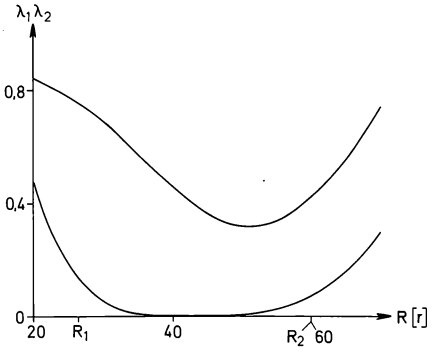


Abb. 6: Niedrigste Eigenwerte λ_1 und λ_2 (Einheit: Potentielle Wachstumsrate r) und Stärke der Befischung R.
Im Bereich zwischen den Schwellenwerten R_1 und R_2 liegt multiple Stabilität vor. Modellparameter (siehe Gl. [3]): L = 6, Kapazität K = 200, Immigrationsrate Im = 10 r, potentielle Wachstumsrate r variabel.

auffällig ist das Absinken von λ_1 im Bereich der multiplen Stabilität zwischen R_1 und R_2. Dort erreicht es schließlich ein Minimum von $3 \cdot 10^{-4}$, ist also um einen Faktor von etwa 10^{-3} kleiner als λ_2. Die Folgen dieses drastischen Unterschieds sollen untersucht werden.

Es wird gezeigt, daß es Zeiten gibt, für die zwei Bedingungen erfüllt sind. Erstens sollen die Summanden mit $e^{-\lambda_2 t}$, $e^{-\lambda_3 t}$, ... usw. in [23] vernachlässigbar sein. Gestatten wir uns eine Ungenauigkeit von 3% - ein für ökologische Verhältnisse überaus genaues Resultat, so muß also

$$e^{-\lambda_2 t} \leq 0.03$$

sein, was äquivalent zu

$$t \geq t_1 := \frac{|\ln 0.03|}{\lambda_2} \qquad [25]$$

ist. Die zweite Bedingung ist, daß der Faktor $e^{-\lambda_1 t}$ in [23] sich von 1 praktisch nicht unterscheidet. Bei einer Genauigkeit von 3% bedeutet dies:

$$|e^{-\lambda_1 t} - 1| \leq 0.03$$

oder äquivalent dazu

$$t \leq t_2 := \frac{0.03}{\lambda_1} \qquad [26]$$

Die Bedingungen [25] und [26] sind natürlich nur dann gleichzeitig erfüllbar, wenn $t_1 < t_2$ d.h.

$$\frac{\lambda_2}{\lambda_1} > \frac{|\ln 0.03|}{0.03} \approx 117 \qquad [27]$$

Abb. 6 zeigt, daß dies nur innerhalb des Bereichs $[R_1, R_2]$ erfüllt ist. Aus [23], [25] und [26] ergibt sich, daß

$$P_n^{(t)} = P_n^{(m)} := P_n^* + b_n^{(1)} \quad \text{für} \quad t_1 \leq t \leq t_2 \qquad [28]$$

denn wegen [25] sind alle Terme mit $\nu \geq 2$ in [23] verschwindend klein, und wegen [26] ist in dem einzig verbleibenden Summanden ($\nu = 1$) der Faktor $e^{-\lambda_1 t}$ durch 1 zu ersetzen.

Das Ergebnis [28] zeigt die erstaunliche Eigenschaft, daß für das Zeitintervall $[t_1, t_2]$ die Wahrscheinlichkeitsverteilung $P_n(t)$ keine Zeitabhängigkeit besitzt. Man würde dies als Gleichgewicht ansprechen, wenn diese zeitliche Konstanz nicht auf jenes Zeitintervall beschränkt wäre, denn für $t > t_2$ kann $e^{-\lambda_1 t}$ nicht mehr durch 1 ersetzt werden; das Abklingen im Laufe der Zeit kommt ins Spiel und für $t \geq t^*$ wird wegen [24] schließlich das wirkliche Gleichgewicht P_n^* erreicht. Aus diesem Grunde soll der Zustand $P_n^{(m)}$ in [28] in Anlehnung an die Physik mit metastabilem Quasigleichgewicht bezeichnet werden.

5. Metastabiles Quasigleichgewicht

In diesem Abschnitt sollen die Eigenschaften des metastabilen Zustands untersucht werden. Zunächst ist von Interesse, welche Gestalt die metastabile Wahrscheinlichkeitsverteilung $P_n^{(m)}$ hat. Durch Lösung des Eigenwertproblems [16] kann aus [21] die Wahrscheinlichkeit $P_n(t)$ für alle Zeiten angegeben werden. Nach anfänglichen Veränderungen, die hier nicht weiter diskutiert werden sollen, bleibt $P_n(t)$ von der Zeit $t_1 = 9$ an annähernd unverändert. Diese zeitliche Konstanz dauert etwa bis zur Zeit $t_2 = 80$. In diesem Zeitintervall liegt also die metastabile Verteilung $P_n^{(m)}$ vor. Sie ist in Abb. 7 zusammen mit der Gleichgewichtsverteilung P_n^* aufgetragen. Eine genaue Untersuchung zeigt, daß die offensichtliche Ähnlichkeit so weit geht, daß die Form der jeweiligen Gipfel beider Verteilungen übereinstimmt. Nur die absolute Höhe der Gipfel ist verschieden. Sie läßt sich mit der unten diskutierten Größe Z bestimmen.

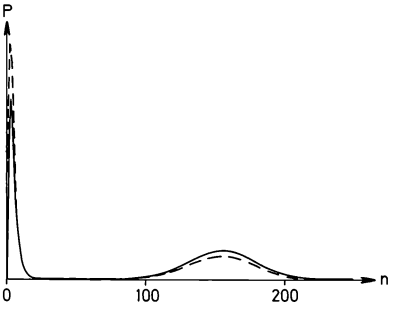


Abb. 7: Wahrscheinlichkeitsverteilung der Individuenzahl im metastabilen Zustand $P_n^{(m)}$ zur Zeit $t = 16\ \frac{1}{r}$ (gestrichelt) und im Gleichgewicht P_n^*.
Modellparameter (siehe Gl. [3]): L = 6, Kapazität K = 200, Stärke der Befischung R = 43 r, Immigrationsrate Im = 10 r, potentielle Wachstumsrate r variabel.

Nach diesen mehr mathematisch ausgerichteten Diskussionen kommen wir auf die eigentlichen ökologischen Fragen zurück. In der deterministischen Beschreibung brachte die Erhöhung der Stärke der Befischung R plötzlich die Katastrophe des zahlenmäßigen Zusammenbruchs der Fischpopulation. Bei Berücksichtigung der Stochastik läßt sich dafür nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit Z angeben. Diese Information läßt sich aus der Wahrscheinlichkeit $P_n(t)$ gewinnen: sobald $P_n(t)$ eine Form mit zwei Gipfeln etwa wie in Abb. 7 erreicht hat, kommen also praktisch nur noch hohe oder geringe Individuenzahlen vor. Dann ist unmittelbar klar, daß man bei den Individuenzahlen unter dem ersten Gipfel von zahlenmäßigem Zusammenbruch sprechen kann. Die Wahrscheinlichkeit Z, sehr kleine Individuenzahlen n (einen Zusammenbruch der Population) zu finden, ist

$$Z = \sum_{n=0} P_n(t) \qquad \boxed{29}$$

wobei die Summe über die kleinen n unter dem ersten Gipfel zu erstrecken ist. Die Größe Z kann auch gleichzeitig als Maß für die Höhe des ersten Gipfels dienen (siehe oben).

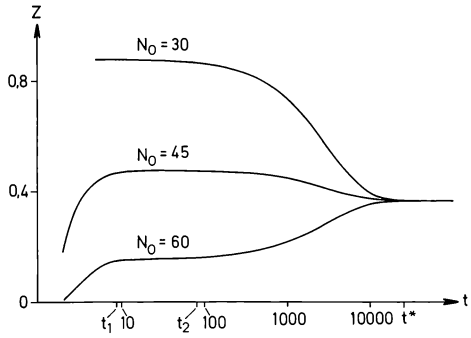


Abb. 8: Wahrscheinlichkeit Z für den zahlenmäßigen Zusammenbruch der Population gegen die Zeit t (Einheit: $\frac{1}{r}$).
Für $t_1 < t < t_2$ Metastabilität. Bei t^* ist das Gleichgewicht erreicht. No ist die Individuezahl zur Zeit t = O. Modellparameter wie bei Abb. 7.
Logarithmische Zeitskala beachten.

Diese Wahrscheinlichkeit Z ist in Abb. 8 als Funktion der Zeit aufgetragen. Nach einer kurzen Anfangsphase wird bei t_1 (siehe [25]) das Zeitintervall der Metastabilität erreicht, in dem Z annähernd zeitlich konstant ist. Von der Zeit t_2 an (siehe [26]) findet dann der endgültige Übergang in das Gleichgewicht statt, welches bei t^* (siehe [24]) erreicht wird. Das Wahrscheinlichkeitsniveau $Z^{(m)}$ im metastabilen Bereich hängt davon ab, welche Individuenzahl N_O die Population zu Beginn bei t = O besitzt. Es ist verständlich, daß die Wahrscheinlichkeit $Z^{(m)} = Z^{(m)}(N_O)$ für den Zusammenbruch umso größer ist, je kleiner die Anfangsgröße N_O der Population war.

Eine einfache Berechnung der Größe $Z^{(m)}$ ohne die Lösung der Master-Gleichung [6] kann durch folgende Überlegung erreicht werden: Für Geburts- und Sterbeprozesse, wie sie durch die Master-Gleichung [6] beschrieben werden, existiert ein exakter Ausdruck (GOEL, RICHTER-DYN 1974) für die Wahrscheinlichkeit $W_{n_1,n_2}(N_O)$, daß die Individuenzahl n_1 erreicht wird, ohne daß zuvor eine andere Individuenzahl n_2 anzutreffen war, vorausgesetzt, die Population beginnt mit der Individuenzahl N_O:

$$W_{n_1,n_2}(N_O) = \left[\sum_{i=N_O}^{n_2} \pi_{n_1+1,i} \sum_{i=n}^{N_O-1} \pi_{n_1+1,i} \right]^{-1} \qquad \boxed{30}$$

$$\pi_{i,j} = \pi_{r=i}^{j} \frac{s_r}{g_r}$$

Es liegt die Vermutung nahe, daß bei einer Individuenzahl N_o beginnend der metastabile Zustand $P_n^{(m)}$ erreicht wird, in dem die Individuenzahl n von N_o aus mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit direkt kleinen Werten (n_1) zustrebt, ohne dabei vorübergehend größere Werte (n_2) aus dem Bereich des zweiten Gipfels anzunehmen. Entsprechendes gilt für das Streben zu hohen Individuenzahlen. Somit wäre die Wahrscheinlichkeit $Z^{(m)}$, kleine Werte zu erreichen, gegeben durch

$$Z^m(N_o) = W_{n_1, n_2}(N_o) \qquad [31]$$

wobei n_1 eine kleine Zahl aus dem Bereich des ersten Gipfels, n_2 eine große aus dem Bereich des zweiten ist. Eine genauere Fixierung ist, wie die Rechnung zeigt, nicht notwendig. Die hervorragende Übereinstimmung des Resultats aus [31] mit dem in Abb. 8 gezeigten Wert für Z^m, der dort aus $P_n^{(m)}$ und [29] bestimmt wurde, zeigt, wie gut die obige Annahme erfüllt ist.

In Abb. 9 ist das Wahrscheinlichkeitsniveau $Z^m(N_o)$ für den Zusammenbruch der Population im metastabilen Zustand gegen den Anfangswert N_o der Individuenzahl aufgetragen. Beginnt man mit sehr kleinen Werten für N_o, so ist verständlicherweise $Z^{(m)} = 1$, der Zusammenbruch im metastabilen Zustand ein sicheres Ereignis. Andererseits ist dort der Zusammenbruch ausgeschlossen, wenn zu Anfang die Individuenzahl N_o hinreichend groß war. Es sei aber betont, daß im endgültigen Gleichgewicht P_n^* immer die gleiche, endliche Wahrscheinlichkeit für den Zusammenbruch existiert (siehe Abb. 8). Ob diese oder die des metastabilen Zustands für die Population von Bedeutung ist, wird weiter unten diskutiert.

Damit sind alle Eigenschaften des metastabilen Zustands bestimmt. Die entsprechende Wahrscheinlichkeitsverteilung $P_n^{(m)}$ wird, was die Form des Gipfels betrifft, leicht aus der Formel [11] für P_n^* erhalten. Die absolute Höhe der Gipfel kann dann aus den Formeln [29], [30] und [31] für $Z^{(m)}$ bestimmt werden. Das Zeitintervall, in dem diese Wahrscheinlichkeitsverteilung $P_n^{(m)}$ anzutreffen ist, wird mit [25] und [26] durch die Eigenwerte λ_1 und λ_2 festgelegt. Ihre Berechnung kann mit jedem besseren Taschenrechner erfolgen.

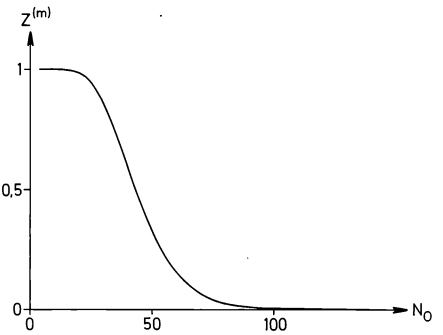


Abb. 9: Wahrscheinlichkeit $Z^{(m)}$ für den zahlenmäßigen Zusammenbruch der Population im metastabilen Zustand gegen die Individuenzahl N_o zur Zeit $t = 0$.
Modellparameter wie bei Abb. 7.

Um die Bedeutung der metastabilen Phase gegenüber dem Gleichgewicht einzuschätzen, ist die Dauer T der Metastabilität von entscheidender Bedeutung. Sie wird wegen [28] bestimmt durch:

$$T = t_2 - t_1 = \frac{0.03}{\lambda_1} - \frac{|\ln 0.03|}{\lambda_2} \qquad [32]$$

Aus Abb. 6 ist zu entnehmen, daß für Stärken der Befischung R aus der Mitte des Bereichs der multiplen Stabilität $[R_1, R_2]$ der Eigenwert λ_1 am kleinsten, also die Metastabilitätsdauer T am größten ist. Wir bezeichnen diesen Wert mit

$$T_m = \operatorname{Max}_R (T) \qquad [33]$$

Dieser hängt noch von den Parametern L und K des Modells ab; dabei ist L die Individuenzahl, bei der der Lerneffekt der Räuber zum Tragen kommt, ein Maß für die Prägnanz der multiplen Stabilität, während K die durch das Nahrungsangebot bestimmte Kapazität ist.

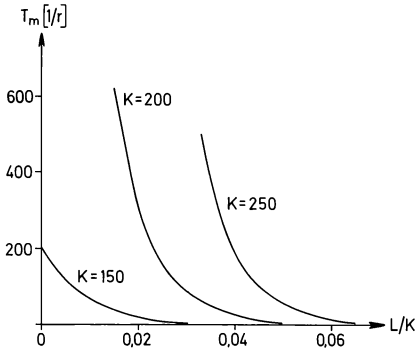


Abb. 10: Maximale Metastabilitätsdauer T_m und Modellparameter L (siehe Gl. [3]).
Es ist K die Kapazität, die Stärke der Befischung R = 43 r, die Immigrationsrate Im = 10 r, die potentielle Wachstumsrate r variabel.

In Abb. 10 ist die maximale Metastabilitätsdauer T_m als Funktion von L für verschiedene K aufgetragen. Berücksichtigt man, daß z.B. für K = 250 aus $\frac{L}{K}$ = 0.06 der Wert L = 15 folgt und daß bereits für L < 34 multiple Stabilität vorliegt (vgl. Abschnitt 2), so sieht man, daß etwa im Intervall 18 < L < 34 multiple Stabilität vorliegt, aber kein metastabiles Quasigleichgewicht existiert. Es ist also die Metastabilität keine zwingende Folge der multiplen Stabilität. Nur bei kleinen Werten von L, d.h. bei größerer Prägnanz der multiplen Stabilität tritt Metastabilität auf. Die entsprechende Metastabilitätsdauer T_m steigt dann aber mit wachsender Prägnanz steil an. Der Verdacht, daß T_m in Abb. 10 exponentiell mit fallendem L zunimmmt, wird durch die Auftragung in logarithmischer Skala in Abb. 11 bestätigt. Abb. 12 zeigt, daß T_m auch mit

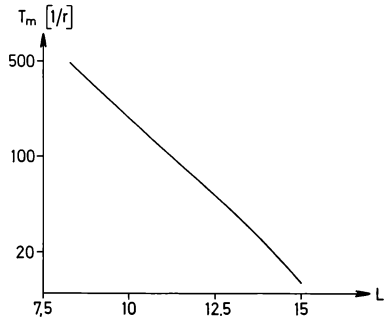


Abb. 11: Maximale Metastabilitätsdauer T_m und Modellparameter L (siehe Gl. [3]).
Die Kapazität K = 250. Modellparameter wie bei Abb. 10.

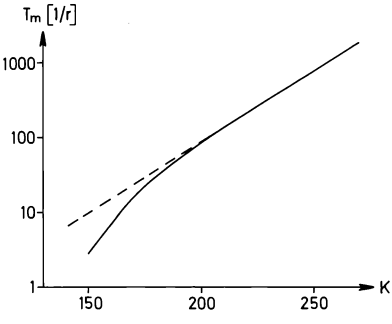


Abb. 12: Maximale Metastabilitätsdauer T_m und Kapazität K.
Modellparameter (siehe Gl. [3]): L = 6, im übrigen wie bei Abb. 10.

der Kapazität K exponentiell anwächst. Damit ergibt sich, daß je nach Parameterwerten die Metastabilitätsdauer sehr unterschiedlich ausfällt und auf Grund der exponentiellen Abhängigkeiten schnell enorm hohe Werte annehmen kann.

Aus diesen Eigenschaften der Metastabilität lassen sich einige allgemeine Konsequenzen ziehen: Zeitliche Konstanz, auch über lange Zeiten hinweg, ist also noch kein ausreichendes Indiz für ein echtes Gleichgewicht. Metastabile Zustände, die sich hiervon ansonsten durchaus unterscheiden (siehe Abb. 8), haben auch diese Eigenschaft.

Im Gegensatz zum deterministischen Verhalten bewirkt die Stochastik, daß schon vor Erreichen des Schwellenwerts R_2 eine endliche Wahrscheinlichkeit für den Zusammenbruch der Population besteht. Diese hängt im metastabilen Zustand wesentlich davon ab, welche Individuenzahl zur Zeit t = O vorlag, während sie im Gleichgewicht davon unabhängig ist.

Die Dauer der Metastabilität T kann sehr groß werden. Mit realistischen Parameterwerten können durchaus Jahrtausende oder Jahrmillionen erreicht werden. Solche Größenordnungen liegen in der Regel außerhalb des in der Ökologie betrachteten Zeitraums. Das mathematisch exakte Gleichgewicht P_n^* wird hier in ökologisch interessierenden Zeiten also nie erreicht und ist daher ohne ökologische Relevanz, eine Tatsache, die gelegentlich übersehen wurde. Seinen Platz nimmt das metastabile Quasigleichgewicht ein; in ihm verweilt das System so lange, daß nur dieses bei realistischer Untersuchungsdauer beobachtet werden kann. In diesem Fall ist das metastabile Quasigleichgewicht von einem echten Gleichgewicht empirisch nicht unterscheidbar.

Bei großer Metastabilitätsdauer, die aber nicht außerhalb des ökologisch betrachteten Zeitraums liegt, ergibt sich folgendes Verhalten: Über die sehr lange Dauer der Metastabilität hinweg wird zeitliche Konstanz beobachtet, was man ohne weitere Information in der Regel als Gleichgewicht interpretiert. Wie in Abb. 8 zu sehen, tritt dann von der Zeit t_2 an wieder eine zeitliche Veränderung auf. Das Natürlichste wäre in diesem Fall, daß man nach einer Ursache sucht, die zeitlich kurz vor der Veränderung liegt. Aber eine solche Ursache gibt es nicht, denn wir wissen, daß die Bedingungen, d.h. die Systemparameter seit der Zeit t = O, unverändert waren. Vielmehr ist dieses Verhalten folgendermaßen zu interpretieren: Zur Zeit t = O lag die Individuenzahl N_o vor. Die Population war nicht im Gleichgewicht P_n^*. Eine Ursache hierfür könnte eine Störung des früher vorhandenen Gleichgewichts sein. Zunächst tritt eine Kurzzeitreaktion auf diese Störung auf, der Übergang ins metastabile Quasigleichgewicht. Sehr viel später erfolgt dann zusätzlich eine Langzeitreaktion. Diese Wirkung kann von der Ursache bei t = O zeitlich so sehr getrennt sein, daß es in praktischen Fällen schwer sein wird, den ursächlichen Zusammenhang zu erkennen. Wer rechnet nach so langer Zeit noch mit einer Spätfolge, wenn auf die Störung bereits eine Reaktion erfolgt ist?

6. Zusammenfassung

Ausgangspunkt unserer Untersuchungen ist ein einfaches Modell für eine ausgebeutete Fischpopulation. Die wichtigste Konsequenz der dabei auftretenden multiplen Stabilität ist der plötzliche, zahlenmäßige Zusammenbruch der Population bei langsamer Erhöhung der Stärke der Befischung über einen Schwellenwert hinaus. Dieses System dient als Beispiel, um die Wirkung von zufälligen Einflüssen auf die multiple Stabilität zu untersuchen.

Für die demographische Stochastik wurde die Master-Gleichung hergeleitet. Eine Methode, die zum ersten Mal die generelle Lösung der Master-Gleichung erlaubt, wurde vorgestellt. Sie gestattet alle bei demographischer Stochastik auftretenden Fragen zu beantworten. Einige wichtige Konsequenzen für die multiple Stabilität wurden erläutert. Als bemerkenswertestes Ergebnis wurde eine in der theoretischen Ökologie bislang nicht diskutierte Art der Stabilität gefunden, die Metastabilität. Sie ist durch eine zeitliche Konstanz über einen gewissen Zeitraum gekennzeichnet. Im Gegensatz zum deterministischen Verhalten besteht hier auch schon vor dem Schwellenwert der Stärke der Befischung eine endliche Wahrscheinlichkeit für den Zusammenbruch der Population. Bei abnorm großer Metastabilitätsdauer ist der metastabile Zustand der ökologisch relevante und nicht das üblicherweise diskutierte mathematisch exakte Gleichgewicht P_n^*, das in diesem Fall in ökologisch interessierenden Zeiten nie erreicht wird.

Besonders bemerkenswert ist das Verhalten, wenn die Metastabilitätsdauer ökologische Beobachtungszeiträume nicht übersteigt. Auf eine Störung reagiert die Population mit der üblichen Geschwindigkeit. Die sehr viel später auftretende Veränderung im System wird man in praktischen Fällen nur schwerlich mit jener

Störung in ursächlichen Zusammenhang bringen, zumal ja bereits eine Reaktion erfolgt ist. Diese hier im Zusammenhang mit der Metastabilität deduzierte Spätzeitreaktion kann vielleicht als Warnung für die Praxis dienen. Ökosysteme, die aus dem Gleichgewicht gebracht wurden und nach einer gewissen Zeit in einen zeitlich konstanten Zustand zurückkehrten, haben nicht unbedingt ein Gleichgewicht erreicht. Noch nach sehr langer Zeit können als Spätfolgen zeitliche Veränderungen auftreten.

Literatur

BEDDINGTON J.R., 1978: Harvesting and population dynamics. In: (Ed. ANDERSON R.M., TURNER B.D., TAYLOR L.R.): Population Dynamics. 20. Symp. Brit. Ecol. Soc. London (Academic Press).

CLARK W.C., JONES D.D., HOLLING C.S., 1979: Lessons for ecological policy design: A case study of ecosystem management. Ecol. Model 7: 1-

GOEL N.S., RICHTER-DYN N., 1974: Stochastic models in biology. London (Academic Press).

HASSEL M.P., COMINS H.N., 1978: Sigmoid functional responses and population stability. Theor. Pop. Biol. 14: 62-

HOLLING C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 1-

JONES D.D., WALTERS C.J., 1976: Catastrophe theory and fisheries management. J. Fish. Res. Bd. Can. 33: 2829-

JONES D.D., 1977: Catastrophe theory applied to ecological systems. Simulation 29: 1-

KEMPF J., 1980: Multiple steady states and catastrophes in ecological models. ISEM J. 2: 55-

LUDWIG D., 1974: Stochastic population theories. Lecture Notes in Biomathematics 3. [Berlin (Springer)].

LUDWIG D., JONES D.D., HOLLING C.S., 1978: Qualitative analysis of insect outbreak systems: The spruce budworm and forest. J. Anim. Ecol. 47: 315-

MAY R.M., 1977: Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. Nature 269: 471-

NOY-MEIR J., 1975: Stability of grazing systems: An application of predator-prey graphs. J. Ecol. 63: 459-

SUTHERLAND J.P., 1974: Multiple stable points in natural communities. Am. Natur. 108: 859-

WILKINSON J.H., 1965: The algebraic eigenvalue problem. Oxford (Clarendon Press).

WISSEL C., 1981: Lassen sich ökologische Instabilitäten vorhersagen? Verh. Ges. Ökol. 9: 143-152.

WISSEL C., 1982: Die Beschreibung von Ökosystemen unter zufälligen Einflüssen. Verh. Ges. Ökol. 10: 237-246.

Adresse

Prof. Dr. Christian Wissel
Fachbereich Physik Philipps-Univ.
Renthof 6

D-3550 Marburg

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Begrenzte Ähnlichkeit und koevolutionäre Gleichgewichte unter Konkurrenz: Ein Modell

Volker Loeschcke

The shaping of community structure through coevolution mediated by competition for limited resources is considered in a model. The evolutionary process is studied by the evolution of characters that are directly related to the exploitation of resources. Conditions for coexistence and invasion of further species are given and evolutionary and coevolutionary equilibria are characterized. It is shown that the species composition in communities of up to three closely related species is never unique. Implications of this result on the structure of coevolved communities are discussed. Furthermore, limiting similarity and coevolutionary approaches in models on exploitative competition are compared.

Diversität, Konkurrenz, Modellierung.

1. Einführung

Eine in den letzten Jahren wachsende Anzahl von Untersuchungen an natürlichen Artengemeinschaften zeigte, daß der Konkurrenz unter den Interaktionen zwischen Populationen eine wichtige Rolle bei der Ausbildung der Struktur dieser Gemeinschaften zukommt. Nachfolgend hat sich auch in der theoretischen Ökologie das Interesse daran verstärkt, die Wirkung von Konkurrenz in evolutionären Prozessen zu charakterisieren. Dabei wurde insbesondere der Konkurrenz um Ressourcen erhöhte Aufmerksamkeit zuteil. Unter den Fragestellungen, die im Zusammenhang mit der Modellierung von Konkurrenz um Ressourcen aufgegriffen wurden, lassen sich zwei zentrale Aspekte hervorheben: begrenzte Ähnlichkeit und Koevolution.

In natürlichen Artengemeinschaften werden die koexistierenden Arten eine Vielzahl von Umweltfaktoren hinsichtlich der Nischendimensionen Raum, Zeit und Ressourcen gemeinsam nutzen. Konkurrenz wird jedoch nur auftreten bezüglich solcher Faktoren, die limitierend für das Wachstum der interagierenden Populationen sind und somit zu einer Dichteregulation innerhalb der Artengemeinschaft führen. In jeweils spezifischen Artengemeinschaften lassen sich häufig einer oder wenige Faktoren herausheben, die wesentlich zu der Dichteregulation innerhalb der Gemeinschaft beitragen (CODY 1974; SCHOENER 1974). Diese Faktoren können auch aus Einzelkomponenten zusammengesetzt sein. Solange z.B. verschiedene Beutearten von konkurrierenden Räuberarten nicht art-, sondern größenspezifisch als Nahrung gewählt werden, lassen sich die verschiedenen Beuteorganismen zu einer in der Größe variierenden Ressourcenqualität zusammenfassen (SCHÄRER, BURLA, mdl.).

Eine Möglichkeit, das Ausmaß an Konkurrenz um limitierte Ressourcen zwischen Populationen zu definieren, besteht darin, Konkurrenz über den Grad der gemeinsamen Nutzung von Ressourcen zu charakterisieren. Die spezifische Weise der Ressourcennutzung durch die Individuen einer Art steht häufig in direkter Beziehung zu der Ausprägung von Merkmalen wie z.B. Kopf- und Mundgröße oder Schnabeltiefe (LACK 1947; ROUGHGARDEN 1972, 1974; FENCHEL 1975). Da solche Merkmale in natürlichen Populationen variabel in der Ausprägung und zumindest teilweise genetisch bestimmt sind, läßt sich durch die Beschreibung der Evolution dieser Merkmale ein wesentlicher Aspekt der Evolution der Interaktionen von Organismen und Umwelt bezüglich der Nischendimension Ressourcen charakterisieren (MacARTHUR, LEVINS 1967).

Die Untersuchung der Grenzen der Ähnlichkeit konkurrierender Arten ist ein Versuch, das Gausesche Exklusionsprinzip zu präzisieren und quantitativ zu beschreiben. Verschiedene Autoren haben bei dem Versuch einer solchen Quantifizierung einen ähnlichen Wert für das Mindestmaß an Verschiedenheit zwischen Arten hinsichtlich der Nutzung eines eindimensionalen Ressourcenkontinuums für Artengemeinschaften mit drei oder mehr Arten erhalten (MacARTHUR, LEVINS 1967; ROUGHGARDEN 1974; CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977). In Artengemeinschaften mit nur zwei Arten können diese beliebig ähnlich sein, wenn sie die Ressourcen symmetrisch um das Ressourcenoptimum nutzen. Wird mehr als eine Ressourcendimension in das Modell einbezogen, so können die konkurrierenden Arten bezüglich der Nutzung einer einzelnen Ressourcenqualität ähnlicher sein, als wenn diese die Konkurrenz ausschließlich bestimmen würde (YOSHIYAMA, ROUGHGARDEN 1977; CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977; PACALA, ROUGHGARDEN 1982). Die Arbeiten zur begrenzten Ähnlichkeit lassen im allgemeinen den Aspekt der Evolution von Merkmalen unberücksichtigt. Ziel dieser Arbeiten ist es vielmehr, anzugeben, unter welchen Bedingungen Koexistenz von Arten möglich und Invasion weiterer Arten erfolgreich sein kann, und ob erfolgreiche Invasion zur Erhöhung der Artenzahl einer Gemeinschaft oder zur Extinktion anderer Arten führt.

Der koevolutionäre Ansatz hingegen berücksichtigt die Veränderung von Merkmalen als Resultat eines adaptiven Prozesses innerhalb einer Artengemeinschaft (ROUGHGARDEN 1976; CASE 1982). Arten entwickeln und verändern sich in Beziehung zu ihrer Umwelt, in der gerade die konkurrierenden Arten eine wesentliche Rolle spielen. Ein Konzept, das aus den Arbeiten zur Koevolution hervorging, ist das der Merkmalsverlagerung (BROWN, WILSON 1956), eine Anpassung, die zu einer Verminderung des Konkurrenzdruckes führt. Das Konzept der Merkmalsverlagerung als Erklärungsmodell für Befunde über die erhöhte Merkmalsdivergenz bei sympatrischen gegenüber allopatrischen Arten (SCHOENER 1969; HUEY, PIANKA 1974; FENCHEL 1975; FRIER 1979) ist umstritten (GRANT 1972). Der Erklärung dieser Befunde durch Merkmalsverlagerung als Selektionsantwort steht ein demographischer Erklärungsansatz gegenüber: Die erhöhte Merkmalsdivergenz in sympatrischen Populationen ist nicht das Ergebnis eines koevolutionären Prozesses, sondern dadurch zu erklären, daß Koexistenz nur dann möglich ist, wenn die entsprechenden Arten schon bei ihrer Immigration hinreichend verschieden von den bereits existierenden Arten sind. Wir sehen die beiden Erklärungsmodelle nicht als einander ausschließend an, auch wenn auf Grund des vorhandenen Datenmaterials eine Einschätzung ihrer relativen Bedeutung u.E. noch nicht gegeben werden kann.

Wir werden im folgenden den koevolutionären Ansatz mit dem der begrenzten Ähnlichkeit verbinden und damit sowohl die statischen als auch die dynamischen Aspekte der Evolution unter Konkurrenz um Ressourcen untersuchen. Wir werden uns auf Gemeinschaften mit bis zu drei Arten beschränken. Es wird gleiche Effektivität aller Individuen bei der Ressourcennutzung vorausgesetzt und angenommen, daß das Verhältnis von Ressourcen- zu Nischenweite ein evolutionäres Gleichgewicht erreicht hat. Konkurrenz wird durch eine Abnahme der Ressourcen des für die Individuen einer Population zur Verfügung stehenden Nahrungsangebotes erfahren und somit 'passiv' definiert. Damit wird antagonistische Konkurrenz in unserem Modell ausgeschlossen.

Der evolutionäre Prozeß unter Konkurrenz ist in unserem Modell ein Kompromiß zwischen den die Evolution bestimmenden Faktoren Kapazität und Konkurrenzdruck. Koevolution führt nicht unter allen Voraussetzungen zu einer Merkmalsdivergenz, sondern begünstigt Merkmalskonvergenz in Artengemeinschaften aus zwei Arten, wenn die Ressourcenweite enger ist als die Nischenweite (vgl. SLATKIN 1980; MATESSI, JAYAKAR 1981). Eine solche Merkmalskonvergenz führt dann schließlich zum Aussterben einer der beiden Arten und somit nicht zu einem koevolutionären Gleichgewicht. An koevolutionären Gleichgewichten hingegen sind die konkurrierenden Arten so verschieden, daß die Invasion weiterer Arten in Artengemeinschaften aus zwei und drei Arten möglich ist. Dies bedeutet, daß die Artenzusammensetzung innerhalb solcher Gemeinschaften von bis zu drei nahe verwandten Arten niemals eindeutig ist, sondern immer offen gegenüber Veränderungen.

Es ist zu beachten, daß Merkmalsveränderungen, die auf Evolution und nicht auf Modifikation beruhen, langfristige Prozesse sind. Somit sollten die hier vorgestellten Ergebnisse nicht dazu verwendet werden, die Struktur von Artengemeinschaften ohne eine vorhergehende gründliche Analyse der evolutionären Zusammenhänge zu interpretieren.

2. Das Modell

Wir betrachten eine Artengemeinschaft, bestehend aus m naheverwandten Arten, die um ein limitiertes Ressourcenangebot konkurrieren. Wir nehmen an, daß ein variables Merkmal in jeder Art in direkter Beziehung zur Ressourcennutzung steht. Die Ressourcen bestehen aus einem eindimensionalen Ressourcenkontinuum. Das Ressourcenspektrum sei normalverteilt mit Mittelwert O und Varianz σ^2. Für jede Art i (i = 1,..,m) wird eine Nutzungsfunktion U_i definiert, die die Rate angibt, mit der ein Individuum der Art i durchschnittlich die Ressourcenqualität ρ ausschöpft. Die Nutzungsfunktionen seien wiederum normalverteilt mit dem Mittelwert D_i und Varianz W^2, die als gleich unter den Arten angenommen wird (Abb. 1). Konkurrenz sei definiert über den Grad der Überlappung der Nutzungsfunktionen (MacARTHUR, LEVINS 1967). Die für die Evolution in unserem Modell entscheidenden Parameter, Kapazitäten K_i und Konkurrenzkoeffizienten

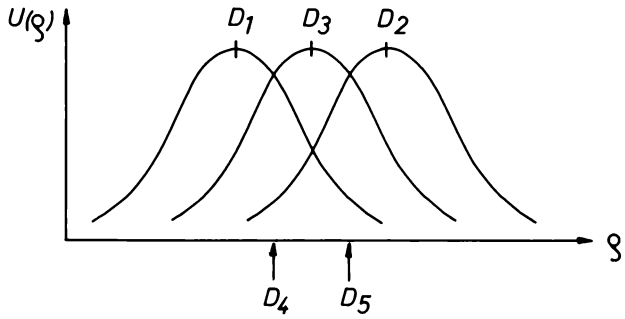


Abb. 1: Nutzungsfunktionen $U_i(\rho)$ von drei Arten einer Artengemeinschaft unter Annahme eines eindimensionalen Ressourcenkontinuums.
Die Nutzungsfunktionen sind durch ihre Mittelwerte D_i charakterisiert. Die Varianz W^2 in der Ressourcennutzung ist bei allen Arten gleich. D_4 und D_5 bezeichnen die Lage der Mittelwerte der Nutzungsfunktionen der Arten 4 und 5 bei Invasion in die Artengemeinschaft.

γ_{ij} lassen sich auf Grund der Annahme von Normalverteilungen von Ressourcenspektrum und Nutzungsfunktionen in einfachen Exponentialtermen charakterisieren (MAY 1974; CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977). Dabei erhalten wir für die Kapazitäten

$$K_i = \exp[-(D_i)^2/(2\sigma^2 + 2W^2)] \qquad [1]$$

und für die Konkurrenzkoeffizienten

$$\gamma_{ij} = \exp[-(D_i - D_j)^2/(4W^2)] \qquad [2]$$

Das Wachstum der Populationen werden wir mit einer modifizierten diskreten Version der Lotka-Volterra-Gleichungen beschreiben (CHRISTIANSEN, LOESCHCKE 1980a, 1980b). Unter der Annahme synchroner und nicht überlappender Generationen erhalten wir dann das folgende System rekursiver Differenzengleichungen zur Bestimmung der Populationsgrößen:

$$x_i' = x_i[1 + V(K_i - \sum_{i=1}^{m} \gamma_{ij} x_j)] \qquad [3]$$

(LOESCHCKE 1983). Dabei ist V eine Proportionalitätskonstante, die die Transformation von Ressourcen in Individuen beschreibt (CHRISTIANSEN, LOESCHCKE 1980a).

3. Ergebnisse

Wir werden das rekursive Gleichungssystem für eine bis drei ansässige Arten analysieren und die Gleichgewichte bezüglich Populationsgrößen, Evolution und Koevolution bestimmen. Die Gleichgewichtsgrößen werden verglichen mit den Bedingungen für die Invasion weiterer Arten in die Artengemeinschaft und für die maximale Größe der Artengemeinschaft.

3.1 Eine ansässige Art

Das Gleichgewicht bezüglich der Populationsgröße für eine Art ist gegeben durch $\hat{x}_1 = K_1$. Eine zweite Art kann immigrieren, wenn die Kapazität $K_2 > \gamma_{12} K_1$. Da nach Definition der Konkurrenzkoeffizienten gilt $\gamma_{12} \leq 1$, kann eine zweite Art also immer einwandern, wenn $K_2 > K_1$ ist, d.h., wenn die neue Art die Ressourcen im Durchschnitt näher am Ressourcenoptimum nutzt als die ansässige Art. Erfolgreiche Invasion führt entweder zum Aussterben der vorher ansässigen Art oder zur Koexistenz, wenn $\gamma_{12} < K_2/K_1 < 1/\gamma_{12}$ (Abb. 2). Für $\kappa = \sigma/W > 1$, ist Koexistenz immer möglich, wenn die Mittelwerte der Nutzungsfunktionen der Konkurrenten auf entgegengesetzten Seiten des Ressourcenoptimums gelegen sind. Jedoch ist Koexistenz auch möglich, wenn die Konkurrenten die Ressourcen im Durchschnitt auf derselben Seite des Ressourcenoptimums nutzen, vorausgesetzt daß

$$D_1/D_2 < (\kappa^2 - 1)/(\kappa^2 + 3) \quad \text{oder} \quad D_1/D_2 > (\kappa^2 + 3)/(\kappa^2 - 1) \qquad [4]$$

gilt (LOESCHCKE 1983), also wenn die Mittelwerte der Nutzungsfunktionen D_1 und D_2 hinreichend verschieden sind (Abb. 2). Ist hingegen $\kappa = \sigma/W < 1$ kann Koexistenz niemals bestehen, wenn die konkurrierenden Arten die Ressourcen im Durchscnitt auf derselben Seite des Ressourcenoptimums nutzen. Koexistenz setzt voraus, daß D_1 und D_2 gleiches Vorzeichen haben und daß (Abb. 2) für $|D_1| < |D_2|$ gilt

$$|D_1/D_2| > |(\kappa^2 - 1)/(\kappa^2 + 3)| \qquad [5]$$

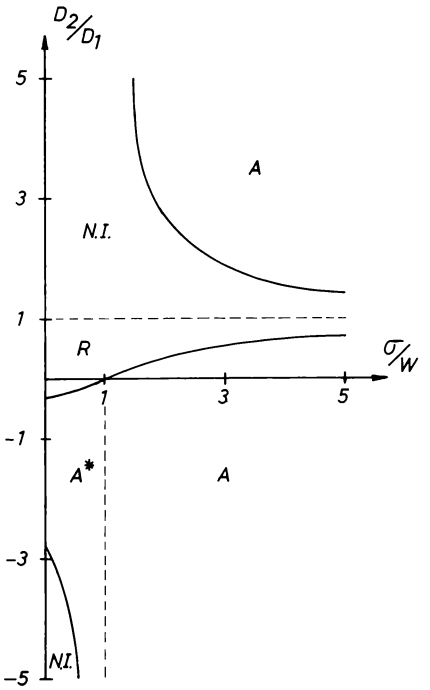


Abb. 2: Populationsdynamik bei Immigration einer zweiten Art zu einer ansässigen Art.
Als Funktion der relativen Ressourcenweite, σ/W, wird dargestellt, unter welchen Bedingungen die zweite Art, ausgedrückt im Verhältnis des Mittelwertes der Nutzungsfunktion der zweiten Art, D_2/W, zum Mittelwert der Nutzungsfunktion der ansässigen Art, D_1/W,
a) immigrieren und die vorher ansässige Art verdrängen kann (in dem mit R bezeichneten Parameterraum)
b) immigrieren und mit der vorher ansässigen Art dauerhaft koexistieren kann (in dem mit A bezeichneten Parameterraum)
c) immigrieren und mit der vorher ansässigen Art anfangs koexistieren kann, aber Koevolution auf Dauer zur Verdrängung einer der beiden Arten führen wird (in dem mit A^* bezeichneten Parameterraum)
d) nicht immigrieren kann (in dem mit N.I. bezeichneten Parameterraum).

3.2 Zwei ansässige Arten

Die Gleichgewichtsgrößen der Populationen in einer Artengemeinschaft von zwei Arten lassen sich durch Kapazitäten und Konkurrenzkoeffizienten charakterisieren. Wir erhalten mit [3] die Gleichgewichtsgröße der Population von Art 1

$$\hat{x}_1 = (K_1 - \gamma_{12}K_2)/(1 - \gamma_{12}^2) \qquad [6]$$

und einen entsprechenden Ausdruck für die Populationsgröße der zweiten Art.

Nehmen wir an, daß Art 2 keine genetische Variabilität besitzt, die eine Verlagerung ihrer Nische erlaubt, Art 1 jedoch eine solche Flexibilität besitzt, dann wird Art 1 ihre Nische zum evolutionären Gleichgewicht hin verlagern. Der adaptive Prozeß der Nischenverlagerung ist in unserem Modell ein Kompromiß zwischen zwei Faktoren, die für die Anpassung von Bedeutung sind: Kapazität und Konkurrenzdruck. Von der Kapazität her gesehen ist es günstig, die Ressourcen

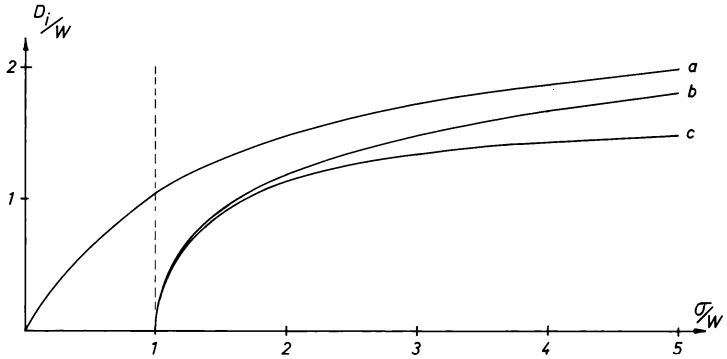


Abb. 3: Charakteristische Eigenschaften einer Artengemeinschaft aus zwei die Ressourcen symmetrisch um das Ressourcenoptimum nutzenden Arten bei Evolution unter Konkurrenz.
Als Funktion der relativen Ressourcenweite, σ/W, werden die mittleren Abstände der Nutzungsfunktionen der beiden Arten zum Ressourcenoptimum, D_1/W und D_2/W, gegeben für
a) die maximale Größe der Artengemeinschaft
b) die koevolutionären Gleichgewichte
c) die Bedingung für die Invasion einer dritten Art in die Artengemeinschaft symmetrisch zwischen die beiden ansässigen Arten. Invasion ist möglich, wenn die Mittelwerte der ansässigen Arten oberhalb der Kurve gelegen sind.

um das Ressourcenoptimum zu nutzen, und von der Konkurrenz her, die Ressourcen möglichst entfernt von den konkurrierenden Arten zu nutzen. Wenn in beiden Arten ausreichend genetische Variabilität vorhanden ist, die erlaubt, die Merkmale und damit die Nutzungsfunktionen zu verlagern, wird Evolution dazu führen, daß die Ressourcen schließlich am koevolutionären Gleichgewicht genutzt werden. Dieses läßt sich durch

$$\gamma_{12} = W^2/\sigma^2 \qquad [7]$$

charakterisieren (FENCHEL, CHRISTIANSEN 1977; vgl. MATESSI, JAYAKAR 1981). Die koevolutionären Gleichgewichte als Funktion der relativen Ressourcenweite sind in Abb. 3 angegeben. Aus Gleichung [7] wird deutlich, daß für $\sigma/W < 1$ keine koevolutionären Gleichgewichte existieren, da $\gamma_{12} \leq 1$. Daher ist Koexistenz von zwei Arten unter Evolution nur transient, wenn $\sigma < W$. Evolution wird in dieser Situation eine Verlagerung der Nischen beider Arten zum Ressourcenoptimum hin begünstigen, d.h. eine 'Merkmalskonvergenz'. Die Art, deren genetische Ausstattung eine solche Merkmalsverschiebung eher erlaubt, wird schließlich dominieren und die andere Art verdrängen.

Eine Maximierung der Individuenzahl der Artengemeinschaft erfordert eine weitere Trennung der Nischen der konkurrierenden Arten als die am koevolutionären Gleichgewicht (vgl. ROUGHGARDEN 1976). Die maximale Größe der Artengemeinschaft (Abb. 3) ist charakterisiert durch

$$\gamma_{12} = W^2/(2\sigma^2 + W^2) \qquad [8]$$

Die Bedingung für die Invasion einer weiteren Art, Art 3, am Ressourcenoptimum symmetrisch zwischen den ansässigen Konkurrenten ist

$$1 + \gamma_{12} > 2K_1\sqrt[4]{\gamma_{12}} \qquad [9]$$

Diese Bedingung ist am koevolutionären Gleichgewicht immer erfüllt (Abb. 3), d.h. Gemeinschaften aus zwei Arten, die im koevolutionären Gleichgewicht sind, sind nicht resistent gegenüber der Invasion einer weiteren Art. Bei einer kleinen relativen Ressourcenweite ist die Populationsgröße der einwandernden Art jedoch sehr klein. Daß Invasion einer weiteren Art in eine bestehende Artengemeinschaft an koevolutionären Gleichgewichten möglich ist, gilt auch an evolutionären Gleichgewichten einer Art im Verhältnis zur Nischenposition der anderen Art, solange die relative Ressourcenweite nicht sehr klein ist (nahe 1) und die Kapazitäten für die ursprünglich ansässigen Arten nicht sehr unterschiedlich sind. Modellrechnungen haben weiterhin gezeigt, daß die Bedingung für Invasion robust ist bezüglich der Lage der Nutzungsfunktion der einwandernden Art im Verhältnis zu der der ansässigen Konkurrenten, solange der Mittelwert D_3 nicht zu dicht an D_1 oder D_2 liegt.

3.3 Drei ansässige Arten

Die Populationsgrößen im Gleichgewicht in einer Gemeinschaft von drei Arten, die durch gleiche Nischenabstände zwischen den Arten charakterisiert ist, sind für eine äußere Art, z.B. Art 1, gegeben durch

$$\hat{x}_1 = \frac{(K_1 - \gamma_{13}^2 K_2) - \gamma_{13} K_3 (1 + \gamma_{13}^2)}{(1 - \gamma_{13}^2)(1 - \gamma_{13}^4)} \qquad [10]$$

und für die innere Art, Art 3, durch

$$\hat{x}_3 = \frac{K_3 (1 - \gamma_{13}^4) - \gamma_{13} (K_1 + K_2)}{(1 - \gamma_{13}^2)^2} \qquad [11]$$

wobei $\gamma_{13}^4 = \gamma_{23}^4 = \gamma_{12}$ (MAY 1974).

Für jede Art kann durch Modifikation der Gleichungen [3] durch Einführung genetischer Variabilität das evolutionäre Gleichgewicht im Verhältnis zu den als unveränderbar betrachteten Nischenpositionen der jeweils anderen Arten ebenso bestimmt werden wie das koevolutionäre Gleichgewicht für eine Gemeinschaft aus drei Arten. Die koevolutionären Gleichgewichte sind als Funktion der relativen Ressourcenweite σ/W in Abb. 4 angegeben.

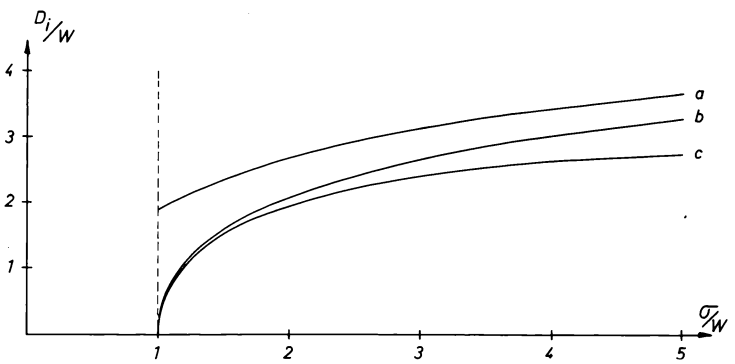


Abb. 4: Charakteristische Eigenschaften einer Artengemeinschaft aus drei Arten bei Evolution unter Konkurrenz.
Es wird angenommen, daß die mittlere Art die Ressourcen am Ressourcenoptimum nutzt und die beiden äußeren die Ressourcen symmetrisch um das Ressourcenoptimum nutzen. Als Funktion der relativen Ressourcenweite, σ/W, werden die mittleren Abstände der Nutzungsfunktionen der beiden äußeren Arten, D_1/W und D_2/W, gegeben für
a) die maximale Größe der Artengemeinschaft
b) die koevolutionären Gleichgewichte
c) die Bedingung für die Invasion einer vierten und fünften Art in die Artengemeinschaft symmetrisch zwischen einer äußeren und der mittleren Art. Invasion ist möglich, wenn die Mittelwerte der ansässigen Arten oberhalb der Kurve gelegen sind.

Die Bedingung für Invasion einer vierten (und fünften) Art in eine Artengemeinschaft aus drei Arten ist im einfachsten Fall gegeben mit $K_1 = K_2$, $D_4 = 1/2(D_1 - D_3)$ und gleichen Abständen zwischen den ansässigen Arten durch

$$K_4 > [(\gamma_{14} + \gamma_{14}^9)(K_1 - \gamma_{14}^4) + \gamma_{14}(1 + \gamma_{14}^{16} - 2\gamma_{14}^4 K_4)] / (1 - \gamma_{14}^8)^2 , \quad [12]$$

wobei $\gamma_{14}^4 = \gamma_{13}$, $\gamma_{14}^9 = \gamma_{24}$ und $\gamma_{14}^{16} = \gamma_{12}$. Abb. 4 zeigt, daß am koevolutionären Gleichgewicht von Gemeinschaften aus drei Arten Invasion einer vierten und fünften Art in die Artengemeinschaft möglich ist. Wiederum gilt jedoch, daß bei kleiner relativer Ressourcenweite (σ/W nahe 1) die Populationsgröße der einwandernden Art sehr klein ist und somit bei kleiner Ressourcenweite dies Ergebnis biologisch unbedeutsam ist. Numerische Berechnungen haben gezeigt, daß die Bedingung [12] für Invasion robust gegenüber Abweichungen von der Annahme $D_4 = 1/2(D_1 - D_3)$ ist, vorausgesetzt D_4 ist hinreichend verschieden von D_1 und D_3.

Die maximale Individuenzahl in einer Artengemeinschaft aus drei Arten wird bei einer Trennung der Nutzungsfunktionen der konkurrierenden Arten erreicht, die größer ist als die am koevolutionären Gleichgewicht (Abb. 4).

4. Diskussion

Wir haben bei dieser Arbeit angenommen, daß das Verhältnis von Ressourcen- zu Nischenweite ein evolutionäres Gleichgewicht erreicht hat und somit nicht mehr unter Evolution steht. Wird angenommen, daß dies Verhältnis im Evolutionsprozeß veränderlich ist, kann eine Verminderung der Konkurrenz zwischen Arten durch eine Spezialisierung der Individuen innerhalb einer Population erreicht werden (CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977). Für jedes spezifische Verhältnis von Ressourcen- zu Nischenweite gelten jedoch die von uns vorgestellten Ergebnisse. Außerdem haben wir vorausgesetzt, daß alle Individuen eine gleiche Effektivität bei der Ressourcennutzung zeigen. Die Annahme unterschiedlicher Effektivität der Individuen verschiedener Arten führt jedoch nicht zu qualitativ verschiedenen Ergebnissen. Auch die Annahme der Normalverteilung von Nutzungsfunktionen und Ressourcenabundanzverteilung ist nicht kritisch für die vorgestellten Ergebnisse, solange diese Annahme durch die von einer unimodalen stetigen Verteilung ersetzt wird.

Die relative Ressourcenweite σ/W ist in unserem Modell ein kritischer Parameter. Unter der Annahme von $\sigma < W$ ist die Koexistenz zweier Arten zwar möglich, doch stellt sie unter Koevolution nur einen Übergangszustand dar, da Koevolution eine Merkmalskonvergenz in beiden Arten begünstigt. Schließlich wird die Art dominieren, die eher in der Lage ist, die Ressourcen um das Ressourcenoptimum zu nutzen; die andere Art wird verdrängt werden. Unter der Annahme von $\sigma > W$ ist eine dauerhafte Koexistenz von zwei konkurrierenden Arten auch unter Koevolution möglich. Koevolution wird ein bestimmtes Maß an Merkmalsdivergenz begünstigen, das als Kompromiß zwischen Konkurrenzdruck und Ressourcenverfügbarkeit zu interpretieren ist. Ist die Ähnlichkeit zwischen den koexistierenden Arten hinsichtlich der Ressourcennutzung größer als an deren koevolutionären Gleichgewichtspositionen, so wird Koevolution zu einer Merkmalsverlagerung führen.

Eine Reihe von Beobachtungen zur erhöhten Merkmalsdivergenz bei sympatrischen gegenüber allopatrischen Arten läßt sich im Rahmen unseres und ähnlicher Modelle oder, ohne Bezug zur Konkurrenz, durch Selektion gegen Bastardierung erklären (SCHOENER 1969; FENCHEL 1975; FRIER 1979). Da es für zwei Arten in unserem Modell (vgl. CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977) keine untere Grenze der Ähnlichkeit gibt, wäre eine demographische Erklärung des Phänomens der Merkmalsdivergenz bei sympatrischen Arten nicht in Übereinstimmung mit den von uns erzielten Ergebnissen. Eine untere Grenze der Ähnlichkeit gibt es erst für Artengemeinschaften mit drei oder mehr Arten. In solchen Artengemeinschaften können sich einzelne Arten hinsichtlich eines die Konkurrenz bestimmenden Merkmals ähnlicher sein als im koevolutionären Gleichgewicht. Eine Deutung von Befunden zur Merkmalsdivergenz bei sympatrischen Arten auf der Grundlage dieser Ergebnisse läßt folglich eine Verbindung der Erklärungsansätze über Demographie und Merkmalsverlagerung zu. Die Invasion einer Art in eine bestehende Artengemeinschaft ist nur möglich, wenn die neue Art hinreichend verschieden von den vorher koexistierenden Arten ist. Ist die Invasion der neuen Art erfolgreich, so kann Koevolution zu einer weiteren Merkmalsverlagerung führen.

Erreichen die konkurrierenden Arten in Artengemeinschaften aus 2 oder 3 Arten ihre koevolutionären Gleichgewichtspositionen hinsichtlich der Ressourcennutzung, so können weitere Arten in die Artengemeinschaft einwandern. Koevolutionäre Gleichgewichte in solchen Artengemeinschaften sind also nicht robust gegenüber der Invasion weiterer Arten, auch wenn bei kleinen Ressourcenweiten die Invasion auf Grund der niedrigen Populationsgröße der einwandernden Art unwahrscheinlich ist. Dieses Ergebnis bedeutet nicht, daß konkurrierende Arten bezüglich ihrer Ressourcennutzung beliebig ähnlich sein können. Jeder Artengemeinschaft ist durch das vorhandene Ressourcenspektrum eine obere Grenze in der Anzahl der koexistenzfähigen Arten gesetzt. Die maximale Ähnlichkeit von Arten ist für artenreiche Gemeinschaften in unserem Modell durch $d/W \approx 1$ charakterisiert, wobei d der Abstand der Mittelwerte der Nutzungsfunktionen benachbarter Arten und W die Standardabweichung der Nutzungsfunktionen (Nischenweite) ist. Die nach dem Modell mögliche Invasion weiterer Arten an koevolutionären Gleichgewichten kann dadurch erklärt werden, daß die Nischentrennung von benachbarten Arten an diesen Gleichgewichten so groß ist, daß auch der Artenabstand nach Invasion noch größer ist als die begrenzte Ähnlichkeit. Dies bedeutet, daß die Zusammensetzung von Artengemeinschaften an koevolutionären Gleichgewichten niemals eindeutig ist, solange nicht die maximale Zahl von konkurrierenden Arten für die gegebene Ressourcenweite erreicht ist. Für $\sigma > W$ ist diese Zahl immer größer als 3. Die aktuelle Zusammensetzung einer Artengemeinschaft ist von der Geschichte der Zusammensetzung der Gemeinschaft abhängig (SIMBERLOFF, WILSON 1969). Erfolgreiche Invasion neuer Arten kann zur Verdrängung anderer, insbesondere marginaler Arten führen. Einmal verdrängte Arten können in eine durch Koevolution geprägte Artengemeinschaft wieder reimigrieren, wenn infolge des koevolutionären Prozesses eine ausreichende Nischentrennung eingetreten ist. Es bleibt zu beachten, daß evolutionär bedingte Merkmalsverlagerungen innerhalb einer Population Prozesse sind, die die Reorganisation der genotypischen Zusammensetzung der Population voraussetzen. Eine solche Reorganisation des Genotyps ist ein komplexer und langfristiger Vorgang, der zudem nicht immer evolutionär begünstigt zu sein braucht, da eine für die Merkmalsverschiebung günstige Neukombination von Genen eine nachteilige Wirkung auf andere Selektionskomponenten haben kann.

MacARTHUR (1970) hat in einem ähnlichen Modell gezeigt, daß Koevolution unter Konkurrenz um limitierte Ressourcen innerhalb einer definierten Artengemeinschaft zu einer Minimierung der Differenz zwischen Ressourcenverfügbarkeit und Ressourcennutzung führt. Dieses Ergebnis wird analog dem Fischer'schen Fundamentalsatz der natürlichen Selektion oft dahingehend interpretiert, daß Evolution ein Optimierungsprozeß ist. Der Fischer'sche Fundamentalsatz gilt nur für Viabilitäts-Selektion an einem Genort (TURNER 1970; POLLACK 1978), d.h. nur unter sehr spezifischen Voraussetzungen. Die von uns vorgestellten Ergebnisse bedeuten, daß durch Einwanderung zusätzlicher Arten in eine Artengemeinschaft eine weitere Minimierung der MacArthur'schen Differenzfunktion möglich ist. Auch die Individuenzahl in der gesamten Artengemeinschaft erreicht nicht ihr Maximum am koevolutionären Gleichgewicht (ROUGHGARDEN 1976). Die Betrachtung von Evolution als umfassender Optimierungsprozeß sollte somit kritisch gesehen werden (GOULD, LEWONTIN 1979; CHRISTIANSEN 1983).

Ich danke Dieter Adam für die Durchsicht des Manuskriptes, Jürgen Jacobs für dessen kritische Diskussion, Freddy Christiansen für anregende Diskussionen zum Thema und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung der Arbeit.

Literatur

BROWN W.L., WILSON E.O., 1956: Character displacement. Syst. Zool 5: 49-64.

CASE T.J., 1982: Coevolution in resource-limited competition communities. Theor. Pop. Biol. 21: 69-91.

CHRISTIANSEN F.B., FENCHEL T.M., 1977: Theories of populations in biological communities. Berlin (Springer): 144 pp.

CHRISTIANSEN F.B., LOESCHCKE V., 1980a: Evolution and intraspecific exploitative competition. I. One locus theory for small additive gene effects. Theor. Pop. Biol. 18: 297-313.

CHRISTIANSEN F.B., LOESCHCKE V., 1980b: Intraspecific competition and evolution. Lecture Notes Biomathematics 39: 151-170.

CHRISTIANSEN F.B., 1983: The definition and measurement of fitness. In: (Ed. SHORROCKS B.): Evolutionary Ecology: (in press).

CODY M.L., 1974: Competition and the structure of bird communities. Princeton (Pinceton Univ. Press): 168 pp.

FENCHEL T.M., 1975: Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). Oecologia (Berlin) 20: 19-32.

FENCHEL T.M., CHRISTIANSEN F.B., 1977: Selection and interspecific competition. Lecture Notes Biomathematics 19: 477-498.

FRIER J.O., 1979: Character displacement in Sphaeroma spp. (Isopoda: Crustacea). I. Field evidence. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1: 159-163.

GOULD S.J., LEWONTIN R.C., 1979: The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptionist programme. Proc. R. Soc. Lond. B 205: 581-598.

GRANT P.R., 1972: Convergent and divergent character displacement. Biol. J. Lin. Soc. 4: 39-68.

HUEY R.B. PIANKA E.R., 1974: Ecological character displacement in a lizard. Amer. Zool. 14: 1127-1136.

LACK D., 1947: Darwin's finches. New York (Cambridge Univ. Press): 204 pp.

LOESCHCKE V., 1983: Species diversity and genetic polymorphism. In: (Ed. JAYAKAR S.D.): Population Genetics and Evolution : (in press).

MacARTHUR R.H., LEVINS R., 1967: The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. Amer. Natur. 101: 377-385.

MacARTHUR R.H., 1970: Species packing and competitive equilibrium for many species. Theor. Pop. Biol. 1: 1-11.

MATESSI C., JAYAKAR S.D., 1981: Coevolution of species in competition: A theoretical study. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 78: 1081-1084.

MAY R.M., 1974: On the theory of niche overlap. Theor. Pop. Biol. 5: 297-332.

PACALA S.W., ROUGHGARDEN J., 1982: The evolution of resource partitioning in a multi-dimensional resource space. Theor. Pop. Biol. 22: 127-145.

POLLACK E., 1978: With selection for fecundity the mean fitness does not necessarily increase. Genetics 90: 383-389.

ROUGHGARDEN J., 1972: Evolution of niche width. Amer. Natur. 106: 683-718.

ROUGHGARDEN J., 1974: Species packing and the competitive function with illustrations from coral reef fish. Theor. Pop. Biol. 5: 163-186.

ROUGHGARDEN J., 1976: Resource partitioning among competing species - a coevolutionary approach. Theor. Pop. Biol. 9: 388-424.

SCHOENER T.W., 1969: Size pattern in West Indian Anolis lizards. I. Size and species diversity. Syst. Zool. 18: 386-401.

SCHOENER T.W., 1974: Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39.

SIMBERLOFF D.S., WILSON E.O., 1969: Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. Ecology 51: 278-296.

SLATKIN M., 1980: Ecological character displacement. Ecology 61: 163-177.

TURNER J.R.G., 1970: Changes in mean fitness under natural selection. In: (Ed. KOJIMA K.): Mathematical topics in population genetics. Berlin (Springer): 32-78.

YOSHIYAMA R.M., ROUGHGARDEN J., 1977: Species packing in two dimensions. Amer. Natur. 111: 107-121.

Adresse

Dr. Volker Loeschcke
Institute of Ecology and Genetics
Aarhus University
Ny Munkegade

DK-8000 Aarhus C

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Simulationsmodelle als Werkzeuge in der Populationsökologie

Alfred Seitz

The problem of handling analytic mathematical models in studying population dynamics and interactions is discussed. As a practical solution for moderately mathematically skilled biologists a set of techniques is proposed, each one suited for a different model:

I. Solution of models of the 'Lotka-Volterra'-type, which use differential equations, by means of numerical 'simulation' of the equations.

II. For problems envolving age structure, difference equations are suggested which are solved by matrix operations ('Leslie-type').

III. In situations in which the properties of individuals, subpopulations or other compartments of a system are considered to play an important role rather than the average properties of whole populations, and in systems with low population densities, the problem is best met by discrete stochastic simulation using a description in the high level algorithmic language SIMULA.

The use of the three approaches is demonstrated by means of examples:
- studying variants of differential equation models,
- testing a hypothesis about coexisting *Daphnia* populations,
- checking the fit of estimation techniques for birth and death rates and
- verifying aspects of an aquatic multispecies predator prey system.

Models of the first two types can easily be studied on desk-, micro- and minicomputers, whereas the latter one needs a mainframe computer. The advantages and draw backs of the different modelling approaches are discussed and future developments considered.

Konkurrenz, Modellierung, Räuber-Beute-Interaktionen, Simulation.

1. Einführung

Modelle spielen in der Biologie eine wichtige Rolle (HALBACH 1974). Ihre wichtigsten und häufigsten Anwendungen in der Ökologie finden sie in der Populationsökologie (HALBACH, JACOBS 1979). Obwohl erst in neuerer Zeit die Verwendung von Modellen lawinenartig zugenommen hat, was sich unter anderem in einer neuen Disziplin, der 'Theoretischen Ökologie', niedergeschlagen hat (SCUDO, ZIEGLER 1978), so sind doch Modelle in der Ökologie so alt wie diese Wissenschaft selbst. Schon 1838 erstellte VERHULST ein mathematisches Modell, mit dem er das logistische Wachstum von Populationen beschrieb, noch ehe HAECKEL (1866) den Begriff "Oecologie" als Wissenschaftszweig einführte.

Die Gründe für das Erstellen ökologischer Modelle sind vielfältig. Man kann sie grob in drei Gruppen einteilen:

I. Versuche, prinzipielle Gesetzmäßigkeiten eines Systems exakt zu formulieren. Solche Modelle beschreiben zwar kein bestimmtes System genau, demonstrieren jedoch allgemeine Eigenschaften wie Stabilität, Rückkopplung und Interaktionen.

II. Modellsysteme werden anstelle von realen Systemen untersucht. Diesen Ansatz verfolgt man dann, wenn natürliche Systeme zu komplex sind, die gewünschten Manipulationen aus zeitlichen, technischen oder ethischen Gründen am realen System nicht durchgeführt werden können oder weil beispielsweise zu Unterrichtszwecken die Untersuchung natürlicher Systeme zu aufwendig wäre. Schließlich können Meßmethoden an Modellsystemen fehlerfrei und reproduzierbar getestet werden, während Beobachtungen an natürlichen Systemen zumindest mit einem Stichprobenfehler behaftet sind.

III. Modelle werden als Synthese einer Untersuchung konstruiert. Sie dienen dann als Hilfe bei der Verifizierung von Schlußfolgerungen, die aus den Untersuchungsergebnissen gewonnen wurden.

Entsprechend den Gründen für die Erstellung von Modellen gibt es die verschiedensten Techniken der Modellierung. Aus dem Bedürfnis einer formalen Beschreibung eines Funktionsprinzips entstanden als erstes, durch Ausweitung des Verhulst'schen Ansatzes auf Mehrartensysteme, mathematisch-analytische Modelle in Form von Differentialgleichungssystemen zur Beschreibung von Räuber-Beute-Beziehungen und Konkurrenz (LOTKA 1925; VOLTERRA 1926). Seitdem hat die Populationsökologie ein zunehmendes Interesse bei Mathematikern und mathematisch orientierten Biologen gefunden (MAY 1974, 1976; ROUGHGARDEN 1979). Reine mathematisch-analytische Modelle zeichnen sich häufig entweder durch ein Übermaß an Vereinfachungen aus, was sie unrealistisch werden läßt, oder sie sind selbst für versierte Mathematiker nur schwer oder gar nicht durchschaubar. Dies hat zu zunehmender Kritik der überwiegend biologisch ausgebildeten Ökologen geführt.

An den folgenden praktischen Beispielen sollen Alternativen zu analytischen Lösungen von Differentialgleichungsmodellen und andere Modellsätze demonstriert werden, die auch für weniger geübte Anwender geeignet sind.

2. Simulation von Differentialgleichungssystemen

Betrachten wir zunächst den einfachsten Fall des exponentiellen Wachstums einer Population. Es kann mit

$$\frac{dN}{dt} = rN \qquad [1]$$

beschrieben werden. Dabei bedeuten N = Anzahl der Individuen in einer Population und r = spezifische Wachstumsrate der Population. Die Populationsgröße N_t zum Zeitpunkt t kann man, ausgehend von einem bestimmten Zeitpunkt t_o und einer Anfangsgröße N_o auf zwei grundsätzlich verschiedene Arten berechnen:

I. durch Integration von [1], wodurch man folgende Exponentialfunktion [2] erhält:

$$N_t = N_o \cdot e^{rt} \qquad [2]$$

II. durch 'Simulation' der Integration (numerische Integration), d.h. mehrmalige Wiederholung der Rechenvorschrift:

$$N_{o+\Delta t} = N_o + N_o \cdot r \cdot \Delta t = N_o + \Delta N \qquad [3]$$

Solange Δt sehr klein ist, liefern beide Verfahren praktisch das gleiche Ergebnis (Abb. 1).

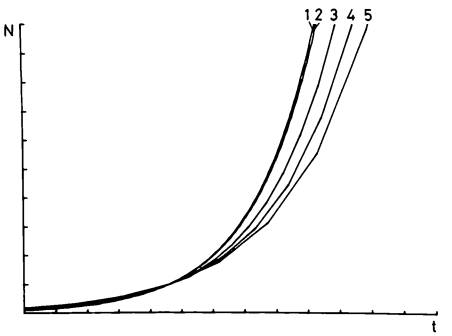


Abb. 1: Vergleich einer Exponentialfunktion $N_t = N_o \cdot e^{rt}$ (Kurve 1) mit Simulationen in Schrittweiten von 0.5 bis 2.5 Zeiteinheiten (Kurven 1 bis 5).
Bereits eine relativ große Schrittweite liefert eine recht gute Annäherung.

Beide Verfahren lassen sich auch auf Mehrartensysteme anwenden. Es zeigt sich jedoch bald (Tab. 1), daß der analytische Weg zunehmend schwieriger bis unmöglich wird, während numerische ('Simulations-') Lösungen praktisch immer anwendbar bleiben. Für den praktischen Einsatz eignen sich deshalb numerische Lösungsansätze wesentlich besser als analytische. Dies gilt vor allem auch in populationsökologischen Praktika, bei denen die Mehrzahl der Teilnehmer mit einer analytischen Behandlung der Gleichungssysteme weit überfordert wäre. Der zunehmende Einsatz von Rechenhilfsmitteln in Form von Tischrechnern, Klein- und Großrechenanlagen macht es dagegen leicht, selbst kompliziertes Systeme zu bearbeiten und die Auswirkung von Manipulationen bestimmter Parameter zu untersuchen.

Tab. 1: Schwierigkeitsgrad der analytischen Lösung mathematischer Modelle (nach HALL, DAY 1977).

	lineare Gleichungen			nichtlineare Gleichungen		
Gleichungstyp	eine Gleichung	mehrere Gleichungen	viele Gleichungen	eine Gleichung	mehrere Gleichungen	viele Gleichungen
algebraisch	trivial	leicht	meist unmöglich	sehr schwierig	sehr schwierig	unmöglich
gewöhnliche Differentialgleichungen	leicht	schwierig	meist unmöglich	sehr schwierig	unmöglich	unmöglich
partielle Differentialgleichungen	schwierig	meist unmöglich	unmöglich	unmöglich	unmöglich	unmöglich

Betrachten wir wieder als einfachsten Fall ein Räuber-Beute-System vom Lotka-Volterra-Typ (MAY 1976), wobei die Gleichungen [4a] und [5a] die Differentialgleichungen, sowie [4b] und [5b] die entsprechenden Differenzengleichungen darstellen:

$$\frac{dB}{dt} = b_B \cdot B - p_R \cdot B \cdot R \qquad [4a]$$

$$\Delta B = (b_B \cdot B - p_R \cdot B \cdot R) \cdot \Delta t \qquad [4b]$$

$$\frac{dR}{dt} = p_B \cdot B \cdot R - d_R \cdot R \qquad [5a]$$

$$\Delta R = (p_B \cdot B \cdot R - d_R \cdot R) \cdot \Delta t \qquad [5b]$$

Dabei bedeuten B und R die Abundanzen der Beute bzw. des Räubers, b_B die Geburtsrate der Beute und d_R die Sterberate des Räubers. p_B bzw. p_R sind die Interaktionskonstanten der numerischen Reaktion des Räubers.

In diesem einfachen Modell wird angenommen, daß die Sterberate der Beute nur durch den Räuber und die Geburtsrate des Räubers nur durch die Beute verändert wird. Wie die Programmbeispiele in Tab. 2 zeigen, läßt sich ein System so mit Hilfe eines Tischrechners oder einer anderen Rechenanlage leicht simulieren.

Tab. 2: Programmbeispiele zur numerischen Integration bei der Auswertung eines Lotka-Volterra-Systems in den Programmiersprachen BASIC und PASCAL.

BASIC

```
100 FOR T= 0 TO Z STEP 0.01
110 BT= B0 + (BB * B0 - PR * B0 * R0) * 0.01
120 RT= R0 + (PB * B0 * R0 - DR * R0) * 0.01
130 R0= RT
140 B0= BT
150 NEXT T
160 RETURN
```

Vor dem Aufruf des Unterprogramms mit GOSUB 100 müssen die Variablen Z, BB, B0, PB, DR, B0 und R0 mit den Startbedingungen besetzt werden

PASCAL

```
PROCEDURE LOTKAVOLTERRA (VAR BEUTE, RAEUBER:   REAL;
                         BB, PR, PB, DR, ZEIT: REAL);
VAR T, B, R: REAL;

BEGIN
  T:= 0;
  REPEAT
    B:= BEUTE   + (BB * BEUTE  -  PR * BEUTE * RAEUBER) * 0.01;
    R:= RAEUBER + (PB * BEUTE * RAEUBER - DR * RAEUBER) * 0.01;
    BEUTE:=   B;
    RAEUBER:= R;
    T:= T + 0.01;
  UNTIL T = ZEIT;
END;
```

Der Aufruf der Prozedur erfolgt mit:

```
LOTKAVOLTERRA (BEUTE, RAEUBER, BB, PR, PB, DR, ZEIT);
```

wobei die Variablen die entsprechenden Startwerte enthalten müssen.

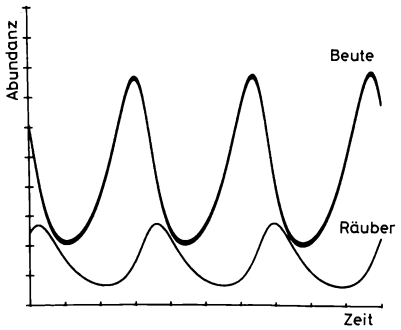


Abb. 2: Zeitlicher Verlauf der Simulationen eines Räuber-Beute-Systems nach Lotka und Volterra.

Den zeitlichen Verlauf der Abundanzen von Räuber und Beute bei solch einer Simulation zeigt die Abb. 2. Das System zeigt ungedämpfte Oszillationen mit konstanter Periodendauer. Deutlicher zeigt dies eine Darstellungsform, bei der die Abundanzen von Räuber und Beute gegeneinander aufgetragen sind (Abb. 3): Für jede Startbedingung erhält man eine geschlossene Kurve; für jeden Punkt ist genau vorhersagbar, in welche Richtung und mit welcher Geschwindigkeit sich das System entwickelt. Die Nullwachstumsisoklinen für Räuber und Beute (Linien, die Punkte im Koordinatensystem verbinden, für die das Wachstum des Räubers in Abhängigkeit der Abundanz der Beute bzw. das Wachstum der Beute in Abhängigkeit des Räubers gleich Null ist) sind Geraden und stehen senkrecht aufeinander.

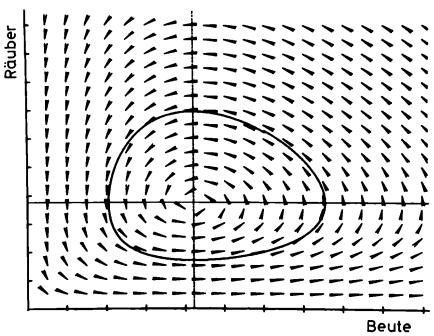


Abb. 3: Gleiche Simulation wie in Abb. 2, jedoch Auftragung der Abundanzen der beiden Systempartner gegeneinander.
Die Pfeile geben die Richtung an, in die sich das System bei einer gegebenen Zusammensetzung entwickelt. Die durchgezogene Linie ist die Nullwachstumsisokline für die Beute, die gestrichelte Linie für den Räuber.

Wenngleich dieses System das wichtige Prinzip der wechselseitigen Abhängigkeit demonstriert, so ist es doch sicher zu einfach. Das System kann jedoch in einfacher Weise verbessert und erweitert werden. Wichtige Kriterien, die ohne Schwierigkeiten eingefügt werden können, sind minimale und maximale Dichten für Räuber und Beute. Bei der Annäherung an das Maximum und Minimum werden die Geburtsraten durch einen Korrekturfaktor verringert. Die Differenzengleichungen erhalten dadurch folgende Form:

$$\Delta B = (b_B \cdot B \cdot (1 - \frac{B}{K_B}) \ (1 - \frac{M_B}{B}) - p_R \cdot B \cdot R) \cdot \Delta t \qquad [6]$$

$$\Delta R = (p_B \cdot B \cdot R \ (1 - \frac{R}{K_R}) \ (1 - \frac{M_R}{R}) - d_R \cdot R) \cdot \Delta t \qquad [7]$$

Die Bezeichnung der Parameter ist die gleiche wie in [4] und [5], M_B und M_R sind Minimalwerte, K_B und K_R die Kapazitätsgrenzen (Maximalwerte).

An der letzten Variante lassen sich die stabilisierende Wirkung von Kapazitätsgrenzen (z.B. Verfügbarkeit von Nahrung oder Revierbildung) und die destabilisierende Wirkung von Minimaldichten (Wirkungen von Sozialstrukturen und Bisexualität) sowie Zeitverzögerungen demonstrieren. In den Abb. 4, 5, 6 und 7 sind Simulationen dieses Modells mit verschiedenen Varianten dargestellt. Bei Modellen dieses Typs sind die Nullwachstumsisoklinen gekrümmt. Gibt es zwar eine Obergrenze, aber keine Minimalgröße der Population, so wird das System, wenn man von der Wirkung von Zeitverzögerungen absieht, grundsätzlich stabil (Abb. 4). Bei Systemen mit Ober- und Untergrenze bestimmen die Randbedingungen, ob das System stabil (Abb. 5) oder labil (Abb. 6) ist, oder ob die Startwerte von Räuber und Beute den Ausgang bestimmen (Abb. 7).

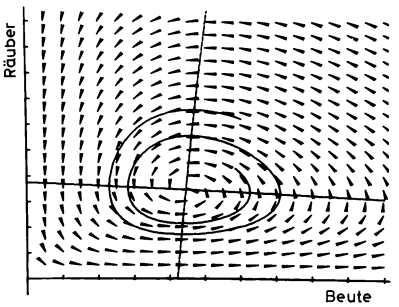


Abb. 4: Simulation eines Räuber-Beute-Systems mit Obergrenzen für Räuber und Beute.
Das System ist stabil. Es nähert sich einem Gleichgewichtspunkt (Schnittpunkt der Nullwachstumsisoklinen).

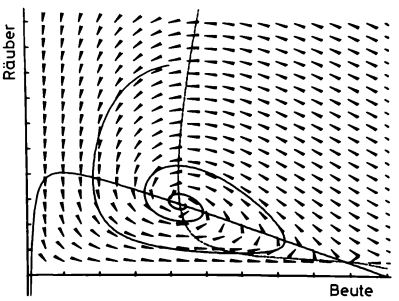


Abb. 5: Simulation eines Räuber-Beute-Systems mit Ober- und Untergrenzen.
Bei den gewählten Randbedingungen ist das System stark gedämpft und nähert sich einem stabilen Gleichgewichtspunkt. Ein zweiter (labiler) Gleichgewichtspunkt liegt beim zweiten Schnittpunkt der Nullwachstumsisoklinen.

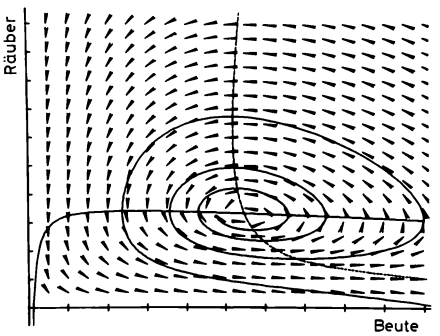


Abb. 6: Simulation eines Räuber-Beute-Systems mit Ober- und Untergrenzen.
Bei den gewählten Randbedingungen ist das System instabil.

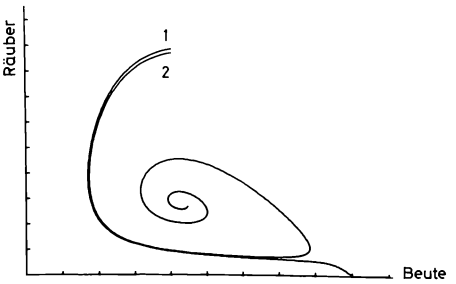


Abb. 7: Simulation eines Räuber-Beute-Systems mit Ober- und Untergrenzen.
Bei den gewählten Randbedingungen hängt der Ausgang der Simulation von den Startzahlen für Räuber und Beute ab. Die Grenzen zwischen Aussterben des Räubers (Kurve 1) und stabiler Koexistenz (Kurve 2) sind festgelegt.

Bei dieser Form der deterministischen Modellsimulation zeigt sich jedoch auch ihre Schwäche: Durch die Wahl der Startbedingungen ist der Ausgang des 'Computerexperiments' vorherbestimmt. Zu jeder Ausgangssituation gibt es genau einen Endzustand, wobei die Grenze zwischen stabil und labil exakt festgelegt ist (Abb. 7). Dies gilt für alle Formen deterministischer Modelle. Es ist jedoch bekannt, daß in natürlichen Systemen der K-Wert, falls er wirklich bestimmt werden kann, keineswegs eine Konstante ist, sondern regional, jahreszeitlich oder auch zufällig variiert. Das gleiche gilt für alle anderen Parameter in obigem Modell.

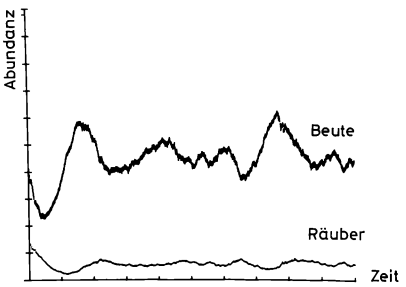


Abb. 8: Zeitlicher Verlauf eines Räuber-Beute-Systems mit stochastischen Einflüssen.

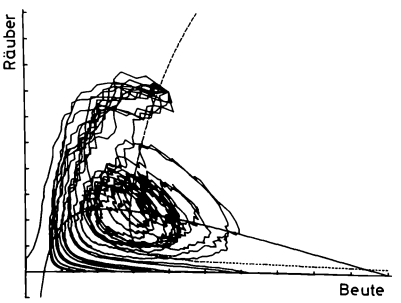


Abb. 9: Mehrere Simulationsläufe eines stochastischen Räuber-Beute-Systems mit jeweils gleichen Startbedingungen.
Es sind alle möglichen Zustände zu finden:
a) der Räuber stirbt aus, die Beute überlebt,
b) die Beute stirbt zuerst aus, anschließend der Räuber,
c) Koexistenz zwischen Räuber und Beute, die jedoch nach langer Zeit zu den Ergebnissen a oder b führen kann.

Wie WISSEL (1984) zeigen konnte, entstehen dadurch vollkommen neue, mit deterministischen Modellen nicht erklärbare Systemeigenschaften. Stochastische Modelle sind allerdings analytisch nur mit großem Aufwand zu behandeln (BARTLETT 1960). Rechenanlagen erlauben jedoch die Simulation dank der zur Verfügung stehenden Zufallszahlengeneratoren mit einfachen Mitteln: Die gewünschten Parameter werden durch Zufallsfunktionen mit wählbarer Verteilungsform ersetzt. Abb. 8 zeigt den zeitlichen Verlauf der Simulation eines Differentialgleichungsmodells mit stochastischen Einflüssen. Es wird deutlich, daß zwar Zyklen erkennbar sind, diese aber weder eine konstante Amplitude noch Frenquenz aufweisen. In Abb. 9 sind mehrere Simulationsläufe mit gleichen Rand- und Startbedingungen aufgetragen. Es ist erkennbar, daß jede Simulation anders verläuft. An einem derartigen Modell können die wichtigsten Prinzipien von stochastischen Systemen untersucht werden:

I. Der Ausgang einer Simulation ist nur bedingt vorhersagbar.
II. Stabile Modelle neigen dazu, instabil zu werden.
III. Gedämpfte Systeme werden ungedämpft und können einen Limit-Cycle vortäuschen.

Eine statische Betrachtung dieser Modelle hat jedoch nur einen begrenzten Wert. Wie natürliche Systeme haben auch Modelle eine ausgeprägte zeitlichen Dynamik mit Phasen relativ gleichbleibender Abundanzen und solchen schneller Änderungen. Das unmittelbare Beobachten des Simulationsablaufs bringt deshalb nicht nur für Anfänger auf dem Gebiet der Populationsökologie wichtige Erkenntnisse. Es ist daher wesentlich, daß besonders bei ökologischen Praktika die Möglichkeit einer 'Realtime-Grafik' gegeben ist. Dies ist heute schon relativ preiswert mit grafischen Tischrechnern möglich.

3. Diskrete Mehrstadienmodelle

Obwohl Simulationen von Differentialgleichungssystemen eine didaktisch eindrucksvolle, praktikable und weit verbreitete Methode des Modellbaus darstellen, kranken diese Modelle an wichtigen Punkten: I. wird vorausgesetzt, daß die Altersstruktur der Population konstant bleibt, II. sind die notwendigen Parameter nur schwer schätzbar, so daß sich eine exakte Lösung erübrigt.

Anwendungsfälle, bei denen eine differenzierte Betrachtung notwendig ist, finden sich immer dort, wo eine größen- oder stadienspezifische Mortalität oder ein Fortpflanzungserfolg eine Rolle spielen oder wo Antworten auf ein ganz konkretes Problem gesucht werden. Ein Beispiel dafür ist das Problem der Koexistenz mehrerer Daphnienarten im Seeoner Klostersee (SEITZ 1980a): Zwei Daphnienarten unterscheiden sich in der Größe und der Anzahl der von ihnen produzierten Eier. Die größere ist deshalb der kleineren in bezug auf die Nachkommenproduktion potentiell überlegen. Beide Arten sind größenabhängig in einem thermisch geschichteten See verteilt. Aus Freilandbefunden wurde geschlossen, daß die Koexistenz auf ein Zusammenspiel von unterschiedlicher Vertikalverteilung im thermischen Gradienten des Sees und selektivem Fischfraß zurückzuführen ist. Es soll geklärt werden, ob allein durch unterschiedliche Vertikalverteilung die sommerliche Dominanz der kleineren Art erklärt werden kann. Ein Modell mit Hilfe von Differentialgleichungen wäre wegen der Vielzahl der gleichzeitig zu behandelnden Altersstadien sehr aufwendig. Eine Lösung bietet sich in einem diskreten, stadienspezifischen Modell an (SEITZ 1979a).

Es wird angenommen, daß jede Art eine bestimmte Anzahl (n) Stadien durchläuft. Die ersten vier Altersstadien sind Juvenilstadien, vom fünften Stadium an können von jedem Tier eine Anzahl (E) Eier produziert werden. Abhängig von der Temperatur im See gehen die Individuen eines Stadiums mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit (p) innerhalb eines Tages in das nächste Stadium über oder sterben mit einer Wahrscheinlichkeit von m. Beim Übergang in ein anderes Stadium wird eine der Eizahl entsprechende Anzahl von Jungen geboren. Für jedes der n Stadien erhält man dadurch eine Gleichung mit n Termen, die angibt, wie groß die Anzahl der Individuen in diesem Stadium nach einem Tag ist, wenn die Altersstruktur, die Eizahlen und die entsprechenden Übergangs- und Sterbewahrscheinlichkeiten bekannt sind (Tab. 3a).

Diese Gleichungen können durch Matrizenoperationen bearbeitet werden, wobei eine sehr einfache Rechenvorschrift entsteht (Tab. 3b). Die Ausführung dieser Rechenvorschrift mit Hilfe eines Tischrechners oder einer größeren Rechenanlage ist sehr einfach: Nach dem Erstellen der Transformationsmatrix und des Vektors für die Altersstruktur kann die Abarbeitung mit einer einzigen Programmanweisung erfolgen, da die meisten Rechner entweder die Matrixmultiplikation schon im Sprachumfang enthalten oder in einer Unterprogrammbibliothek verfügbar haben (Tab. 3c).

Tab. 3: Entwicklung eines diskreten, stadienspezifischen Modells für Populationen mit überlappenden Generationen.

$N_{n,T}$ = Anzahl der Tiere im Stadium n zum Zeitpunkt T

$E_{n,T}$ = Anzahl der Eier pro Tier im Stadium n zum Zeitpunkt T

$p_{n,T}$ = Wahrscheinlichkeit, daß ein Tier im Intervall T, T+1 vom Stadium n in das Stadium n+1 übergeht

$m_{n,T}$ = Wahrscheinlichkeit, daß ein Tier des Stadiums n innerhalb des Intervalls T, T+1 stirbt.

a) Für jedes Stadium wird eine Gleichung aufgestellt, die beschreibt, welchen Anteil jedes Stadium an der Anzahl der Tiere nach einer Zeiteinheit beiträgt.

b) Die Parameter $F_{n,n}$ und die Anzahl der Individuen in den Altersstadien $N_{n,T}$ werden in Matrizenform angeordnet.

c) Die Matrizenoperationen werden mit einer einzigen Anweisung durch einen Tischrechner ausgeführt.

a)

$$N_{1,T+1} = \underbrace{N_{1,T} \cdot (E_{1,T} \cdot p_{1,T} + 1 - p_{1,T}) \cdot (1-m_{1,T})}_{F_{1,1}} + \underbrace{N_{2,T} \cdot (E_{2,T} \cdot p_{2,T}) \cdot (1-m_{2,T})}_{F_{1,2}} + \ldots\ldots\ldots + \underbrace{N_{n,T} \cdot (E_{n,T} \cdot p_{n,T}) \cdot (1-m_{n,T})}_{F_{1,n}}$$

$$N_{2,T+1} = \underbrace{N_{1,T}\, p_{1,T} \cdot (1-m_{1,T})}_{F_{2,1}} + \underbrace{N_{2,T} \cdot (1-p_{2,T}) \cdot (1-m_{2,T})}_{F_{2,2}}$$

$$N_{n,T+1} = \underbrace{N_{n-1,T} \cdot p_{n-1,T} \cdot (1-m_{n-1,T})}_{F_{n,n-1}} + \underbrace{N_{n,T} \cdot (1-p_{n,T}) \cdot (1-m_{n,T})}_{F_{n,n}}$$

b)

$$\begin{pmatrix} F_{1,1} & F_{1,2} & F_{1,3} & F_{1,4} & \cdots\cdots & F_{1,n} \\ F_{2,1} & F_{2,2} & 0 & 0 & \cdots\cdots & 0 \\ 0 & F_{3,2} & F_{3,3} & 0 & \cdots\cdots & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdots\cdots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdots\cdots & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & \ldots\ldots & F_{n,n-1} & F_{n,n} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} N_{1,T} \\ N_{2,T} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_{n,T} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} N_{1,T+1} \\ N_{2,T+1} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_{n,T+1} \end{pmatrix}$$

$$F \cdot N_T = N_{T+1}$$

c)

BASIC-Anweisung: 200 N1 = F MPY N

Die Ergebnisse zeigen, daß während der Homothermiephasen im Frühjahr und Herbst erwartungsgemäß die größere Art infolge der höheren Eirate eine höhere Geburtsrate aufweist (Abb. 10a). Während der Stratifikationsphase im Sommer besitzt jedoch die kleinere Art trotz geringerer Eirate eine höhere Geburtsrate als die große (Abb. 10b).

Es läßt sich mit diesem Modell auch zeigen, daß die Altersstruktur im stationären Zustand der Population unabhängig von der Entwicklungsgeschwindigkeit ist. Auch Einflüsse der Entwicklungsgeschwindigkeit auf die Dynamik der Altersstruktur lassen sich mit diesem Modell untersuchen. Es kann damit demonstriert werden, daß bei tiefen Temperaturen und entsprechend langer Entwicklungsdauer ein Ausgleich von Störungen der Altersstruktur wesentlich länger dauert als bei höheren Temperaturen (Abb. 11). Dies läßt sich auch auf andere Arten mit unterschiedlicher Generationsdauer übertragen. Modelle dieser Art, die einen ausgiebigen Gebrauch von Matrizenoperationen machen, wurden von LESLIE (1948) vorgeschlagen. Ich

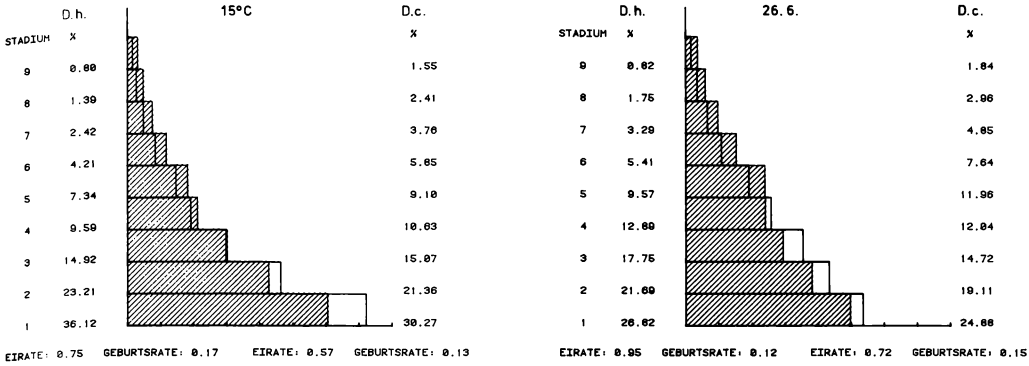


Abb. 10: Stabile Altersstrukturen in einem stadienspezifischen, diskreten Modell.

a) Bei homothermen Bedingungen von 15 °C besitzt die größere Art *Daphnia hyalina* (D.h.) eine höhere Eirate und höhere Geburtsrate als die kleinere Art *Daphnia cucullata* (D.c.).

b) Bei Bedingungen mit warmem Epi- und kaltem Hypolimnion (Beispiel vom 26.6.1973) besitzt D.c. trotz geringerer Eirate eine höhere Geburtsrate als D.h.

Die schraffierten Säulen zeigen jeweils die Altersstruktur von D.c.

möchte sie deshalb als 'Leslie-Typ' bezeichnen. Sie sind wesentlich realistischer als die vom 'Lotka-Volterra-Typ' und eignen sich besonders für Probleme, bei denen die Altersstruktur eine entscheidende Rolle spielt. Durch die Ausweitung auf Mehrartsysteme und die Einführung stochastischer Elemente wird jedoch auch hier die Behandlung selbst auf komfortablen Rechenanlagen unhandlich und unübersichtlich.

4. Diskrete stochastische Simulation durch Beschreibung in SIMULA

Die angesprochenen Probleme umgehen Modelle, die die Eigenschaften der einzelnen Komponenten eines Systems - die Individuen, aus denen die Populationen bestehen - und ihre Interaktionen untereinander und mit ihrer Umwelt beschreiben. Solche Modelle wurden von KAISER (1975, 1976, 1979) vorgeschlagen. Anwendungen derartiger Modelle seien im folgenden an zwei Beispielen gezeigt:

In der Limnologie werden Geburts- und Sterberaten von Populationen aus Stichproben der Abundanzen der Tiere und der Eier sowie der Entwicklungsdauer geschätzt. Je nach den Annahmen, die man über die Form der Altersstruktur der Eier macht, kommt man zu unterschiedlichen Formeln für die Schätzungen (EDMONDSON 1960, 1968, 1974; CASWELL 1972; PALOHEIMO 1974; SEITZ 1979b). An einer natürlichen Population kann die Frage, welche der Methoden die besseren Ergebnisse liefert, nicht geklärt werden, da man dann die Methoden an sich selbst testen würde. Ein mathematisches Populationsmodell ist für den Test unbrauchbar, da durch die Annahmen für das Modell bereits festgelegt ist, welche Methode die adäquate ist.

Ein Lösungsweg (SEITZ 1979b) ist die diskrete stochastische Simulation von Populationen durch Beschreibung der Eigenschaften der Individuen und deren Interaktionen. Ein solches Modell verhält sich weitgehend wie eine natürliche Population, man kann jedoch daran Messungen ohne Stichprobenfehler machen, d.h. man kann Eigenschaften direkt messen. Realisiert wurde das Modell durch Beschreibung in der algorithmischen (Programmier-) Sprache SIMULA (DAHL et al. 1968), die sich wegen der Möglichkeiten der Listenverarbeitung und Steuerung zeitlich parallel ablaufender Prozesse vorzüglich dafür eignet (NYGAARD 1970; BIRTWISTLE et al. 1973).

Ein Tier der Beutepopulation, z.B. ein Wasserfloh, soll folgende Eigenschaften besitzen: Nach vier Juvenilstadien, die jeweils DJ Zeiteinheiten dauern, werden Eier produziert, deren Anzahl von Umweltparametern und dem Altersstadium abhängt. Nach einer Dauer DA häutet sich das Tier, setzt eine der Eizahl entsprechende Anzahl von Jungen frei und erreicht das nächste Altersstadium. Das Tier stirbt, wenn das maximale Stadium erreicht ist oder wenn es zuvor von einem Räuber gefressen wurde. Der Räuber in diesem System soll pro Zeiteinheit einmal eine wählbare Mortalitätsrate an der Beutepopulation hervorrufen, wobei Präferenzen für Junge oder Adulte oder keine Präferenz gewählt werden können.

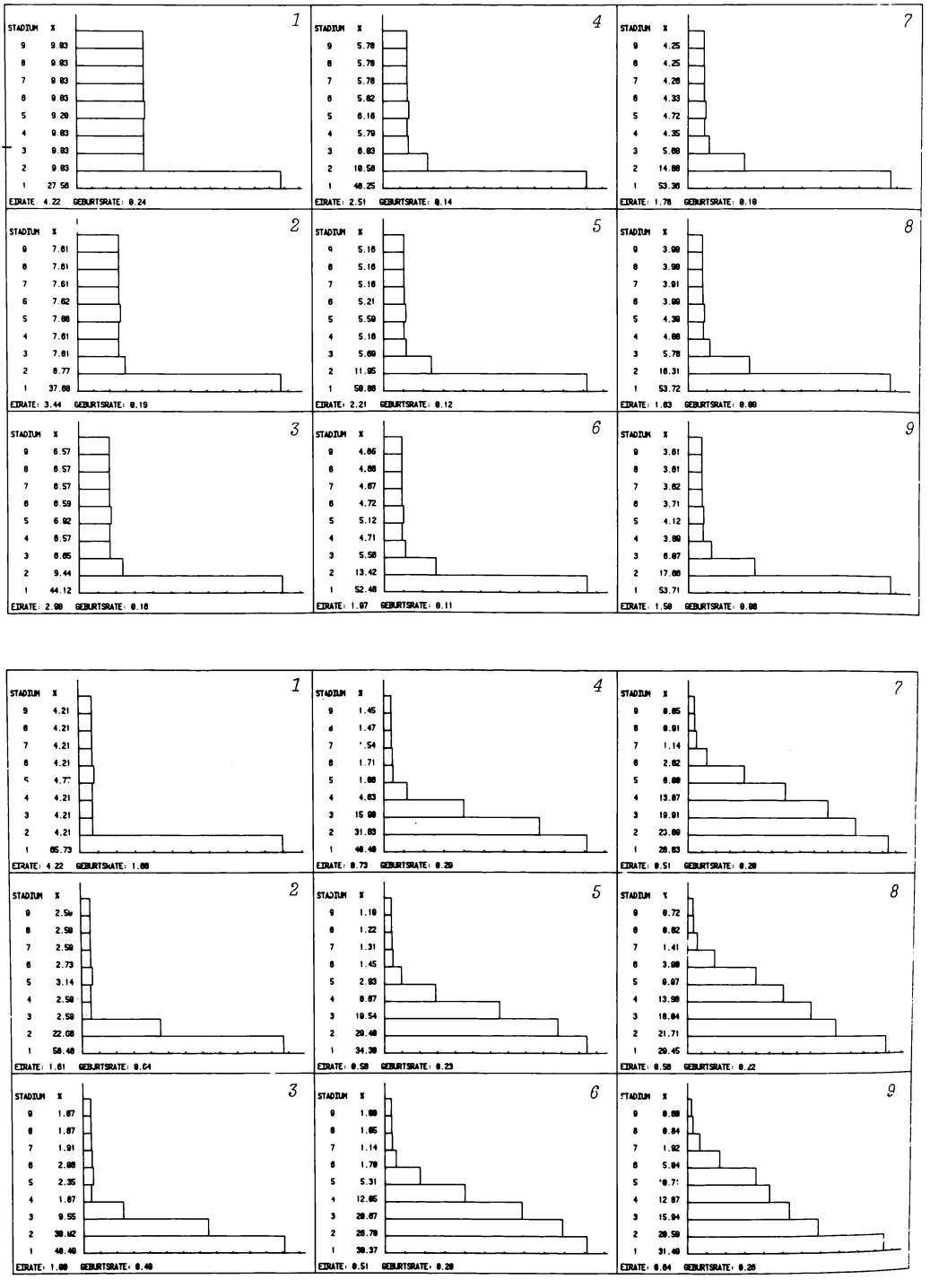


Abb. 11: Einstellung einer stabilen Altersstruktur in Abhängigkeit von Generationsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit.
a) lange Generationsdauer (80 Tage), b) kurze Generationsdauer (20 Tage).

Tab. 4: Beschreibung des Lebensablaufs einer Daphnie (Beutetier) mit Hilfe von SIMULA.

```
PROCESS CLASS BEUTETIER;
BEGIN
INTEGER STADIUM, EIZAHL, JUNGENZAHL;
BOOLEAN ADULT, LEBEND;

COMMENT STARTBEDINGUNGEN;
LEBEND:= TRUE;
ADULT := FALSE;
EIZAHL:= 0;

INTO (POPULATION);

COMMENT VIER JUVENILSTADIEN MIT JEWEILS DJ
        ZEITEINHEITEN. DJ WIRD IM RAHMEN-
        PROGRAMM FESTGELEGT;

FOR STADIUM:= 1 STEP 1 UNTIL 4 DO
BEGIN
   HOLD (DJ);
   IF NOT LEBEND THEN GOTO TOT;
END;

ADULT:= TRUE;

COMMENT JETZT FOLGEN DIE ADULTSTADIEN;
FOR STADIUM:= 5 STEP 1 UNTIL MAXSTADIUM DO
BEGIN
   EIZAHL:= STADIUM * UMWELTFAKTOR;
   HOLD (DA);
   IF NOT LEBEND THEN GOTO TOT;

   COMMENT PRODUKTION DER NACHKOMMEN;
   FOR JUNGENZAHL:= 1 STEP 1 UNTIL EIZAHL DO
   ACTIVATE NEW BEUTETIER;
END;
TOT:
OUT;
END CLASS BEUTETIER;
```

Tab. 4 zeigt einen entsprechenden Programmausschnitt. Die Eigenschaften sind recht einfach: Ein Tier befindet sich in einem bestimmten STADIUM, trägt eine gewisse EIZAHL, produziert eine bestimmte JUNGENZAHL, ist LEBEND (oder nicht) und ADULT (oder nicht). Durch die Anweisung INTO (POPULATION) wird das Tier in eine Liste mit dem Namen POPULATION eingetragen, die vom SIMULA-System verwaltet wird. Die Anweisungen HOLD(DJ) bzw. HOLD(DH) erhöhen das Alter des Tieres um das entsprechende Intervall und veranlassen das Programm, jüngere Tiere zu bearbeiten. Durch die Anweisung ACTIVATE NEW BEUTETIER (Geburt eines Tieres) wird bei jedem Aufruf eine neue Beschreibung eines Tieres in der Rechenanlage erzeugt, so daß genau so viele Beschreibungen existieren, wie Individuen in der Population enthalten sind. Die Eigenschaften des Beutetiers können durch Variation von DJ, DA, der Eizahl und der maximalen Altersstufe variiert werden.

Den Programmausschnitt für die Beschreibung des Räubers zeigt Tab. 5. Der Räuber greift auf jedes Individuum der Beutepopulation zu (FOR ... WHILE ... DO) und entscheidet sich mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit (DRAW (MORTALITAETSRATE, U)), ob ein Tier gefressen wird (TIER.LEBEND:=FALSE). Die 'gefressenen Tiere' werden daraufhin in den aktiven Zustand versetzt und verlassen das System. Der Räuber wird täglich (WHILE TRUE DO) einmal (HOLD(1)) aktiviert. Ergänzt man das Modell durch Hilfsfunktionen zum Zählen der Tiere, von Geburts- und Todesfällen, so können wir die Schätzmethoden daran testen.

Tab. 5: Beschreibung der Aktivität eines Räubers

```
PROCESS CLASS RAEUBER;
BEGIN
REF (BEUTETIER) TIER;

WHILE TRUE DO
BEGIN
   HOLD(1)
   FOR TIER:- POPULATION.FIRST, TIER.SUC
       WHILE TIER =/= NONE DO
   IF DRAW (MORTALITAETSRATE, U) THEN
   BEGIN
      TIER.LEBEND:= FALSE;
      REACTIVATE TIER AFTER CURRENT;
   END
END
END CLASS RAEUBER;
```

In Abb. 12 ist der zeitliche Abundanzverlauf von verschiedenen simulierten Populationen gezeigt. Bei der Auswertung vieler Varianten zeigte es sich, daß nur bei einem Zweistadienverfahren eine mathematisch aufwendige Methode Vorteile gegenüber den älteren Methoden bringt. Bei einem Mehrstadienmodell werden jedoch zu viele nicht zutreffende Annahmen gemacht, so daß trotz des höheren Aufwandes die Schätzgenauigkeit geringer wird (SEITZ 1979b).

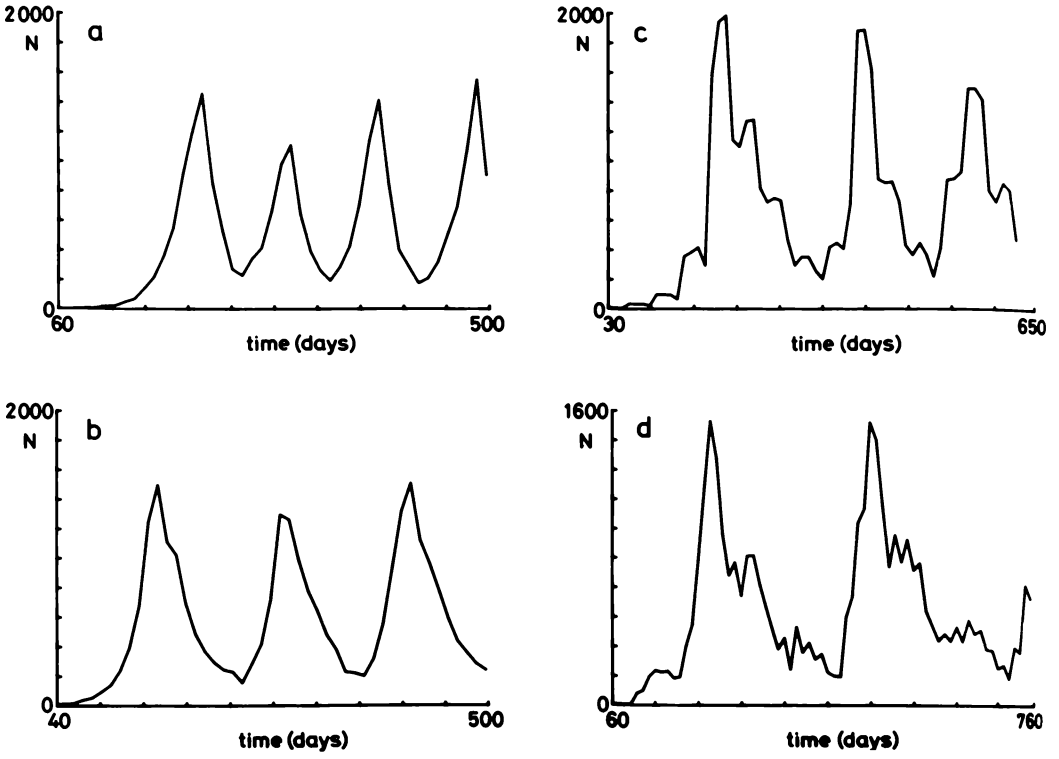


Abb. 12: Verschiedene Simulationsläufe eines diskreten, stochastischen Räuber-Beute-Systems mittels Beschreibung in SIMULA (aus SEITZ 1979b).

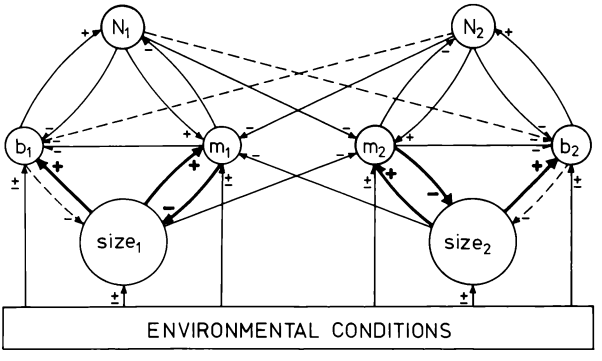


Abb. 13: Wirkungskreisläufe in einem Mehrarten-Räuber-Beute-System mit Daphnien und Fischen.
N = Abundanzen der beiden Beutearten, b = Geburtsraten, m = Sterberaten, size = Körperlänge.
+ = Erhöhung, - = Verringerung eines Parameters; dicke Linien kennzeichnen starke Wechselwirkungen.
Zur Vereinfachung sind nur die Wechselwirkungen zwischen zwei von drei Daphnienarten dargestellt (aus SEITZ 1980b).

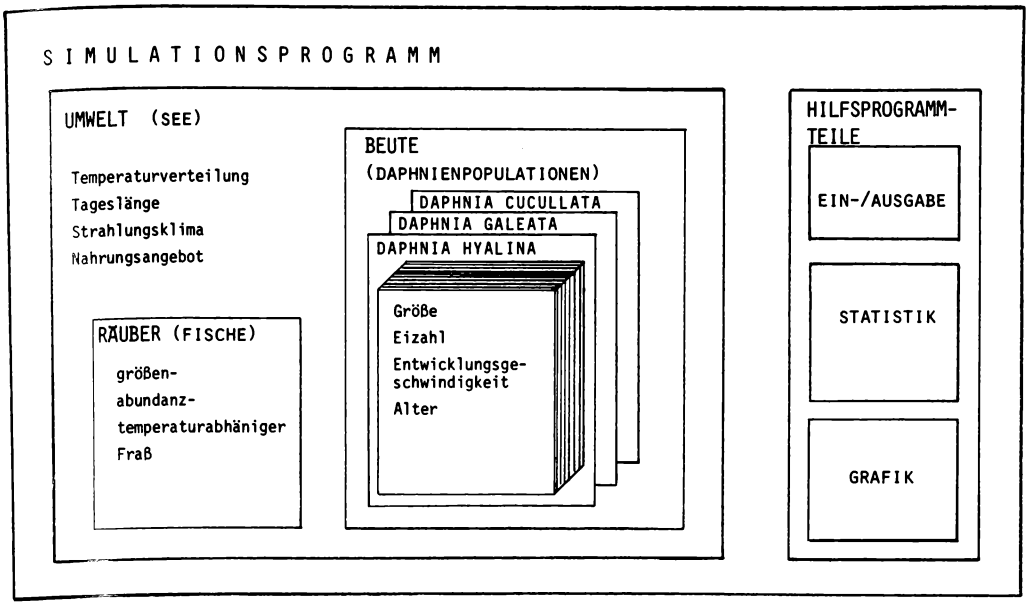


Abb. 14: Aufteilung eines SIMULA-Programms zur Simulation der Koexistenz dreier Daphnienarten in einem See unter dem Einfluß eines selektiven Räubers.
Die einzelnen Systemparameter werden durch jeweils eigenständige Programmteile beschrieben, die untereinander Informationen austauschen können und zu logischen Gruppen geordnet sind.

Wegen ihrer Realitätsnähe und der Möglichkeit, benötigte Parameter direkt zu messen, eignen sich Computer-Simulationsmodelle mit Hilfe der Beschreibung durch SIMULA auch dazu, Schlußfolgerungen, die aus Labor- oder Freilanduntersuchungen gewonnen wurden, auf ihre Stichhaltigkeit zu überprüfen. Dies soll an dem bereits erwähnten Beispiel der koexistierenden Daphnien im Seeoner Klostersee gezeigt werden. An Hand einer Freilandanalyse wurde das in Abb. 13 für zwei Arten gezeigte System entworfen. Für die Simulation wurde das System in mehrere Kompartimente gegliedert und nach dem oben gezeigten Verfahren beschrieben. Abb. 14 zeigt ein Schema des Gesamtprogramms. Es besteht aus zwei großen Gruppen, dem Simulationsteil und dem Überwachungsteil. Im Überwachungsteil werden die Parametereingaben und die statistische Bearbeitung der Ausgaben durchgeführt sowie die Ergebnisse übersichtlich aufbereitet. Der Simulationsteil besteht aus den großen Kompartimenten 'Umwelt', 'Räuber' und 'Beute', wobei die Beute wiederum in Einzelpopulationen und diese in Individuen gegliedert sind. Die Umwelt ('See') ändert sich täglich entsprechend einem Datensatz, der im Freiland gemessen wurde, oder an Hand hypothetischer Daten. Die Räuber fressen täglich und bevorzugen dabei Beutetiere, die überdurchschnittlich häufig sind (BOHL 1979; SEITZ 1980b). Die Daphnien wachsen abhängig von Alter und Temperatur. Die Temperatur wird aus der tagesperiodischen Vertikalwanderung - eine Funktion der Tageslänge - und dem Temperaturprofil des Sees ermittelt. Die Eizahl ist eine Funktion der Körpergröße der Daphnien und des Nahrungsangebots. Die Eigenschaften des Modells wurden durch Freiland- und Laborbeobachtungen gewonnen: Vertikalverteilung der Temperatur u. dgl. des Sees, selektiver Fraß und Dispersionsdynamik des Räubers.

Die Ergebnisse der Simulation zeigt Abb. 15. Danach beschreiben die Daten das System in wesentlichen Punkten gut, z.B. in bezug auf die jahreszeitliche Änderung der Geburts- und Sterberaten und der relativen Abundanzen, ebenso den prinzipiellen Verlauf der Körpergröße und der Eirate. Es zeigt sich jedoch auch, daß das Modell in der zweiten Jahreshälfte den absoluten Abundanzverlauf falsch wiedergibt. Erklärt werden könnte diese Diskrepanz zwischen Modell und Realität durch evolutive Anpassung der Daphnien an die Situation einer kontinuierlich hohen Mortalität von 30-40% pro Tag im Sommer. Da bisher keine Daten darüber vorliegen, konnte diese Anpassung noch nicht in dem Modell berücksichtigt werden.

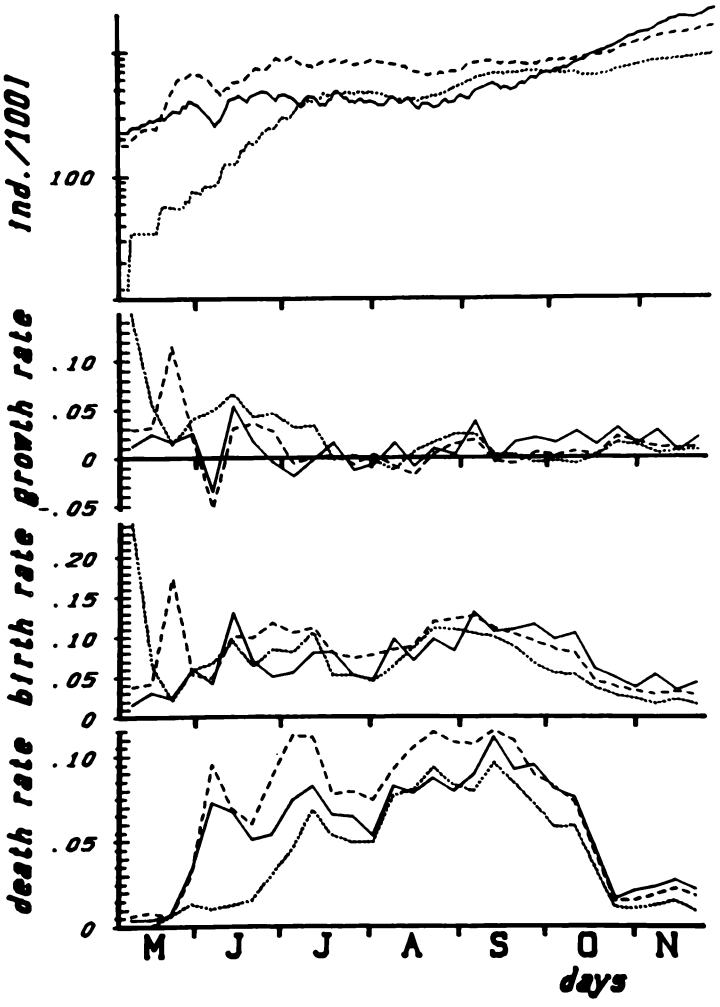


Abb. 15: Ergebnisse eines Simulationslaufes des Daphnien-Fisch-Modells. Die Individuendichten sind logarithmisch aufgetragen. Die durchgezogenen Linien gelten für *D. hyalina*, die gestrichelten für *D. galeata* und die gepunktete für *D. cucullata*.

Doch auch im jetzigen Zustand sind die Simulationen sehr aufschlußreich. So zeigt es sich, daß in der Tat die Körpergröße der Tiere einen Schlüsselfaktor des Systems darstellt: Zum einen bestimmt sie die Eizahl und (über die Vertikalverteilung) die Entwicklungsgeschwindigkeit und damit die Geburtenrate. Andererseits besitzt sie einen Einfluß auf die Mortalität. Durch geringe Änderungen der Funktionen, die die Größe und die Eizahl pro Tier beeinflussen, kann das Ergebnis einer Simulation in weiten Grenzen variiert werden, während Manipulationen bei der Sterberate vergleichsweise geringe Wirkungen zeigen (SEITZ in Vorb.). Ein wichtiger Parameter ist die Dynamik der Altersstruktur (Abb. 16). Sie kann im Freiland oft nur schwer oder gar nicht untersucht werden. Die Simulationen zeigen eindrucksvoll, daß die in Differentialgleichungsmodellen gemachte Annahme der Konstanz der Populationseigenschaften eine grobe Vereinfachung darstellt.

5. Schlußfolgerungen

An Hand der aufgeführten Beispiele wurde demonstriert, daß Simulationsmodelle vielgestaltige, sehr variable und effiziente Werkzeuge bei der Behandlung populationsökologischer Fragestellungen darstellen. Es muß jedoch betont werden, daß

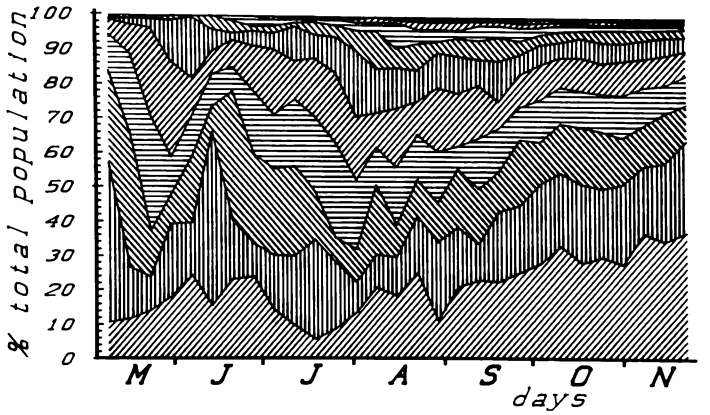


Abb. 16: Änderungen der Altersstruktur einer simulierten Daphnienpopulation im Laufe eines Sommers.

es notwendig ist, für jeden angestrebten Zweck die adäquate Form eines Simulationsmodells zu wählen. Dann kann vermieden werden, daß die Modelle zu kompliziert werden. Wichtigste Gesichtspunkte bei der Auswahl sind die Fragen, welche Voraussetzungen notwendig sind, welche Annahmen über ein bestimmtes System gemacht werden können und ob ein ganz konkretes System sehr genau oder ob ein allgemeingültiges Prizip untersucht werden soll.

Bei vielen Insektenpopulationen beispielsweise ist die Anwendung von Differentialgleichungsmodellen wegen der fehlenden Überlappung der Generationen unsinnig. Genauso sinnlos wäre es jedoch auch, das Prinzip der Rückkopplung bei der Regulation der Populationsdichte an Hand eines SIMULA-Modelles in einem Praktikum demonstrieren zu wollen. Der Vorteil von Simulationsmodellen gegenüber analytischen Ansätzen liegt in der leichten Variierbarkeit, ohne daß man dabei um der Lösbarkeit willen einschränkende Annahmen einführen muß. Diskrete Modelle mit Hilfe von SIMULA setzen der Realitätsnähe keinerlei Schranken (abgesehen von Rechengeschwindigkeit und Speichergröße der Rechenanlage), jedoch stellen sie hohe Ansprüche an die Zahl und Güte der zu verwendenden Parameter. Ein besonderer Vorteil ist die Möglichkeit, Evolutionsvorgänge in populationsdynamische Betrachtungen mit einzubeziehen. Dies kann man dadurch erreichen, daß neben autökologischen Parametern auch deren genetischer Hintergrund in Form des Genotyps mit in das Modell integriert wird. Dadurch kann sich eine simulierte Population nicht nur durch Änderungen der Altersstruktur, sondern auch durch Mutation und Selektion in ihrer Reaktionsnorm gegenüber Umwelteinflüssen, Konkurrenz und Räuber-Beute-Interaktionen ändern. Diese Integration zwischen Populationsdynamik und Populationsgenetik öffnet für die Zukunft vielversprechende Möglichkeiten.

Literatur

BARTLETT M.S., 1960: Stochastic population models in ecology and epidemiology. London (Clowes): 87 pp.

BIRTWISTLE G.M., DAHL O.-J., MYHRHAUG B., NYGAARD K., 1973: Simula begin. Lund (Studentlitteratur): 391 pp.

BOHL E., 1974: Untersuchungen über die Mortalität der sympatrischen Daphnienarten D. hyalina und D. cucullata (Crustacea, Cladocera) durch Fischfraß unter besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität. Diplomarb. (Zoologie) Univ. München.

BOHL E., 1979: Mechanismen der Nahrungsselektivität planktivorer Cypriniden. Diss. (Zoologie) Univ. München.

CASWELL H., 1972: On instantaneous and finite birth rates. Limnol. Oceanography 17: 787-791.

DAHL O.-J., MYHRHAUG B., NYGAARD K., 1968: Simula. Common base language. Oslo (Norwegian Computing Centre): 145 pp.

EDMONDSON W.T., 1960: Reproductive rates of rotifers in natural populations. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 12: 21-77.

EDMONDSON W.T., 1968: A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. Oecologia 1: 1-37.

EDMONDSON W.T., 1974: Secondary production. Mitt. Int. Ver. Limnol. 20: 229-272.

HAECKEL E., 1866: Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.

HALBACH U., 1974: Modelle in der Biologie. Naturw. Rundsch. 27: 3-15.

HALBACH U., JACOBS J. (Ed.), 1979: Population ecology. Fortschr. Zool. 25 [Stuttgart/New York (Fischer)]: 409 S.

HALL C.A.S., DAY J.W. (Ed.), 1977: Ecosystem modelling in theory and practice: an introduction with case histories. New York (Wiley): 684 pp.

KAISER H., 1975: Populationsdynamik und Eigenschaften einzelner Individuen. Verh. Ges. Ökol. (Erlangen 1974): 25-38.

KAISER H., 1976: Quantitative description and simulation of stochastic behaviour in dragonflies (Aeschna cyanea, Odonata). Acta Biotheor. 25: 163-210.

KAISER H., 1979: The dynamics of populations as result of the properties of individual animals. Fortschr. Zool. 25: 109-136.

LESLIE P.H., 1948: Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrika 35: 213-245.

LOTKA A.J., 1925: Elements of physical biology. Baltimore (Williams and Wilkins).

MAY R.M., 1974: Stability and complexity in model ecosystems. 2. ed. Monogr. Population biology 6 [Princeton, N.Y. (Princeton Univ. Press)]: 265 S.

MAY R.M. (Ed.), 1976: Theoretical ecology. Oxford (Blackwell): 317 pp.

NYGAARD K., 1970: System description by Simula. Oslo (Norwegian Computing Centre): 42 pp.

PALOHEIMO J.E., 1974: Calculation of instantaneous birth rate. Limnol. Oceanography 19: 692-694.

ROUGHGARDEN J., 1979: Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction. New York (Macmillan): 634 pp.

SCUDO F.M., ZIEGLER J.R., 1978: The golde ange of theoretical ecology: 1932-1940. Berlin (Springer): 490 pp.

SEITZ A., 1979a: Der Einfluß von Vertikalverteilung und Vertikalwanderung auf die Populationsdynamik von Zooplankton. Verh. Dt. Zool Ges. 1979: 260.

SEITZ A., 1979b: On the calculation of birth rates and death rates in fluctuating populations with continuous recruitment. Oecologia 41: 343-360.

SEITZ A., 1980a: The coexistence of three species of Daphnia in the Klostersee. I. Field studies on the dynamics of reproduction. Oecologia 45: 117-130.

SEITZ A., 1980b: The coexistenco of three species of Daphnia in the Klostersee. II. The stabilizing effect of selective mortality and conclusions for the stability of the system. Oecologia 47: 33-339.

VERHULST P.F., 1838: Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. Math. Phys. 10: 113-121.

VOLTERRA V., 1926: Variazione e fluttuationi del numero d'individui in specie animali conventi. Mem. Accad. Naz. lincei. 2: 31-113. [Engl. Übersetzung in: CHAPTMAN R.N., 1931: Animal ecology. New York (McGraw-Hill): 409-448].

WISSEL C., 1984: Stochastische Einflüsse auf Ökosysteme mit multipler Stabilität: die vollständige Lösung der Mastergleichung. Verh. Ges. Ökol. 12: 447-460.

Adresse

Dr. Alfred Seitz
Lehrstuhl für Tierökologie Univ.
Postfach 3008

D-8580 Bayreuth

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Erfassung und Bilanzierung des Wasserdargebotspotentials

Ekkehard Petzold

An increasing strain on the natural resources requires a quantitative evaluation of the natural potential. Water potential is taken as an example to show, how the amount of available (surface and subsurface) water can be quantified, using simply structured evaluation methods and commonly available data. The model allows to set up a water balance of any area, calculating the seasonal variation resp. annual sum of runoff, groundwater recharge and soil moisture.

Human impacts on the natural system and their effect on the water circle can be simulated by varying input data as land use / sealed area. Besides this it is possible to define restrictions for the use of the surface and subsurface water potential.

Bodenwasser, Grundwasserbildung, Landnutzung, Modellierung, Oberflächenversiegelung, Simulation, Wasserpotential.

1. Problemstellung

Die in den letzten Jahren stark angestiegene Inanspruchnahme der natürlichen Umwelt erfordert eine vorausschauende Planung, um die Ressourcen optimal zu nutzen und zu schonen. Dies setzt eine - möglichst quantitative - Erfassung des Naturraumpotentials voraus, ebenso die Festlegung von Grenzwerten bei der anthropogenen Nutzung. HAASE (1978) definiert sieben Naturraumpotentiale:

- Biotisches Ertragspotential
- Wasserdargebotspotential
- Entsorgungspotential
- Biotisches Regulationspotential
- Rohstoffpotential
- Bebauungspotential
- Rekreationspotential.

Am Beispiel 'Wasserdargebotspotential' soll aufgezeigt werden, wie das Wasserdargebot auf kleinräumiger Basis in seinem mittleren Jahresgang quantitativ erfaßt werden kann. Dabei ist zu beachten, daß in der Planungspraxis häufig keine allzu hohen Ansprüche an Datenbasis oder EDV-Kapazität gestellt werden können, d.h. es sollen nur allgemein verfügbare Daten und einfach strukturierte Modellansätze benutzt werden. Die vorgestellten Verfahren berücksichtigen nur den Bereich 'Wassermengenwirtschaft'; der Bereich 'Wassergüte' soll auf Grund der bislang schlechten Datenbasis vorläufig ausgeklammert bleiben.

HAASE (1978: 119) zählt zum Wasserpotential fließende und stehende, ober- und unterirdische nutzbare Wasserkörper. Er weist darauf hin, daß die Verfügbarkeit und Regenerierbarkeit auf Grund der hohen zeitlichen Variabilität im Gegensatz zu anderen Potentialen stark eingeschränkt ist. MANNSFELD (1978) erfaßt in einem Testgebiet von 300 km² bei Dresden u.a. das Wasserpotential in einer vierstufigen Rangskala: gut - mittel - mäßig - gering. Neben der wenig befriedigenden Rangskalierung fehlen die saisonale Komponente des Wasserdargebotes und Angaben zu den umgesetzten Wassermengen.

2. Problemlösung

Um das in einem Flußgebiet verfügbare unter- und oberirdische Wasserdargebot zu erfassen, bietet es sich an, eine Wasserhaushaltsbilanz zu erstellen. Dazu werden langjährige monatliche Mittelwerte von Niederschlag (N) und Abfluß (A) benötigt; die monatliche Verdunstung (VF) ergibt sich durch Verwendung empirisch ermittelter Verdunstungskoeffizienten (VK). Ein Beispiel gibt HERRMANN (1977: 105). Dieses Verfahren besitzt jedoch zwei Nachteile:

I. Es liefert keine Informationen über den jeweiligen Füllungsgrad der nutzbaren Feldkapazität im Wurzelraum (SP absolut bzw. PSP in %).

II. Der Abfluß wird nicht in die Komponenten Direktabfluß (AOB) und Niedrigwasserabfluß (ANI) zerlegt. Dieser rein grundwasserbürtige Niedrigwasserabfluß ist jedoch nach WUNDT (1958) ein Maß für die verfügbaren bzw. neugebildeten Grundwassermengen.

Eine Modifikation der Wasserhaushaltsbilanzrechnung durch Einbeziehung von Niedrigwasserabflußdaten erlaubt die Berechnung des Direktabflußanteils (Oberflächenabfluß plus Interflow). Darüber hinaus ergeben sich monatliche Werte für

- Füllungsgrad der nutzbaren Feldkapazität im Wurzelraum (SP/PSP)
- Monatliche Änderung der Bodenfeuchte (DSP)
- Grundwasserneubildung (GWN) und
- Grundwasserspeicherung (TSA) bzw.
- prozentualen Füllungsgrad des Grundwasserumsatzraumes (TSR).

Tab. 1: Modifizierte Wasserhaushaltsbilanzrechnung für den Pegel Langenberg im rrh. Schiefergebirge (57 km²).
Rundungsfehler sind möglich; + : Summe der positiven Werte.

Variable	Nov	Dez	Jan	Feb	Mrz	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	SUM	MIN	MAX
1 VK (%)	2	1	1	2	5	8	16	17	17	15	11	5	100	1	17
2 N	92	93	101	84	62	75	72	91	102	103	83	85	1043	62	103
3 AOB	39	62	58	57	37	31	21	22	27	24	23	31	432	21	62
4 NAOB	53	31	43	27	25	44	51	69	75	79	60	54	611	25	79
5 VF	9	4	4	9	22	35	69	74	74	65	48	22	434	4	74
6 RNAV	44	27	39	18	3	9	-18	-5	1	14	12	32	176	-18	44
7 SP	200	200	200	200	200	200	182	177	178	192	200	200		177	200
8 PSP (%)	100	100	100	100	100	100	91	89	89	96	100	100		89	100
9 DSP	0	0	0	0	0	0	-18	-5	1	14	8	0	+23	-18	14
10 GWN	44	27	39	18	3	9	0	0	0	0	4	32	176	0	44
11 ANI	16	24	23	23	19	16	10	7	9	10	9	11	177	7	24
12 GS	28	3	16	-5	-16	-7	-10	-7	-9	-10	-5	21	+68	-16	28
13 TS	28	31	47	42	26	19	9	2	-7	-17	-22	-1		-22	47
14 TSA	50	53	69	64	48	41	31	24	15	5	0	21		0	69
15 TSR (%)	72	76	100	92	69	59	44	34	21	7	0	30		0	100
16 A	55	86	81	80	56	47	31	29	36	34	32	42	609	29	86

NAOB = N - AOB, RNAV = NAOB - VF, GS = GWN - ANI, TS = ΣGS.

Mit diesem Verfahren läßt sich für Flußgebiete ein mittlerer Jahresgang des Wasserdargebotes darstellen. Als Eingangsdaten dienen lediglich Niederschlag, Abfluß, Niedrigwasserabfluß und nutzbare Feldkapazität im Wurzelraum (alle Größen in mm; Zeittakt: Monatswerte). Aus dieser Bilanz folgt:

I. Der niedrigste Wert des Direktabflusses (AOB) kann als obere Grenze für eine ständig gleichbleibende Entnahme von Oberflächenwasser aus einem Fluß gelten. Bei Erreichen dieses Minimumwertes wird der Fluß nur noch grundwasserbürtigen Abfluß führen. Dies ist bei der Planung von Einrichtungen, die Oberflächenwasser als Kühlmittel, Energieträger oder zur Uferfiltratgewinnung nutzen, zu beachten.

II. Entsprechend gilt für den grundwasserbürtigen Niedrigwasserabfluß (ANI): Wird ständig eine dem niedrigsten Wert entsprechende Wassermenge aus dem Grundwasservorrat des Einzugsgebiets entnommen, so besteht der Abfluß im Minimum-Monat nur aus dem Oberflächen- und oberflächennahen Abflußanteil.

III. Werden diese Grenzmengen für Grundwasser- und Direktabfluß gleichzeitig entnommen, so muß - falls beide Minima im selben Monat liegen - mit dem Trockenfallen des Vorfluters gerechnet werden.

Die Erstellung einer derartigen Wasserhaushaltsbilanz ist zunächst nur für Flußgebiete möglich, bei denen a) ein unterirdischer Zu- und Abstrom weitgehend ausgeschlossen werden kann und b) Abflußdaten vorliegen. Wünschenswert erscheint jedoch eine Übertragung auf beliebig abgrenzbare Räume, z.B. Planungsregionen. Folgende Überlegungen werden dazu angestellt:

I. Legt man ein quadratisches Gitternetz mit einer kleinen Maschenweite (z.B. 100 m) über eine Planungsregion (z.B. einen Landkreis von ca. 500 km²), so können die innerhalb der Kreisgrenzen liegenden Rasterflächen (ca. 50 000) leicht mit dem Computer herausgefunden werden ; vgl. hierzu auch PETZOLD (1982). Das von den Rasterflächen gebildete Treppenpolygon läßt sich gut der tatsächlichen Grenze anpassen, und die rasterflächenspezifischen Daten lassen sich für die Gesamtregion aggregieren; vgl. hierzu DURWEN u. GENKINGER (1979).

II. Für jede Rasterfläche werden planerisch wichtige Daten erfaßt, z.B. Bodendaten, nutzbare Feldkapazität. Die Datenspeicherung mit dem Computer mittels EDV-gestützter räumlicher Informationssysteme ist bereits realisiert; vgl. hierzu KOEPPEL u. ARNOLD (1980), PETZOLD (1982).

III. Zur Aufstellung der Wasserhaushaltsbilanz für jeweils eine Rasterfläche werden folgende Daten benötigt:
- Niederschlag
- Abfluß
- Niedrigwasserabfluß (jeweils langjährige Monatsmittel)
- Nutzbare Feldkapazität im Wurzelraum.

Da Meßwerte für die drei zeitvarianten Variablen nur an vorgegebenen Meßpunkten (Niederschlagsstationen bzw. Pegeln) existieren, müssen die vorhandenen räumlichen Datenlücken durch die Anwendung räumlicher Prognose- bzw. Interpolationsverfahren geschlossen werden (PETZOLD 1981; STREIT 1981). Während bei der Variablen 'Niederschlag' ein Quadrantenverfahren zur Bildung eines gewichteten räumlichen Mittelwertes gute Ergebnisse liefert, eignet sich bei den Abflußvariablen ein einfach strukturierter multiregressiver Ansatz (PETZOLD 1982). Die nutzbare Feldkapazität jeder Rasterfläche kann aus großmaßstäbigen Bodenkarten entnommen werden. Derzeit werden Verfahren erprobt, um die Daten der Reichsbodenschätzung für diese Zwecke nutzbar zu machen (HEINEKE 1981).

IV. Wird die Wasserhaushaltsbilanz auf Rasterflächen angewandt, so wird folgende Randbedingung angenommen: Ober- und unterirdischer Zu- und Abstrom sind in jeder Rasterfläche einander gleich; die vertikale Wasserbewegung steht im Vordergrund der Betrachtungen.

3. Simulation anthropogener Eingriffe in den Naturhaushalt

Bei einer lineraren Zunahme des versiegelten Flächenanteils einer Rasterfläche kann man, da es sich um kleine Flächen handelt, einen linearen Rückgang der Versickerung und eine lineare Zunahme des Direktabflusses annehmen; die monatliche Grundwasserneubildung (GWS_i) nach Oberflächenversiegelung sinkt um den gleichen Prozentsatz, um den die Versiegelung (bebaute Fläche; SIEG in %, i = Monatsindex) zunimmt:

$$GWS_i = GWN_i \cdot (1 - SIEG/100)$$

Der Direktabfluß (AOBS) nach Versiegelung wird entsprechend steigen:

$$AOBS_i = AOB_i + GWN_i - GWS_i$$

während der grundwasserbürtige Abfluß (ANIS) nach der Versiegelung abnimmt:

$$ANIS_i = ANI_i - (GWN_i - GWS_i).$$

Die nach der Versiegelung gültigen Werte für Direktabfluß (AOBS) bzw. Niedrigwasserabfluß (ANIS) gehen in die Bilanz ein. Ein Beispiel (Pegel Eigen/Raum Mettmann) findet sich in Tab. 2 und 3.

Tab. 2: Änderung der Wasserbilanz bei Veränderung des versiegelten Flächenanteils.
N = 1052 mm/a; A = 619 mm/a; Jahressummen und mon. Minima für AOB, ANI.

SIEG	0%		30%		60%		90%	
	SUM	MIN	SUM	MIN	SUM	MIN	SUM	MIN
AOB	306	9	400	16	493	23	587	28
ANI	313	19	219	13	126	7	32	2

Tab. 3: Wie Tab. 2, jedoch bei einer 10%igen Abnahme der monatlichen Niederschläge.
N = 948 mm/a; A = 533 mm/a.

SIEG	0%		30%		60%		90%	
	SUM	MIN	SUM	MIN	SUM	MIN	SUM	MIN
AOB	236	7	324	13	415	18	503	23
ANI	297	17	209	12	118	7	30	2

Mit Hilfe der vorgestellten, einfach strukturierten Verfahren und wenigen Daten läßt sich das Wasserdargebot vor und nach menschlichen Eingriffen (Oberflächenversiegelung, Bebauung) mengenmäßig abschätzen. Derzeit laufende Arbeiten haben die Abschätzung des Wasserdargebotes nach Veränderung der Vegetation (z.B. Sukzession, Entwaldung) zum Ziel.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei an dieser Stelle für die Förderung der Arbeit im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 26 'Raumordnung und Raumwirtschaft' / Teilprojekt M6 'Das Ökologische Potential als Engpaßfaktor in der Regionalplanung' (Leitung: Prof. Dr. K.-F. Schreiber) gedankt.

Literatur

DURWEN K.J., GENKINGER R., 1979: Das Landschaftsökologische Informationssystem LÖKIS. Arbeitsber. Lehrstuhl Landschaftsökologie Münster 1: 53 S.

HAASE G., 1978: Zur Ableitung und Kennzeichnung von Naturraumpotentialen. Peterm. Geogr. Mitt. 122: 113-125.

HEINEKE H.J., 1981: Zum Aufbau eines EDV-gestützten räumlichen Informationssystems zur ökologischen Auswertung von Bodendaten. Klagenf. Geogr. Schr. 2: 343-351.

HERRMANN R., 1977: Einführung in die Hydrologie. Stuttgart: 151 S.

KOEPPEL H.-W., ARNOLD F., 1980: Landschaftsinformationssystem. Gesamtbericht. Bonn-Bad Godesberg: 219 S. u. Anh.

MANNSFELD K., 1978: Zur Kennzeichnung von Gebietseinheiten nach ihren Potentialeigenschaften. Peterm. Geogr. Mitt. 122: 17-27.

PETZOLD E., 1981: Einsatz EDV-gestützter räumlicher Informationssysteme für hydrologische Planungszwecke. Klagenf. Geogr. Schr. 2: 353-362.

PETZOLD E., 1982: Einsatzmöglichkeiten EDV-gestützter räumlicher Informationssysteme für hydrologische Planungszwecke - Bilanzierung des Wasserdargebotes auf kleinräumiger Basis. Münstersche Geogr. Arb. 14: 80 S.

STREIT U., 1981: Zur Methodik der Interpolation und Mittelbildung punktbezogener Daten bei räumlichen Informationssystemen. Klagenf. Geogr. Schr. 2: 309-333.

WUNDT W., 1958: Die Kleinstwasserführung der Flüsse als Maß für die verfügbaren Grundwassermengen. Forsch dt. Landesk. 105 II: 47-54.

Adresse

Dr. Ekkehard Petzold
Institut für Geographie Univ.
Robert-Koch-Str. 26

D-4400 Münster

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Probleme der Modellanwendung in der raumwirksamen Planung

Gerhard Albert

In ecological planning, models are important means. The present insufficient knowledge of combinations in the ecological system and of the conditions of planning limit the construction of models very much. Therefore computer models must be estimated critically.

Modellierung, ökologische Planung, Regionalplanung,

1. Problemeingrenzung

Raumwirksame Planung verfolgt das Ziel der zweckmäßigen Ordnung und Gestaltung des menschlichen Lebensraumes. Das veränderte gesellschaftliche Wertbewußtsein hat innerhalb dieses Zielsystems zu Rangverschiebungen geführt. Stärker als bisher ist man bemüht, ökologische Sachverhalte in die Entscheidungsprozesse zu integrieren. Landschaftsplanung, Umweltverträglichkeitsprüfung und ökologische Risikoanalysen sind Stichworte dieses erweiteren Aufgabenverständnisses.

Systemtheoretischen Überlegungen folgend werden innerhalb dieser Tätigkeitsfelder auch zunehmend ökologische Modelle als Planungsinstrumente eingesetzt. Dabei sind Tendenzen erkennbar, die am Modell gewonnenen Einsichten unkritisch als Grundlage für Planungsentscheidungen einzusetzen. Insbesondere dann ist Skepsis angebracht, wenn man die ökologischen Auswirkungen von Planungsvorhaben, d.h. die Prognose zukünftiger Ökosystemzustände mit scheinbar exakten Zahlenwerten zu belegen sucht. Auf dieser Argumentationslinie operierende Ansätze beinhalten ein hohes Risiko: Durch die 'scheinbar exakte Prognose' ökologischer Verhaltensänderungen wird leicht der Eindruck der Machbarkeit vorgetäuscht. In der Konsequenz ist es deshalb nicht verwunderlich, wenn politische Entscheidungsträger allzugern auf solche Prognosen zurückgreifen. Letztlich besteht die Gefahr, daß durch den unkritischen Gebrauch ökologischer Prognose eine Manipulierbarkeit ökologischer Systeme vorgetäuscht wird, die nicht existiert.

2. Idee und Rahmenbedingungen der ökologischen Planung

Die moderne Anthropologie sieht den Menschen als ein nach eigengedanklichen Entwürfen handelndes Wesen (GADAMER 1972; STACHOWIAK 1969, 1970). Die Projektionsebene seiner Handlungsentwürfe ist dabei nicht die Realität, sondern ein durch Wissen, Erfahrung und Hypothese strukturiertes Abbild dieser Realität. Inwieweit eine beabsichtigte Handlung für zweckmäßig erachtet wird, ergibt sich aus der gedanklichen Überprüfung im Modell. Erfolg und Mißerfolg späterer Handlungen hängen damit entscheidend davon ab, wie treffend das jeweilige Modell die ihm zugeordnete Realität repräsentiert.

Die Umweltmisere ist ein sicheres Indiz, daß bisher nur bruchstückhafte und unzureichend repräsentative ökologische Modelle bei Planungsentscheidungen eingesetzt werden. Die Ursachen sind vielfältig. Neben fachpolitischen Durchsetzungsschwierigkeiten liegt ein prinzipieller Grund auch darin, daß es dem Arbeitsgebiet ökologische Planung bisher nicht gelungen ist, eine konsistente Theorie und ein darauf abgeleitetes Modellkonzept zu entwickeln. Im vorliegenden Fall wird von folgenden Prämissen ausgegangen:

- Objekt der ökologischen Planung ist die räumliche Umwelt. Sie wird interpretiert als das Produkt des Zusammenwirkens natürlicher Stoff- und Energiezusammenhänge sowie deren zweckgerichtete Überformung durch gesellschaftliche Nutzungen (Abb. 1). Genutzte landschaftliche Ökosysteme unterliegen dabei nicht mehr allein selbstregulativen Mechanismen. Vielmehr ist es zur Sicherstellung gewünschter Ökosystemzustände notwendig, regulierend einzugreifen. Art und Umfang der konkreten Maßnahme ist dabei abhängig von der jeweiligen Problemstruktur und Betrachtungsebene.

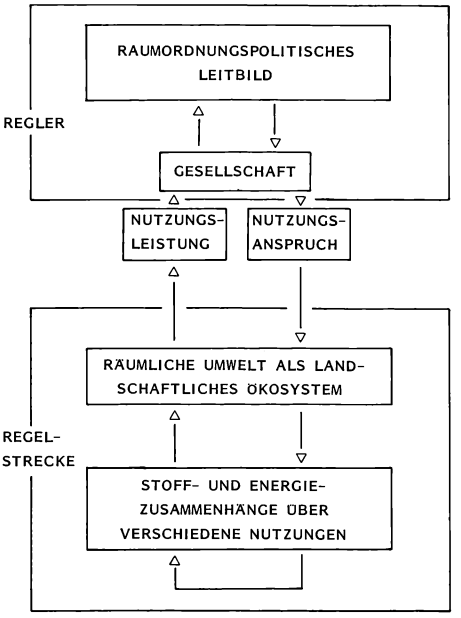


Abb. 1: Systemzusammenhang Gesellschaft - landschaftliches Ökosystem (verändert nach LANGER 1972).

- Ökologische Planung versteht sich in diesem Argumentationszusammenhang als Ökosystemsteuerung (LANGER 1972). Ihr Ziel ist es, die Nutzungen durch räumliche Anordnung und zweckmäßige Bewirtschaftung so zu benachbaren bzw. zu überlagern, daß dadurch möglichst wenige Stoff- und Energiebeziehungen zwischen den Nutzungen zu Konflikten führen (Abb. 2). Angestrebt wird ein möglichst vielfältig nutzbares und nachhaltig leistungsfähiges Nutzungsmuster.

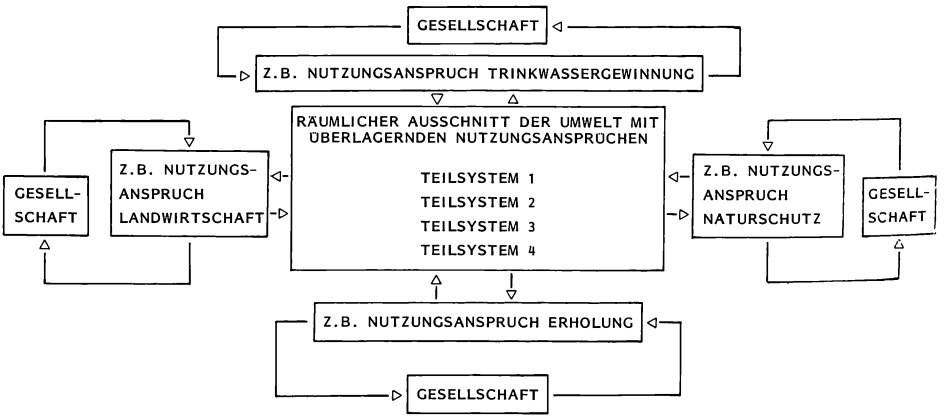


Abb. 2: Räumliches Zusammenwirken verschiedener Nutzungsansprüche im ökologischen System.

Dieser hohe Anspruch steht zweifellos mit anderen Rahmenbedingungen im Widerstreit. Da ist einerseits die durch praktische Beobachtung beeinflußte, skeptische Auffassung ökologischer Grundlagenforschung: Das Wissen über die Struktur und Funktion konkreter Ökosysteme ist derzeit noch unvollständig. Aussagen über allgemeine Gesetzmäßigkeiten, d.h. Prognosen über das zukünftige Verhalten der Ökosysteme sind deshalb mit großen Unsicherheiten belastet.

Dieser Auffassung gegenüber steht die Verantwortung, innerhalb konkreter Planungsvorhaben auf die ökologischen Konsequenzen hinzuweisen und Vorschläge zur Prophylaxe bzw. zum Ausgleich erkennbarer Störungen zu machen. Dies gelingt nur, wenn beweisfähige bzw. zumindest indizfähige ökologische Kriterien in die Planungsentscheidungen einfließen.

Der ökologischen Planung ist unter diesen aktuellen Rahmenbedingungen die Aufgabe gestellt, das Spannungsverhältnis zwischen ökologischem Wissen und der Notwendigkeit zum praktischen Handeln auf ein für beide Sachverhalte vertretbares Niveau zu bringen.

3. Grundmodell

Aufgabe ökologischer Modelle innerhalb der raumwirksamen Planung ist es, die zwischen Naturhaushalt und Flächennutzungen bestehenden ökologisch-funktionalen Wirkungszusammenhänge darzustellen. Als zweckmäßig hat sich dafür das Grundschema von Ursachen, Wirkung und Betroffenen erwiesen. In der Verknüpfung zu Wirkungsketten läßt sich daraus der Verbund und das Konfliktpotential von Nutzungen rekonstruieren. In Abb. 3 ist das Grundmodell am Beispiel Straße - Erholungsgebiet dargestellt. Die im Modell enthaltenen Kompartimente und Funktionszusammenhänge werden wie folgt interpretiert:

- Verursachende Nutzung und deren ökologisch bedeutsame Effekte
  Art, Anzahl, Quantität und Intensität der ökologisch bedeutsamen Wirkungsketten W_1, W_2 ... W_n sind abhängig von der Größe, internen Funktionsstruktur und der effektiven Leistung der jeweiligen Nutzung. Es wird davon ausgegangen, daß ein bestimmter Verusachertyp (z.B. Umfang des Straßenausbaus / Verkehrsaufkommen) durch typische ökologisch bedeutsame Effekt charakterisiert ist.

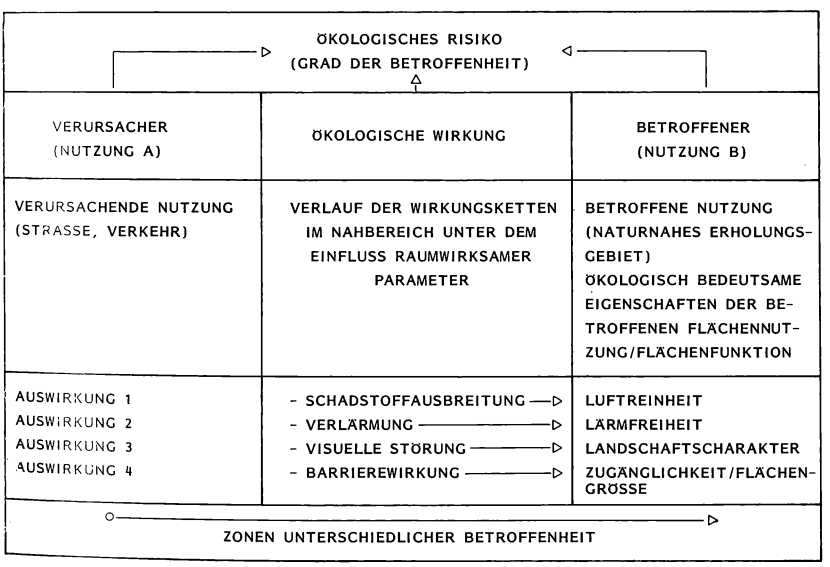


Abb. 3: Grundmodell zur Prognose ökologischer Auswirkungen (Beispiel Straße - Erholungsgebiet).

- Räumlicher Wirkungsbereich der ökologisch bedeutsamen Wirkungsketten
  Art und Intensität der einzelnen Wirkungsketten wird zunächst nur von der Verursacherquelle bestimmt. Welcher konkrete Verlauf und welche Intensität den Wirkungen in der Nachbarschaft beizumessen ist, wird durch zahlreiche Faktoren mitbestimmt. Wesentliche Orientierungspunkte dabei sind:
  - Entfernung
  - Windrichtung und -geschwindigkeit
  - Geländemorphologie
  - Fließrichtung und -geschwindigkeit von Grund- und Oberflächenwasser, Flurabstände
  - Bodenart und -schichtung
  - Einstrahlung, Temperatur und Kaltluftbewegung
  - Dichte, Höhe und räumliche Anordnung von Vegetationsbeständen.

  Die räumliche Anordnung und Kombination der Parameter gibt Hinweise auf die Intensität der ökologischen Wirkungen im Nachbarschaftsbereich der verursachenden Nutzung. Sicher hat die Hypothese "mit zunehmender Entfernung von der Verursacherquelle nimmt die Intensität der Wirkung ab" eine hohe Wahrscheinlichkeit. Wie zahlreiche Beispiele beweisen (pH-Wert-Veränderung des Niederschlages, Grundwasserabsenkungen), sind diese naheliegenden Tendenzaussagen im ökologischen Kontext nicht immer zutreffend. Überprüfungen des jeweiligen Einzelfalles sind deshalb erforderlich.

- Betroffene Nutzung und deren 'Empfindlichkeit ('Betroffenheit') gegenüber ökologisch bedeutsamen Wirkungsketten
  Die Beurteilung der Empfindlichkeit (Betroffenheit) der einzelnen Flächennutzungen / Flächenfunktionen beinhaltet die größten Definitionsschwierigkeiten. Erste Orientierungspunkte sind:
  - Variabilität, Elastizität und Spezialisierungsgrad der mit der Nutzung verbundenen Ökosystemstruktur
  - Art und Anzahl der zwischen verursachender und betroffener Nutzung bestehenden Wirkungszusammenhänge. Je unmittelbarer und enger die Funktionskoppelung und je stärker abhängig die Nutzungsleistung von einem bestimmten Zustand ist, der über diesen Wirkungszusammenhang beeinträchtigt werden kann, umso höher ist die ökologische Empfindlichkeit (Betroffenheit) einzuschätzen.

- Wertmaßstab ökologisches Risiko
  Das sich aus der Art und Intensität der Wirkungsketten, ihren räumlichen Wirkungsbereichen und der Empfindlichkeit der innerhalb dieser Bereiche liegenden Nutzungen ergebende 'Betroffenheitsintegral' wird hier als ökologisches Risiko definiert. Der ökologische Risikograd ist damit ein qualitatives Werturteil darüber, mit welcher Wahrscheinlichkeit und Intensität auf Grund der jeweils konkreten Rahmenbedingungen mit Nutzungsbeeinträchtigungen bzw. problematischen Ökosystemveränderungen gerechnet werden muß.

4. Probleme der praktischen Anwendung

In der Planungspraxis hat sich aus diesem Grundmodell bisher eine Vielfalt unterschiedlicher Methodenkonzepte und entsprechender Modelle entwickelt. Die einfachste Form der Prognosemodelle sind Checklisten und Verflechtungsmatrizen. Sie ermöglichen die systematische Erfassung und Bewertung der potentiellen Auswirkungen geplanter Maßnahmen. Eine quantitative Beurteilung der Zusammenhänge ist in der Regel nicht möglich. Sie verlangt detaillierte Aussagen über die Zusammenhänge im Rahmen ökologischer Wirkungsanalysen.

Die Komplexität des Sachverhaltes und der Arbeitsaufwand zwingt in der Regel dazu, bestimmte Systemkompartimente durch Indikatoren zu repräsentieren. In Abb. 4 und 5 ist der Zusammenhang am Beispiel des oberflächennahen Wasserhaushaltes dargestellt. Die mit der Modellkonstruktion und dem qualitativ / quantitativen 'Auffüllen' der Systemelemente verbundenen Probleme und Fragen sind:

- Durch welche Parameter läßt sich Art und Intensität der vom Verursacher ausgehenden Wirkungen zutreffend definieren?
- Welche räumlichen Wirkungsbereiche sind den verschiedenen Wirkungen zuzuordnen? Welche Beeinträchtigungszonen ergeben sich aus Intensität und räumlicher Reichweite der Auswirkungen?
- Durch welche Parameter lassen sich die Empfindlichkeit der Nutzungen bestimmen und bewerten?
- Über welche Orientierungspunkte läßt sich aus der ökologischen Veränderung und der Empfindlichkeit der Nutzung das ökologische Risiko für eine konkrete Nutzungssituation definieren?
- Wie läßt sich aus den Einzelbeurteilungen eine zutreffende Aussage über das Gesamtrisiko einer geplanten Maßnahme ableiten?

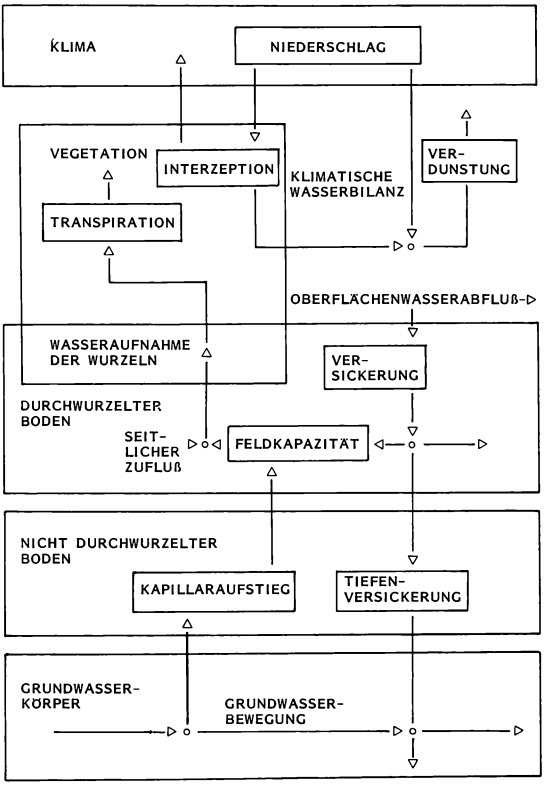


Abb. 4: Systemkompartimente des oberflächennahen Wasserhaushaltes.

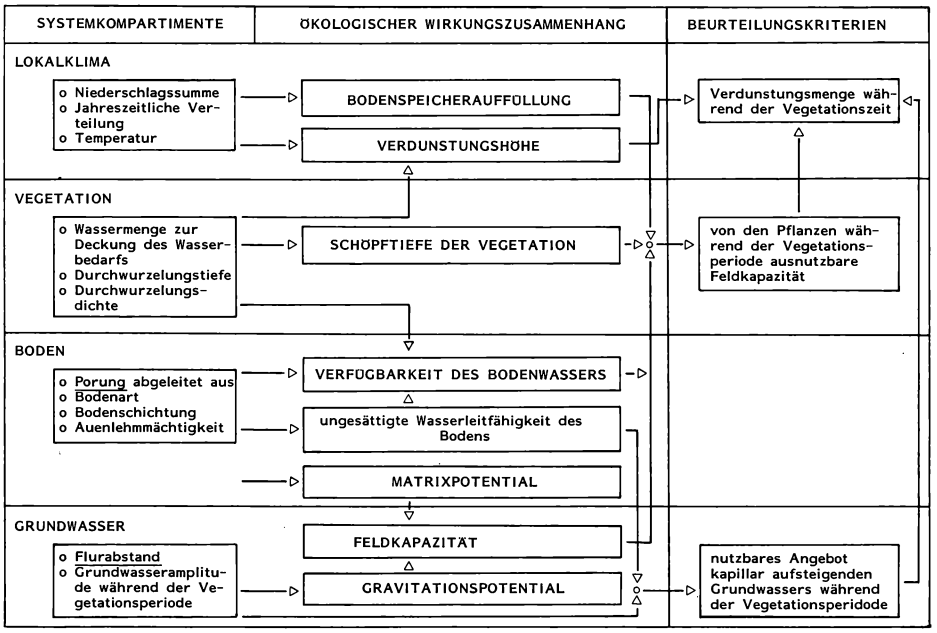


Abb. 5: Planungsorientierte Systemverknüpfung der ökologisch relevanten Aspekte des oberflächennahen Wasserhaushaltes.

Vor dem Hintergrund dieser Problemübersicht ist es sicher vermessen, auf die offenen Fragen schlüssige Antworten geben zu wollen. Es ist sogar zweifelhaft, ob dies auf Grund der Komplexität ökologischer Zusammenhänge jemals gelingt.

Trotzdem wird im Rahmen ökologischer Planung immer wieder der Versuch unternommen, ökologische Veränderungen über mathematische Modelle zu simulieren. Dabei werden in der Regel wesentliche Prämissen des Zusammenhanges von Ökologie und Planung übersehen. Wesentliche Kritikpunkte sind:

- Fundierte Kenntnisse über Verlauf und Wirkung ökologischer Veränderungen im landschaftlichen Ökosystem sind noch so unzureichend, daß die Transformation von Annahmen in mathematischen Größen einen Genauigkeitsgrad vortäuscht, der nicht vorhanden ist. Die Grenze ist dort zu ziehen, wo zwischen ökologischen Gesetzmäßigkeiten und quantifizierten Planungskriterien kein sinnvoller Zusammenhang mehr herstellbar ist. Das heißt: Die ökologischen Inhalte müssen das planungsmethodische Konzept bestimmen, nicht umgekehrt.
- Ökologische Planungsaussagen sind Prognosen über ökologische Veränderungen in der Zukunft. Wer auf die Frage "Was passiert, wenn ...?" scheinbar exakte Antworten präsentiert, entwertet die Absichten und Inhalte ökologischer Planung zur Servicefunktion im Dienste sektoraler Absichten z.B. der Fachplanungen.

Um das reale Wissen über ökologische Zusammenhänge auch im Planungsmodell zu verdeutlichen, wird vielmehr eine Strategie für zweckmäßig erachtet, die auf eine übertriebene Transformation ökologischer Kriterien und subjektiver Wertbeurteilungen verzichtet und statt dessen Wert auf die Nachvollziehbarkeit der Planungsaussagen legt. Gleichzeitig sollten durch Grundlagenforschung und Planungspraxis die aktuellen Wissensdefizite verringert werden (Abb. 6). Damit kann erreicht werden: Den Planungsbeteiligten wird ein Einblick in die Komplexität ökologischer Zusammenhänge und damit in die Begrenztheit ökologischer Prognosen vermittelt - ein Sachverhalt, der sicher auch dazu beiträgt, Planungsvorhaben mit höherem Verantwortungsbewußtsein und größerer Skepsis zu beurteilen. Auch trägt diese offene Planungsstrategie sicher dazu bei, durch kooperative Entscheidungen eine Identifikation der Planungsbeteiligten zu erreichen.

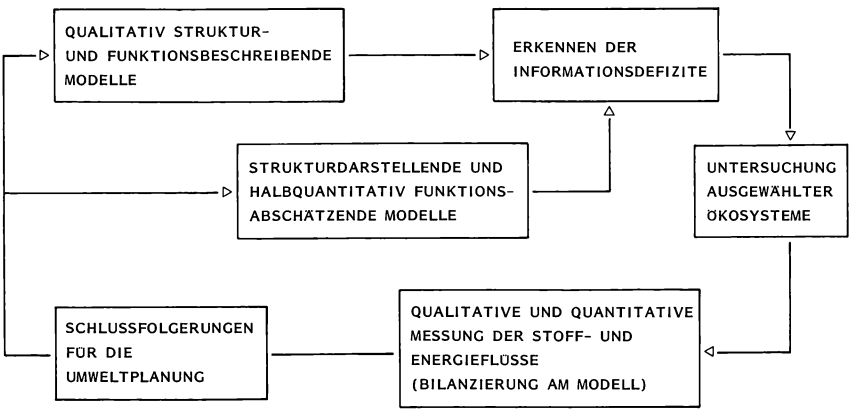


Abb. 6: Strategie zur Konstruktion zweckdienlicher Modelle in der ökologischen Planung.

Literatur

GADAMER H., 1972: Theorie, Technik, Praxis - die Aufgabe einer neuen Anthropologie. In: Neue Anthropologie I (Biologische Anthropologie). Stuttgart (Thieme).

LANGER H., 1972: Raumordnung und Landschaftsplanung - Theoretische Aspekte der Planung als Ökosystemregelung. In: Die Umwelt-Revolte. Köln (Baden).

STACHOWIAK H., 1969: Denken und Erkennen im kybernetischen Modell. 2. Aufl. Wien/New York.

STACHOWIAK H., 1970: Grundriß einer Planungstheorie. In: Kommunikation 6(1): 1-18.

Adresse

Dr. Gerhard Albert
Dudweilerstr. 1

D-3000 Hannover 71

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Ökologische, gewässerhygienische und landschaftsgestalterische Aspekte bei der Eingliederung von Straßenentwässerungsbauwerken in die Landschaft

Friedhelm Küster und Wolfgang Stein

The conventional way of road drainage usually gives cause for interference with natur and landscape. But the present buildings - oil separators, impounding basins and infiltration basins - are constructed to avoid or to reduce these interferences on the basis of ecology. Fundamentals for this concept are the principle preference of infiltration, the significant use of suitable plants and the inclusion of self präfication in water. First experiences in Northrhine-Westphalia are positive in all respects.

Abwasser, Belastung, Landschaftsökologie, Ölabscheider, ökologische Planung, Regionalplanung, Straßenbau, Straßenentwässerung, Wasserhaushalt.

1. Einführung

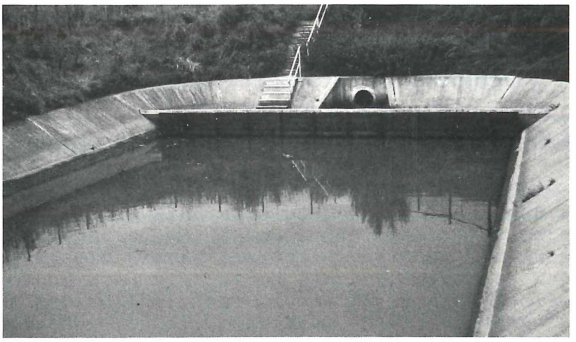
In der Rangordnung aller Lebensvoraussetzungen steht das Wasser mit an erster Stelle. Mit zunehmender Intensität und Reichweite seiner Aktivitäten hat der Mensch inzwischen jedoch den Faktor Wasser zu einem Problem gemacht; die Forderung nach sauberem Wasser in jeder Menge an jedem Ort ist in unserem Lande nicht mehr zu erfüllen. Grundwasserabsenkung, Eutrophierung, Gewässeraufheizung, Versalzung, Verklappung von Dünnsäuren sind nur einige Teilprobleme, deren Auswirkungen die Leistungsfähigkeit des Naturhaushaltes und die Nutzungsfähigkeit der Naturgüter beeinträchtigen. Die Dringlichkeit des Problemkreises Wasser macht erforderlich, daß insbesondere alle planerischen Aktivitäten, die den Wasserhaushalt eines Landschaftsteils beeinflussen, auf ihre Auswirkungen hin untersucht und bewertet werden, damit mögliche Beeinträchtigungen ausgeglichen, vermieden oder sogar untersagt werden (Bundesnaturschutzgesetz - BNatSchG - §§ 2, 8).

Durch ökologisch begründete Planung, die über die bisherige enge Anwendung technischer Richtlinien und Regelwerke hinausgeht, können auch im Straßenbau - speziell in der Entwässerung von außerörtlichen Straßen - gravierende Eingriffe in den Naturhaushalt vermieden oder ausgeglichen werden.

Die anstehenden Fragen bedurften einer sofortigen Lösung; ein pragmatisches Vorgehen war somit unumgänglich. Der allgemeine Erfahrungsschatz, aus dem zwangsläufig geschöpft werden mußte, wurde zunächst durch verschiedene Datenerhebungen, d.h. Wasser- und Schlammanalysen, ergänzt (Hygiene-Institut, ROSTOCK, unveröff.). Ergebnisse aus den anfänglichen Versuchen lassen erkennen, daß in puncto Behandlung des Straßenoberflächenwassers eine positive Entwicklung eingeleitet worden ist.

2. Entwässerung von Straßen

Um die Verkehrssicherheit zu gewährleisten, müssen alle Niederschläge möglichst rasch von der Straße abgeführt werden. In vielen Fällen (z.B. in allen Tieflagen, Tunneln, Wasserschutzzonen) ist für den Abfluß eine gesammelte Wasserführung notwendig, die die Straßenabflüsse in mehr oder weniger langen Transportsystemen ableitet und in der Regel dem nächsten Vorfluter zuführt. Hierbei begrenzen die Gefahr der Erosion und das Fassungsvermögen der Vorfluter die Abflußmenge, was vielfach die Anlage von Regenrückhaltebecken erforderlich macht. Auf zunehmenden Druck der Wasserbehörden werden mehr und mehr Abscheider für Leichtflüssigkeiten (vormals Ölabscheider) gebaut, die in der konventionellen Bauweise aus Beton gefertigt werden (Abb. 1, 2).



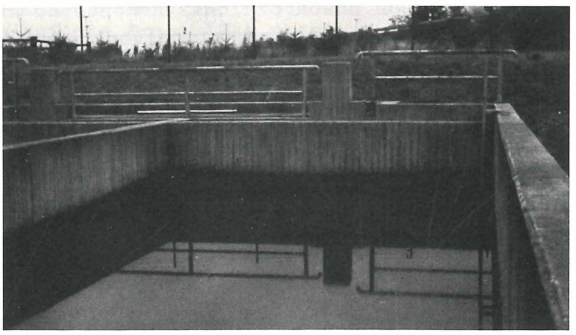


Abb. 1 u. 2: Ökologisch relativ wertlose Entwässerungsbauwerke, hier Leichtflüssigkeitsabscheider (Ölabscheider) in Betonbauweise.

In den entsprechenden Planungsgrundlagen der Straßenbauverwaltungen (FORSCHUNGSGESELLSCHAFT 1971, 1982) ist der technische Aufbau der Entwässerungsanlagen an Straßen im allgemeinen ausreichend geregelt. Mit dem Bau, insbesondere der direkten Entwässerung von Straßen, sind jedoch in der Regel erhebliche oder/und nachhaltige Beeinträchtigungen des Naturhaushaltes und des Landschaftsbildes verbunden, die in den vorhandenen Regelwerken nur unzureichend berücksichtigt werden.

3. Auswirkungen auf Naturhaushalt und Landschaftsbild

Art und Intensität der Umweltbeeinträchtigungen sind grundsätzlich abhängig einerseits von der Empfindlichkeit der betroffenen Landschaftselemente (z.B. vom jeweiligen Biotoptyp, hier aber insbesondere von den Boden- und Grundwasserverhältnissen, dem Zustand des Vorfluters und der vorhandenen Immissionsbelastung) und andererseits von der Auswirkungsintensität der jeweiligen Belastungsfaktoren.

Zu den Wirk- oder Belastungsfaktoren gehören hier im wesentlichen

I. die Flächenversiegelung und damit die Einschränkung der Grundwasserneubildung

II. die Erhöhung und Beschleunigung des Abflusses im Vorfluter durch Einleitung der Straßenabflüsse

III. die Verunreinigung des Niederschlagswassers und damit Qualitätsminderung des Grund- bzw. Oberflächenwassers, Erhöhung der Erosionsfracht im Vorfluter

IV. die Flächeninanspruchnahme und die Beeinträchtigung des Landschaftsbildes durch landschaftsfremde Bauwerke.

Darüber hinaus gibt es noch weitere, hier nicht aufgeführte Auswirkungen des Straßenbaues, die den Wasserhaushalt beeinflussen (z.B. Veränderung von Wassereinzugsgebieten und Grundwasserfließrichtungen, Verrohrung von Bächen). Bezug genommen wird jedoch nur auf solche Beeinträchtigungen, die durch eine ökologisch begründete Konzeption der Straßenentwässerung vermieden oder reduziert werden können.

Zu I)
Durch die Flächenversiegelung (z.B. 12 000 - 15 000 m² bei einer zweistreifigen Straße von einem Kilometer Länge) wird zunächst die Versickerung des Niederschlagswassers und damit die Grundwasserneubildung vor Ort verhindert. Die anschließende Versickerung, z.B. über die Böschung, wäre der vernünftige Ausgleich für diesen Eingriff in den Wasserhaushalt. Er kommt gegenwärtig jedoch vorwiegend nur bei Dammlagen außerhalb von Wasserschutzzonen zur Verwendung. In allen anderen Fällen werden die Straßenabflüsse gefaßt und, um Probleme der Erosion zu umgehen, in der Regel dem nächsten Vorfluter zugeleitet. Der Grundwasserneubildung gehen damit vielfach erhebliche Wassermengen verloren (z.B. mehr als 10 Mill. l/a bei einem Kilometer Autobahn mit Hochbordentwässerung). Die Anlage von Sickerbecken, als zweiter Weg des Ausgleichs denkbar, stößt u.a. aus Kostengründen immer wieder auf Widerstand, so daß lediglich in gewässerarmen Gebieten bei geeignetem Untergrund Versickerungsanlagen einer langen Transportleitung vorgezogen werden (LANGE 1980).

Zu II)
Die Erhöhung und Beschleunigung des Abflusses im jeweiligen Vorfluter ist eine zwangsläufige Folgeerscheinung dieser Art der Entwässerung, deren ökologische Auswirkungen erheblich sein können und möglicherweise eine weite Strecke des Unterlaufs beeinträchtigen. Hierzu können gehören Sohlenveränderungen, Uferabbrüche, Änderung der jeweiligen Artenzusammensetzung sowie Verminderung der Strukturvielfalt und damit ökologische Verarmung. Als weitere Folgewirkung kommt der Gewässerausbau hinzu, der in der Regel wiederum selbst als Eingriff gilt und zusätzliche Ausgleichsmaßnahmen erforderlich macht. Diese Beeinträchtigungen werden durch die Anlage von Regenrückhaltebecken reduziert, deren Dimensionierung bislang jedoch meist von technisch-wasserwirtschaftlichen und weniger von ökologischen Gesichtspunkten bestimmt wurde.

Zu III)
Über Art und Zusammensetzung der Schadstoffe in den Abflüssen außerörtlicher Straßen liegen nur wenige Untersuchungen vor. Zum Emissionsspektrum der Straße gehören Mineralölprodukte (Kohlenwasserstoffe), Polyzyklische Aromate, Blei, Chloride, Teerprodukte, Reifenabrieb, Cadmium usw. (vgl. GOLWER 1973; KRAUTH 1976; GOLWER, SCHNEIDER unveröff.; HYGIENE-INSTITUT unveröff.; ROSTOCK unveröff.). Diese Stoffe können über die Straßenentwässerung in Oberflächengewässer bzw. ins Grundwasser eingetragen werden. Herkömmliche Rückhaltebecken und Abscheider für Leichtflüssigkeiten bieten außer dem Verdünnungseffekt und dem Absetzen von Sinkstoffen nur in bezug auf Leichtflüssigkeiten (z.B. Öl) eine Reinigungswirkung. Selbst diese Wirkung bleibt de facto allerdings darauf beschränkt, bei Ölunfällen das Schlimmste zu verhüten, da die üblichen Leichtflüssigkeitsabscheider die abfließende Ölmenge höchstens auf 120 mg/l reduzieren können (gem. DIN 1999, Teil 3).

Zu IV)
In der herkömmlichen Betonbauweise stellen die Entwässerungsanlagen als leblose Zweckbauwerke wiederum selbst Eingriffe in Naturhaushalt und Landschaftsbild dar, da die von ihnen eingenommenen Flächen als Lebensraum verloren sind und ihre rein technische Konzeption sich der Möglichkeit einer landschaftsgerechten Eingliederung entzieht.

4. Ökologisch begründete Konzeption der Straßenentwässerung

Die im vorausgegangenen Kapitel beschriebenen Eingriffe in Naturhaushalt und Landschaftsbild sind zumindest teilweise vermeidbar und dementsprechend gemäß § 8 BNatSchG (bzw. der entsprechenden Paragraphen in den Ländernaturschutzgesetzen) zu unterlassen. Die Vermeidbarkeit ergibt sich aus einer Konzeption der Straßenentwässerung (Abb. 3 u. 4), die nicht einseitig technisch orientiert ist, sondern die gleichermaßen ökologische wie auch technische Gesichtspunkte einschließt. Die Grundsätze dieser Konzeption lassen sich wie folgt zusammenfassen (Abb. 5; siehe auch KÜSTER 1981):

I. Vorzug der Versickerung
Können die Straßenabflüsse nicht direkt über die Böschung oder über Rasenmulden versickert werden, so sollte das gesammelt abgeführte Wasser an geeigneten Stellen zur Versickerung gebracht werden, sofern dem nicht geologisch-bodenkundliche, wasserwirtschaftliche oder ökologische Gründe entgegenstehen (s.u.).

II. Ökologisch begründete Regenrückhaltung
Bemessungsgrundlage für Regenrückhaltebecken sind neben den Vorgaben der Wasserbehörden auch die ökologischen Verhältnisse des betroffenen Fließgewässers. In Abhängigkeit von der Empfindlichkeit und der ökologischen Bedeutung des Gewässers (s.u.) sind die Erhöhung und die Beschleunigung des Abflusses in engen Grenzen zu halten. Nach Möglichkeit sollte hierbei die Notwendigkeit zum Ausbau des jeweiligen Gewässers ausgeschlossen werden.

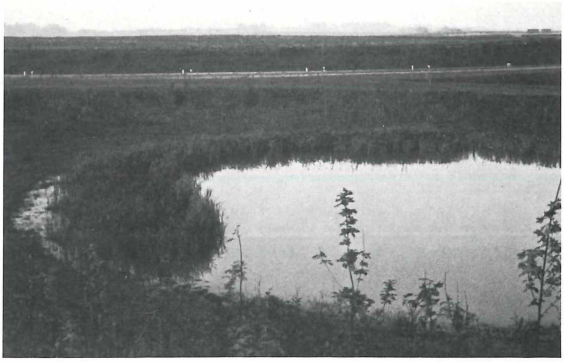


Abb. 3 u. 4: Nach ökologischen und landschaftsgestalterischen Grundsätzen konzipierte Entwässerungsbauwerke, hier Regenrückhaltebecken mit Dauerstau in Erdbauweise.

III. Nutzbarmachung natürlicher Reinigungsprozesse

Die beste Reinigungswirkung wird in Abhängigkeit von den jeweils vorherrschenden Filtereigenschaften des Bodens über die Versickerung erzielt. Unabhängig davon sind die natürlichen Selbstreinigungskräfte in den Entwässerungsanlagen durch geeignete, an natürlichen Vorbildern orientierte Bauweisen, insbesondere durch ingenieurbiologische Maßnahmen, zu fördern. Biologisch aktive Entwässerungsanlagen sind auf Grund der Filter- und Abbauleistungen von Mikroorganismen und höheren Pflanzen in der Lage, bereits einen beträchtlichen Teil bestimmter Schadstoffe abzubauen.

Organische Fremdstoffe im Wasser werden zweifellos in der Hauptsache durch Mikroorganismen abgebaut. Diese Lebewesen können allerdings nur dann ihre Funktion wirkungsvoll übernehmen, wenn die Umweltbedingungen ihren spezifischen Biotopansprüchen genügen. Dabei sind innerhalb des aquatischen Ökosystems neben den physikalischen und chemischen Bedingungen auch die übrigen Glieder der Lebensgemeinschaft wichtig, insbesondere die höheren Pflanzen der Uferzone. Diese erfüllen daher direkt oder indirekt eine entscheidende Funktion bei der Reinigung der Gewässer (vgl. BITTMANN 1968, 1973; SEIDEL 1978; GROSCH 1980; SCHWOERBEL 1980). Somit kann bei der Konstruktion der Entwässerungsanlagen bereits ein Abbau bestimmter Schadstoffe durch eine Beckengestaltung ermöglicht werden, die die Biotopansprüche hierfür geeigneter Pflanzen berücksichtigt.

Wegen der besseren Reinigungsleistung sind daher Erdbecken mit Dauerstau anzustreben, deren Gestaltung den Biotopansprüchen geeigneter Pflanzen angepaßt werden sollte. Durch einen größeren Wasserkörper (Dauerstau) wirken die Erdbecken gleichzeitig als Puffer gegenüber schwer abbaubaren Schadstoffen wie z.B. Tausalzen. Durch technische Einrichtungen wie Absetzbecken und Ölsperren läßt sich die Wirkung der Entwässerungsanlagen weiter erhöhen.

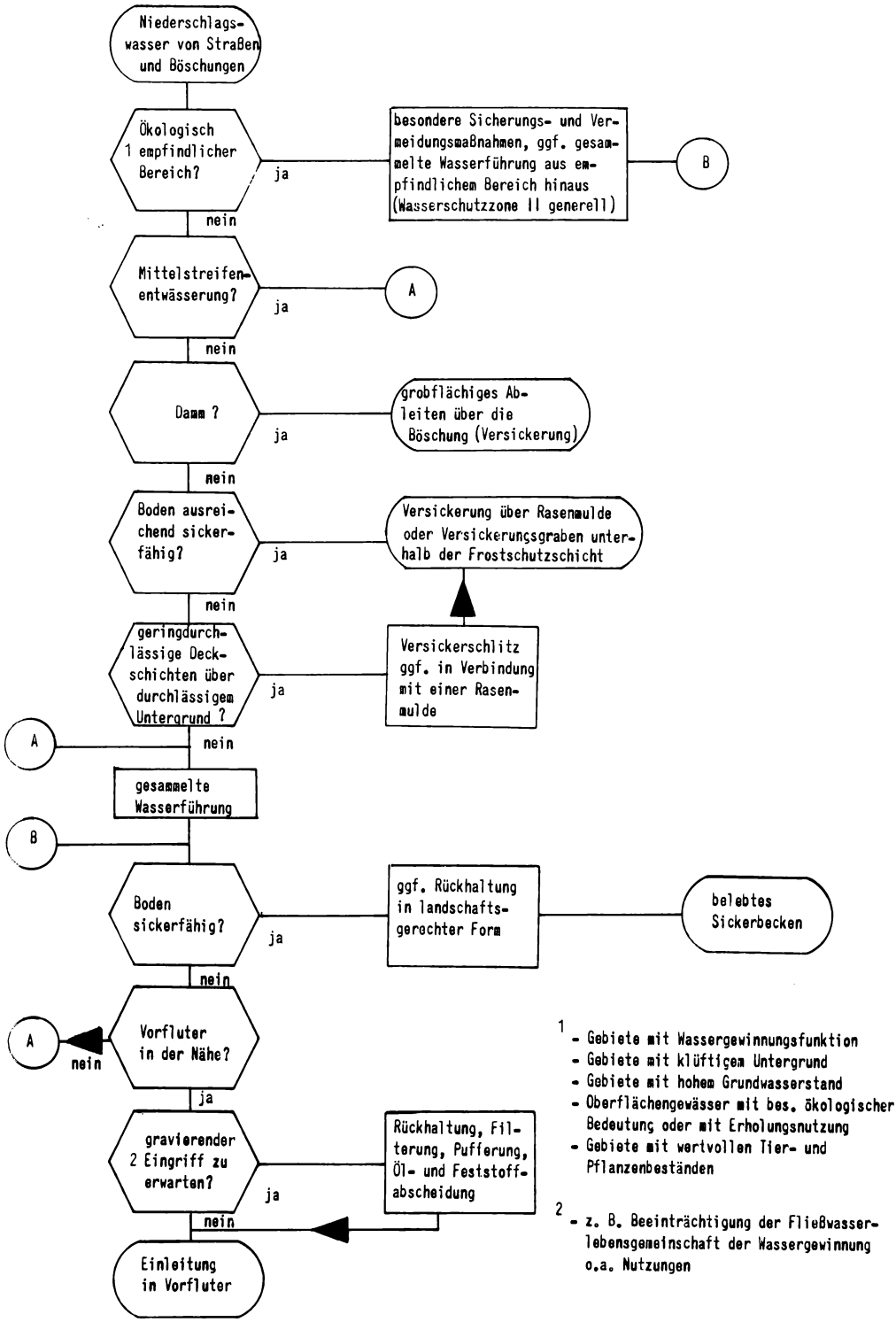


Abb. 5: Flußdiagramm zur Wahl der Straßenentwässerungsanlagen.

IV. Funktionsbündelung und landschaftsgerechte Gestaltung
Die Flächeninanspruchnahme durch Entwässerungsanlagen kann durch Funktionsbündelung (Rückhaltung, Abscheidung von Sinkstoffen und Leichtflüssigkeiten, Versickerung) verringert werden.

Erdbauweisen sind zu bevorzugen, da nur hier eine landschaftsgerechte Wiederherstellung des Flurbildes und damit ein Ausgleich des Eingriffs möglich ist. Erdbecken mit einem Dauerstau sind Lebensraum und Refugium für zahlreiche Tier- und Pflanzenarten. Sie dienen daher ebenso der Verwirklichung der Ziele von Naturschutz und Landschaftspflege, zu deren Unterstützung die Straßenbauverwaltung gemäß § 3 (2) BNatSchG verpflichtet ist. Aus diesem Grunde sollten auch bei Versickerungsanlagen Teilflächen mit Dauerstau vorgesehen werden. Die Erdbauweise bietet darüber hinaus Vorteile in bezug auf die Sicherheit und Unterhaltung der Becken sowie teilweise in bezug auf die Kosten.

Erhebliche oder nachhaltige Beeinträchtigungen ökologisch empfindlicher Bereiche wie

- Gebiete mit klüftigem Untergrund
- Gebiete mit hohem Grundwasserstand
- Oberflächengewässer mit besonderer ökologischer Bedeutung oder mit Erholungsnutzung
- Gebiete mit wertvollen Tier- oder Pflanzenbeständen
- Gebiete mit Wassergewinnungsfunktion

sind zu vermeiden, was konkret zur Ablehnung der Versickerung, zum Bau von Abscheidern für Leichtflüssigkeiten oder zur Aufweitung des berechneten Rückhaltevolumens führen kann. Aussagen zur Entwässerungsproblematik aus der Sicht von Naturschutz und Landschaftspflege sind grundsätzlich Bestandteil eines landschaftspflegerischen Begleitplanes. Die dort erzielten Ergebnisse müssen Eingang in die Entwässerungsplanung finden.

Die ökologisch begründete Konzeption der Entwässerung dient zur Vermeidung von Eingriffen im Sinne des § 8 BNatSchG bzw. entsprechender Paragraphen der Ländernaturschutzgesetze. Strenggenommen müßte wegen dieser Vermeidbarkeit in der Regel ein neuer Bau und eine wesentliche Umgestaltung von Straßen mit herkömmlichen Entwässerungsanlagen untersagt werden. Hieraus folgt, daß eine nach den genannten Grundsätzen gestaltete Entwässerungsanlage als ein unter ökologischen Gesichtspunkten errichtetes Zweckbauwerk, nie jedoch als Ausgleichsmaßnahme für andere Eingriffe der jeweiligen Straße angesehen werden kann.

5. Erste Erfahrungen mit belebten Entwässerungsanlagen im Rheinland

Durch ein im Jahre 1978 vergebenes Gutachten (ROSTOCK unveröff.), das ursprünglich lediglich einen Überblick über die Wasserqualität in den Entwässerungsanlagen an Straßen liefern sollte, konnten im Bereich des Landschaftsverbandes Rheinland erste Erfahrungen mit belebten Regenrückhaltebecken und Leichtflüssigkeitsabscheidern gemacht werden. Bei den über einen einjährigen Zeitraum untersuchten Becken handelt es sich um 3 Becken der herkömmlichen Betonbauweise sowie um 4 Becken in Erdbauweise, die nur in Ansätzen nach der vorgestellten naturnahen Konzeption erstellt wurden. Diese Becken wurden jedoch von der regelmäßigen 'Pflege' ausgenommen, so daß sich im Laufe der Zeit eine standortsgemäße Vegetation mit der zugehörigen Wasserfauna einstellen konnte und hiermit erste Rückschlüsse auf die Wirkung belebter Becken möglich wurden.

Die Untersuchung umfaßt 25 Meßgrößen, die jedoch nicht kontinuierlich, sondern nur in meist 14tägigen Abständen gemessen werden konnten. Je nach Lage der Becken bestehen daher die Meßreihen aus lediglich 18-44 Proben, so daß statistisch abgesicherte Aussagen über die gesamte Immissionsituation nur bedingt möglich sind. Da die Becken zudem im Hinblick auf die Ausgangsbelastung nicht direkt vergleichbar sind, können die gewonnenen Daten nur mit äußerster Vorsicht ausgewertet und interpretiert werden. Folgende Ergebnisse zeichnen sich jedoch ab:

- pH-Wert (s. Abb. 6)
  In Betonbecken deutlicher Jahresgang mit Spitzenwerten von fast pH 10, in Erdbecken ausgeglichener mit niedrigeren Maxima.

- Öl im Wasser (s. Abb. 7)
  Deutlich geringere Werte in den Erdbecken. Nachgewiesen wurden Bakterien *(Pseudomonas oleovorans)*, die auf Abbau von Kohlenwasserstoffen spezialisiert sind.

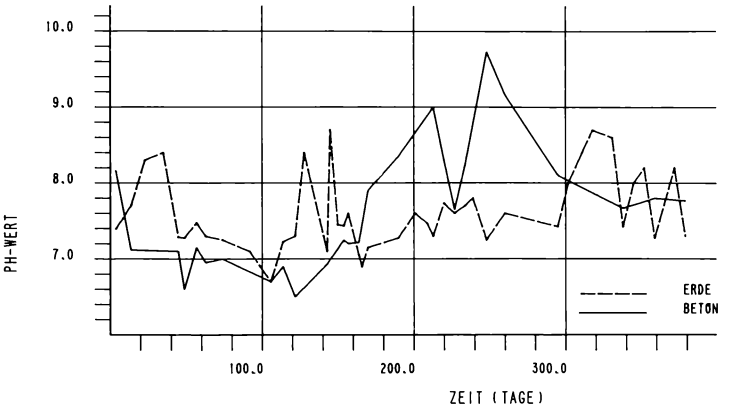


Abb. 6: Zeitreihen der pH-Werte in verschiedenen Entwässerungsanlagen an Bundesfernstraßen und einer Landstraße.
Jeweiliges Mittel der 3 Beton- bzw. 4 Erdbecken; Werte aus ROSTOCK unveröff.).

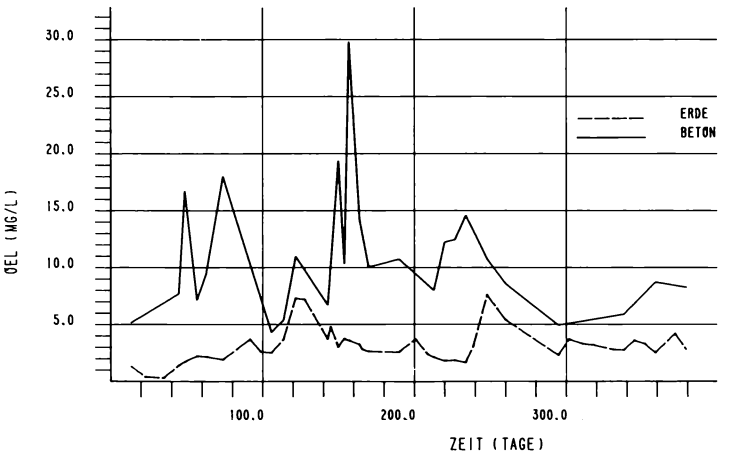


Abb. 7: Zeitreihen der Ölgehalte der zuvor genannten Becken.

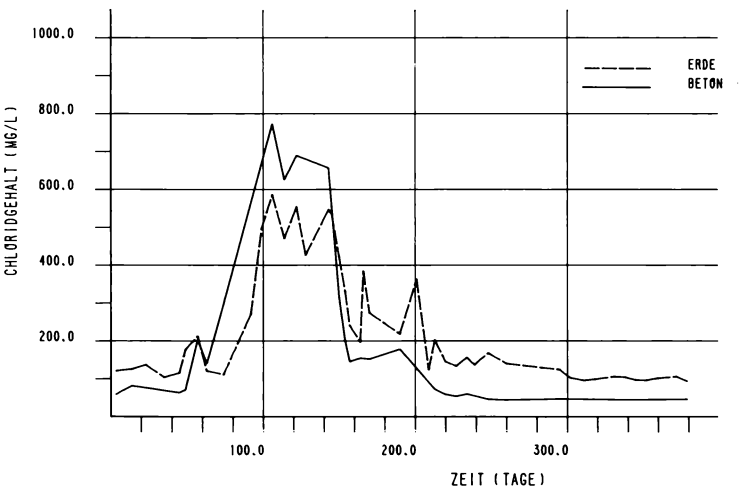


Abb. 8: Zeitreihen der Chloridgehalte der zuvor genannten Becken.

- Chloride (s. Abb. 8)
  Pufferung der streusalzbedingten Chloridbelastung. Das Chlorid wird in den Erdbecken zunächst festgehalten und sukzessive wieder abgegeben. Dementsprechend geringer fällt die Belastung des Vorfluters aus.

- Sauerstoff, Wassertemperatur (S. Tab. 1)
  Sauerstoffgehalt und Wassertemperatur im Erdbecken zeigen mit natürlichen Stillgewässern vergleichbare Werte, während in Betonbecken extrem hohe Temperaturen mit gleichzeitigem Sauerstoffmangel gemessen wurden.

- Phosphat (s. Tab. 1)
  Der Phosphatgehalt ist in Erdbecken deutlich geringer. Offenbar wird Phosphat von dem vorhandenen Bewuchs aufgenommen.

Tab. 1: Wassertemperatur, Sauerstoff- und Phosphatgehalt von Oktober 1978 bis Oktober 1979.
Gegenüberstellung der Erd- und Betonbecken.
Gemittelte Minima (Min), Maxima (Max), Mittelwerte ($\bar{x}$) und Standardabweichungen (s) der Meßreihen (jeweils 18-44 Proben), Auswertung von ROSTOCK, unveröff.

	Ø Erdbauweise				Ø Betonbauweise			
	Min	Max	$\bar{x}$	s	Min	Max	$\bar{x}$	s
Wassertemperatur (°C)	-3	24	8.37	*6.38*	0	28	11.33	*7.9*
Sauerstoffgehalt (mg/l)	3.3	13.8	9.98	*1.64*	1.4	18.5	7.97	*2.9*
Phosphatgehalt (mg/l)	0.1	0.9	0.29	*0.11*	0.2	2.3	0.53	*0.43*

- Rückhaltebecken und Ölabscheider als Biotop
  Die sich in den Erdbecken spontan einstellende Vegetation zeigt eine relativ hohe Artenvielfalt: *Typha latifolia, Lemna minor, Lemna gibba, Wolffia arrhiza* (Rote Liste Nordrhein-Westfalen), *Potamogeton natans, Sparganium emersum, Elodea canadensis, Mentha aquatica, Alisma plantago-aquatica, Juncus effusus, Petasites hybridus, Bidens tripartitus, Eupatorium cannabinum.* Die Erdbecken wurden ferner auch von verschiedenen Amphibien, Wasserinsekten und Wasservögeln (z.T. als Brutbiotop) angenommen. Eine pflanzensoziologische Kartierung bzw. faunistische Bestandskartierung wurde noch nicht vorgenommen.

- Kostenersparnis
  Die Erdbecken lassen gegenüber den Betonbecken teilweise geringere Baukosten, mit Sicherheit geringere Unterhaltungskosten erwarten.

- Erhöhung der Sicherheit
  Bei den Wartungs- und Pflegearbeiten wird durch flache Böschungsneigungen bei den Erdbecken ein höherer Sicherheitsgrad erzielt.
  Im Gegensatz zu Betonbecken mit senkrechten Wänden stellen Erdbecken keine 'Tierfallen' in bezug auf Kleinsäuger und Wasservögel dar.

6. Zusammenfassung

Gegenüber der herkömmlichen Bauweise bietet die ökologisch begründete Konzeption der Straßenentwässerung die Möglichkeit, Eingriffe in Naturhaushalt und Landschaftsbild zu vermeiden bzw. zu vermindern und gleichzeitig die Ziele von Naturschutz und Landschaftspflege zu unterstützen (§ 3(2) BNatSchG). Grundlage der neuen Konzeption sind die grundsätzliche Bevorzugung der Versickerung, ökologisch sinnvolle Regenrückhaltung, die Einbeziehung natürlicher Reinigungsprozesse und eine landschaftsgerechte Gestaltung. Erste Erfahrungen mit belebten Entwässerungsanlagen im Rheinland sind in jeglicher Hinsicht positiv. Der Erfolg zeigt, daß in dieser Richtung weiter gearbeitet werden muß, daß aber auch detaillierte Untersuchungen an den nach ökologischen Gesichtspunkten ausgestalteten Becken notwendig sind und durchgeführt werden müssen.

Literatur

BITTMANN E., 1968: Landschaftspflege an Gewässern. In: (Ed. BUCHWALD K., ENGELHARDT W.): Handbuch für Landschaftspflege und Naturschutz, Bd. 2. München/Basel/Wien (BLV): 350-390.

BITTMANN E., 1973: Richtlinien für Pflegemaßnahmen an Gewässern. In: (Ed. BUCHWALD K., ENGELHARDT W.): Landschaftspflege und Naturschutz in der Praxis. München/Basel/Wien (BLV): 141-150.

FORSCHUNGSGESELLSCHAFT, 1971: Merkblatt für die Entwässerung von Straßen. Köln (Forschungsges. Straßenwesen).

FORSCHUNGSGESELLSCHAFT, 1982: Richtlinien für bautechnische Maßnahmen an Straßen in Wassergewinnungsgebieten (RiStWag). Köln (Forschungsges. Straßen- u. Verkehrswesen).

GOLWER A., 1973: Beeinflussung des Grundwassers durch Straßen. Z. Dt. Geol. Ges. 124: 435-446.

GROSCH U.A., 1980: Die Bedeutung der Ufervegetation für Fisch und Fischerei. Garten Landschaft 90(1): 6-9.

KRAUTH K., 1976: Pilotstudie über die Beschaffenheit von Straßenoberflächenwasser in Abhängigkeit örtlicher und verkehrlicher Gegebenheiten. Stuttgart (Selbstverlag).

KÜSTER F., 1981: Grundsätze der landschaftsgerechten Eingliederung von Entwässerungsanlagen an Straßen. Schriftenr. Straße - Landschaft - Umwelt [LV Rheinland Köln] 3: 128-138.

LANGE G., 1980: Die Versickerung des Oberflächenwassers von Straßen in Gräben und Becken. Straße Autobahn 30(5): 236-238.

SCHWOERBEL J., 1980: Einführung in die Limnologie. 4. Aufl. Stuttgart (Fischer).

SEIDEL K., 1978: Gewässerreinigung durch höhere Pflanzen. Garten Landschaft 88(1): 9-17.

Adressen

Dipl.-Ing. Friedhelm Küster
Straßenbauabteilung
Bundesministerium für Verkehr
Kennedyallee 72

D-5300 Bonn 2

Dipl.-Ing Wolfgang Stein
Straßenbauabteilung
Landschaftsverband Rheinland
Kennedyufer 2

D-5000 Köln 21

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Eine Versuchsanlage zur Prüfung der Wirkung von Umweltchemikalien auf Organismengemeinschaften

- Cornelia Frehe -

Four agricultural microcosms have been built to investigate the effects of environmental chemicals. Each microcosm consists of a little greenhouse, which is fixed on a lysimeter containing a soil mixture; a composition of peas, vetches, oats, and mustards is grown in it. Earthworms are then added to the soil. The greenhouses are provided with a ventilation- and a sprinkle-system. Di-(2-ethylhexyl)-phthalate (DEHP) was chosen for testing, and has been applied as an aerosol. Several air samples and samples of deposited phthalate, taken at different locations, have been examined in order to control the efficiency of DEHP distribution.

Anwendungskontrolle, Begasungsexperiment, Belastung, DEHP-Anwendung, Landwirtschaft, Modellversuche, Ökosystemanalyse, toxische Chemikalien, Umweltschutz.

1. Einführung

Untersuchungen zur Beurteilung der Wirkung von Chemikalien werden in den meisten Fällen an Einzelorganismen durchgeführt. In der Gemeinschaft mit anderen Organismen können jedoch Wechsel- und indirekte Wirkungen auftreten, die bei Einzeltests nicht erfaßt werden. Als Testobjekte für derartige Fragestellungen sind in den letzten Jahren häufig Modellökosysteme entwickelt worden (GILLETT, GILE 1976; NASH et al. 1977; FIGGE 1978). Im folgenden wird ein Modell einer agrarischen Organismengemeinschaft vorgestellt, in dem als Testsubstanz Di-(2-äthylhexyl)-Phthalat (DEHP) appliziert wurde.

2. Material und Methoden

2.1 Aufbau der Modelle

Die Anlage zum Aufbau von Modellökosystemen entstand auf einem Freigelände der Universität Hohenheim. Zur Einrichtung der Modelle dienten 4 Kleingewächshäuser (Länge: 207, Breite: 193, Höhe: 220 cm) über Lysimetern (Tiefe: 60 cm). Abb. 1 zeigt die Anordnung einer Testeinheit in der zuletzt benutzten Form.

Der Boden der Lysimeter ist mit einer 5 cm mächtigen Lage mittelgroben Kieses bedeckt. Darüber liegt eine Glasfasermatte, auf die Flußsand in einer Stärke von ca. 2 cm aufgebracht ist. Über dieser Unterlage sind die Lysimeter mit einer Erdmischung aus Lößlehm, Sand und Torf im Verhältnis 50 : 40 : 10 (Gew.%) gefüllt. Das Bodenmaterial wurde in Schichten von ca. 5 cm eingebracht, verfestigt und je 2 Tage zum möglichst guten Absetzen intensiv gewässert.

Die Belüftung der Gewächshäuser erfolgt mit Hilfe einer auf dem Boden liegenden Ringleitung aus Rohren mit einer Nennweite von 100 mm. Auf jedem Ring sind 160 Bohrungen (Ø 5 mm) so angeordnet, daß sie jeweils abwechselnd senkrecht in die Höhe, im 45°-Winkel und waagerecht in die Mitte der Testkammern weisen. Die Luft wird von einem Gebläse durch ein Filtersystem aus 10 Aktivkohlefilterpatronen hinter 2 Staubfiltermatten angesaugt und in die Ringleitung gepreßt. Die Gebläse haben eine maximale Förderleistung von etwa 570 m^3/h, so daß in den Kleingewächshäusern ein 70- bis 80-facher Luftwechsel erreicht werden kann.

Die Bewässerung erfolgte mit einer Sprinkleranlage. Zu Beginn jedes Versuchs wurde ein Futtergemenge aus Erbse *(Pisum sativum)*, Saat-Wicke *(Vicia sativa)*, Hafer *(Avena sativa)* und Senf *(Sinapis alba)* ausgesät sowie Regenwürmer der Art *Lumbricus terrestris* eingesetzt.

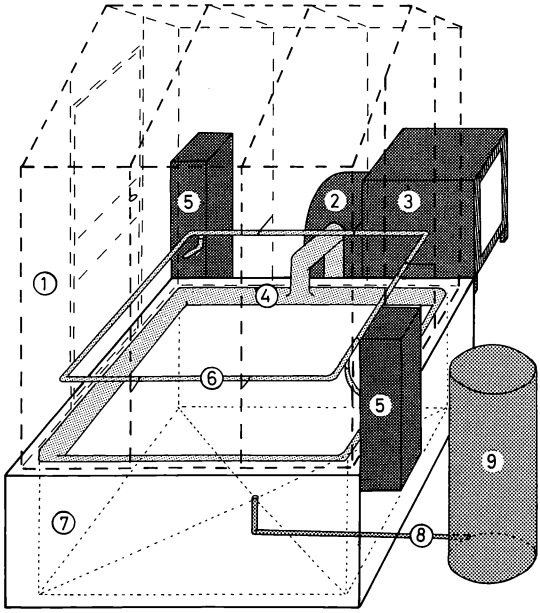


Abb. 1: Anordnung einer Testeinheit.
1 Kleingewächshaus, 2 Gebläse, 3 Filtersystem, 4 Belüftungsring, 5 DEHP-Dosierung, 6 DEHP-Verteilungsring, 7 Lysimeter, 8 Sickerwasserabfluß, 9 Schacht zur Sickerwassersammlung.

2.2 Applikation der Testsubstanz

Als Testsubstanz war Di-(2-äthylhexyl)-phthalat (DEHP) ausgewählt worden. Es wird als Weichmacher für Kunststoffe und Lacke industriell eingesetzt.

Die Chemikalie wurde in Form von Aerosol in die Luft der Testkammern eingeleitet, wobei Ultraschallvernebler eine Emulsion des Phthalats in den Aerosolzustand brachten. Während des ersten Versuchsjahres wurde der DEHP-Nebel jeweils an einer Ecke in die Testkammern eingeblasen und dort durch einen oszillierenden Ventilator verteilt. Im zweiten Jahr erfolgte die Einleitung des Aerosols an zwei gegenüberliegenden Ecken der Häuschen in eine perforierte Ringleitung, die oberhalb der Belüftungsrohre angebracht war (s. Abb. 1). Die Luftströmung sorgte für die Verteilung des DEHP in der Testkammer.

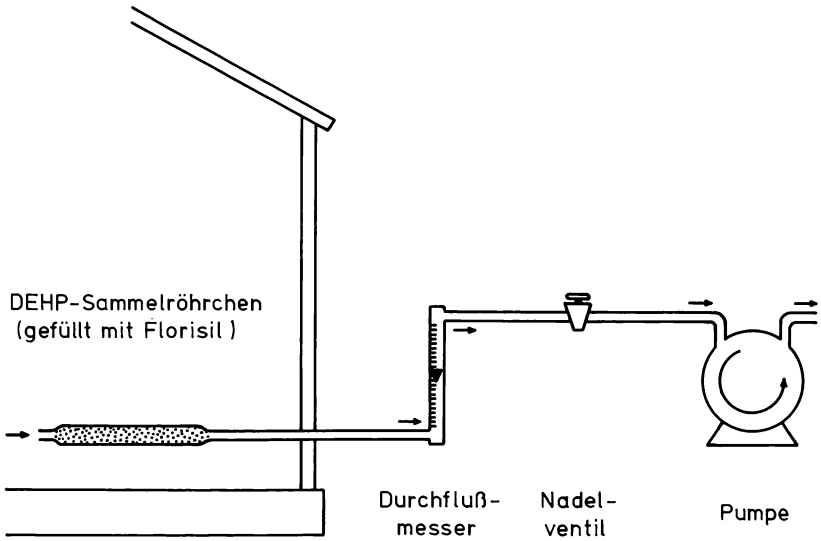


Abb. 2: Anordnung zur Luftprobenahme.

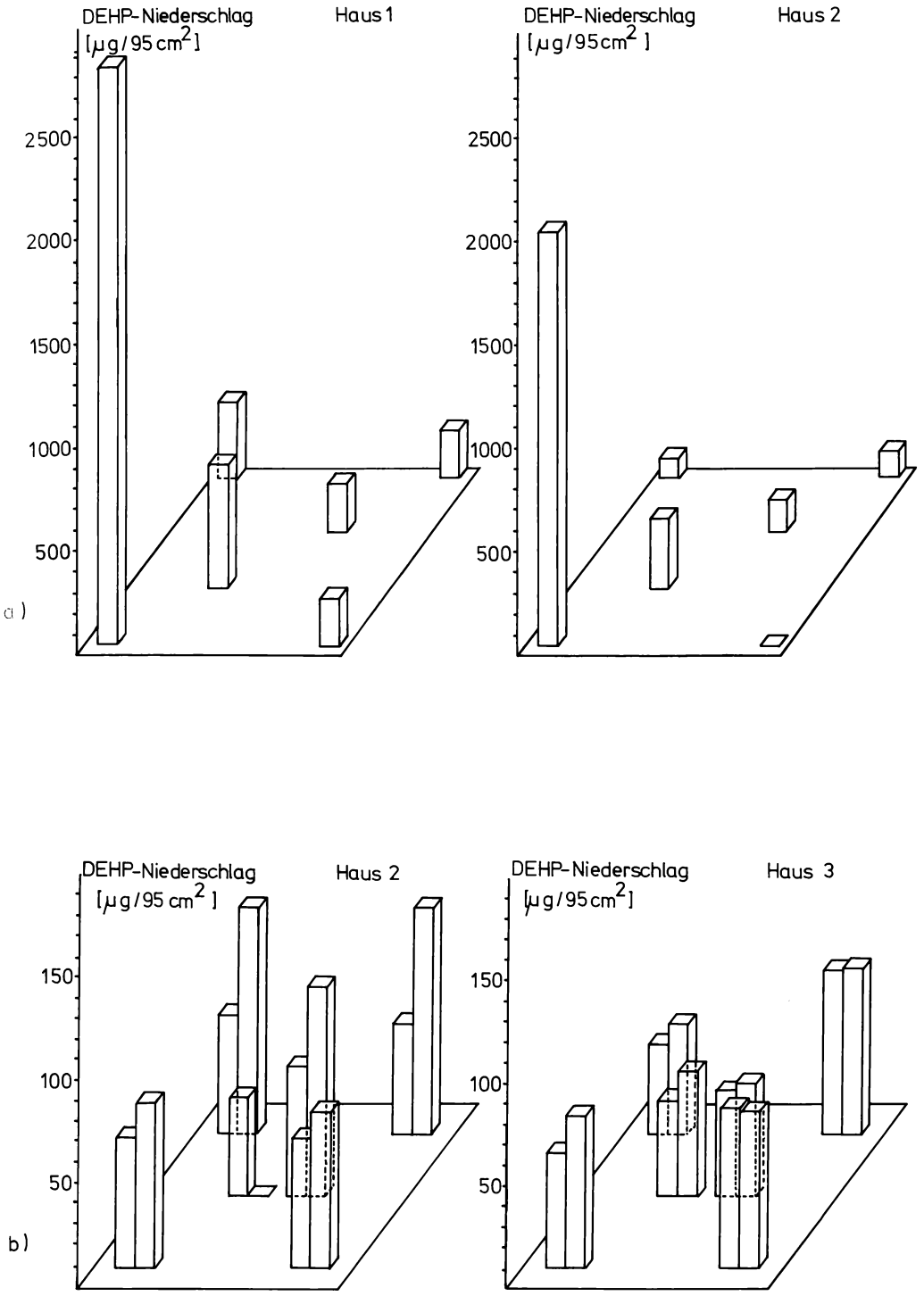


Abb. 3a, b: Sedimentierender Anteil des DEHP-Aerosols in den Testkammern im Verlauf von Versuchen im ersten und zweiten Betriebsjahr.

2.3 Dosierungskontrolle

2.31 DEHP-Gehalt in der Luft

Die Luftprobenahme erfolgte nach einer Methode von GIAM et al. (1975) und wurde mit Hilfe einer Anordnung, wie sie Abb. 2 zeigt, durchgeführt. Eine Pumpe saugte einen definierten Luftstrom durch Florisilsäulen, die das DEHP adsorbierten (Packung in einer Pasteurpipette: Glaswollestopfen, 0.3 g Florisil (60-100 mesh mit ca. 3% H_2O, w/w), 1 g Na_2SO_4, Glaswollestopfen). Die Säulen wurden mit Diäthyläther eluiert und die in den Röhrchen gesammelte DEHP-Menge mit Hochdruckflüssigkeitschromatographie (HPLC) bestimmt.

2.32 DEHP-Niederschlag

Der sedimentierende Anteil des Aerosols, der auf den Pflanzenbestand fiel, wurde durch Glasfaserfilterscheiben erfaßt, die in den Gewächshäuschen verteilt worden waren. Sie lagen auf höhenverstellbaren Tellern, so daß ihre Position dem aufwachsenden Bestand angepaßt werden konnte. Die Messung der DEHP-Niederschläge wurde nach Extraktion der Filter mit der HPLC durchgeführt.

3. Ergebnisse der Dosierungskontrolle

Die regelmäßige Überprüfung des DEHP-Gehaltes in der Luft der Kleingewächshäuser ergab eine mittlere Konzentration von 0.14 mg/m³ Luft im ersten Betriebsjahr. Nachdem die DEHP-Dosierung bei der Veränderung der Applikationsanordnung jeweils um einen Ultraschallvernebler erweitert worden war, konnten Werte von 0.28 mg DEHP/m³ Luft erreicht werden.

Die Abb. 3a und b geben einen Überblick über sedimentierte DEHP-Mengen im Verlauf von Versuchen im ersten und im zweiten Betriebsjahr der Anlage. In den Darstellungen ist durch die Säulen sowohl die Verteilung der Filterscheiben innerhalb der Testkammern, als auch die Höhe der DEHP-Niederschläge angegeben.

Im ersten Jahr (Abb. 3a) zeigte sich ein deutlicher, vom Aerosoleinlaß (in der Abb. vorne links) zur gegenüberliegenden Ecke abnehmender Gradient. Die DEHP-Mengen/Filterscheibe, die im zweiten Jahr ermittelt wurden, lassen erkennen, daß die beschriebene Abwandlung der Applikationsanordnung (s. 2.2) zu einer annähernd gleichmäßigen Verteilung der Testsubstanz geführt hat.

4. Möglichkeiten der Anwendung

Die beschriebene Anlage, bestehend aus den Komponenten Pflanzengemeinschaft aus 4 Arten, Tiere, Boden, Wasser und Luft mit zudosierter Testsubstanz, ermöglicht Hinweise auf die Wirkung einer Chemikalie in der Umwelt. Veränderungen, die an einzelnen Bestandteilen des Modells im Vergleich zu Kontrollsystemen festgestellt werden, können durch das Zusammenwirken mehrerer Faktoren begründet sein. Als Beispiel wäre eine Verschiebung des Konkurrenzgleichgewichts der Pflanzengemeinschaft zu nennen, die durch eine Verminderung der Massenproduktion einer Pflanzenart gekennzeichnet ist. Durch chemische Analysen kann der Verbleib der Prüfsubstanz innerhalb des Systems verfolgt werden, wie z.B. die Aufnahme durch Pflanzen und Tiere oder die Verlagerung im Boden und das Erscheinen im Sickerwasser.

Die Arbeit wurde mit Mitteln des Bundesministeriums für Forschung und Technologie finanziert.

Literatur

FIGGE K., 1978: Umweltökologische Untersuchungen mit Hilfe radioaktiver Verbindungen. In: (Ed. AURAND K., HÄSSELBARTH H., LAHMANN E., MÜLLER G., NIEMITZ W.): Organische Verunreinigungen in der Umwelt. Erkennen - Bewerten - Vermindern. Berlin (E. Schmidt).

GIAM C.S., CHAN H.S., NEFF G.S., 1975: Rapid and inexpensive method for detection of polychlorinated biphenyls and phthalates in air. Anal. Chem. 47: 2319-2320.

GILLET J.W., GILE J.D., 1976: Pesticide fate in terrestrial laboratory ecosystems. Int. J. Env. Stud. 10: 15-22.

NASH R.G., BEALL M.L., HARRIS W.G. (jr.), 1977: Toxaphen and 1,1,1-trichloro-2,2-bis-(p-chlorophenyl)ethan(DDT)losses from cotton in an agroecosystem chamber. J. Agric. Food Chem. 25: 336-341.

Adresse

Cornelia Frehe
Maurenstr. 25

D-7000 Stuttgart 70

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Schule in der Natur
Kriterien für den Ökologieunterricht im Gelände aufgezeigt am Beispiel eines neuartigen Unterrichtsprogramms aus den USA

Wilfried Probst

Experiences with an american program for outdoor biology education (OBIS = Outdoor Biology Instructional Strategies) are presented. The essentials of the program are exemplified by four activities. They should help youngsters to a better understanding and appreciation of environment and ecological relationships. By testing OBIS-activities for an adaption to german conditions, the following principles for outdoor biological and environmental education were developed:

- Independent learning
  (discovering, playing, researching, cooperating)
- Learning by example
- Openness
  (multisensitiveness, overlapping subjects, free and open learning)
- Protection of nature
  (protection and management).

Biologieunterricht, Freilandökologie, Naturschutz, Umwelterziehung.

1. "Heraus aus der Schulstube!" - Über die Aktualität einer alten Forderung der Biologie-Didaktik

Liest man den Bericht 1982 der Kultusministerkonferenz der Länder in der Bundesrepublik Deutschland (KMK) zur Umwelterziehung in der Schule, so kann man sehr zufrieden sein. Die 1980 gesteckten Ziele scheinen weitgehend erreicht. Umwelterziehung in ihrer umfassenden Form soll, wie am 17. Oktober 1980 von der KMK beschlossen, breiten Eingang in die Schulstuben gefunden haben.

Was Lehrpläne und Curricula angeht, so sind hier sicherlich Forschritte gemacht worden. Auf einem, wie ich meine, sehr wichtigen Gebiet zeigt sich jedoch nur wenig Veränderung. SCHMITTs Ruf "Heraus aus der Schulstube" (1922) verhallt nun schon über 60 Jahre lang zwar nicht ungehört, aber doch ohne Ergebnis zwischen der Lehrerschaft. Auch der Einzug der Ökologie und der Umwelterziehung in die Schulstuben hat es nicht vermocht, diese Stuben für den Dorfteich oder das Regenrückhaltebecken zu öffnen. Noch heute gilt, wie zu Zeiten SCHMITTs (1922) und KERSCHENSTEINERs (1928): Nur selten wird 'Natur in der Schule' zur 'Schule in der Natur'.

Dabei sind sich alle beteiligten Lehrer, Didaktiker, Pädagogen und Schulbehörden weitgehend einig: Biologieunterricht im Gelände könnte viele Forderungen der neuen und älteren Biologie-Didaktik besonders gut erfüllen. Hier könnte durch 'originale Naturbeobachtung' 'unmittelbare Anschauung' erreicht werden. 'Selbständiges Tun' könnte zum viel beschriebenen 'ökologischen Bewußtsein' führen.

'Outdoor Biology', 'Out of School Environmental Education', das sind mittlerweile weltweit feste Begriffe geworden. Große internationale Symposien beschäftigen sich mit diesen Fragen, und es gibt in vielen Ländern zahlreiche Aktivitäten auf diesem Gebiete; in der schulischen Praxis spielen sie jedoch bis heute eine geringe Rolle. Dies liegt sicherlich nicht am mangelnden Willen der Lehrer, eher an ungünstigen Rahmenbedingungen. Stichwortartig sei an einige Schwierigkeiten erinnert:

I. Durch den üblichen Unterrichtsablauf im 45-Minuten-Takt ist es fast unmöglich, mit Schülergruppen ins Freie zu gehen, ohne die Schulorganisation stark zu belasten. Hinzu kommt, daß durch ungünstige Stundentafeln den für Ökologieunterricht relevanten Fächern - insbesondere sind dies Biologie und Geographie - pro Woche nur wenige Stunden zur Verfügung stehen.

II. Die Stoffülle der Lehrpläne umgibt das Schulhaus wie eine Mauer und läßt niemand hinaus. Die Angst, etwas zu versäumen, führt häufig dazu, daß das Naturerlebnis versäumt wird. Mindestens aus dem Stand heraus kann die Schule in der Natur nicht so viel Stoff bewältigen wie ein an Schulbuch, Tafel und Arbeitsblatt orientierter Unterricht im Klassenzimmer.

III. Viele Lehrer fühlen sich im Gelände unsicher. Sie haben Angst vor Schülerfragen, da in ihrer eigenen Ausbildung Geländebiologie nur eine untergeordnete Rolle spielte. Dieses Problem gibt es nicht nur in Deutschland, sondern auf der ganzen Welt. Auf einem Symposium über Out of School Science Activities (Singapore 1980) berichtete z.B. der Japaner Imahori von seinem Land: "The most serious problem is, that population of educators who know well about nature, specially names of plants and animals or their ecology, is very small."

IV. Schließlich darf man nicht vergessen, daß auch viele Schüler sich nicht viel von 'Schule in der Natur' versprechen. Die Motivation ist zunächst, vor allem in Stadtschulen und ab Klasse 8 aufwärts, nicht groß. So kann der Erfolg zweifelhaft werden,
- weil es schwer ist, alle Schüler sinnvoll zu beschäftigen,
- weil nur wenige sehen, was der Lehrer demonstriert,
- weil das Herumstehen die Schüler langweilt,
- weil die größere Freiheit die Schüler zu Unfug und Blödeleien anregt.

2. OBIS - ein neuer Versuch zur 'Schule in der Natur'

Es gibt kein Allheilmittel gegen diese Schwierigkeiten. Im folgenden wird von einigen Erfahrungen berichtet, die sich in den vergangenen 2 Jahren mit einem amerikanischen Unterrichtsprogramm zum Ökologieunterricht im Freien ergeben haben. Das Programm heißt Outdoor Biology Instructional Strategies, kurz OBIS.

OBIS wurde in der zweiten Hälfte der siebziger Jahre an der Lawrence Hall of Science, Berkeley, entwickelt. Bisher gibt es insgesamt 96 'Activities', die jeweils auf einem Doppelbogen für einen Gruppenleiter oder Lehrer erläutert werden. Diese Folios können einzeln oder als Sets (Modulen) zu bestimmten übergeordneten Themen bezogen werden. Zu dem OBIS-Programm wurden überall in den USA Resource Centers eingerichtet, an denen mindestens einmal pro Jahr ein OBIS-Workshop abgehalten wird. Von der Lawrence Hall of Science wird eine Zeitung (OBIS Newsletter) herausgegeben. Von dort kann auch schwer beschaffbares Arbeitsmaterial bezogen werden.

Die Anregung zu dieser Beschäftigung mit OBIS kam vom IPN Kiel. Geholfen haben mir Studenten und Kollegen aus Flensburg, und seit einiger Zeit beteiligt sich an den Erprobungen und an der Adaption des Programms Prof. Kuhn (PH Freiburg i.Br.).

Einige Beispiele für OBIS-Activities sind:

2.1 Pflanzenjagd

Es geht um das Kennenlernen verschiedener Pflanzenarten. Man könnte sagen, daß es sich dabei um ein klassisches Exkursionsziel handelt. Lange Zeit übliche Methode: Der Exkursionsleiter greift sich eine Pflanze, nennt ihren Namen, gibt eventuell weitere Erläuterungen und geht dann zur nächsten Art über. Die Teilnehmer notieren oder 'sammeln nach'.

Nun ist es natürlich nichts Besonderes, daß man diesen Lernvorgang auch so gestalten kann, daß Teilnehmer nicht nur rezipieren, sondern selbst etwas tun. Der OBIS-Vorschlag, den wir noch etwas ausgebaut und variiert haben, wurde von verschiedenen Lerngruppen gut angenommen:

Erste Phase:

1) Untersuchungsgebiet abstecken.
2) Plastikbeutel an Zweiergruppen austeilen.
3) Anweisung geben: möglichst viele verschiedene Blätter (Blüten usw.) von Pflanzen sammeln.
4) Nach 10-15 Minuten sammeln der Teilnehmer.
5) Eine Gruppe soll die Blätter auf einem großen Papierbogen oder auf bereitstehenden Tabletts sortieren.
6) Die anderen Gruppen sollen ihre Funde den ausgelegten zuordnen. Neue Sorten erhalten einen neuen Platz und werden besonders erwähnt.
7) Die ganze Gruppe sucht nach falsch zugeordneten Blättern.
8) Wenn alle Blätter richtig zugeordnet sind, werden sie beschriftet. Die richtigen Namen können vom Exkursionsleiter genannt werden. Sie können aber auch von den Teilnehmern selbständig mit einem Bestimmungsbuch oder einem Bestimmungsschlüssel ermittelt werden.

   Dieser letzte Punkt kann notfalls auch entfallen. Er ist im OBIS-Programm nicht unbedingt vorgesehen. Unsere Erfahrungen haben aber gezeigt, daß bei allen Teilnehmern fast immer ein starkes Interesse vorhanden ist, den Namen der gesammelten Objekte kennenzulernen. Diesem Interesse sollte man möglichst nachkommen.

Zweite Phase (Wiederholung, Festigung)

Auf dieser Ausgangsbasis kann nun 'gespielt' werden. Voraussetzung sind die sortierten und möglichst mit Namen versehenen Pflanzen oder Pflanzenteile. Die Teilnehmergruppe setzt sich um die sortierte Kollektion. Ein Teilnehmer wählt sich insgeheim eine Art aus und nennt ein Merkmal, z.B.: "Mein Blatt ist herzförmig". Die Teilnehmer dürfen zweimal raten. Wenn sie beide Male falsch geraten haben, wird ein weiteres Merkmal genannt, z.B.: "Mein Blatt ist herzförmig und hat einen gesägten Rand". Es wird erneut geraten. Wer zuerst richtig rät ("Sommerlinde"), darf die nächsten Fragen stellen. Um die Spielregeln bekannt zu machen, empfiehlt es sich für den Exkursionsleiter, mit den Fragen zu beginnen.

Weitere Spielmöglichkeiten:

- Namenskärtchen werden verteilt. Der Spielleiter hält hintereinander Pflanzen (z.B. Blätter) hoch, und wer als Erster "hier" ruft und dann ein richtiges Namenskärtchen vorlesen kann, darf das Kärtchen abgeben. Wer falsch meldet, muß eine Runde aussetzen. Gewonnen hat, wer zuerst alle seine Kärtchen abgegeben hat. Das Spiel kann auch umgekehrt gespielt werden. Pflanzen werden ausgeteilt, und der Spielleiter nennt einen Namen.
- Im Schnellverfahren kann dieses Spiel auch so gespielt werden, daß am Ende der ersten Phase schnell alle Beschriftungskärtchen eingesammelt und an die Teilnehmer ausgeteilt werden. Nun muß jeder Teilnehmer sein Kärtchen rasch wieder an den richtigen Platz legen. Die ganze Gruppe kontrolliert dann, ob die Kärtchen wieder richtig verteilt sind.

2.2 Kartieren eines Untersuchungsgebietes

Benötigtes Material:

- Eine Karte des Untersuchungsgebietes, die in so viele Teilstücke zerlegt ist, wie Arbeitsgruppen gebildet werden. Die Karte, z.B. ein Lageplan, sollte auf festem Karton aufgeklebt sein und mit einer Klarsichtfolie überzogen werden. Das ist wichtig, damit falsch gesetzte Klebepunkte ohne Schaden wieder abgenommen werden können.
- Farbige Klebepunkte (selbstklebende kleine Etiketten)
- 'Legende'. Auf eine Karteikarte werden die verschiedenen ausgegebenen Klebepunkte aufgeklebt und jedem Klebepunkt wird eine bestimmte Bedeutung zugeordnet, z.B. eine bestimmte Pflanzenart ('Sommerlinde') oder eine bestimmte Vegetationsform ('Rasen', 'Hecke', 'Moor' usw.). Durch besondere Zeichen können auch Müll, Tritt, Asphalt usw. kartiert werden.

Vorbereitung

Die Legende kann vor Beginn des Kartierens im Klassenzimmer gemeinsam erarbeitet werden. Dabei sollten der Sinn und das Ziel der Kartierung mit angesprochen werden. Auch mit der gesamten Karte sollte man sich schon im Klassenzimmer vertraut machen. Dazu können die Teilareale an der Tafel mit Klebeband befestigt werden.

Geländearbeit

Im Gelände werden zuerst die Teilareale mit Fähnchen oder Stöcken markiert. Dann erhält jede Teilgruppe ihren Kartenausschnitt und dazu einen Beutel mit Klebepunkten und mit der Karteikarte, auf der die Legende vermerkt ist. Die eigentliche Kartierarbeit kann in etwa 30 Minuten abgeschlossen sein. Der Leiter geht dabei von Teilgruppe zu Teilgruppe. Er sollte jede Gruppe während der Zeit einmal besuchen.

Auswertung

Die Auswertung kann wieder im Klassenzimmer stattfinden. Hierzu werden die verschiedenen Teilareale wieder zu dem gesamten Kartenbild an der Tafel vereinigt. Je nach Schwerpunkt des Kartierungszieles kann nun die Auswertung ganz unterschiedlich aussehen. Man kann mehr ökologische Zusammenhänge in den Vordergrund stellen, oder es kann besonderer Wert auf die Bedeutung menschlicher Beeinflussung gelegt werden. Oft ergeben sich von allein besondere Auswertungsmöglichkeiten, wenn man das gesamte Kartenbild vor sich sieht. Wichtiges Ziel soll es auch sein, den Sinn und Zweck von Kartierungen ganz allgemein zu erläutern und an Beipielen verständlich zu machen.

2.3 Suche nach eingeschmuggelten Gegenständen

Spielprinzip

Naturobjekte, Blätter, Früchte, Samen, Steine oder Bodenproben werden an Stellen plaziert, an die sie nicht gehören (z.B. ein Apfel an einer Eiche). Diese vertauschten Gegenstände müssen gesucht werden.

Durchführung

OBIS schlägt vor, die Vertauschungen entlang eines markierten Parcours vorzunehmen, und zwar immer an bestimmten mit Nummern oder Fähnchen markierten Stellen. Eine andere Möglichkeit ist es, kleine Teilareale abzugrenzen, in die dann eine bestimmte vorgegebene Anzahl von vertauschten Gegenständen eingeschmuggelt werden soll. Bei ganz schlechtem Wetter kann man schließlich auch nur kurz ins Freie hinausgehen und entsprechendes Material wie Zweige, Früchte, Blüten usw. sammeln und im (Klassen)zimmer in Gruppenarbeit die Vertauschungen vornehmen. Um das Spielprinzip zu demonstrieren, ist es günstig, wenn der Leiter zunächst einige vertauschte Objekte selbst vorbereitet. Am meisten Spaß macht es jedoch, wenn man den Teilnehmern selber erlaubt, solche Präparationen vorzunehmen und damit ihre Mitschüler aufs Glatteis zu führen. Das Spiel wird bereits von Grundschulkindern gern gespielt und macht auch noch Erwachsenen Spaß. Es eignet sich nicht nur für den Unterricht, sondern z.B. auch für Geburtstagsparties.

2.4 Populationsspiel

Neben Untersuchungen und Spielen, bei denen es direkt um Naturobjekte geht, werden von OBIS auch eine Reihe von Simulationsspielen vorgeschlagen, die im Gelände durchgeführt werden können, notfalls jedoch auch auf einem asphaltierten Pausenhof oder sogar in einer Turnhalle. Ein Beispiel dafür möchte ich anführen: das Populationsspiel.

Ziel

In diesem Spiel 'erforschen' die Teilnehmer die Auswirkungen von drei Faktoren auf eine simulierte Tierherde: I. Konkurrenz um ein begrenztes Nahrungsvorkommen, II. Zerstörung der Nahrungsquellen durch Übervölkerung, III. Auswandern in neue Nahrungsgebiete. Durch dieses Spiel sollen die Teilnehmer die dynamische Beziehung zwischen der Populationsgröße einer Tierherde und der Nahrungskapazität eines bestimmten Gebietes erkennen. (Die Nahrungskapazität eines Gebietes ist gleichzusetzen mit der größten Zahl von Organismen einer Art, die dieses Gebiet ernähren kann.)

Spielprinzip

Jedes Individuum der Tierherde wird durch einen Plastikbeutel symbolisiert. Alle Teilnehmer tragen einen oder mehrere Plastikbeutel (= Tiere) mit sich. Als Nahrung dienen Pappkärtchen. Eine festgelegte Menge dieser Kärtchen wird in einem genau abgegrenzten Areal ausgestreut. Die Teilnehmer müssen nun für jeden ihrer Plastikbeutel (= Tiere) in einer festgelegten Zeitspanne eine Mindestzahl von Futterkärtchen einsammeln. Wird für einen Beutel die Mindestzahl erreicht, darf er sich vermehren, d.h. der Teilnehmer erhält für diesen Beutel vom Spielleiter noch einen neuen Beutel dazu. Werden für einen Beutel weniger als die festgelegte Zahl an Futterkärtchen gesammelt, 'überlebt' er nicht: Der Beutel wird vom Spielleiter eingesammelt.

Die Kärtchen werden wieder verteilt und das Spiel kann mit den Überlebenden und durch Vermehrung hinzugekommenen 'Tieren' neu beginnen. Man spielt mehrere Runden und notiert in jeder Runde die Überlebenden und die 'Neugeburten'.

Die Folgen der Überweidung kann man dadurch simulieren, daß man nach einer Runde, in der sich die Tiere sehr stark vermehrt haben, weniger Kärtchen austeilt. Damit kommt es dann zu einer drastischen Reduzierung der Populationsgröße. Schließlich kann man auch die Möglichkeit simulieren, daß bestimmte Teilpopulationen bei geringem Nahrungsangebot ihr altes Weideland verlassen und neue Weidegründe suchen, indem man ein zweites, etwas verborgen liegendes Areal mit Kärtchen vorbereitet. Man muß dann die Möglichkeit eröffnen, daß nicht nur in dem vorgesehenen Areal gesammelt werden darf, sondern in einem zweiten Areal, nach dem man aber erst suchen muß. Der einzelne Teilnehmer muß dann entscheiden, ob er sich auf das Risiko dieser Suche einlassen soll.

Auswertung

Die Ergebnisse der verschiedenen Runden, die man etwa als verschiedene Jahre der Entwicklung einer Antilopenherde verstehen könnte, werden jeweils auf einer Notiztafel festgehalten. Aus diesen Zahlen läßt sich nun ein Diagramm zur Populationsentwicklung herstellen. Bei der Auswertung dieses Diagramms könnten folgende Fragen besprochen werden:

- In welcher Runde (in welchem Jahr) war es am einfachsten für die Tiere zu überleben? In welchem Jahr war es am schwierigsten?
- Welche beiden Dinge beeinflußten die Nahrungskapazität des Weidegebietes? (Die Futtermenge und die Anzahl der Tiere, die um das Futter konkurrieren.)
- Jemand verteilt regelmäßig und lange Zeit viel Futter für Rotwild in einem kleinen Gebiet. Wie würde sich das auf die Kapazität dieses Gebietes bezüglich Rotwild auswirken? Was wäre die Auswirkung auf die Rotwildpopulation? Was passiert, wenn das Füttern plötzlich eingestellt wird?
- Welche Faktoren reduzieren die Größe einer Population?
- In welchem Verhältnis steht das Ansteigen der menschlichen Population zu dem Anwachsen von Tierpopulationen?

Diese Beispiele mögen genügen. Sie machen deutlich, daß es wichtigstes Ziel dieses Programms ist, die Neugier an der Umwelt und an der Natur zu wecken, Kinder und Jugendliche anzuregen, sich über Lebewesen, Ökosysteme und Umwelt Gedanken zu machen. Kognitive Lernziele stehen nicht im Vordergrund, es geht nicht in erster Linie um das Lernen bestimmter Fachstrukturen, sondern um die Motivation, um die richtige Einstellung, die dann das Erlernen naturkundlicher Kenntnisse erleichtert.

3. Kriterien für Ökologieunterricht im Gelände

Über Biologieunterricht im Gelände macht man sich schon lange Gedanken. Doch ebenso, wie sich Vorstellungen von Naturkundeunterricht im Klassenzimmer gewandelt haben, so muß man heute auch an Aktivitäten im Gelände etwas veränderte Maßstäbe anlegen. Seit etwa zwei Jahren arbeiten Prof. Kuhn und ich an 110 Arbeitsbögen, die zu Geländeaktivitäten und 'Schule in der Natur' anregen sollen. OBIS ist das Vorbild, in vielen Fällen waren Veränderungen notwendig. Unsere bisherigen Erprobungen mit Studenten und Schülern und Auswertungen, z.B. im Rahmen von Studien- und Examensarbeiten zur Ersten und Zweiten Lehrerprüfung, haben zwar nicht genügend Material für eine quantitative Auswertung ergeben, doch kann man einige qualitative Aussagen machen. Wir möchten diese Ergebnisse im folgenden Kriterienkatalog für ökologischen Unterricht im Gelände zusammenfassen und hier zur Diskussion stellen.

3.1 Selbständiges Arbeiten

Seit KERSCHENSTEINER (1928) wurde immer wieder darauf hingewiesen, daß das 'selbständige Tun' für den Lernerfolg ganz entscheidend ist. Dies gilt natürlich für die Geländearbeit genauso (oder noch mehr) wie für den Unterricht im Klassenzimmer. Die didaktische Erkenntnis, die hinter dieser Forderung steht, wird sehr gut durch ein chinesisches Sprichwort ausgedrückt:

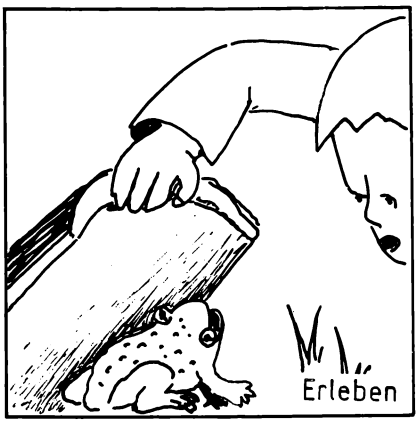
"Lies etwas und vergiß es, sieh etwas und behalte es, tue etwas und verstehe es."

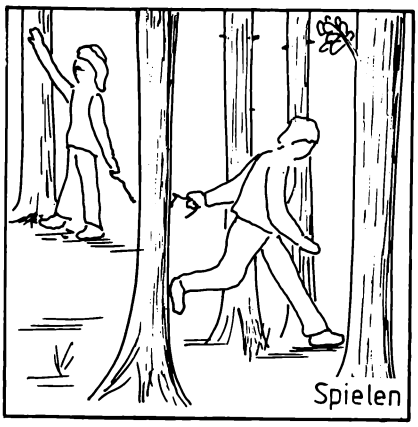
- Erleben
  (Stichworte: Abenteuer, Entdeckung, Überraschung, Neugier)
- Spielen
  (Stichworte: Freude, Spaß, Motivation, Spannung, Zufall, Glück)
- Forschen
  (Weiterentwicklung von Erleben und Spielen, entdeckendes Lernen, Projektarbeit)
- Zusammenarbeiten
  (Bei selbständigem Arbeiten bietet sich in allen Fällen die Gruppenarbeit an. Im Gelände bedeutet dies nicht nur eine Förderung der Fähigkeiten zur Kooperation und zum gemeinsamen Lösen von Problemen, es ist auch eine wichtige Sicherung. Die Mitglieder einer Arbeitsgruppe können gegenseitig auf sich aufpassen und dafür sorgen, daß kein Unglück passiert.)

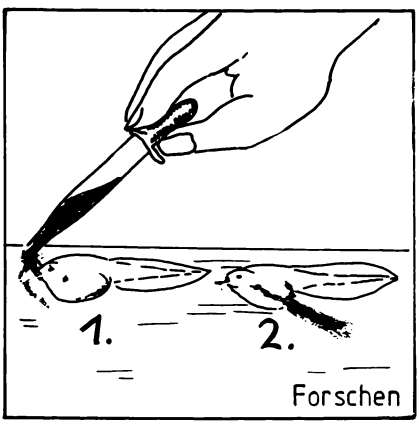
3.2 Exemplarisch arbeiten

"Am Besonderen soll das Allgemeine sichtbar gemacht werden" (WAGENSCHEIN 1975). Das jeweilige Beispiel soll 'eine neue Welt' erschließen. Diese Forderung bedeutet, daß Geländearbeit so ausgewählt werden soll, daß dabei möglichst grundlegende und für weite Bereiche der Biologie wichtige Erkenntnisse gewon-

Selbständig arbeiten







Exemplarisch arbeiten

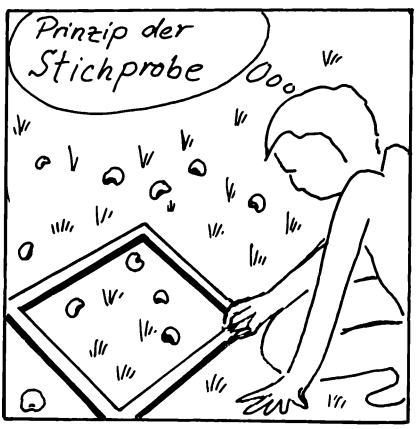
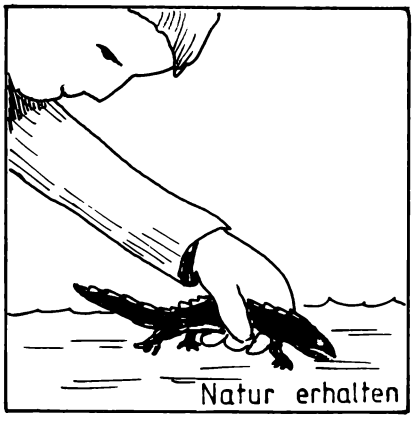
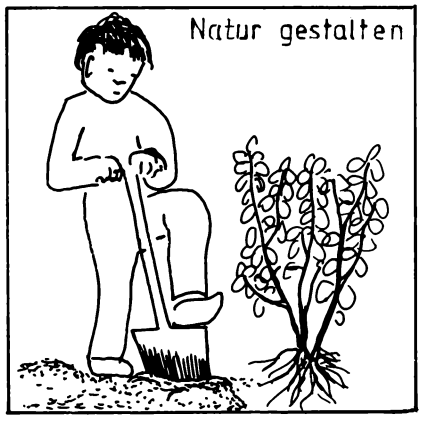


Abb. 1: Kriterien für den Ökologieunterricht im Gelände.

Vielseitig arbeiten

Umweltbewußt arbeiten





nen werden können. Dies betrifft insbesondere biologische Arbeitsmethoden, aber auch Denkweisen, z.B. das Erkennen ökologischer Zusammenhänge, ökologische Argumentationsweise und Umweltbewußtsein.

3.3 Vielseitig arbeiten

Vielseitigkeit ist im Gelände selbstverständlich gegeben. Sie hat natürlich nicht nur Vorteile, sondern auch gewisse methodische Nachteile, da sie zu Ablenkung und Zersplitterung führen kann. Gleichzeitig läßt sich Geländebiologie viel weniger gut vorbereiten als Biologieunterricht im Klassenzimmer, da unvorhergesehene Ereignisse eintreten können, die der Lehrer oder Gruppenleiter nicht eingeplant hat. Aber gerade diese Überraschungen sind ein besonderer Reiz der Geländearbeit, und ihre Einbeziehung sollte von Lehrern und Lehrerstudenten bewußt geplant und geübt werden. Stichworte für die Vielseitigkeit sind:

- Multisensorisch
  (Alle Sinne werden angesprochen. Lebewesen und Umweltfaktoren werden im Zusammenhang erlebt.)
- Fächerübergreifend
  (Beispiel: Durch Bastelaufgaben und Simulationen, Bau von Modellen usw. können Zusammenhänge zwischen biologischen Konstruktionen und technischen Prinzipien erkannt werden.)
- Offen und frei
  (Auch Eindrücke, die nicht unmittelbar zur Aufgabe gehören, wirken und können verfolgt werden.)

3.4 Umweltbewußt arbeiten

Dieses wichtige Prinzip trat früher nicht so sehr in den Vordergrund, war es doch bei naturkundlich Interessierten und natürlich auch bei geländebiologischem Unterricht, soweit er überhaupt stattfand, selbstverständlich, Tiere zu sammeln und für Sammlungszwecke zu töten, Pflanzen auszugraben oder zu herbarisieren. Für das Prinzip stehen:

- Natur erhalten
  (Stichworte: Solidarität mit der Natur, Naturschutz, Umweltschutz, Erhaltung der Vielseitigkeit, Schutz der Lebensräume)
- Natur gestalten
  (Stichworte: "Pflegerisches" (WINKEL 1979, 1982a, 1982b), Naturschutzarbeit, Naturschutzmanagement, Biotopgestaltung, ökologische Bewertung, ökologisches Gärtnern).

Die Beachtung dieser Kriterien könnte helfen, ökologischen Unterricht im Gelände effektiver zu gestalten. Dabei sei noch einmal betont, daß gerade bei der 'Schule in der Natur' Effektivität nicht allein am Erreichen kognitiver Lernziele gemessen werden kann.

Literatur

KERSCHENSTEINER G., 1928: Begriff der Arbeitsschule. Leipzig.

KULTUSMINISTERKONFERENZ, 1980: Beschluß "Umwelt und Unterricht". Anlage zur Pressemitteilung vom 17.10.1980. Bonn (Sekretariat KMK).

KULTUSMINISTERKONFERENZ, 1982: Bericht "Umwelterziehung in der Schule". Mitt. Inf. Sekretariat KMK 4: 5-7.

OBIS (Outdoor Biology Instructional Strategies), 1981. Nashua - New Hamshire (Delta Education).

SCHMITT C., 1922: Heraus aus der Schulstube! Langensalza.

WAGENSCHEIN M., 1975: Verstehen lehren. S.A. Weinheim/Basel.

WINKEL G. (Ed.), 1979: Biologie im Schulgelände. Unterricht Biologie 3: 2-3.

WINKEL G., 1982a: Exkursionen. Unterricht Biologie 6: 2-10.

WINKEL G., (Ed.), 1982b: Pädagogik im Botanischen Garten, im Naturkundemuseum, im Zoo. Hannover.

Adresse

Prof. Dr. Wilfried Probst
Biologie-Seminar PH
Mürwiker Str. 77

D-2390 Flensburg

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Weiher und Teiche als Modelle für ökologisches Arbeiten

Evelyn und Manfred Noll

Herrn Studiendirektor Dr. Heinrich Ehlers, Dortmund, in Dankbarkeit zum 65. Geburtstag gewidmet

The suitability of shallow waters for investigation in hydrobiology and ecology is described. The character of these water types as models is illustrated by experiments and special methods of interpretation.

Biologieunterricht, Biotopgestaltung, Freilandökologie, Modellversuche, Naturlehrgebiet, Umwelterziehung, Weiher.

1. Einführung

Nach mehr als zehnjähriger Diskussion herrscht weitgehend Einigkeit über die Notwendigkeit von Ökologie- und Umwelterziehung. An Hand welcher Inhalte dies geschehen soll, ist jedoch noch immer offen. Auch gibt es vielfältige Auffassungen über angemessene, mögliche Methoden und Untersuchungsobjekte.

Sichtet man die didaktische Literatur nach Beispielen, die einen originalen Zugriff ermöglichen, und bevorzugten Biotopen, so findet man zuweilen Wiese, häufiger Wald als Beispiele für terrestrische Ökosysteme, Seen und ihre Verlandungsstadien sowie Fluß oder Bach als aquatische. Auf Kleingewässer wie Weiher und Teiche stößt man seltener. Sie werden fälschlicherweise als verkleinerte Seen und deshalb nur als ein Ersatz im Notfall angesehen. Dies ist aber eine irrige Ansicht, wie auch praktizierte Ansätze z.B. im Umweltschutzzentrum in Ettiswil oder im Freilandlabor Kassel-Dönche zeigen.

Schon 1885 machte JUNGE den Dorfteich zum Gegenstand seiner biologisch-didaktischen Konzeption. Der Dorfteich war ein greifbarer Biotop, den jeder Lehrer und Schüler kannte. Es scheint also nichts Neues, Kleingewässer für den Unterricht heranzuziehen. JUNGE als geistigen Vater für eine solche methodische Entscheidung zur Ermittlung ökologischer Sachverhalte anzusehen, wäre jedoch falsch. Er wollte keinen Beitrag zur Ökologie leisten, sondern an einem allgemein zugänglichen Objekt biologische Gesetzmäßigkeiten erarbeiten (BEILER 1982). Weil wir heute die ökologischen Teilprozesse und Regelhaftigkeiten, die sich in einem Teich abspielen, ebenso kennen wie die Grenzen der Aussagefähigkeit dort gewonnener Daten, ist es nunmehr möglich, in Erweiterung der Gedanken JUNGEs daran ökologische Zusammenhänge zu verdeutlichen.

Ein wesentlicher Grund, der für die Untersuchung von Kleingewässern spricht, ist ihre Verfügbarkeit. Auch in der Umgebung von Stadtlandschaften liegen solche Gewässer. In Parkanlagen sind immer Teiche, Weiher oder Gräben unterschiedlichen Charakters anzutreffen. Selbst in Waldgebieten findet man Rückhaltebecken an Altwässern der Flußtäler. Aufstauungen von Bächen sind ebenso wie künstliche Fischteiche bei Rücksichtnahme und Absprache mit den Fischern gut zu bearbeiten. Kiesgruben, Senkungsgewässer u.ä. sind regional zwar gebunden, aber weit verbreitet. Es darf auch nicht vergessen werden, daß heute an manchen Schulen wieder der Schulteich in Verbindung mit dem Schulgarten rekultiviert wird.

Ein anderes Argument, Kleingewässer zu untersuchen, ist deren zunehmende Bedeutung für den Naturhaushalt. Man kann bewußt machen, wie wichtig es gerade bei Fehlen von Seen ist, Kleingewässer als Vogel- und Amphibienschutzgebiete zu erhalten. Es werden also mit einer Untersuchung von Kleingewässern nicht nur limnologische Einsichten vermittelt, sondern auch die Notwendigkeit des Schutzes der Umwelt des Menschen erfaßt.

2. Inhaltliche und organisatorische Aspekte

Das Beziehungsgefüge in Kleingewässern hat Seen gegenüber den Vorteil der Überschaubarkeit. Trotzdem können allgemeingültige biologische Gesetzmäßigkeiten erarbeitet werden. Damit ist der inhaltliche Ansatz ebenso wie beim See und Fluß auch beim Teich vielfältig. Hinzu kommt, daß sich mit gewissen Ein-

schränkungen auch das gleiche Methodenspektrum anwenden läßt. Jene für die biologische Ausbildung so wichtige Methodenschulung (EHLERS et al. 1973) ist also ebenso zu vermitteln wie eine kritische Reflexion der angewendeten Methoden, Letzteres vor allem deshalb, weil manche Methoden im Hinblick auf die schulische Anwendbarkeit verkleinert oder verfeinert werden müssen. Das zu verwendende Geräteinventar ist einfach und leicht aus der Schulsammlung bereitzustellen.

Die Lebewelt in Kleingewässern ist leichter zu erfassen als jene im See, weil das Artenspektrum begrenzter ist. Von Vorteil sind ferner die Beobachtungsmöglichkeiten im makroskopischen Bereich: Die Vegetation breitet sich nicht nur am Ufer, sondern über die ganze Bodenzone aus. Beobachtungen an krautigen Pflanzen sind ebenso möglich wie an höheren Tieren (Fische, Amphibien).

Die Besonderheiten des Stoffwechsels von Teichen sind in ihrer geringen Tiefe begründet. Nach der prägnanten Formulierung von FOREL (1901) sind Teiche "Seen ohne Tiefe". Daraus folgt, daß der gesamte Wasserkörper durchstrahlt wird und ein intensiver physikalischer und chemischer Austausch in der Vertikalen stattfindet. Entsprechend dem Volumen und dem damit verbundenen geringen ökologischen Puffervermögen ist der Umgebungseintrag stärker prägend als beim See. Sie reagieren deshalb auf Belastungen viel rascher. Es ergeben sich schnell Sukzessionen. Die chemischen Kenndaten können stark und extrem schwanken, was besonders deutlich im pH-Wert zum Ausdruck kommt. Oft stellen sich dadurch kurzfristig Schichtungen ein. Daraus folgt, daß man Entwicklungen, die nur während langer Zeit beim See zu ermitteln sind, an Kleingewässern in kurzer Zeit nachzuvollziehen vermag. Mit wenigen, in knappen Abständen aufeinander folgenden Untersuchungen ist es möglich, eine ganze Gewässergeschichte aufzurollen.

3. Zur Durchführung

Um einen Überblick über das Wirksystem dieser verschiedenen aquatischen Ökosysteme zu erhalten, genügen Messungen und Beobachtungen an der Oberfläche, d.h. 10-20 cm unter dem Wasserspiegel und am Grund über der Schlamm-Wasser-Kontaktzone. Für die Erfassung des Profilzustandes sollten zwar mehrere Untersuchungen herangezogen werden, doch genügt ein wesentlich einfacherer Faktorenkatalog als beim See. Auf Details beim Stoffkreislauf (NH_4, NO_3) kann ebenso verzichtet werden, wie auf Mikroschichtungen. KAILL u. FREY (1973) haben ein Erfassungsgefüge erarbeitet, das nach Modifikation gut im Unterricht zu verwenden ist (Abb. 1). Alle dafür anzuwendenden Methoden sind Vereinfachungen gebräuchlicher Verfahren, Schwierigkeiten ergeben sich nicht.

Sauerstoff und CO_2 werden an der Oberfläche und in der Tiefe gemessen. Dazu ist eine Entnahme ohne Luftkontakt notwendig. Die von MÜLLER (1933) beschriebene Methode läßt sich mit Hilfe

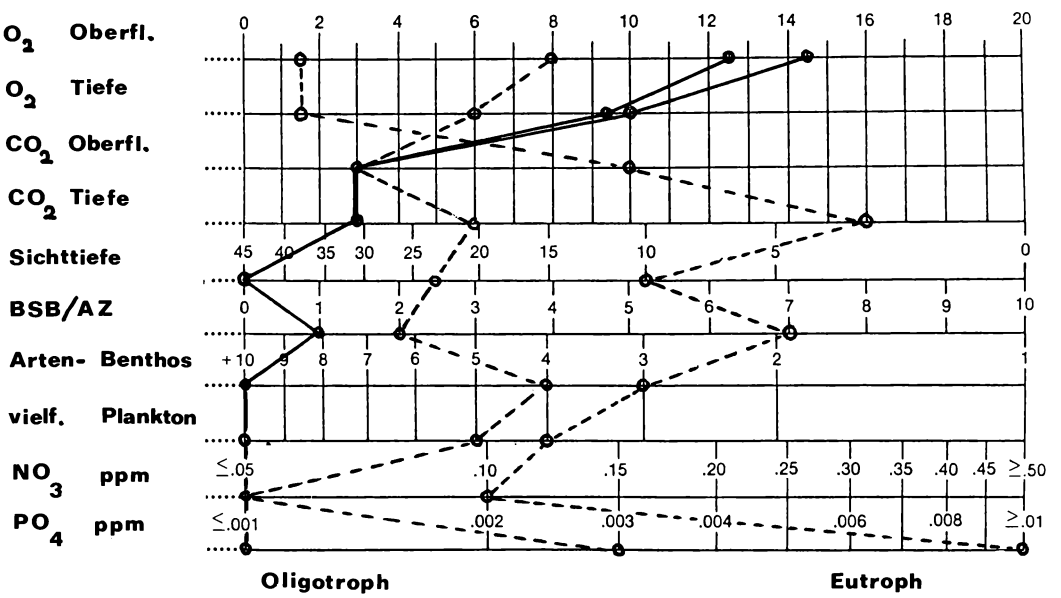


Abb. 1: Trophieprofile nach KAILL u. FREY (1973).

eines einfachen Gerätes für den Unterricht nutzen. Durch Umbau kann man aus dem Unterteil eines Membranfiltergerätes ein Entnahmegerät basteln (Abb. 2). NO_3- und PO_4-Gehalte sowie der Sauerstoff sind mit Testsätzen (z.B. von Merck) zu ermitteln. Für das CO_2 ist eine einfache Tropftitration ausreichend.

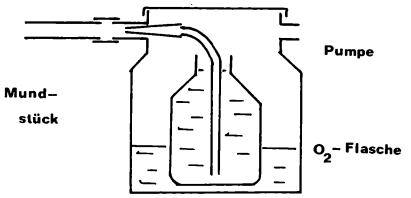


Abb. 2: Umbau eines Membranfiltergeräts für die Entnahme von Wasserproben in Kleingewässern.

Die Lebewelt wird auf Membranfiltern erfaßt und bestimmt. Entweder errechnet man den Diversitätsindex an Hand der Formel:

$$\text{Diversitätsindex} = \frac{(\text{Gesamtzahl der Organismen})^2}{(\text{Art a})^2 + (\text{Art b})^2 + \ldots} \quad \left(DI = \frac{N^2}{(n)^2}\right)$$

oder man vergleicht lediglich die Anzahl der gefundenen Arten miteinander. In beiden Fällen trägt man die ermittelten Werte in das Schema (Abb. 1) ein.

Die nach der Methode von NOLL (1983) ermittelte Sichttiefe wird ebenfalls in das Grundraster eingetragen. Die von KAILL u. FREY (1973) verwendete BSB-Bestimmung ist zu ersetzen durch den Assimilations-Zehrungs-Wert (A-Z-Wert). Dieser Wert entspricht, anders als in der Abwasserbiologie gebräuchlich, hier einer Produktionsbestimmung nach Gran (zit. nach EHLERS et al. 1973). Es werden je Gewässer eine Hell- und eine Dunkelflasche mit einer bestimmten Menge an Algen für 3 Stunden an jeweils gleichmäßig belichteten Orten der Gewässer exponiert. Anschließend sind an Hand des O_2-Gehaltes der Assimilationsgewinn und Zehrungsverlust je Flasche zu ermitteln. Die Differenzen zwischen den Werten in den Hell- und Dunkelflaschen und dem Ausgangswert werden in das Schema eingetragen (Abb. 1). Die Handhabung des Schemas ist relativ einfach, weil auf Grund der logarithmischen Skalen Umrechnungen entfallen; es müssen lediglich die Einzelwerte festgehalten werden. In der Gesamtheit erlauben die Werte eine Charakterisierung des Gewässers (Abb. 1):

In Abb. 1 sind einerseits schraffierte Bereiche zu erkennen und zum anderen durchgängige Linien. Die schraffierten Felder kennzeichnen von KAILL u. FREY (1973) geschilderte idealtypische Datenkombinationen für bestimmte Gewässerzustände. Die Linien beziehen sich auf zwei an Kleingewässern durchgeführte Messungen, und zwar an einem nährstoffarmen und einem nährstoffreichen.

Es wird deutlich, daß die Nährstoffarmut, im günstigsten Falle eine Oligotrophie des Gewässers, dadurch gekennzeichnet wird, daß der gesamte Kurvenverlauf im linken Bereich des Grundrasters liegt und die Bandbreite der Schwankungen zwischen den Einzelmessungen gering ist. Der nährstoffreiche (eutrophe) Zustand eines Gewässers wird durch die Tendenz der Kurven zur rechten Seite der Skalen ausgedrückt. Die Schwankungen zwischen den Einzelmessungen sind in der Regel größer als im ersten Fall. Die Ausschläge der Kurven im Bereich der Sauerstoff- und CO_2-Werte erstrecken sich über den ganzen Skalenbereich. Diese Schwankungen lassen sich leicht durch die physiologischen Bedingungen in den Gewässern verschiedener Zustände erklären: Während im nährstoffarmen Gewässer die O_2- und CO_2-Bilanz im Vergleich von Oberfläche und Tiefe und im jahreszeitlichen Rhythmus ausgeglichen ist, gibt es im belasteten Gewässer größere Schwankungen und vertikale Unterschiede. Dies gilt auch für den BSB bzw. den A-Z-Wert.

Die Sichttiefe im nährstoffarmen Gewässer ist groß, im nährstoffreichen auf Grund von Wasserblüten gering. Letzteres steht im Zusammenhang mit einer geringen Diversität, also einer kleinen Artenzahl bei hoher Individuenzahl im Plankton und Benthos. Genau umgekehrt liegen die Diversitätsverhältnisse im nährstoffarmen Gewässer. Die NO_3- und PO_4-Werte als wichtigste mineralische Nährstoffe sind im oligotrophen Gewässer gering. Sie reichen höchstens bis zur Skalenmitte. Bei eutrophen Verhältnissen weisen sie dagegen auch über den Endpunkt der Skala hinaus.

Nicht nur an Seen, auch an Kleingewässern kann man die Unterschiede von Trophie und Saprobität verdeutlichen. Eine grundlegende Unterscheidung haben SCHMASSMANN (1951) auf Grund der Sauerstoff-Bilanzierung vorgenommen und CASPERS et al. (1966) eine solche über die organische Belastung. Für das Verständnis im unterrichtlichen Bereich ist der Ansatz von SCHMASSMANN (1951) der günstigste. Er ermöglicht die Weiterarbeit mit den eigenen Untersuchungsergebnissen ausgehend vom Hell-Dunkel-Flaschenversuch. Nach dem Verhältnis von O_2-Überschuß und -Zehrung an der Oberfläche und in der Tiefe im Hell-Dunkel-Rhythmus werden die Gewässer sowohl nach der Trophie als auch nach der Saprobität gekennzeichnet (Abb. 3).

Um die Untersuchungen im Gelände besser in den theoretischen Kontext einordnen zu können, empfehlen sich Nachbereitungen durch Modellversuche. Gerade für den Teich hat UHLMANN (1961) einige Beispiele zum Thema Stoffwechselprozesse ausgeführt, die sich im Unterricht gut verwirklichen lassen. Interessant sind auch Untersuchungen zum Nährstoffkreislauf, um zu verdeutlichen, daß vor allem in Kleingewässern Abbau und Zersetzung sehr schnell erfolgen. Über den Faktor Phosphat kann man eine Teichtypisierung in bezug auf die Nährstoffversorgung vornehmen. Modellversuche dazu sind in Vorbereitung (NOLL 1984).

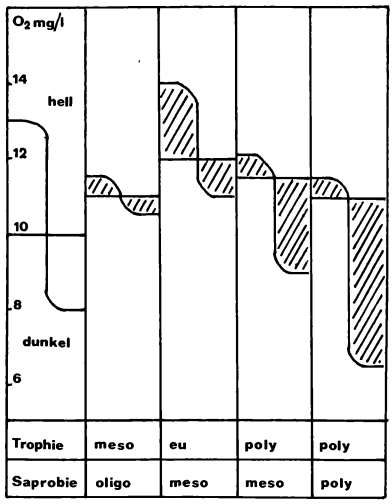


Abb. 3: Möglichkeiten des Vergleichs von Trophie und Saprobität mitttels der O_2-Charakterisierung.

Es mag deutlich geworden sein, daß Kleingewässer keineswegs Stiefkinder hydrobiologischen Arbeitens sein müssen, sondern gute Objekte zur Erfassung ökologischer Sachverhalte und methodischer Vorgehensweisen darstellen. Den eingangs postulierten praktischen, inhaltlichen und methodischen Forderungen kann bei einer Untersuchung voll entsprochen werden.

Literatur

BEILER A., 1982: Friedrich Junge: Seine Gesetze, sein Dorfteich und die moderne Unterrichtsplanung. NiU, Biologie 30(9): 321-322.

CASPERS H., KARBE L., 1966: Trophie und Saprobie als stoffwechseldynamischer Komplex. Arch. Hydrobiol. 61: 453-470.

EHLERS H., KUHLMANN W., NOLL M., E., 1973: Umweltgefährdung, Umweltschutz - Lehrerheft. Hannover (Schroedel).

FOREL A., 1901: Handbuch der Seenkunde. Stuttgart (Engelhorn).

JUNGE F., 1885: Der Dorfteich als Lebensgemeinschaft. Kiel (Lipsius u. Fischer).

KAILL M., FREY J.K., 1973: Environments in profile. San Franzisco (Canfield press).

MÜLLER H., 1933: Limnologische Feldmethoden. Int. Rev. Hydrobiol. 28:

NOLL M., 1983: Wasserprobe. Geographie heute [Seelze (Friedrich)] 16.

NOLL M., 1984: Modellversuche zum Nährstoffkreislauf von Kleingewässern am Beispiel des Faktors Phosphat. Stuttgart. Mikrokosmos: (in Vorb.).

SCHMASSMANN H., 1951: Untersuchungen zum Stoffhaushalt fließender Gewässer. Schweiz. Z. Hydrobiol. 13: 300-335.

UHLMANN D., 1964: Beziehungen zwischen Stoffhaushalt und Planktonmassenwechsel in extrem nährstoffreichen Flachgewässern. Habil.schr. Univ. Leipzig (Math. Nat. Fak.).

Adresse

Stud.Dir.' Evelyn Noll
Priv.-Doz. Dr. Manfred Noll

Abt. 12 Univ.
Kirchhörderstr. 17
D-4600 Dortmund 50

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Über die Schwelle zum Handeln helfen: Umwelterziehung des WWF Schweiz

Hans Salzmann

The report informs about the development and the state of WWF's work in the field of environmental education in Switzerland. Several steps (motivating, observing, recognizing of interrelations and developing of measures) shall finally lead people to responsible acting vis-a-vis to the environment. The flux of emotions and informations, that leads to pass through the five steps, is especially promoted. Inside the WWF, the work of the department of environmental education consists mainly in transforming the objectives of environmental protection into education, thus leading to their permanence. 'Multiplicators' are the most important group among our addressees, and efforts are made to decentralize information and education activities. Several didactical principles are respected, but the main line consists in learning from practice and in the orientation towards the needs of practice. Several specific fields of activities (courses, consultation service, publications, documentation) are briefly commented.

Freilandökologie, Naturlehrgebiet, Umwelterziehung, WWF Schweiz.

1. Einführung

Vor sieben Jahren war der Umweltschutzgedanke gerade richtig am Aufblühen. Das Wort Ökologie hatte noch halb seinen ursprünglichen, biologischen Sinn; doch war es bereits daran, zum Modewort für gesellschaftliche Veränderungen schlechthin zu werden. Der Begriff 'Umwelterziehung' wurde erst unter einigen Spezialisten herumgereicht,und die Politiker meinten es noch alle ernst, wenn sie sich zum Umweltschutz bekannten.

In dieser Zeit, im Frühjahr 1976, hat der WWF Schweiz sein Zentrum für Umwelterziehung aus der Taufe gehoben. Das war ein markanter Wendepunkt in der Geschichte dieser noch jungen Umweltschutzorganisation, denn sie demonstrierte damit unmißverständlich den Willen, sich nicht mehr mit der Rolle der Feuerwehr abzufinden, die da und dort nach Umweltschäden erste Hilfe leistet. Sie wollte mindestens einen Teil ihrer Kräfte dort einsetzen, wo vorgebeugt, wo an den Fundamenten einer gesunden Umwelt gebaut wird. Es ist nicht bei der Absichtserklärung geblieben, denn inzwischen macht die Abteilung Umwelterziehung etwa einen Viertel des WWF-Schweiz-Etats aus. Das ist insofern bemerkenswert, als für eine private Organisation publikumswirksame Arbeit überlebenswichtig ist (man denke auch an die Spenden). Erziehung aber ist selten spektakulär. Sie bedeutet harte, langwierige Detailarbeit. Allfällige Erfolge stellen sich erst nach Jahren, vielleicht Jahrzehnten ein. Sie braucht Geduld, Hartnäckigkeit, und sie kostet Geld.

Dieser Aufsatz berichtet von der praktischen Erziehungsarbeit des WWF Schweiz. Zuerst von der Philosophie, die sich vor, mit und neben ihr entwickelt hat. Dann von ihrer Rolle und vom Rahmen, in den sie hineingewachsen ist, und schließlich von den Werkzeugen, die sie bei der konkreten Arbeit einsetzt.

2. Die Philosophie im Hintergrund

Die heutige Umweltverschlechterung in ihren vielen Erscheinungsformen ist fast hundertprozentig auf das Fehlverhalten von Menschen zurückzuführen. Wenn wir das Übel an seiner Wurzel bekämpfen wollen, ist es darum logisch, Verhaltensänderungen zu erwirken, mit dem Ziel, umweltbewußte und vor allem umweltverantwortlich handelnde Menschen zu bilden. Es gibt viele Arten, diese Verhaltensänderung zu erreichen. Im wesentlichen führt der Weg über fünf Stufen (Abb. 1):

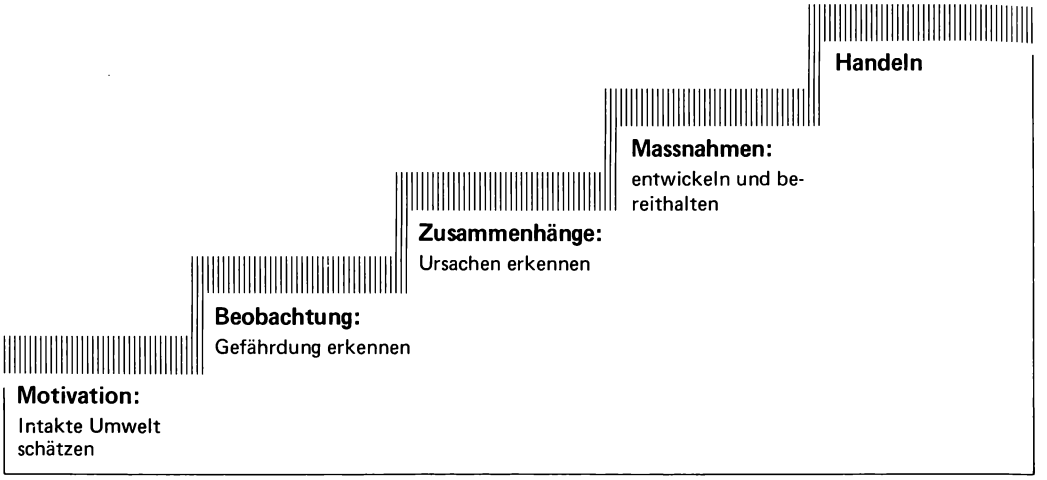


Abb. 1: Es sind im wesentlichen fünf Stufen, die der Mensch auf dem Weg zum verantwortungsvollen Handeln gegenüber der Umwelt durchlaufen muß.

I. Motivation.
Um für etwas Sorge zu tragen, es schützen zu wollen, müssen wir es zuerst einmal schätzen. Es gilt also, die Liebe zur Natur, die in jedem normalen Menschen als Grundgefühl schon vorhanden ist, wahrnehmen und erleben zu lernen. Es gilt, die Vorteile einer intakten Umwelt erkennen und anerkennen zu lernen. Bei diesem Schritt spielen Sinne und Emotionen die größte Rolle.

II. Beobachtung.
Sind die positiven Beziehungen zur Umwelt einmal hergestellt, muß die Erkenntnis folgen, daß eine gesunde Umwelt nicht selbstverständlich ist, daß sie von vielen Seiten unter Druck steht und daß dies Folgen hat. Diese Erkenntnis stellt sich bei dem am schnellsten ein, der gelernt hat, genau zu beobachten. Nur er wird von Umweltverschlechterungen nicht erst überrascht werden, wenn sie schon unabänderliche Geschichte geworden sind.

III. Zusammenhänge.
Um gegen Umweltgefährdungen wirksam etwas unternehmen zu können, müssen ihre Ursachen bekannt sein. Es gilt also in der dritten Stufe, die Zusammenhänge zu erfassen und aufzudecken.

IV. Maßnahmen.
Die vierte Stufe besteht darin, die richtigen und effizientesten Maßnahmen vorzubereiten, mit denen die Gefahren für die Umwelt beseitigt oder abgewehrt werden können. Dazu braucht es Fantasie, Versuche, Modelle, Erfahrungen.

V. Handeln.
Die schönste Theorie bewirkt nichts, wenn sie nicht angewendet wird. Diese Feststellung tönt sehr simpel. Umso erstaunlicher ist, wie häufig sie nicht beherzigt wird. Gerade im Umweltschutz läßt ein Mißverhältnis zwischen Theorie und Handeln oft den Verdacht aufkommen, das Umsichwerfen mit Ideen sei die Droge, mit der man sich über das Fehlen von Taten und Erfolgen hinwegtröstet. Die Schwelle zum Handeln ist größer als gemeinhin angenommen wird. Betroffenheit, Erfolgserlebnisse, gestärktes Selbstvertrauen, Gemeinsamkeit im Auftreten können über die Schwelle helfen.

Diese fünf Stufen bilden die Treppe, die von völliger 'Umweltnaivität' zu erfolgreichem Umweltschutz führt. Um eine Treppe hinaufzusteigen, braucht es Energie, braucht es einen Antrieb. Als Antrieb stehen in unserem Fall vor allem zwei Mittel zur Verfügung (vgl. Abb. 2):

- Emotionen und Erlebnisse sowie
- Informationen und Erkenntnisse.

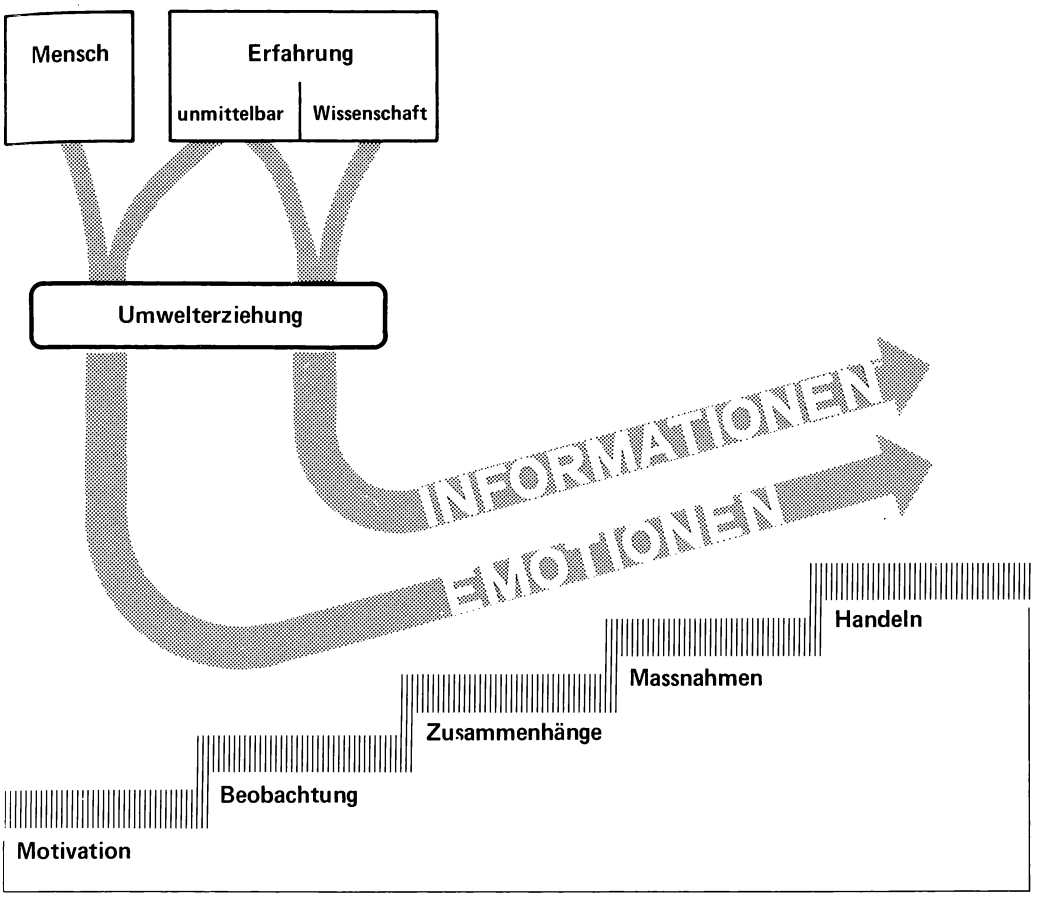


Abb. 2: Ihr Hauptwirkungsfeld sehen die Umwelterzieher des WWF Schweiz darin, den Fluß der Antriebskräfte 'Emotionen' und 'Informationen', die das Durchlaufen der fünf Stufen bewirken, zu fördern.

Diese Antriebskräfte müssen von irgendwoher kommen. Eine Quelle ist der Mensch selber, mit seinem Empfinden, seinen Gefühlen, seinem Instinkt. Hier schöpfen vor allem die Emotionen. Eine andere Quelle ist die Erfahrung. Auch sie löst Emotionen aus. Vor allem aber liefert sie Erkenntnisse. Diese können entweder ganz unmittelbar wieder eingesetzt werden, oder aber sie müssen zuerst in der Wissenschaft - Wissenschaft im weitesten Sinn verstanden - verarbeitet und aufgearbeitet werden. Damit aber die Treppe zum verantwortungsvollen Umgang mit der Umwelt auch wirklich bestiegen wird, müssen die Kräfte schließlich von da, wo sie herstammen oder erzeugt werden, dorthin gelangen, wo sie wirken sollen. Das gilt für die Informationen aus der Wissenschaft in besonderem Maß, denn sie werden oft fern vom Ort des Geschehens im 'sicheren Elfenbeinturm' erzeugt.

3. Der taktische und didaktische Rahmen

Bei dieser 'Katalysatorenfunktion' liegt eines der Hauptarbeitsgebiete der WWF-Umwelterziehung. Wir möchten sowohl den Emotionen wie auch den Informationen den Weg ebnen, damit sie möglichst viel bewirken können. Bezogen auf die Wissenschaft würde das heißen, daß wir - immer im Bereich des Umweltschutzes - 'Übersetzer' oder 'Zwischenhändler' zwischen ihr und dem Publikum sind. Hier überlappen auch die Arbeitsbereiche von Umweltwissenschaften und praktischer Umwelterziehung: Die Wissenschaftler als Zulieferanten der Umwelterzieher; das Publikum, das Rat und Hilfe sucht, ist Empfänger .

Dieses Wirken als Katalysatoren im Fluß der Emotionen und Informationen umreißt die Hauptarbeit allgemein. Etwas spezieller läßt sie sich innerhalb der Trägerorganisation umschreiben, die sich unter anderem mit Umweltpolitik, Mittelbeschaffung, Öffentlichkeitsarbeit und Projektfinanzierung resp. -betreuung abgibt (vgl. Abb. 3). Aufgaben der Abteilung Umwelterziehung innerhalb des WWF Schweiz sind

- den Umweltschutzanliegen des WWF durch ihre Verankerung in der Erziehung zu Nachhaltigkeit zu verhelfen.
- Aktionen des WWF fachlich nachzubetreuen, wenn keine anderen Organisationen bzw. Stellen das tun können. Mit anderen Worten heißt das: Leute, die für ein Umweltproblem motiviert und sensibilisiert worden sind, übernehmen und einen Schritt weiterführen. Dieser Schritt sollte sie wenn irgendwie möglich zum aktiven Handeln bringen. Ein konkretes Beispiel: Von den Kollegen in der Öffentlichkeitsarbeit haben die Mitglieder vernommen, *daß* sie eine Naturwiese anstelle eines Rasens wachsen lassen könnten (Aktion Naturgarten); wir sagen ihnen, *wie* sie das tun können.

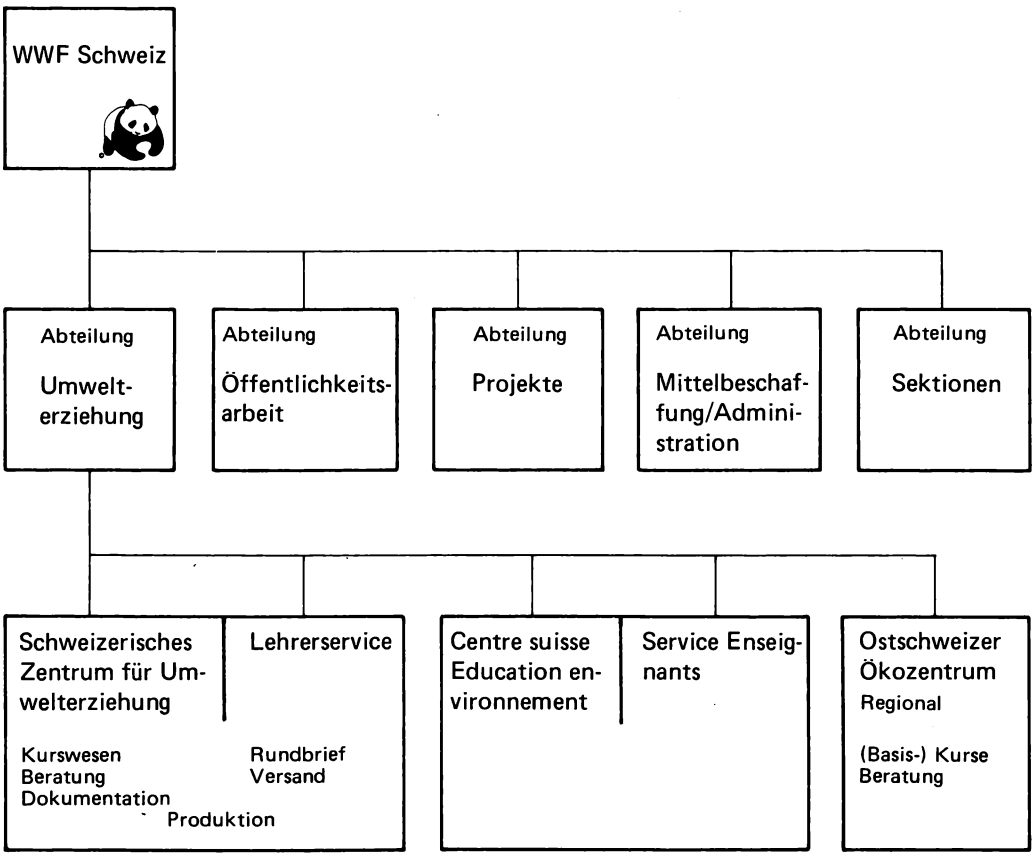


Abb. 3: Organisation und Struktur der Abteilung Umwelterziehung des WWF Schweiz.

Die Menge der Arbeit, die es in der Umwelterziehung noch zu leisten gibt, könnte leicht ins Uferlose führen. Es gilt also Prioritäten zu setzen. Diese werden, wenn es um das konkrete Auswählen von Projekten geht, einerseits von mehr taktischen, andererseits von didaktischen Überlegungen bestimmt.

3.1 Taktische Überlegungen

Sie drängen sich von der äußeren Situation her auf. Als im wesentlichen privatwirtschaftliche Institution stehen wir unter starkem Erfolgszwang, und zwar von zwei Seiten her. Auf der einen Seite stehen die Erwartungen der Träger (WWF, Geldgeber), mit den eingesetzten Mitteln ein Maximum zu erreichen; auf der anderen Seite diejenigen der Adressaten. Hier wird der Aufgabenberg immer größer: wegen der Umweltsituation allgemein, vor allem aber auch, weil die Nachfrage nach den angebotenen Dienstleistungen (s. unten) auch ohne unser Zutun stetig wächst. In der Erziehung führt aber höhere Nachfrage nicht zu mehr Einnahmen und dadurch mehr Leistungsfähigkeit, weil Erziehung sich nirgends selber finanziert. Aus diesen Schwierigkeiten haben sich zwei taktische Schwerpunkte ergeben:

I. Die Adressaten sind vorwiegend 'Multiplikatoren', also Menschen, die das Erfahrene nicht nur in ihrem persönlichen Bereich verarbeiten, sondern weitertragen können, so z.B. als Lehrer im weitesten Sinn, d.h. inklusive Jugendgruppenleiter, Eltern, Pfarrer, Vereinsvorstände usw. oder als Leute in Schlüsselpositionen, wie Beamte, deren Entscheide sich direkt auf die Umwelt auswirken, oder Politiker, Journalisten usw.

II. Zu den taktischen Prinzipien gehört auch das ständige Bestreben, Verantwortung an die Basis weiterzugeben und damit die Arbeit zu dezentralisieren. Konkreter: Sobald ein Karren, den der WWF in Bewegung gesetzt hat und den seine Abteilung Umwelterziehung in Bewegung hält, von selber weiterläuft, setzen wir unsere Kräfte sofort an einem anderen Ort ein.

3.2 Didaktische Prinzipien

Die didaktischen Prinzipien sind an sich nicht neu und besonders für die Umwelterziehung geradezu klassisch. Darum brauchen wir bei ihnen nicht lange zu verweilen. Sie lauten:

I. Kopflastigkeit abbauen.
Verantwortungsvolles Handeln gegenüber der Umwelt läßt sich nicht allein mit dem Verstand ersinnen. Andererseits ist der Glaube, es gehe ganz ohne Kopf, inzwischen auch veraltet.

II. Objektbezogene Lehre.
Diese Forderung ergibt sich fast automatisch aus dem ersten Prinzip. Umwelterziehung fern vom Ort des Geschehens ist nur halbe Umwelterziehung.

III. Praxisbezogenheit.
Theorien und Handlungen, die nicht laufend an der Wirklichkeit orientiert werden, streben das Ziel höchstens im Zickzack an, wobei viel Energie vergeudet wird. Praxisbezogenheit bedeutet unter anderem auch Offenheit gegenüber allen Argumenten - sogar wenn sie von der Gegenseite stammen.

IV. Interdisziplinär denken.
Das Fehlen von vernetztem Denken hat uns den größten Teil der Gegenwartsprobleme gebracht. Vernetzt denken heißt interdisziplinär denken.

V. Eigenaktivität fördern.
Aktivität auslösen ist letztlich das Ziel unserer Arbeit. Eigenaktivität unterstützt aber auch den Lernprozeß, sie soll deshalb auch schon auf dem Weg zum Ziel - als Mittel - eingesetzt werden.

VI. Beispiele statt Theorien.
Ein Beispiel, z.B. eine praktische Unterrichtsform, an dem ein Anliegen demonstriert wird, bewirkt sehr viel mehr als eine noch so sorgfältige und ausführliche theoretische Erklärung.

VII. Umwelterziehung nicht (nur) der Schule überlassen.
Ein großer, wenn nicht sogar der größte Teil der Erziehung spielt sich außerhalb der Schule ab. Eine Umwelterziehungsorganisation, die einigermaßen umfassend arbeiten will, muß das berücksichtigen.

Mit dem letzten Punkt ist die Frage angeschnitten, ob sich die Schule, ob sich das gegenwärtige Schulsystem (das sich im ganzen deutschsprachigen Raum in den Grundzügen gleicht) überhaupt eignet, um Umweltverantwortung heranzubilden. Über diese Frage sind schon Ströme von Worten und Druckerschwärze geflossen. Statt einen weiteren Baum in den Theorienwald zu pflanzen, sei eine von der praktischen Erfahrung geprägte Antwort versucht: Veränderungen an unseren Ausbildungsstätten würden die Umwelterziehung ganz sicher stark fördern. Nur, die Umweltprobleme sind zu dringend, als daß wir auf andere Schulsysteme warten könnten. Aber das ist auch gar nicht nötig, denn erstens zeigt die Erfahrung genügend, daß auch die bestehenden Ausbildungssysteme viel Spielraum für Umwelterziehung offen lassen. Ob er genutzt wird, hängt vom einzelnen Lehrer ab - und damit auch

von der Hilfe, die er von außen erhält. Zweitens werden neue Methoden mehr gefördert, wenn man sie ausführt als wenn man sie doziert. In Schweizer Mundart heißt das treffend "lifere statt lafere": Liefern statt viel reden oder, frei übersetzt, "fördern statt fordern".

4. Im Zentrum: Die konkrete Arbeit

Zum Schluß ein Blick hinter die Kulissen, auf die Palette der praktischen Arbeiten. Die Abteilung Umwelterziehung des WWF Schweiz verfügt über insgesamt 11 1/2 Stellen, die auf fünf Unterabteilungen verteilt sind (vgl. Abb. 3): Das Schweizerische Zentrum für Umwelterziehung in Zofingen (5) und sein Pendant für die französischsprechende Schweiz in Yverdon (2 1/2), die vor allem für die direkten Kontakte mit den Adressaten verantwortlich sind (Kurswesen, Beratung, Dokumentation, teilweise Produktion); der Lehrerservice in Zürich (2) und Genf (1), der für die Verteilung der Publikationen, für das Streuen von Informationen an die Lehrer sowie teilweise für die Produktion zeichnet; schließlich das regionale Ostschweizer Ökozentrum (1), das viel Basisarbeit (Kurse und andere Veranstaltungen, Beratung) leistet. Konkret wird mit folgenden 'Werkzeugen' gearbeitet:

4.1 Kurswesen

I) Allgemein zugängliche Multiplikatorenkurse

Ein- bis sechstägig, für jedermann zugänglich und verständlich, aber vom methodischen und didaktischen Niveau her auf Multiplikatoren zugeschnitten. 1983 19 Themen, z.B.: Reptilienschutz, umweltgerechtes Bauen und Wohnen, Naturgarten, Ökonomie - Ökologie.

Am Beispiel der Multiplikatorenkurse läßt sich unsere 'Arbeitsphilosophie' gut erläutern. Deshalb sei hier noch etwas weiter ausgeholt. Weil jedermann teilnehmen kann und die Kurse auch für jedermann verständlich sind, ist das Publikum stark gemischt. Auf der Teilnehmerliste des Kurses "Landwirtschaft und Natur: Partner statt Gegner" figurieren z.B. Mittelschullehrer, Landwirt, Hausfrau, Berufsschullehrer, Student der Landwirtschaftswissenschaften, Biologiestudent, Musiker, Gärtner, Direktor einer landwirtschaftlichen Schule, Laborant. Diese gute Mischung nach Beruf und Herkunft gilt als besonderes und geschätztes Charakteristikum unserer Kurse, stellt aber gleichzeitig hohe Anforderungen an Leiter und Referenten. Sie sollten einerseits fachlich fundiertes Wissen haben, andererseits in einer allgemeinverständlichen Sprache reden können. Solche Leute finden sich am ehesten in praktischen Berufen. Besondere Sorgfalt wird darauf gelegt, daß die Kurse weder reine Konsumierveranstaltungen noch reine Workshops sind - gemäß unseren Vorstellungen von einer guten und modernen Lehrmethode. So wechseln im erwähnten, 3tägigen Landwirtschaftskurs die einzelnen didaktischen Elemente in bunter Reihenfolge ab. Im Hinblick auf das vorliegende Referat haben wir nachträglich geprüft, ob die Charakteristika und 'Bauelemente' des Kurses den weiter vorn formulierten didaktischen Prinzipien auch gerecht werden (vgl. Abb. 4). Zu unserer eigenen Beruhigung läßt sich die Praxis gut in den theoretischen Rahmen einpassen.

II) Multiplikatorenkurse in geschlossenem Rahmen

Gleiche Kurse wie unter I) beschrieben, aber für ein spezielles Publikum, oft im Rahmen von kantonaler Lehrerfortbildung. Themenbeispiele: Biologischer Gartenbau, Umweltschutz im Haushalt (für Hauswirtschaftslehrerinnen). Die Leitung dieser Kurse wird von uns wenn möglich an ehemalige Kursteilnehmer weitervergeben.

III) Tagungen und Kurzveranstaltungen

An Tagungen sollen vor allem Impulse gegeben werden, oft über neue Themen und Probleme. Beispiel: Umweltgerechte Behandlung von Straßenrändern und -börden (für Straßenunterhaltsfachleute). Mit Kurzveranstaltungen werden eng umrissene Themen kurshaft dargestellt resp. angeschnitten, häufig vermischt mit allgemeinen Informationen über unsere Dienstleistungen. Beispiel: Einfaches Praktikum (Binokularlupe) über Bodenlebewesen als Einstieg ins Thema biologischer Landbau, Pestizidprobleme, Recycling usw.

IV) Basiskurse, Referate

Mit Basiskursen und Referaten werden auch Personen angesprochen, von denen wir nicht unbedingt ein Weitergeben des Gehörten und Erlebten erwarten, wohl aber eine persönliche Verhaltensänderung.

Kurs

Landwirtschaft und Natur: Partner statt Gegner

		Didaktische Prinzipien						
		Kopflastigkeit abbauen	Objektbezogene Lehre	Praxisbezogenheit	Interdisziplinär denken	Eigenaktivität fördern	Beispiele statt Theorien	Ausserschulische Erziehung
Publikum				●	●			●
Kursleiter			●	●	●			
Kurs-elemente	Referate inkl. Fallbeispiele		○	○	○			
	Gruppenarbeit, Thesen			●	●	●	●	
	Interview			●		●	●	
	Kontradiktorisches Gespräch			●	●		●	
	Diskussion			●	●	●		
	Betriebsbesichtigung	●	●	●			●	
	Bodenpraktikum (Binokular)	●	●			●	●	
	Film	●					●	

Abb. 4: Randbedingungen und Bauelemente eines Multiplikatorkurses, verschiedenen didaktischen Prinzipien der Umwelterziehung gegenübergestellt.

4.2 Beratung

Die Beratung steht all denen offen, die sich persönlich im Umweltschutz engagieren möchten und Hilfe brauchen, um weiterzukommen. Beispiele: Informationsgrundlagen für einen politischen Vorstoß durch einen Parlamentarier, Gestaltung eines Kurses oder Lehrgangs über ein Umweltschutzthema, Planung einer Naturgartenanlage bei einer Schule. Bezogen auf die ausgelöste Wirkung kann die Beratung sehr lohnend sein. Trotzdem ist sie unser Sorgenkind, denn die Einzelkontakte sind zeitintensiv und damit teuer, während ihr Erfolg schwer

zu messen ist. Wir beschränken uns deshalb gegenwärtig fast ganz auf die Vorgehensberatung: Der Ratsuchende erfährt wohl, wo Informationen zu holen sind, wer helfen könnte, wie weiterzumachen ist, die eigentliche Arbeit muß er aber selber machen. Ein weiteres Mittel, um den Beratungsdienst rationell zu gestalten (und vor allem auch, um den täglichen Kleinkram unter den Anfragen zu bewältigen), ist das Beratungsblatt (Informationsblatt). Damit sind wir bei den

4.3 Publikationen

I) Unterrichtshilfen

Meist für den Lehrer (Lehrer im weitesten Sinn), gelegentlich auch direkt für die Hand des Schülers. Beispiele: Vierseitige Medienliste zum Thema "Umweltschutz in der Schule, Schwergewicht Vorschulalter, Unterstufe, Mittelstufe"; A 4-Mappe mit Informationen und Unterrichtsvorschlägen zum Thema "Atommüll" (25 Seiten und 8 Arbeitstransparente); Ringbuch von 251 Seiten mit 61 Praktikumsvorschlägen zum Unterrichtsthema "Wald" (objektbezogener Unterricht).

II) Der Lehrerservice-Rundbrief

Vier- bis fünfmal im Jahr erhalten diejenigen WWF-Mitglieder, die im Lehrfach tätig sind, mit dem sogenannten 'Rundbrief' Informationen und Anregungen aus dem Bereich der Umwelterziehung. Mit ihm wird gegenwärtig knapp $^1/_6$ der schweizerischen Lehrerschaft erfaßt.

III) Fachpublikationen

Meist über Themen aus WWF-Aktionen. Da es sich selten einfach um Informationen handelt, sondern meist um konkrete Anleitungen zum Handeln, richten sie sich an den aktiven Teil des breiten Publikums, gelegentlich auch an spezielle Kategorien. Beispiele: "Gartenfreuden für Kenner", eine Naturgarten-Anleitung; "Nicht aller Anfang ist schwer", eine Einstiegskartei in den biologischen Gartenbau.

4.4 Dokumentation

Für jedermann zugänglich besteht an den beiden Zentren für Umwelterziehung eine Dokumentation über Umweltthemen und Umwelterziehung in Form von Bibliothek, Medienkarteien und teilweise auch Anschauungsmaterial. Trotz ihres recht großen Umfangs ist nicht Vollständigkeit das angestrebte Ziel, sondern ein starker Praxisbezug.

Das sind die hauptsächlichen Werkzeuge, mit denen in der WWF-Umwelterziehung gearbeitet wird. Es sind klassische Werkzeuge, und wichtig ist vor allem, wie sie im Detail angewendet und in welchem Verhältnis sie eingesetzt werden. Beim Entscheid in diesen Fragen lassen wir uns sehr stark von der Praxis selber leiten: von der unmittelbaren Erfahrung bei der eigenen Arbeit und von den Erfahrungen unserer Adressaten, die damit aus der Rolle von einfachen Konsumenten herauskommen und zu eigentlichen Mitarbeitern werden. Taktische Strategien, Erziehungstheorien und didaktische Prinzipien, wie sie weiter vorn geschildert worden sind, treten dabei in den Hintergrund. Es sei denn, man wolle sie provokativ erweitern um eine besonders wichtige Strategie, die heißen müßte: "Es gibt viel zu tun. Verlieren wir nicht zu viel Zeit mit Theorien und Prinzipien".

Adresse

Dr. Hans Salzmann
Schweiz. Zentrum für Umwelterziehung SZU/WWF
Rebbergstraße

CH-4800 Zofingen

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Das Freilandlabor Dönche in Kassel

Roland Hedewig

Open-air laboratories are restricted areas for nature studies. They comprise biotopes of different kinds in a small place and are furnished with auxiliary equipment to facilitate the open-air work of the pupils and serve as an institution to acquire a great deal about biology in the country and about ecology. In 1981 an open-air laboratory has been established in a former sand-pit in the preserved area 'Dönche' near Kassel. It consists of three ponds, one brook, and some other biotopes as well as an open cottage with 30 working places for pupils partly furnished with binoculars and microscopes. The work in the open-air laboratory shall help to teach biology in the schools of Kassel, to train the students, to enable a teacher to continue his studies and to advise members of preservation associations. In the course of their didactic education the students of biology prepare excursion programs for pupils of special age-groups, which are tested together with the pupils in work-groups in the open-air laboratory. Films, tests, and discussions with the pupils are interpreted in an accompanying seminar at the university. Lectures on topical subjects of their work with the pupils of different ages and the results of the discussions with the pupils are given.

Biologieunterricht, Biotopgestaltung, Freilandökologie, Gewässer (stehend), Naturlehrgebiet, Schülerbefragung, Umwelterziehung, Weiher.

1. Gründe für die Einrichtung von Naturlehrgebieten

Biologieunterricht vollzieht sich heute fast ausschließlich im Klassen- oder Fachraum. Man arbeitet mit Präparaten, Modellen, Wandtafel, Kreide, Folien, Dias, Filmen und anderen Medien, gelegentlich auch mit lebenden Pflanzen und Tieren, Mikroskop und Experimentiergerät. Die originale Begegnung der Schüler mit Organismen am natürlichen Standort findet meist nicht statt. Auch Sachverhalte der Ökologie, der Umweltgefährdung und des Umweltschutzes erfahren Schüler meist nur durch Medien ohne reale Begegnung mit der Situation im Gelände. Den Schülern werden auf diese Weise Situationen vorenthalten, die von ihnen umweltbezogene Entscheidungen verlangen, deren Folgen für sie spürbar werden. Gründe für diesen Mangel sind das Fehlen von Motivation, Kenntnissen und Erfahrungen der Lehrer mit Freilandarbeit, aber auch organisatorische Schwierigkeiten (vgl. HEDEWIG 1982).

In dieser Situation stellt sich die Frage: Wie bringen wir Lehrer dazu, Freilandarbeit mit Schülern zu wagen und dabei Erfolge zu erzielen? Hier reichen Publikationen über gelungene Freilandarbeit, das Anbieten von Arbeitsmaterialien und Appelle an die Lehrer nicht aus. Wir müssen Lehrern und Lehramtsstudenten im Gelände selbst zeigen, wie man Freilandarbeit mit Schülern realisiert. Zwei Wege erscheinen dabei erfolgversprechend:

I. Studenten der Biologie und Geographie nehmen an fachdidaktischen Exkursionen teil, bei denen sie selbst mit Schülern im Gelände arbeiten.

II. Den bereits praktizierenden Lehrern bietet man am Schulort oder in dessen Nähe ein attraktives Exkursionsziel mit großer Biotopvielfalt an. Für dieses Gebiet werden Materialien mit Sachinformationen für Lehrer und Arbeitsanleitungen für Schüler erstellt. Schließlich finden in diesem Gebiet Fortbildungslehrgänge und Modellexkursionen mit Schülern für Lehrer statt.

Die Konzentration auf ein solches ausgewähltes Gebiet führt dazu, daß Lehrer dieses Gebiet sehr genau kennenlernen. Sie erwerben dabei die nötige Kenntnis des Geländes und der hier vorkommenden Pflanzen und Tiere sowie der ökologischen Sachverhalte und können auch Entwicklungen, die sich im Verlaufe eines Jahres oder mehrerer Jahre vollziehen, besser verfolgen, als wenn sie ständig neue Exkursionsziele aufsuchen und sich unter erheblichem Zeitaufwand in deren Problematik einarbeiten müssen.

2. Freilandlaboratorien als Modell-Exkursionsgebiete

Modell-Exkursionsgebiete in obigem Sinne sind die Naturlehrgebiete der Schweiz, die man seit 10-15 Jahren einrichtet (ZIMMERLI 1975). Das größte Naturlehrgebiet der Schweiz befindet sich in Ettiswil nordwestlich Luzern (BRUN-HOOL 1979). Es wurde in einer ehemaligen Kiesgrube mit einem Kostenaufwand von 600 000 Franken eingerichtet und 1981 von 110 Schulklassen genutzt. Auch das Schulbiologiezentrum der Stadt Hannover, das jährlich von 100-150 Schulklassen besucht wird, hat neben anderen Aufgaben die Funktion eines Naturlehrgebietes (WINKEL 1979). Seit 1978 bemüht sich der Naturschutzring Nordhessen um die Einrichtung von Naturlehrgebieten, für die er die von ZIMMERLI (1975) geprägte Bezeichnung "Freilandlabor" benutzt.

FOKKEN u. WITTE stellten 1979 in der programmatischen Schrift "Freilandlabor und alternativer Biologieunterricht" Aufgaben der Freilandlaboratorien und Maßnahmen zu ihrer Realisierung vor. In Anlehnung an die beiden Autoren möchte ich ein Freilandlabor wie folgt definieren: Es ist ein abgegrenztes, für Lehrzwecke genutztes naturnahes Gelände, das möglichst viele unterschiedliche Biotope enthält, darunter solche, die künstlich angelegt und mit Wildpflanzen bepflanzt wurden, und in dem Hilfseinrichtungen zur Erleichterung der Freilandarbeit mit Schülern vorhanden sind. Solche Hilfseinrichtungen sind z.B. eine Arbeitshütte mit Tischen und Bänken sowie Stege in Teichen. Komposthaufen und Holzstapel, ausgelegte Steinplatten und Steinhaufen dienen der Ansiedlung von Tieren. Geräte wie Netze, Gefäße, Binokulare, Mikroskope, Bestimmungliteratur und andere Materialien werden von den Gruppen, die das Freilandlabor nutzen, mitgebracht.

Freilandlaboratorien dienen vor allem drei Zielen:

I. Sie tragen dazu bei, daß Schüler Kenntnisse über Organismen und deren Lebensweise im natürlichen Lebensraum sowie über die Bestandteile und die Belastung von Ökosystemen erwerben.

II. Sie "leisten einen wichtigen Schritt auf dem Wege, die Schüler zum Problemlösen in komplexen Systemen zu befähigen; denn sie ermöglichen an konkreten Ökosystemen Einblicke in deren Merkmale (so etwa Stoffkreisläufe und andere Kreisprozesse, Einschaukelungsprozesse in ein stabiles Gleichgewicht, das Zusammenleben auf verschiedenen Lebensformen zum gegenseitigen Nutzen)." (FUNKKOLLEG MENSCH UND UMWELT 1982).

III. Sie fördern durch das persönliche Naturerleben und den Umgang mit Organismen im natürlichen Lebensraum eine Veränderung von Einstellungen und Werthaltungen der Schüler (affektive Lernziele). Schüler können dabei zu einer persönlichen Bindung an die intensiv erlebten Ökosysteme und deren Organismen gelangen und eine Bereitschaft zum Schutz ihrer belebten Mitwelt entwickeln bzw. verstärken.

Das erste Freilandlabor in Hessen richtete der Naturschutzring Nordhessen 1979/80 im Nesselbachtal in Grebenstein nördlich von Kassel ein. Es enthält zwei kleine, neben einem Fischteich angelegte Teiche mit Steg, ein Stück Bachlauf und eine Arbeitshütte. Die Bepflanzung mit Wasserpflanzen, Sträuchern und Bäumen erfolgte nach einem vom Direktor des Botanischen Gartens in Kassel aufgestellten Pflanzplan. Projektleiter ist der Biologiedidaktiker G.R. Witte (Gesamthochschule Kassel).

3. Planung und Realisierung des Freilandlabors Dönche

Bei der Suche nach dem Standort für ein Freilandlabor für die Schulen der Stadt Kassel fiel die Wahl auf das 270 ha große Landschaftsschutzgebiet Dönche, einen ehemaligen Truppenübungsplatz am südwestlichen Stadtrand von Kassel. Das Gebiet, das seit dem Mittelalter überwiegend extensiv als Schafweide genutzt wird, zeichnet sich durch eine hohe Strukturdiversität aus (NATURSCHUTZRING NORDHESSEN 1982). Es enthält große Rasenflächen, Hochstaudenflur, Büsche, Vorwaldstadien, Wald, Ruderalflächen, Ackerflächen in Randbereichen, zwei Bäche, rund 80 kleine Weiher und Tümpel in ehemaligen Bombentrichtern und zwei kleine Teiche in einer ehemaligen Sandgrube. Die ehemalige Sandgrube im Zentrum der Dönche wurde als Standort für das Freilandlabor Dönche gewählt.

Das Gelände besteht aus einer 100 m langen und 50 m breiten Senke, die von rund 7 m hohen Hängen auf 2 Seiten umrahmt wird und einen für Freilandarbeiten wichtigen Windschutz bietet. Die Böschungen sind mit Büschen und Birken-Vorwald bedeckt. Die Senke selbst wird von einem weitgehend unbelasteten Bach durchflossen, durch dessen Aufstau bereits vor Jahren zwei flache Teiche

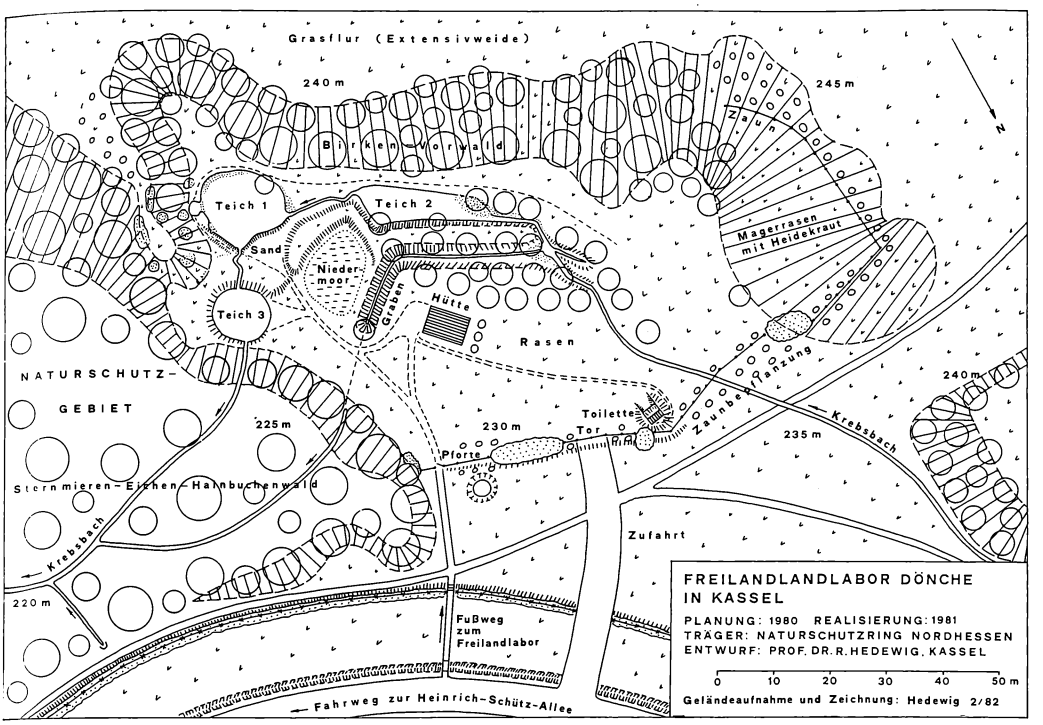


Abb. 1: Plan des Freilandlabors Dönche in Kassel.

entstanden. Weitere Biotope der Senke sind ein stark bewachsener Graben, ein kleines Niedermoor, Sand- und Rasenflächen. Beide Teiche sind mesotroph und reich an Wasserpflanzen und -tieren (besonders Wasserinsekten, vor allem Libellen, im Frühjahr auch Amphibien). Klares Wasser und heller Sandboden erleichtern die Beobachtung der im Wasser lebenden Tiere.

Der Ausbau des Geländes zum Freilandlabor wurde zusammen mit dem Naturschutzring Nordhessen 1980 geplant und 1981 nach z.T. langwierigen Verhandlungen mit der Stadtverwaltung und dem Kultusministerium realisiert (vgl. Abb. 1). Angelegt wurden:

- eine Arbeitshütte für wetterunabhängiges Arbeiten in Form eines 5 x 8 m großen, nach 3 Seiten offenen Blockhauses mit Tischen und Bänken für 30 Schüler an den drei Fensterseiten, einem Tisch für Demonstrationen und Wandtafeln, aber ohne Strom- und Wasseranschluß (vgl. Abb. 2)
- ein dritter Teich von 10 m Durchmesser
- eine Komposttoilette
- ein Zaun zur Abgrenzung des Geländes
- eine Bepflanzung des Zaunes mit heimischen Sträuchern und Bäumen.

Die Pforte des Zaunes bleibt offen, um Besuchern jederzeit Zutritt zu ermöglichen. Eine Tafel neben dem Zaun informiert diese über den Zweck der Anlage und das Verbot der Entnahme von Pflanzen und Tieren. Da der Untergrund tonig ist, erübrigte sich bei der Anlage des dritten Teiches eine Abdichtung durch Kunststoffolien. Die Anlage dieses Teiches erfolgte durch einen Bagger. Ein Drittel des Ufers wurde von freiwilligen Helfern mit Wasserpflanzen bepflanzt. Die übrige Teichfläche bleibt der natürlichen Ansiedlung von Pflanzen überlassen. Die Finanzierung in Höhe von 35 000 DM erfolgte durch den Hessischen Kultusminister und die Stiftung hessischer Naturschutz. Wertvolle Hinweise über die Anlage naturnaher Weiher bietet die Schrift von ROTH et al. (1981).

Die Gefahr einer zu starken Belastung der Teichfauna durch Schulklassen wird durch die Rückgabe der Tiere in den Teich nach der Untersuchung und durch eine Beschränkung der Schüleraktivität auf Teich 1, der die größte Ausdehnung hat, vermieden. Teich 2 wird als zu schonendes Reservat behandelt. Von ihm aus können sich, über den Abfluß in Teich 2, die Biozönosen von Teich 1, falls nötig, wieder regenerieren. Der erst im August 1982 angelegte Teich 3, der das von Teich 2 abfließende Wasser aufnimmt, ist ein interessantes Objekt für die Untersuchung der Erstbesiedlung sowie der Ausbreitung der spontanen und der am Ostufer eingesetzten Teich- und Ufervegetation.

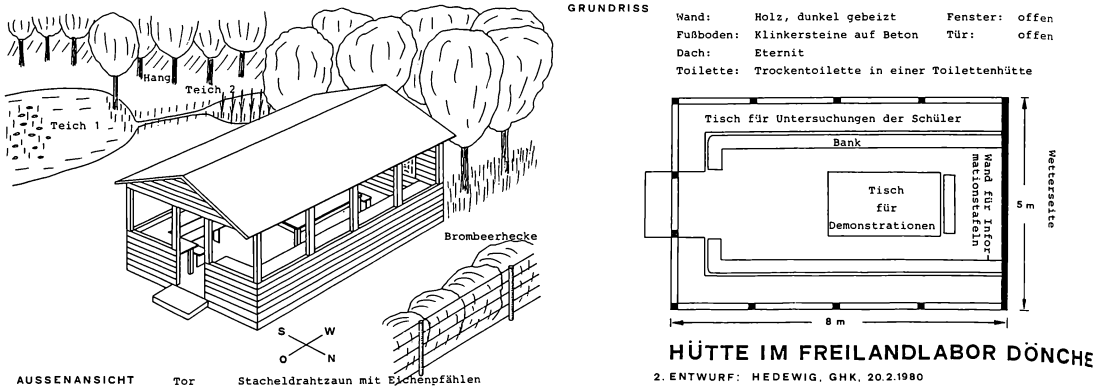


Abb. 2: Arbeitshütte mit 30 Plätzen im Freilandlabor Dönche.

Die für das Freilandlabor von der Gesamthochschule Kassel angeschafften Binokulare, Mikroskope (mit Spiegel für Tageslicht) und sonstigen Materialien werden in der Hochschule aufbewahrt und bei Bedarf im Freilandlabor verwendet. Lehrer können sich dieses Material für ihre Arbeit im Freilandlabor jederzeit ausleihen. Die Anmeldung der Benutzung des Geländes durch Schulklassen erfolgt in der Hochschule. Auf diese Weise wird eine Mehrfachbelegung ausgeschlossen.

Träger des Freilandlabors ist der Naturschutzring Nordhessen, an den die Stadt Kassel das 9000 m^2 große Gelände kostenlos verpachtete. Eine Projektgruppe des Naturschutzringes (überwiegend DBV-Mitglieder) leistete zahlreiche freiwillige Arbeitsstunden und betreut die Anlage im Hinblick auf Erhaltung und weiteren Ausbau. Projektleiter ist der Verfasser dieses Beitrages.

Seit 1979 machen wir regelmäßig fachdidaktische Exkursionen in dieses Gebiet, bei denen Biologiestudenten mit Schülern in Gruppen jeweils einen Vormittag lang die Teiche und deren Fauna und Flora untersuchten. Diese Exkursionen und eine Examensarbeit belegten die hervorragende Eignung des Geländes als Freilandlabor, zumal die meisten der für ein Freilandlabor benötigten Biotope bereits vorhanden waren und daher nicht angelegt werden mußten.

4. Biologieunterricht im Freilandlabor

Im Freilandlabor sollen Schüler intakte Ökosysteme kennenlernen. Sie erwerben dabei systematische und ökologische Grundkenntnisse, die sie außerhalb des Freilandlabors bei der Analyse gestörter Ökosysteme einsetzen können. Es ist wichtig, daß Schüler zunächst einmal ein ungestörtes Ökosystem erleben, ein Stück 'heile Welt', das dann als 'interner Repräsentant' (im Sinne von WINDE 1981) als der zu erstrebende Zustand im Gedächtnis der Schüler vorhanden ist, wenn es darum geht, an anderer Stelle Schäden zu erkennen und sich um deren Beseitigung zu bemühen. Insofern trifft die gelegentlich geäußerte Kritik, die mit intakten Ökosystemen ausgestatteten Freilandlaboratorien könnten zur Umwelterziehung nur wenig beitragen, nicht zu. Neben indirekter Umwelterziehung durch Erleben und Untersuchen intakter Ökosysteme findet im Freilandlabor auch direkte Umwelterziehung statt: Tiere, die die Schüler den Teichen für Beobachtungs- und Untersuchungszwecke entnehmen (Amphibien, Wasserinsekten und deren Larven, Kleinkrebse etc.) geben sie anschließend sofort wieder in den Teich zurück. Tiere des Freilandlabors werden grundsätzlich nicht mit in die Schule genommen. Schriftliche Antworten auf Befragungen der Schüler nach der Arbeit im Freilandlabor zeigen, daß die Schüler diese Maßnahmen des Artenschutzes gut zu begründen wissen und daß sie bereit sind, dieses Schutzverhalten auch außerhalb des Freilandlabors zu praktizieren (vgl. Kap. 5).

Biologiestudenten der Gesamthochschule Kassel lernen im Rahmen einer Lehrveranstaltung zunächst das Freilandlabor kennen, erwerben dabei die für die Vorbereitung einer von ihnen geleiteten Exkursion nötigen Orts- und Sachkenntnisse und arbeiten Arbeitsprogramme für Schüler verschiedener Jahrgangsstufen aus. Diese Studenten führen dann unter Beteiligung des Projektleiters mit Schulklassen oder Kursen der Oberstufe die von ihnen geplanten Exkursionen im Freilandlabor durch. Dabei werden pro Klasse meist 4 Schülergruppen gebildet, die je 1 oder 2 Studenten leiten. Der jeweilige Fachlehrer, der die Klasse für einen Vormittag zur Verfügung stellt, hospitiert oder beteiligt sich an der Durchführung. Eine von den Studenten angefertigte und vervielfältigte Kartei der in den Teichen vorkommenden Pflanzen und Tiere mit Abbildungen und Angaben zur Lebensweise dieser Organismen erleichtert die Arbeit im Gelände. Daneben kommen speziell für das Freilandlabor angefertigte Arbeitsblätter sowie Bestimmungs-

bücher und Bestimmungstabellen zur Anwendung. Inhaltliche Schwerpunkte des Unterrichts im Freilandlabor waren bisher:

Primarstufe: Beobachten und Untersuchen größerer Tiere der Teiche.

Sekundarstufe I: Zonierung der Teichvegetation, Organismen der Teiche und deren Lebensweise, z.B. Bewegung, Atmung, Ernährung; Nahrungsketten im Teich; das biologische Gleichgewicht und seine Störung.

Sekundarstufe II: Physikalische und chemische Parameter der Teiche. Bestimmung von Leitorganismen der Gewässergüteklassen (Saprobiensystem), Ermittlung der Wassergüte und des Sauerstoffgehaltes an verschiedenen Stellen der Teiche und Suche nach den Ursachen der gefundenen Unterschiede.

Mit dem Thema 'Natur- und Artenschutz' werden alle Schüler vertraut gemacht.

Die Schüler der Grundstufe halten sich jeweils 2-3 Stunden, ältere Schüler 4-5 Stunden im Freilandlabor auf. Die Arbeit beginnt mit einer kurzen Vorstellung des Geländes und organisatorischen Hinweisen. Dann folgt beispielsweise in der Sekundarstufe I 1 Stunde lang eine Phase des freien Fangens, Sammelns und Untersuchens. Dabei werden die im Teich gefundenen Pflanzen und Tiere, nach Gruppen sortiert, in weiße Fotoschalen und Kunststoffaquarien gegeben und beobachtet. Nach einer Pause folgt dann die genauere Beobachtung und Beschreibung der Organismen unter Leitung der Gruppenleiter in den Gruppen. Dabei geht es neben dem Erkennen typischer morphologischer Merkmale vor allem um Bewegung, Atmung, Ernährung und Fortpflanzung der gefundenen Tiere. Schließlich untersuchen die Schüler im 3. Arbeitsschritt die gefundenen Organismen, besonders die Kleinformen, in der Hütte mit Binokularen und Mikroskopen, tragen Ergebnisse in Arbeitsblätter ein und fassen die Ergebnisse im Plenum zusammen. Die weitere Auswertung der Untersuchungsergebnisse erfolgt im Biologieunterricht in der Schule durch den jeweiligen Fachlehrer. Jede dieser Schülerexkursionen ins Freilandlabor wird durch Filmaufnahmen dokumentiert. Die Filme werden im Begleitseminar an der Hochschule mit den Studenten ausgewertet.

Selbstverständlich können im Freilandlabor auch außerhalb der Teiche die unterschiedlichsten Untersuchungen durchgeführt werden: Bodenuntersuchungen, Vegetationsaufnahmen, Vergleich unterschiedlicher Standorte, phänologische Beobachtungen, Untersuchungen an Flechten, Pilzen und Moosen, morphologische und blütenbiologische Untersuchungen an Blütenpflanzen, Beobachtung von Arthropoden, ornithologische Studien, Fang von Kleinsäugern in Lebendfallen mit anschließender Untersuchung über Körperbau und Verhalten. Ferner kann die Hütte des Freilandlabors auch als Stützpunkt für die Untersuchung anderer Teile des Landschaftsschutzgebietes Dönche dienen.

Direkt neben dem Freilandlabor liegt ein neu eingerichtetes 35 ha großes Naturschutzgebiet. Es kann vom Freilandlabor aus auf einem Fußpfad begangen und, soweit es die Schutzbestimmung erlaubt, durch Angehörige der Hochschule untersucht werden. Nachdem im ersten Jahr (1981) die Freilandlaborarbeit mit Schülern in der beschriebenen Weise erfolgreich verlaufen war, erhielten alle 230 Biologielehrer der Kasseler Schulen eine schriftliche Information mit einer Karte des Geländes und der Einladung zur Nutzung der Einrichtung. Daraufhin begann 1982 die Nutzung des Freilandlabors durch Biologielehrer auch ohne Hilfe von Biologiestudenten. Diesen Lehrern werden auf Wunsch die von den Studenten ausgearbeiteten Exkursionspläne, Arbeitsblätter, Artenlisten, die Artenkartei sowie Binokulare und Mikroskope ausgeliehen.

Als besonders günstig für die Arbeit im Freilandlabor erweisen sich Projektwochen einiger Schulen, die es ermöglichen, daß eine Klasse an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen im Freilandlabor arbeitet. Hierbei kann man am 1. Tag einen Überblick über das Gelände bekommen, die Zonierung der Teichvegetation untersuchen und die Wasserqualität ermitteln. Am 2. Tag folgt die Beschäftigung mit Tieren der Teiche, am 3. Tag werden die Kleinformen mit Bionkularen und Mikroskopen untersucht und die Ergebnisse zusammengefaßt und diskutiert.

Das Freilandlabor dient jedoch nicht nur dem Biologieunterricht der Schulen und der Ausbildung von Biologiestudenten. Es ist auch eine Stätte der Lehrerfortbildung sowie der Unterrichtung der Mitglieder von Naturschutzverbänden und anderer interessierter Personen.

5. Ergebnisse von Schülerbefragungen

Seit dem Sommersemester 1982 werden nach der Arbeit im Freilandlabor mit den Schülern Tests und schriftliche Befragungen durchgeführt. Ziel der Tests ist die Ermittlung der bei der Freilandarbeit erworbenen Kenntnisse. Bei den

Tab. 1: Ergebnisse einer Schülerbefragung nach der Arbeit im Freilandlabor. (Klasse 4: 27 Schüler, 17.5.1982; Klasse 6: 27 Schüler, 7.6.1982).

Bewertung der Exkursion (die Zahlen geben die Anzahl der Nennungen an)

1. Mir hat die Exkursion ins Freilandlabor Dönche gefallen:

	sehr gut	gut	etwas	wenig	gar nicht
Klasse 4:	18	9	-	-	-
Klasse 6:	17	8	1	-	-

2. Ich möchte noch einmal mit der Klasse an einer solchen Exkursion teilnehmen:

	ja	vielleicht	nein
Klasse 4:	25	2	-
Klasse 6:	25	2	-

3. Am besten hat mir gefallen: (von Schülern frei formulierte Antworten)

Klasse 4:	Mikroskopieren	13	Besprechen der Namen der Tiere	2
	Fangen der Tiere	13	daß wir etwas über Tiere im Wasser gelernt haben	2
	Hineingehen in den Teich	2	Arbeit in kleinen Gruppen	2
	Arbeiten mit Tieren	2	daß wir die Tiere in Behälter gaben	1
	daß wir Molche auf der Hand halten konnten	2	und 9 weitere Nennungen mit der Häufigkeit 1	
Klasse 6:	Mikroskopieren	16	Molche	2
	Fangen der Tiere	12	Rückenschwimmer	2
	Erklärungen der Studenten	6	Kennenlernen von Tieren, die mir unbekannt waren	1
	daß die Studenten nett waren	3	und 9 weitere Nennungen mit der Häufigkeit 1	
	Ringelnatter	3		
	Libellen	2		

4. Etwas weniger hat mir gefallen:

Klasse 4:	der weite Weg zur Dönche	4	daß wir keinen Frosch fanden	1
	das Mikroskopieren	3	zu wenig Zeit zum Finden der Tiere	1
	daß manche Schüler so oft ein Netz hatten	2	und 11 weitere Nennungen mit der Häufigkeit 1	
	daß nicht alle Tiere da waren	1		
Klasse 6:	daß zu wenig Netze vorhanden waren	3	zu viel Information über den Boden des Teiches	1
	Scherben im Wasser	2	das Aufräumen und Einpacken der Geräte	1
	mir fehlten Gummistiefel	1	und 2 weitere Nennungen mit der Häufigkeit 1	
	meine Socken wurden naß	1		
	ich fiel in den Matsch	1		

5. Gar nicht gefallen hat mir:

Klasse 4:	daß wir so früh heim mußten	2	daß wir eine so dicke Spinne hatten	1
	daß wir aufhören mußten, Tiere zu fangen	1	das schlechte Wetter	1
	daß wir uns stritten, wer die meisten Molche hat	1	daß es etwas regnete	1
Klasse 6:	Glasscherben im Teich	4	Kinder einer anderen Schule nahmen Molche mit	1
	ein Schüler trat in Glasscherben	1	das Tragen der Instrumente	1
	Kinder einer anderen Schule waren im Gelände	1	die Zeit war zu kurz	1

6. Was wir dort gelernt haben, war für mich

	zu schwer	gerade richtig	zu leicht
Klasse 4:	-	27	-
Klasse 6:	-	26	-

Einstellungen

7. Wenn ich wieder einmal sehe, daß Kinder Molche oder Frösche aus einem Teich holen und mit nach Hause nehmen wollen, dann werde ich sagen:

Klasse 4: Sie sollen das lassen, weil ...

die Tiere daheim sterben	12	man Tiere nicht einsperren soll	2
solche Tiere immer seltener werden	6	die Tiere auch leben wollen	1
die Tiere am besten im Teich leben	2	die Tiere daheim falsch ernährt werden	1
die Tiere sich sonst nicht wohl fühlen	2	die Tiere unter Naturschutz stehen	1
das Mitnehmen Tierquälerei ist	2	das Gebiet geschützt ist	1
		man das nicht darf	1

Klasse 6: Sie sollen das lassen, weil ...

sonst bald keine Tiere mehr im Teich sind	12	die Tiere nicht in einem Gefängnis leben sollen	2
die Tiere in Gefangenschaft eingehen	7	die Tiere sich daheim nicht wohl fühlen	1
die Tiere daheim nicht richtig ernährt werden können	5	die Tiere sich im Teich frei fühlen	1
die Tiere den Lebensraum Teich brauchen	3	die Tiere empfindlich sind	1
die Tiere unter Naturschutz stehen	3	andere Schüler die Tiere auch noch sehen wollen	1
die Tiere daheim nicht den richtigen Lebensraum haben	3	die Tiere genauso Lebewesen wie wir sind	1
die Tiere daheim nicht richtig gepflegt werden können	2	es verboten ist	1
		die Tiere am Aussterben sind	1

Schülerinteressen

8. Ich möchte über den Teich und seine Tiere noch folgendes wissen:
(frei formulierte Schülerantworten)

Klasse 4:

Welche Tiere leben noch im Teich?	4	Wie entstand der Teich	1
Wie leben die Tiere?	3	Wie kamen Pflanzen und Tiere in den Teich?	1
Wie alt werden verschiedene Tiere?	2	Kann ein Molch, der kurze Zeit im Aquarium gefangen war, Eier legen?	1
Wie heißen die Pflanzen?	1	Wieviele Tiere leben im Teich?	1
Was lebt neben dem Teich?	1	Haben Tiere Angst vor dem Menschen?	1
In welchen Gewässern leben die Tiere noch?	1	und 10 weitere Antworten mit der Häufigkeit 1	
Gibt es hier auch seltene Tiere?	1		

Klasse 6:

Weshalb legte man den Teich an?	2	Nester der Tiere unter Wasser	1
Wie leben die Tiere im Teich?	2	Wie sieht es direkt unter dem Teich aus?	1
Wie paaren sich die Tiere?	2	Wie kommen die Pflanzen in den Teich?	1
Wie vermehren sich die Tiere?	2	Ich möchte etwas über Ameisen wissen	1
Wie ernähren sich die Tiere?	2	Ich möchte etwas über Fische wissen	1
Wie werden Molche im Wasser groß?	1	Ich möchte etwas über die Ringelnatter wissen	1
Lebenslauf der Tiere?	1	Ich möchte noch mehr beobachten	1

bisherigen Tests erhielten die Schüler in der auf die Exkursion folgenden Biologiestunde noch einmal die im Freilandlabor verwendeten Arbeitsblätter mit Abbildungen der gefundenen Tiere und Fragen zur Lebensweise einiger Tiere als Testblätter, mit denen einige der im Freilandlabor erworbenen Kenntnisse überprüft wurden. Die bisherigen Testergebnisse sind sehr ermutigend. Die 1 bis 2 Tage nach der Exkursion noch vorhandenen Kenntnisse waren durchweg sehr groß. Sie lagen bei Benennung gefundener Arten bei Vorlage der Abbildungen von 27 Tierarten bei 27 Schülern einer 4. Klasse im Mittel bei 60%, bei 27 Schülern einer 6. Klasse im Mittel bei 70%.

Ziele der bisherigen Schülerbefragungen waren:

- Bewertung der Exkursion ins Freilandlabor insgesamt (Fragen 1 u. 2)
- Bewertung einzelner Arbeiten und Ereignisse (Fragen 3, 4 u. 5)
- Bewertung des Schwierigkeitsgrades der Arbeiten (Frage 6)
- Begründung des Verbots der Entnahme geschützter Tiere (hier: Amphibien, Frage 7)
- Schülerinteressen, hier: Informationen, die die Schüler nach der Arbeit im Freilandlabor noch erhalten möchten (Frage 8).

Die Fragebögen der beiden Klassen 4 und 6 waren identisch. Die Schüler füllten die Fragebögen jeweils unmittelbar vor Bearbeitung der Testblätter aus. Den Wortlaut der Fragen und die Antworten der Schüler zeigt Tab. 1. Wie der Tabelle zu entnehmen ist, bewerteten die Schüler die Freilandarbeit sehr hoch. Bei der Bewertung einzelner Aktivitäten ist interessant, daß die Schüler durchweg nicht nur, wie erwartet, das selbständige Fangen der Tiere im Teich hoch werteten, sondern auch das Mikroskopieren. Schülerinnen des 6. Schuljahres bewerteten auch mehrfach positiv die Erklärung und das nette Verhalten der Studenten, wohl ein Zeichen für stark personenbezogene Interessen der Mädchen, die sich am Anfang der Pubertät befinden. Die Schüler beider Klassen begründeten auch generell gut das Verbot der Entnahme von Amphibien aus ihrem Lebensraum. Negativ bewertet wurden in den meisten Fällen nur einige situative Bedingungen, wie der weite Weg von der Schule zum Freilandlabor bei Klasse 4 (7 km Busfahrt), die für Schüler des 4. Schuljahres zu kurze Zeit (2 Stunden Aufenthalt), die zu geringe Anzahl von Netzen, Scherben im Teich. etc. Die nach der Arbeit im Freilandlabor bei einigen Schülern noch offenen Fragen beziehen sich vor allem auf die Lebensweise verschiedener Tiere, die in der kurzen zur Verfügung stehenden Zeit nur in Ausschnitten zu beobachten war. Schüler des 4. Schuljahres fragten relativ häufig nach weiteren Tieren, die sie während ihres Aufenthaltes nicht gesehen hatten. Die Untersuchung, die wegen der relativ geringen Anzahl der befragten Schüler (54) noch nicht repräsentativ sein kann, wird im nächsten Jahr fortgeführt.

Literatur

BRUN-HOOL J., 1979: Naturlehrgebiet Ettiswil - eine Pionierleistung. Heimatkunde des Wiggertals (Schweiz) 37: 41-86.

FOKKEN U., WITTE G.R., 1979: Freilandlabor und alternativer Biologieunterricht. Naturschutz in Nordhessen. Sonderheft [1]. Wetzlar (Naturschutzzentrum Hessen e.V.): 81 S.

FUNKKOLLEG MENSCH UND UMWELT, 1982: Studienbegleitbriefe 11: 95 S. [Weinheim (Beltz)].

HEDEWIG R., 1982: Zum Problem der Freilandarbeit im Biologieunterricht - zugleich Einführung in die Exkursion zu den Freilandlaboratorien in Grebenstein und Kassel. In: (Ed. HEDEWIG R., RODI D.): Biologielehrpläne und ihre Realisierung. Köln (Aulis): 206-224.

NATURSCHUTZRING NORDHESSEN (Ed.), 1982: Die Dönche, eine Naturlandschaft in der Stadt Kassel. Naturschutz in Nordhessen, Sonderheft 2. Grebenstein (Naturschutzring Nordhessen): 117 S.

ROTH C., ESCHER K., FUCHS E., GROSSENBACHER K., JUNGEN H., KESSLER E., KLÖTZLI F., MARRER H., 1981: Naturnahe Weiher - ihre Planung, Gestaltung und Wiederherstellung. Bern (Eidg. Drucksachen- und Materialzentrale): 80 S.

WINDE P., 1981: Menschliches Bewußtsein und Erziehungswissenschaft. Praxis Naturwiss., Biol. 30: 257-267.

WINKEL G. (Ed.), 1979: Biologie im Schulgelände. Unterricht Biologie 3: 96 S.

ZIMMERLI E., 1975: Freilandlabor Natur. Schulweiher, Naturlehrpfad. Zürich (WWF): 227 S.

Adresse

Prof. Dr. Roland Hedewig
Gesamthochschule
Fachbereich 19 (Biologie/Chemie)

Heinrich-Plett-Str. 40
D-3500 Kassel

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Naturschutzprojekte als Bestandteil des Biologiestudiums

Herbert Zucchi*

In the summer term Osnabrück University offers a course for biology students, which is called 'Nature Protection Project'. This course aims at a systematic study of flora and fauna in an area worth protecting. Students work on the spot in small selfgoverned groups. A seminar is linked to the practical work in which each group reports about its findings. Visits at different boards for nature protection form the frame work to this course. The results of this work are used for achieving protection for biologically valuable parts of the country side. The work is carried out in close connection with the boards, who also take over the costs.

Biologieunterricht, Freilandökologie, Gewässer (fließend), Naturschutz, Umwelterziehung.

1. Einführung

Über Umwelterziehung ist viel referiert und geschrieben worden; die Fülle der kaum noch überschaubaren Publikationen reicht vom Lernort Kindergarten über die Schulen, Hochschulen und Volkshochschulen bis hin zu den privaten Verbänden des Natur- und Umweltschutzes (vgl. BRUNS 1978; EULEFELD u.a. 1981; STRECKER, WENZ 1981; TROMMER, RIEDEL 1981; ZUCCHI 1983 u.a.). Auch an Darstellungen über Umwelterziehung in Projekten mangelt es nicht (vgl. CERNUSCA 1976; EBER 1980; HABRICH, KÖHLER 1981 u.a.).

Nachfolgend soll über Naturschutzprojekte berichtet werden, wie sie Osnabrücker Biologiestudenten im Laufe ihres Studiums absolvieren können. Doch vorab seien noch ein paar Gedanken zur Frage geäußert, warum und für wen eigentlich Naturschutzinhalte in das Biologiestudium eingebracht werden sollen. Da sind zum einen die künftigen Biologielehrer, die einen Bildungsauftrag im Naturschutz zu erfüllen haben. Da sind zum andern die künftigen Diplom-Biologen, von denen der eine oder andere eines Tages vielleicht eine der wenigen Stellen, die es im Naturschutz gibt, besetzen wird. Aber eigentlich gilt es einfach alle Biologiestudenten anzuregen, im privaten oder ehrenamtlichen Naturschutz mitzuarbeiten, unabhängig davon, ob sie nun das Diplom oder ein Staatsexamen anstreben. Naturschutzinhalte müssen daher einen festen Platz im Biologiestudium erhalten, ebenso wie physiologische, genetische, systematische, anatomische usw. Es sollte sich dabei zwar um eine Selbstverständlichkeit handeln, die Wirklichkeit sieht aber manchenorts ganz anders aus.

2. Darstellung der Projekte

Seit dem Jahr 1981 wird jeweils im Sommersemester am Fachbereich Biologie der Universität Osnabrück eine Lehrveranstaltung mit dem Titel 'Projekt Naturschutz' angeboten. Teilnehmen können sowohl Lehramts- als auch Diplom-Studenten, die ihr Grundstudium abgeschlossen haben. Diese Einschränkung wird deshalb gemacht, um zu gewährleisten, daß biologische Grundkenntnisse, insbesondere auf faunistisch-floristischem Gebiet, vorhanden sind.

Die Durchführung eines jeden Projektes erfolgt in enger Abstimmung und Koordination mit der beim Landkreis Osnabrück angesiedelten Unteren Naturschutzbehörde und der in Oldenburg bei der Bezirksregierung sitzenden Oberen Naturschutzbehörde. Dabei geht es im Prinzip darum, Gebiete, die bereits als für den Naturschutz wertvolle Bereiche festgehalten sind, einer systematischen Erfassung zu unterziehen. Im Moment kommen dafür nur Fließgewässer in Frage, da die Projekte in ein Forschungsprogramm eingefügt sind.

---

* Bericht Nr. 2 des Projektes "Ausbildungs- und Arbeitsmöglichkeiten für Biologen im Bereich Naturschutz/Landschaftspflege in der Bundesrepublik Deutschland".

Die Vorgehensweise ist die folgende (vgl. Tab. 1): Im Verlauf des jeweiligen Wintersemesters findet ein Gespräch mit Vertretern der Naturschutzbehörden statt, in dem abgeklärt wird, welche Gebiete vordringlich bearbeitet werden müssen. Im SS 1981 war dies ein Bachlauf in einem Gebiet, in dem ein Flurbereinigungsverfahren lief (vgl. PROJEKTGRUPPE REMSEDER BACH 1981; ZUCCHI 1981); im SS 1982 handelte es sich um ein kleines Fließgewässer, das durch die geplante Verlegung einer Bundesstraße bedroht ist. Im Anschluß an das Gespräch mit den Behördenvertretern erfolgt eine Geländebegehung, bei der dann ein Gebiet ausgesucht wird. Dabei gibt es drei wichtige Auswahlkriterien:

Tab. 1: Ablauf des 'Projekts Naturschutz'

Wintersemester	- Gespräche mit Vertretern der Naturschutzbehörden - Geländebegehung - Auswahl des zu bearbeitenden Gebietes	*Vorphase*
	- Erste Besprechung mit der Gruppe, allgemeine Einführung - zwei oder mehr Einführungsexkursionen mit der Gruppe, Kleingruppenbildung, Ausgabe von Kartenmaterial und Literaturliste	*Vorbereitungsphase*
Semesterferien		
Sommersemester	- Beginn der Gruppenarbeit im Gelände: Durchschnittlich 1 x pro Woche Geländearbeit - Begleitseminar, wöchentlich bis 14täglich, 2- bis 3stündig - Pressearbeit - Rahmenprogramm: Besuch bei Behörden, Gespräche mit Behördenvertretern	*Arbeitsphase*
Semesterferien	- Erstellung der Protokolle - Abgabe der Protokolle	
Wintersemester	- Durchsicht der Protokolle - Druck der Protokolle - Verteilung der Protokolle - NSG-Antrag	*Nachbereitungsphase*

I. Das Gebiet darf nicht allzu weit von Osnabrück entfernt liegen;

II. es muß eine überschaubare Größe haben, damit es im Laufe einer Vegetationsperiode bearbeitbar ist;

III. es muß sich in der Tat um ein naturnahes Gebiet handeln, es muß sozusagen einer Ausweisung als Naturschutzgebiet (= NSG) würdig sein.

Nach dieser Vorphase beginnt die eigentliche Projektphase. Im letzten Viertel des Wintersemesters wird die Lehrveranstaltung angekündigt und ein erster Besprechungstermin angegeben. Während der ersten Besprechung wird über das Gebiet und Gründe seiner Bearbeitung berichtet sowie die Arbeit im Projekt erklärt. Dann erfolgt die Auswahl der Teilnehmer und die Absprache eines ersten Exkursionstermins. Je nach Größe der Gruppe werden zwei oder auch mehr Einführungsexkursionen in das Gelände durchgeführt, um zu verhindern, daß es bereits nach der ersten Begehung durch die Gesamtgruppe niedergewalzt ist. Am Schluß der Exkursion werden die Teilnehmer in thematische Kleingruppen von 2 bis 6 Studenten aufgeteilt, erhalten Kartenmaterial über das Gebiet und eine Liste wichtiger Literatur. Jede Kleingruppe bearbeitet einen Sektor aus dem botanischen oder zoologischen Bereich oder auch abiotische Faktoren. Dabei wird eine möglichst große Fülle angestrebt. Wie groß sie tatsächlich ist, ist von drei Faktoren abhängig:

Die bearbeiteten Themen müssen entweder durch den Projektleiter oder durch im Projekt mitarbeitende Kollegen oder, und das ist die dritte und keineswegs seltene Möglichkeit, durch wenigstens einen Studenten oder eine Studentin der entsprechenden Arbeitsgruppe, der oder die bereits Spezialkenntnisse auf diesem Gebiet besitzt, anleitbar sein.

Auf diese Vorbereitungsphase folgt die eigentliche Arbeitsphase des Projekts. Im Prinzip kann dies nur in der Vorlesungszeit, also ca. vom 15. April bis 15. Juli, geschehen. Die Studierenden werden aber gebeten, möglichst schon früher mit der Arbeit zu beginnen - das ist z.B. für die Amphibienbearbeitung nötig - und/oder, je nach Thema, über die Vorlesungszeit hinaus zu arbeiten, was etwa für die Carabidenbearbeitung wichtig ist, um deren herbstaktive Formen zu erfassen. Die Bereitschaft dazu ist außergewöhnlich groß, so daß wir 1982 im März mit der Projektarbeit begonnen und sie im September immer noch nicht abgeschlossen hatten.

Jede Gruppe teilt sich ihre Arbeit im Gelände selbst ein, sie soll aber einmal pro Woche tätig sein, um eine kontinuierliche Datenerfassung zu erreichen. Es gibt natürlich auch Gruppen, die zu bestimmten Zeiten sehr viel öfter hinaus müssen, dafür aber zu anderen Zeiten Ruheperioden haben. Im ersten Abschnitt der Arbeitsphase werden die Studenten bei ihrer Arbeit angeleitet, um ihnen bei der Auswahl und Durchführung der Arbeitsmethoden und bei der Bestimmungsarbeit Hilfestellung zu geben. Diese für den Projektleiter äußerst arbeitsaufwendige Phase geht nach und nach in eine selbständige Arbeitsphase der Teilnehmer über, während der sie bei Bedarf natürlich immer wieder Hilfe bekommen können.

In der Vorlesungszeit findet dann wöchentlich bis 14täglich ein 2- bis 3stündiges Begleitseminar des ganzen Plenums statt, in dem jede Gruppe wenigstens einmal referiert. Dabei geht es um folgende Punkte:

I. Einführung in die Biologie der bearbeiteten systematischen Einheiten;

II. Vorstellen einiger bestandsbedrohter Arten dieser systematischen Einheiten mit Darlegung von Bedrohungsursachen und möglichen Schutzmaßnahmen;

III. Methoden der Erfassung und Bestimmung der bearbeiteten systematischen Einheiten;

IV. auftretende Schwierigkeiten.

Alle Punkte sollen natürlich einen unmittelbaren Bezug zum Projekt haben. Gegen Semesterende wird im Seminar die Erstellung der Protokolle, die Frage der Beurteilung der Ergebnisse im Hinblick auf eine Unterschutzstellung des Gebietes und die Abfassung eines Antrages auf Unterschutzstellung als Naturschutzgebiet (NSG) behandelt.

Abgabetermin für die Protokolle ist das Ende der Sommersemesterferien bzw. der Beginn des Wintersemesters. Alle Teilprotokolle werden dann nach Durchsicht in einem Gesamtprotokoll zusammengefaßt und von der Universitätsdruckerei in ca. 150 Exemplaren als Heftchen gedruckt. Jeder Projektteilnehmer und -betreuer bekommt ein Exemplar, ein Teil der Auflage wird für die Teilnehmer des nächsten Projekts reserviert. Einige Exemplare werden an die für den Naturschutz relevanten Behörden gegeben; dem Exemplar für die Obere Naturschutzbehörde wird ein Antrag auf Ausweisung des Gebietes als NSG beigefügt. An dem dann folgenden langen Weg bis zur möglichen tatsächlichen Ausweisung als NSG (Schutzverordnung, Anhörungstermine, Ortstermine) können die Studenten teilhaben.

Parallel zur Projektarbeit wird, wenn wir es für richtig halten, in der Presse berichtet. Auch daran werden die Studenten beteiligt. Außerdem finden Rahmenveranstaltungen wie der Besuch der für den Naturschutz zuständigen Behörden und Gespräche mit deren Vertretern statt.

Im Sommer 1982 haben wir das ca. 3 km lange naturnahe Breenbachtal im südlichen Kreis Osnabrück bearbeitet. Dabei gab es folgende Gruppen:

1: Wasseruntersuchungen
2: Pflanzengesellschaften/
Blütenpflanzen
3: Moos- und Farnpflanzen
4: Vögel
5: Säugetiere, bes. Kleinsäuger
6: Lurche
7: Fische
8: Laufkäfer
9: Libellen
10: Schmetterlinge
11: Wasserinsekten
12: Krebstiere
13: Weichtiere

Zum einen sind Teile der Ergebnisse publikationsreif und werden dementsprechend zusammen mit den beteiligten Studenten veröffentlicht werden, so z.B. die Molluskenerfassung dieses Gebietes (ZUCCHI, RANNENBERG 1982). Zum zweiten ergeben sich aus der Arbeit eine ganze Reihe wichtiger Probleme und Fragestellungen, die Ausgangspunkt für Examensarbeiten (der Projektteilnehmer)

sind. Ein Beispiel möge das erläutern: Bei der Erfassung der Krebse, Weichtiere und Fische stellte sich heraus, daß die am Bachlauf liegenden Fischteiche erhebliche Auswirkungen auf diese Tiergruppen haben. So kommen die Schnecke *Ancylus fluviatilis* und Gammariden in sehr dichten Populationen bis zur Einleitung großer Teile des Wassers in elf am Unterlauf liegende Fischteiche, von denen nur zwei genehmigt sind, vor; von dieser Stelle an sind sie dann nur noch ganz vereinzelt bis zur Rückführung des Wassers in den Bachlauf anzutreffen; dann kommen sie praktisch nicht mehr vor. Bei den unterhalb der Wasserrückführungsstelle vorkommenden Fischen war im Sommer ein hoher Anteil von einem Bandwurm *(Proteocephalus salmonidicola)* befallen, der sich laut REICHENBACH-KLINKE (1976) nur bei Fischen einstellt, die wenigstens zeitweise unter Temperaturbedingungen von 16-22 °C leben. Und in der Tat stellten wir bei Temperaturmessungen im Sommer oberhalb der völlig unbeschattet liegenden Fischteiche im Bachlauf eine Temperatur von max. 16 °C fest, unterhalb dagegen bis zu 20.5 °C. In Kürze anlaufende Examensarbeiten werden den Einfluß von Fischteichen auf kleine Fließgewässer untersuchen. Die im Projekt anfallenden Kosten, auch die der jetzt nachfolgenden Examensarbeiten, werden fast ausschließlich von der Unteren Naturschutzbehörde übernommen.

3. Diskussion

Zunächst einmal ist festzustellen: Die Projekte erfüllen die von der BAK (1973) festgelegten Prinzipien.

- Sie sind problemorientiert
- Sie haben einen Praxisbezug
- Sie weisen einen interdisziplinären Charakter auf
- Die Arbeit erfolgt in Kleingruppen
- Die Arbeitsform stellt forschendes Lernen dar.

Die an den Projekten mitarbeitenden Studenten erlangen folgende Fähigkeiten und Fertigkeiten:

1. Erwerb von Methodenkenntnis;
2. Erwerb von Artenkenntnis;
3. Erwerb von Kenntnis über bestandsbedrohte Arten, Bedrohungsursachen und Schutzmaßnahmen;
4. Einblick in die Arbeit von Behörden, Umgang und Kontakt mit Naturschutzbehörden;
5. Erwerb der Kenntnis, wie und wo ein NSG-Antrag gestellt wird und wie Naturschutzverfahren laufen;
6. Erwerb von Kenntnis der Pressearbeit als einer Möglichkeit der Öffentlichkeitsarbeit.

Daneben spielen auch Dinge wie die richtige Erstellung von Protokollen und Literaturarbeit eine Rolle. Der Unterschied zu Projektstudien in Innsbruck, von denen CERNUSCA (1976) berichtet hat, und zu den von EBER (1980) dargestellten Projektstudien in Oldenburg ist einerseits die stärkere Betonung der unmittelbaren Verwertbarkeit der Ergebnisse und die direkte Zusammenarbeit mit Behörden, andererseits die weniger lange Dauer. Gemeinsamkeiten etwa zu den Oldenburger Projekten bestehen darin, daß die Ergebnisse z.T. Ausgangspunkt gezielter Untersuchungen im Rahmen von Examensarbeiten sind. Obwohl den am Projekt teilnehmenden Studenten nur vier Semesterwochenstunden für einen Leistungsnachweis angerechnet werden, ihre tatsächliche Stundenbelastung aber oft mehr als doppelt so hoch ist, war in den beiden bisher durchgeführten Projekten der Andrang sehr groß.

Abschließend noch eine Bemerkung. Die Veranstaltung trägt bewußt den Titel 'Projekt Naturschutz' und nicht 'Projekt Umweltschutz'. Nicht, daß wir etwas gegen Umweltschutz hätten, im Gegenteil! Aber es geht in erster Linie darum, durch das Projekt Wissen über die lebendige Natur zu vermitteln und Liebe zur heimischen Landschaft zu erzeugen. Denn ein Leben in der Landschaft ist nur dann lebens- und liebenswert, wenn die reine Luft vom Vogelgezwitscher und der saubere Bach vom Treiben munterer Fische erfüllt ist.

Gefördert mit Mitteln des Kreises Osnabrück und der Universitätsgesellschaft Osnabrück.

Literatur

BAK (= BUNDESASSISTENTENKONFERENZ), 1973: Materialien zum Projektstudium. Bonn.

BRUNS H. (Ed.), 1978: Umwelterziehung und Lebensschutz. Biol. Abh. 5 (55-58) [Wiesbaden]: 156 S.

CERNUSCA A., 1976: Ökologische Ausbildung durch Projektstudien. Verh. Ges. Ökol. (Wien 1975): 101-104.

EBER W., 1980: Naturschutzarbeit im Projektstudium. Verh. Ges. Ökol. 8: 513-516.

EULEFELD G., FREY K., HAFT H., ISENSEE W., LEHMANN J., MAASSEN B., MARQUARD B., SCHILKE K., SEYBOLD H., BÜRGER W., HÖHN K.-R., KYBURZ-GRABER R., 1981: Ökologie und Umwelterziehung. Stuttgart/Berlin/Köln/Mainz (Kohlhammer).

HABRICH W., KÖHLER E., 1981: Umwelterziehung in Projekten. Beitr. Umwelterziehung 2 [Essen]: 175 S.

PROJEKTGRUPPE REMSEDER BACH, 1981: Remseder Bach - Ergebnisse einer Untersuchung. Osnabrück (unidruck).

REICHENBACH-KLINKE H.-H., 1976: Die Einwirkungen von Umweltfaktoren auf die Gesunderhaltung des Fisches. Stuttgart (Fischer).

STRECKER B., WENZ W., 1981: Umwelterziehung im Kindergarten. Fellbach (A. Bonz).

TROMMER G., RIEDEL W. (Hrsg.), 1981: Didaktik der Ökologie. Köln (Aulis).

ZUCCHI H., 1981: Der Remseder Bach - ein schützenswertes Fließgewässer im Kreis Osnabrück. Bürger + Universität 3/4: 88-95.

ZUCCHI H., RANNENBERG C., 1982: Faunistisch-ökologische Untersuchungen zur Molluskenfauna des Breenbachtales, Kreis Osnabrück. Osnabr. naturwiss. Mitt. 9: 205-215.

ZUCCHI H., 1983: Öffentlichkeitsarbeit im Naturschutz. Kornwestheim (DBV).

Adresse

Dipl.-Biol. Dr. Herbert Zucchi
FB Biologie/Chemie Univ.
Postfach 44 69

D-4500 Osnabrück

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Regenwurmgesellschaften im Sundgau (Elsaß, Frankreich): Aspekte ihrer Struktur und Verbreitung

Roland Bono

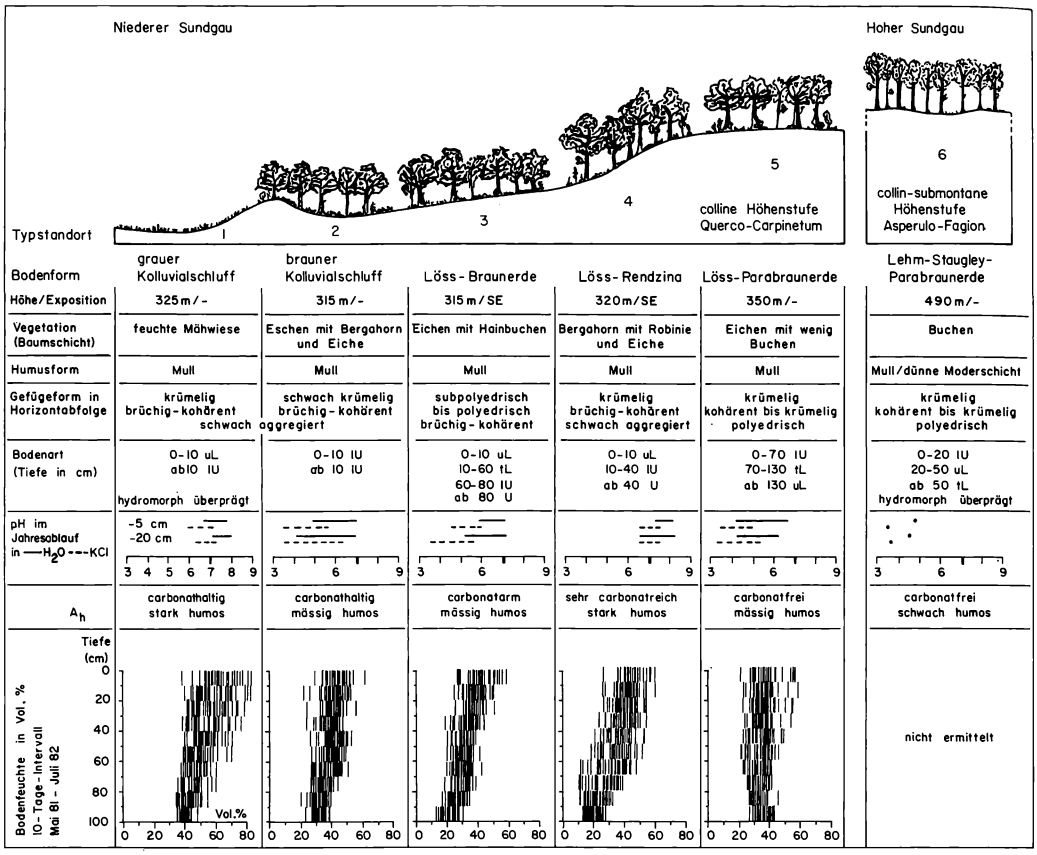
This article describes some aspects of the earthworm fauna of the Sundgau (Alsace, France). The investigated area is situated at the east edge of this Tertiary hill-country covered with loess and loamy loess. The earthworm fauna of six selected type sites - there are five types of woodland and one meadow-site - is inquired. *Lumbricus polyphemus* - a species whose principle spreading is in East- and Southeasteurope and whose presence in the Kaiserstuhl (Southwest-Germany) has been proved by NORDSTRÖM et al. (1976) - is found at three type sites (TS 3, 5, 6) with loamy soils. Different earthworm 'zönoses' can be found at the type sites, which are described concerning the spectre of the species, the conditions of dominance, the diversity, the associations of the species and the biomass. The comparative description of two soil types shows the different effects of the different ecosystems' conditions on the structure and the biomass of the earthworm-fauna.

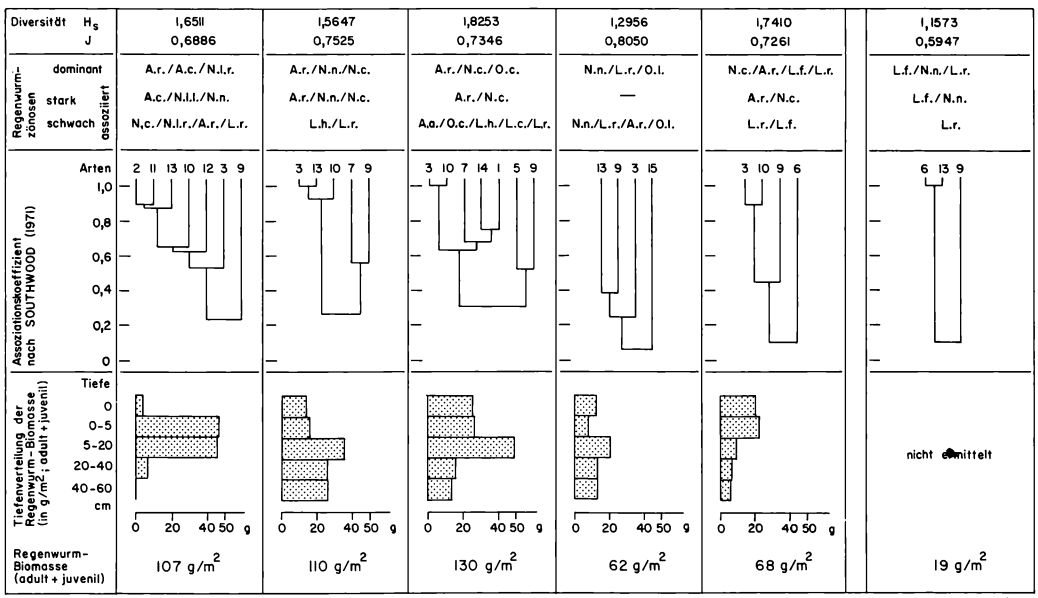
Biomasse, Bodentyp, Lumbricidae.

1. Einführung

Regenwürmer *(Lumbricidae)* nehmen als Vertreter der Bodenmetazoenfauna eine bedeutende Stellung in terrestrischen Ökosystemen ein. Erwähnt seien ihre ökofunktionale Rolle als Bodendurchmischer, als Bildner von Ton-Humus-Komplexen und von weitverzweigten Röhrensystemen mit Bezug zum Bodenwasser- und Bodenlufthaushalt (GRAFF 1967, KRETSCHMAR 1978). Die einzelnen Regenwurmarten stellen aber auch unterschiedliche Ansprüche an ihren Lebensraum und stehen somit in enger Wechselbeziehung mit biotischen und abiotischen Komponenten des Geoökosystems. Durch diese Interdependenzen können Regenwürmer und ihre Taxozönosen, gleich wie Pflanzengesellschaften, letztlich als Ausdruck der in ihrem Lebensraum herrschenden Geoökosystembedingungen verstanden werden.

In ökologisch enger Beziehung stehen die Regenwürmer namentlich mit Bodenform, Bodenwasserhaushalt, Vegetation und Nutzung (BALTZER 1955; ZICSI 1958; NORDSTRÖM, RUNDGREN 1974; PHILLIPSON et al. 1976; PORRET 1978). Dabei kommt der Bodenform mit ihren physikalischen und chemischen Eigenschaften eine zentrale Stellung zu, handelt es sich doch für die Regenwürmer um den Lebensraum i.e.S. Die Anpassung an unterschiedliche Lebensraumbedingungen muß zu charakteristischen Regenwurmzönosen führen, die sich u.a. in den Parametern Artenspektrum, Dominanzverhältnisse sowie Biomasseproduktion unterscheiden. Die Komplexität des Abhängigkeitsgefüges zwischen Taxa und Geokomponenten sowie zwischen den Taxa selber (LESER 1978) führt dazu, daß an dieser Stelle nicht primär Kausalzusammenhänge abgeleitet werden sollen, sondern es darum geht, in einem Untersuchungsgebiet Regenwurmzönosen auszuscheiden und als Bestandteil der biotischen Raumausstattung vergleichend zu charakterisieren. Grundlage für die Ausscheidung dieser Taxozönosen stellt das Konzept der Typstandorte dar. Diese stellen im Untersuchungsgebiet Standorte dar, die in ihrer charakteristischen Geofaktorenkombination mehrfach auftreten. Gleichzeitig repräsentieren sie punktuell Geoökosystembedingungen, wie sie im Ökotop flächenhaft herrschen. Ihre Auswahl erfolgte primär auf Grund der Kenntnis der Bodenformenverbreitung. Für die vorliegende Arbeit wurde von der Raumrealität insofern abstrahiert, als neben einem Freilandstandort nur Waldstandorte berücksichtigt worden sind. Die im Untersuchungsgebiet ausgeschiedenen Typstandorte sind in Abb. 1 in einer schematisierten Toposequenz dargestellt.


Niederer Sundgau
Hoher Sundgau
Typstandort
1
2
3
4
5
6
colline Höhenstufe
Querco-Carpinetum
collin-submontane
Höhenstufe
Asperulo-Fagion
Bodenform
grauer Kolluvialschluff
brauner Kolluvialschluff
Löss-Braunerde
Löss-Rendzina
Löss-Parabraunerde
Lehm-Staugley-Parabraunerde
Höhe/Exposition
325 m/-
315 m/-
315 m/SE
320 m/SE
350 m/-
490 m/-
Vegetation (Baumschicht)
feuchte Mähwiese
Eschen mit Bergahorn und Eiche
Eichen mit Hainbuchen
Bergahorn mit Robinie und Eiche
Eichen mit wenig Buchen
Buchen
Humusform
Mull
Mull
Mull
Mull
Mull
Mull/dünne Moderschicht
Gefügeform in Horizontabfolge
krümelig brüchig-kohärent schwach aggregiert
schwach krümelig brüchig-kohärent
subpolyedrisch bis polyedrisch brüchig-kohärent
krümelig brüchig-kohärent schwach aggregiert
krümelig kohärent bis krümelig polyedrisch
krümelig kohärent bis krümelig polyedrisch
Bodenart (Tiefe in cm)
0-10 uL ab10 lU
hydromorph überprägt
0-10 lU ab 10 lU
0-10 uL 10-60 tL 60-80 lU ab 80 U
0-10 uL 10-40 lU ab 40 U
0-70 lU 70-130 tL ab 130 uL
0-20 lU 20-50 uL ab 50 tL hydromorph überprägt
pH im Jahresablauf in —H2O- - -KCl
-5 cm
-20 cm
3 4 5 6 7 8 9
3 6 9
Ah
carbonathaltig stark humos
carbonathaltig mässig humos
carbonatarm mässig humos
sehr carbonatreich stark humos
carbonatfrei mässig humos
carbonatfrei schwach humos
Bodenfeuchte in Vol. % 10-Tage-Intervall Mai 81 - Juli 82
Tiefe (cm)
0
20
40
60
80
100
Vol.%
0 20 40 60 80
nicht ermittelt


Diversität Hs
J
1,6511
0,6886
1,5647
0,7525
1,8253
0,7346
1,2956
0,8050
1,7410
0,7261
1,1573
0,5947
Regenwurm-zönosen
dominant
stark
schwach
assoziiert
A.r./A.c./N.l.r.
A.c./N.l.l./N.n.
N.c./N.l.r./A.r./L.r.
A.r./N.n./N.c.
A.r./N.n./N.c.
L.h./L.r.
A.r./N.c./O.c.
A.r./N.c.
A.a./O.c./L.h./L.c./L.r.
N.n./L.r./O.l.
—
N.n./L.r./A.r./O.l.
N.c./A.r./L.f./L.r.
A.r./N.c.
L.r./L.f.
L.f./N.n./L.r.
L.f./N.n.
L.r.
Assoziationskoeffizient nach SOUTHWOOD (1971)
Arten
2 11 13 10 12 3 9
3 13 10 7 9
3 10 7 14 1 5 9
13 9 3 15
3 10 9 6
6 13 9
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0
Tiefenverteilung der Regenwurm-Biomasse (in g/m2, adult + juvenil)
Tiefe
0
0-5
5-20
20-40
40-60
cm
0 20 40 50 g
nicht ermittelt
Regenwurm-Biomasse (adult + juvenil)
107 g/m2
110 g/m2
130 g/m2
62 g/m2
68 g/m2
19 g/m2

2. Untersuchungsgebiet und Methodik

2.1 Untersuchungsgebiet und Typstandorte

Das Untersuchungsgebiet mit den Typstandorten liegt am östlichen Sundgaurand (10 km westlich von Basel) und umfaßt Teile des Hohen und Niederen Sundgaus. Beim Sundgau handelt es sich um ein löß- und lößlehmbedecktes Tertiärhügelland westlich des Oberrheingrabens, im Dreieck Basel - Mulhouse - Belfort. Der Niedere Sundgau liegt mit 300-380 m ü.M. in der collinen Höhenstufe mit *Querco-Carpinetum*-Gesellschaften, während sich der Hohe Sundgau bis zu 500 m ü.M. in die collin-submontane Höhenstufe mit *Asperulo-Fagion*-Gesellschaften erstreckt. Für das Untersuchungsgebiet gelten angenähert die Klimawerte (1931-60) von Basel-Binningen mit einer Jahresmitteltemperatur von 9.4 °C und einer Jahresniederschlagsmenge von 783 mm. Die schematisierte Toposequenz in Abb. 1 vermittelt einen Einblick in die Naturraumausstattung des Untersuchungsgebietes. Die Typstandorte sind durch unterschiedliche Bodenformen gekennzeichnet, die sich in den Substraten Löß und Lößlehm in Abhängigkeit von der Lage im Relief und vom Grad der anthropogenen Beeinflussung (früherer Ackerbau) ausgebildet haben. Sie umfassen ein breites Spektrum der für Regenwürmer relevanten physikalischen und chemischen Bodeneigenschaften. Ebenso unterschiedlich ausgeprägt ist der typstandörtliche Bodenwasserhaushalt, wobei die Lage im Relief und die Bodenart modifizierend wirken. Die Vegetation der Waldstandorte wird durch die dominierenden Baumarten charakterisiert.

2.2 Methodik

2.21 Feldarbeit

An den Typstandorten (TS) sind neben der Analyse der Regenwurmfauna auch die sie hauptsächlich beeinflussenden Geokomponenten erfaßt worden. Dabei erfolgten Bodenansprache und -klassifizierung nach LIEBEROTH (1969) und ARBEITSGEMEINSCHAFT BODENKUNDE (1971). Die Bodenproben wurden gemäß üblicher Labormethodik analysiert (v.a. SCHLICHTUNG, BLUME 1966). Die Ermittlung der Regenwurmfauna basiert für die TS 1-5 auf Handauslese (0.25 m^2, schichtweise: 0-5 cm, 5-20 cm, 20-40 cm und 40-60 cm Tiefe, wobei die auf der Bodenoberfläche ermittelten Tiere der Tiefe 0 cm zugeordnet wurden; monatlich pro TS je eine Aufgrabung im Zeitraum Mai 1981 - Juli 1982, insgesamt je 15 Aufgrabungen). An TS 6 wurde die Formalinmethode eingesetzt (30 mal 0.5 m^2, einmalig im Frühjahr 1982). TS 6 ist deshalb nur bedingt mit den übrigen Typstandorten vergleichbar. Die Vor- und Nachteile dieser beiden Methoden diskutiert ausführlich TERHIVUO (1982).

2.22 Auswertung

Die taxonomische Bestimmung der geschlechtsreifen Individuen erfolgte nach BOUCHÉ (1972). Juveniltiere wurden nicht bestimmt. Die Biomasse wurde als Totgewicht nach Fixierung in einer Formalinlösung und 3-4monatiger Aufbewahrung in einer Kaliumacetat-Glycerinlösung ermittelt. Die Berechnung der interspezifischen Assoziationskoeffizienten erfolgte nach SOUTHWOOD (1971 in MÜHLENBERG 1976). Dieser Index berücksichtigt nicht nur An- und Abwesenheit einer Art in den Proben, sondern auch die vorgefundene Individuenzahl der einzelnen Art:

$$C_{J,AB} = 2\left[\frac{J_i}{a+b} - 0.5\right]$$

J_i = Zahl der Individuen von A und B in den Proben, wo beide Arten gemeinsam vorkommen.

a,b = Gesamtzahl der Individuen von A bzw. B in allen Proben.

Index 1 wird dann erreicht, wenn beide geprüften Arten immer gemeinsam auftreten. Die Darstellung in Dendrogrammform erfolgte nach SOUTHWOOD (1978).

Die Artendiversität wurde nach SHANNON, WEAVER (1949) unter Verwendung des Logarithmus naturalis berechnet:

Artendiversität: $H_s = -\sum_{1}^{n} p_i \ln p_i$

maximale Diversität: $H_{max} = \ln n$

Ausbildungsgrad der Diversität (species evenness): $J = \frac{H_s}{H_{max}}$

Abb. 1: Schematisierte Toposequenz der Typstandorte im Untersuchungsgebiet Sundgau mit Regenwurmfauna und ausgewählten biotischen und abiotischen Geokomponenten.
Bodenarten: U = Schluff, lU = lehmiger Schluff, uL = schluffiger Lehm, tL = toniger Lehm. Die Klasseneinteilungen für Bodenart, Kalkgehalt sowie Humusgehalt wurden von der ARBEITSGEMEINSCHAFT BODENKUNDE (1971) übernommen.
Die Regenwurmspezies sind sowohl abgekürzt (z.B. L.f. = *L. friendi)* als auch codiert (z.B. 1 = *A. antipai tuberculata)* aufgeführt. Die Artenliste in Kap. 3.1 erlaubt eine eindeutige Zuordnung. Die Biomasse wurde als Totgewicht ermittelt.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Artenspektrum der Typstandorte

An den sechs Typstandorten wurden insgesamt rund 1400 Adulttiere sowie 3500 Juveniltiere vorgefunden. Die Artenliste umfaßt 15 Spezies und Subspezies:

1) *Allolobophora antipai tuberculata* (Černosvitov 1935)
2) *Allolobophora chlorotica chlorotica* (Savigny 1826)
3) *Allolobophora rosea rosea* (Savigny 1826)
4) *Dendrobaena rubida tenuis* (Cognetti 1902)
5) *Lumbricus castaneus* (Savigny 1826)
6) *Lumbricus friendi* (Cognetti 1904)
7) *Lumbricus herculeus* (Savigny 1826)
8) *Lumbricus polyphemus* (Fitzinger 1833)
9) *Lumbricus rubellus rubellus* (Rosa 1893)
10) *Nicodrilus caliginosus caliginosus* (Savigny 1826)
11) *Nicodrilus longus longus* (Ude 1836)
12) *Nicodrilus longus ripicola* (Bouché 1972)
13) *Nicodrilus nocturnus* (Evans 1946)
14) *Octoclasium cyaneum* (Savigny 1826)
15) *Octoclasium lacteum lacteum* (Oerley 1885)

Mit Ausnahme der Arbeiten von BOUCHÉ (1972) und JUNACK (1978) fehlen Beiträge zur Regenwurmfauna des Sundgaus. Daß große Lücken in der Kenntnis der regionalen Regenwurmfauna bestehen, zeigt der Nachweis von *L. polyphemus*. Diese Spezies, von NORDSTRÖM u. RUNDGREN (1976) im Kaiserstuhl (SW-Deutschland) außerhalb ihres Hauptverbreitungsgebietes (Ost- und Südosteuropa) erstmals nachgewiesen, wurde im Untersuchungsgebiet verschiedentlich aufgefunden (TS 3, 5, 6). Von *A. chlorotica chlorotica* wurde ausschließlich die pigmentlose, wegen durchscheinender Blutgefäße leicht rötlich erscheinende Variante gefunden. Am TS 1 kommt *N. longus ripicola* vor, eine von BOUCHÉ (1972) ausgeschiedene neue Subspezies, die mit ihrer Varietät *viridis* zahlreiche, grünlich gefärbte Intermediärformen bildet. Bezüglich der Ausscheidung von *D. rubida tenuis* als Subspezies sei auf die Vorbehalte von DIAZ COSIN et al. (1981) hingewiesen, auf die an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden kann. Die Gattung *Dendrobaena* ist an den Typstandorten nur mit einer Art vertreten, während die beiden Gattungen *Eiseniella* und *Eisenia* dort nicht vorkommen.

3.2 Die typstandörtliche Regenwurmfauna

Im folgenden werden die typstandörtlichen Regenwurmfaunen bezüglich ihrer Artenzusammensetzung, den Biomasseverhältnissen, der Diversität sowie bezüglich ihrer Anpassung an unterschiedliche Ökosystembedingungen diskutiert.

3.21 Individuen- und Gewichtsdominanz (vgl. Tab. 1)

Auffallend ist die ungleichmäßige Dominanzverteilung. Hohe Individuendominanzen erreichen *A. rosea rosea, N. nocturnus* und *N. caliginosus caliginosus*. An allen Typstandorten vertreten sind nur die beiden erstgenannten Arten sowie *L. rubellus rubellus*. Die übrigen Arten sind oft nur rezedent bis subrezedent vertreten (2 - ≥1% bzw. <1%). Arten mit spezifischen Lebensraumansprüchen wie *A. chlorotica chlorotica* (feuchtes Milieu) oder *L. friendi* (saure, an organischer Substanz arme Böden mit Streuauflage) sind eng an die entsprechenden Typstandorte gebunden und erreichen dort teilweise sehr hohe Dominanzwerte. Das Vorkommen von *L. polyphemus* am TS 6 ließ sich mit der Formalinmethode nicht bestätigen, die Art kommt jedoch nachweisbar vor. Die Gewichtsdominanz zeigt insofern das erwartete Bild, als kleinere Arten mit großer Individuendominanz gewichtsmäßig zurücktreten, während tiefgrabende, große Arten wie *N. nocturnus, L. herculeus, L. friendi* oder *N. longus longus* an einzelnen oder mehreren Typstandorten stark hervortreten. Dabei werden von *N. nocturnus* an den TS 2 und 4 Gewichtsdominanzen bis >60% erreicht. Sehr schwere Spezies wie *L. polyphemus* vermögen schon mit ein oder zwei erfaßten Individuen Gewichtsdominanzen von 5-10% zu erreichen. Werden die standörtlich vorkommenden Arten nach BOUCHÉ (1972) zu Lebensformen zusammengefaßt, so ergibt sich ein stärker differenziertes Bild. Die Streubewohner (Arten 4, 5, 9) sind in der stark humosen Lößrendzina (TS 4) und in der mäßig humosen, eine Buchenstreuauflage aufweisenden Lößparabraunerde (TS 5) gut vertreten. Die Gruppe der Horizontalbohrer (Arten 1, 2, 3, 10, 14, 15) erreicht an den meisten Typstandorten sehr hohe Individuendominanzen. Ausnahmen stellen der braune Kolluvialschluff (TS 2) und die Lehm-Staugley-Parabraunerde (TS 6) dar. Hier dominieren die

Tab. 1: Individuen- und Gewichtsdominanz.
(TS 1-5: Handauslese; TS 6: Formalinmethode; vgl. 2.2)

	Individuendominanz (in %) an TS					
	1	2	3	4	5	6
A. rosea rosea (3)	45.7	36.8	41.8	7.8	31.0	1.9
N. caliginosus caliginosus (10)	5.3	21.3	17.4		35.2	1.9
N. nocturnus (13)	5.9	24.8	8.1	50.0	4.3	25.0
O. lacteum lacteum (15)	0.7		0.6	14.7	0.7	
O. cyaneum (14)	0.7		9.0		1.4	1.0
L. herculeus (7)	1.5	3.9	6.0	3.9		
L. rubellus rubellus (9)	1.8	5.0	5.7	23.6	7.2	9.6
A. antipai tuberculata (1)	0.3	7.0	5.7		0.7	
A. chlorotica chlorotica (2)	18.6		0.3			
N. longus longus (11)	6.8	0.4	0.6			
L. castaneus (5)		0.8	4.2		5.8	1.9
L. friendi (6)					7.2	58.7
D. rubida tenuis (4)					5.8	
L. polyphemus (8)			0.6		0.7	0
N. longus ripicola (12)	12.7					
Total Adulttiere	339	258	334	102	139	104
Abundanz (pro m^2)	90.4	68.8	89.1	27.2	37.1	6.9

	Gewichtsdominanz (in %) an TS					
	1	2	3	4	5	6
A. rosea rosea (3)	14.3	10.5	9.6	1.7	15.3	0.6
N. caliginosus caliginosus (10)	2.3	7.8	6.6		23.2	0.6
N. nocturnus (13)	15.6	56.9	18.4	61.1	14.9	37.5
O. lacteum lacteum (15)	1.1		1.3	15.6	0.5	
O. cyaneum (14)	1.3		18.2		4.4	1.3
L. herculeus (7)	8.5	16.6	28.5	7.7		
L. rubellus rubellus (9)	1.8	5.2	5.7	13.9	9.4	4.8
A. antipai tuberculata (1)	0.1	0.6	0.7		0.1	
A. chlorotica chlorotica (2)	3.9		0.1			
N. longus longus (11)	22.8	1.2	2.6			
L. castaneus (5)		1.2	1.9		4.7	0.9
L. friendi (6)					19.3	54.3
D. rubida tenuis (4)					1.0	
L. polyphemus (8)			6.4		7.2	0
N. longus ripicola (12)	28.3					
Total Adulttiere	197 g	164 g	227 g	107 g	66 g	156 g
Abundanz (pro m^2)	Gesamtgewicht der Adulttiere					

Vertikalbohrer (Arten 8, 11, 12, 13) und die Intermediärformen (sie zeigen Charakteristiken der Streubewohner und der Vertikalbohrer; Arten 6, 7). Da diese beiden Lebensformen zugleich die großen Arten umfassen, dominieren sie gewichtsmäßig an allen Typstandorten.

3.22 Diversität

Die Artendiversität nach SHANNON, WEAVER (1949) ist als Maß der Unsicherheit anzusehen, mit der man beim Herausgreifen eines Individuums aus einer Vielartenpopulation eine bestimmte Art zieht. Die Diversität wird folglich größer, wenn entweder die Artenzahl steigt oder wenn die Individuenverteilung gleichmäßig wird (vgl. PIELOU 1979). Damit lassen sich die Aussagen über die Dominanzverhältnisse an den Typstandorten verdeutlichen (vgl. Abb. 1). Auf Grund der relativ geringen Artenzahlen werden dabei entsprechend niedrige Diversitätswerte erreicht. Den höchsten H_S-Wert weist die Lößbraunerde (TS 3) auf, die niedrigsten Werte finden sich in der Lößrendzina (TS 4) und in der Lehm-Staugley-Parabraunerde (TS 6). Wie sich an Hand des Ausbildungsgrades der Diversität zeigen läßt, resultieren die höheren H_S-Werte aus einer erhöhten Artenzahl bei gleichzeitig ungleichmäßiger Individuenverteilung. So erreicht TS 4 bei einem vergleichsweise niedrigen H_S-Wert und mit nur fünf vorkommenden Arten trotz der 50% Individuendominanz von *N. nocturnus* den höchsten Wert für die 'species evenness'. Umgekehrt weist TS 6 mit sieben vorkommenden Arten und hohen Dominanzen von *L. friendi* und *N. nocturnus* (zusammen 83.7%) eine sehr ungleichmäßige Verteilung der Individuen auf, was sich im Ausbildungsgrad der Diversität deutlich niederschlägt. Damit werden im *Asperulo-Fagion* von TS 6 die Diversitätswerte britischer (vgl. PHILLIPSON et al. 1976) und schwedischer (vgl. NORDSTRÖM, RUNDGREN 1973) Buchenwälder deutlich nicht erreicht.

3.23 Regenwurmzönosen

Die typstandörtlichen Regenwurmzönosen sind in Abb. 1 dargestellt. Sie wurden an Hand der Individuendominanz und der interspezifischen Assoziationskoeffizienten nach SOUTHWOOD (1971) ausgeschieden, wobei negative Assoziationen nicht dargestellt wurden. Mit Ausnahme von TS 1 spiegeln die Artenassoziationen das Bild der dominierenden Arten wider, wenn auch bei TS 4 stark abgeschwächt auf Grund der dort geringen Regenwurmabundanz. Daß im TS 1 *A. rosea rosea* nur schwach mit *A. chlorotica chlorotica* assoziiert ist, obwohl beide Arten eine hohe Individuendominanz aufweisen, dürfte nicht auf zwischenartlichen Konkurrenzdruck, sondern vielmehr auf Rauminhomogenitäten zurückzuführen sein, die auf dem Integrationsniveau 'Typstandort' nicht mehr mitberücksichtigt werden, die aber durch die Probenverteilung miterfaßt worden sind. *A. chlorotica chlorotica* ist eine feuchtigkeitsliebende Art, so daß sich schon Reliefunterschiede von wenigen Zentimetern differenzierend auf ihre räumliche Verteilung auswirken können. Es ist zu vermuten, daß sie an feuchteren Stellen *A. rosea rosea* ersetzt und folglich nur schwach mit ihr assoziiert ist.

3.24 Biomasse

Die als Totgewicht ermittelte Regenwurmbiomasse (in g/m²) stellt wie die bisherigen Angaben einen Mittelwert aus 15 Aufgrabungen dar und repräsentiert somit einen Durchschnittszustand am Typstandort. Die an den einzelnen Typstandorten erreichten Regenwurmbiomassen (vgl. Abb. 1) liegen zwischen 19 g/m² (TS 6) und 130 g/m² (TS 3). Es zeigt sich, daß neben der stark sauren Lehm-Staugley-Parabraunerde auch die stark alkalische, einen unausgeglichenen Bodenwasserhaushalt aufweisende Lößrendzina gemieden wird. Eine Extrapolation der genannten Werte ergibt Regenwurmbiomassen zwischen 190-1300 kg/ha. Ein Vergleich mit der von NORDSTRÖM u. RUNDGREN (1973) vorgenommenen Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse verschiedener Autoren zeigt, daß die ermittelten Werte im Rahmen derjenigen vergleichbarer Standorte liegen. Bezüglich der vertikalen Verteilung der Biomasse läßt sich eine deutliche Konzentration auf die obersten 20 cm des Solums erkennen (vgl. Abb. 1). Zusätzlich zeigt sich eine Anpassung an die standörtlichen Ökosystembedingungen. So wird im hydromorph überprägten grauen Kolluvialschluff (TS 1) auf den im Jahresablauf zeitweise bis 20 cm unter Flur anstehenden lokalen Grundwasserspiegel reagiert, indem sich unterhalb einer Tiefe von 40 cm keine Regenwürmer mehr aufhalten. Günstige Lebensraumbedingungen für tiefgrabende Arten wie *L. herculeus* und *N. nocturnus* bieten der braune Kolluvialschluff (TS 2) und die Lößbraunerde (TS 3). Dies führt zu einer relativ hohen Regenwurmbiomasse in 20-60 cm Tiefe. Stark abgeschwächt gilt ähnliches für die Lößrendzina (TS 4), wobei allerdings die Biomassewerte unterhalb 20 cm Tiefe hauptsächlich durch Individuen von *N. nocturnus* und *O. lacteum lacteum* erreicht werden, die sich in der Diapause befinden. Die Ursache dafür ist im unausgeglichenen Wasserhaushalt dieser Bodenform zu suchen. In der Lößparabraunerde (TS 5) manifestiert sich deutlich das stark saure und damit regenwurmfeindliche Milieu des A_l-Horizontes.

3.3 Anpassung an unterschiedliche Ökosystembedingungen

Die dreidimensionale Struktur des Standortsfaktors Boden wirkt sich durch dessen vertikale Differenzierung und der damit verbundenen Unterschiedlichkeit der Lebensraumbedingungen direkt auf die typstandörtliche Regenwurmzönose aus (WILCKE 1953; BALTZER 1955; VERNON et al. 1981). In Abb. 2 werden an Hand der Dominanzverhältnisse der einzelnen Lebensformen zwei Bodenformen als Lebensraum unterschiedlicher Regenwurmzönosen dargestellt. Die eine sehr schwache Lessivierung aufweisende Lößbraunerde (TS 3) ist tiefgründig und weist einen verbraunten und verlehmten B-Horizont auf. Der Übergang in den C-Horizont äußert sich in einer markanten Änderung bodenphysikalischer und -chemischer Eigenschaften (vgl. Abb. 1). Der Oberboden ist durch einen mäßig humosen Mull gekennzeichnet. Diese Vertikaldifferenzierung des Bodenkörpers bietet in erster Linie günstigen Lebensraum für die Horizontalbohrer, die mit fünf Arten stark vertreten sind. Die Lebensformen Streubewohner, Vertikalbohrer und Intermediäre treten bezüglich der Individuenzahl zurück. Gleichwohl wird in dieser Bodenform mit 12 Spezies und Subspezies eine hohe Artenzahl erreicht. Anders sind die Verhältnisse in der Lößrendzina (TS 4). Dieser Bodenform mit einem A-C-Profil fehlt ein verbraunter und verlehmter B-Horizont. Es finden sich aber ein stark humoser, sehr

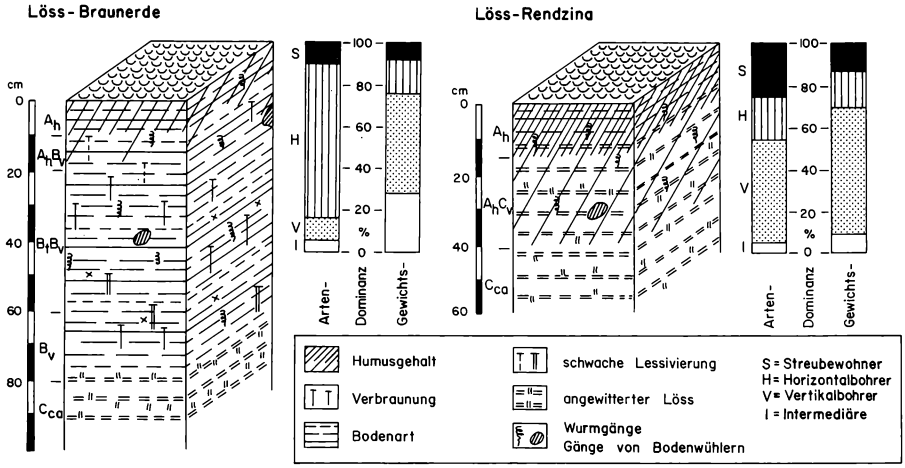


Abb. 2: Bodenform und Regenwurmfauna am Beispiel von Lößbraunerde (TS 3) und Lößrendzina (TS 4).
In der Lößrendzina treten auf: S: *L. rubellus rubellus*, H: *A. rosea rosea*, *O. lacteum lacteum*, V: *N. nocturnus*, I: *L. herculeus*.
In der Lößbraunerde handelt es sich um: S: *L. castaneus*, *L. rubellus rubellus*, H: *A. antipai tuberculata*, *A. chlorotica chlorotica*, *A. rosea rosea*, *N. caliginosus caliginosus*, *O. cyaneum*, *O. lacteum lacteum*, V: *L. polyphemus*, *N. longus longus*, *N. nocturnus*, I: *L. herculeus*.

karbonatreicher Oberboden sowie ein ausgeprägter Übergangshorizont zum C-Horizont. Als Folge davon verringern sich Individuen- und Artenzahl der Horizontalbohrer, während die Streubewohner und die Vertikalbohrer, die nur noch durch je eine Spezies vertreten sind (*L. rubellus rubellus* bzw. *N. nocturnus*), stark in Erscheinung treten. Die Gesamtabundanz sinkt im Vergleich zur Lößbraunerde auf etwa einen Drittel. Zusätzlich läßt sich in der Tendenz erkennen, daß der humose Bereich der obersten 40 cm des Solums vorwiegend von aktiven Individuen besiedelt wird, während im Löß unterhalb von 40 cm Tiefe in erster Linie Individuen in Diapause zu finden sind. Dabei handelt es sich um *A. rosea rosea*, *N. nocturnus* und *O. lacteum lacteum*. Bezüglich des Biomasseanteils der einzelnen Lebensformen weisen sowohl Lößrendzina als auch Lößbraunerde ähnliche Verhältnisse auf. Es dominieren die großen Spezies der Vertikalbohrer und der Intermediären, die zusammen 70-80% der Biomasse ausmachen. Dabei wird aber in der Lößbraunerde etwas mehr als die doppelte Biomasse der Lößrendzina erreicht (vgl. Abb. 1).

Herrn Dr. W. Seiler danke ich für Hilfe bei der EDV-Auswertung.

Literatur

ARBEITSGEMEINSCHAFT BODENKUNDE, 1971: Kartieranleitung. Anleitung und Richtlinien zur Herstellung der Bodenkarte 1 : 25 000. Hannover (Bundesanstalt für Bodenforschung und Geologische Landesämter der BRD): 169 S.

BOUCHÉ M.B., 1972: Lombriciens de France. Écologie et systématique. Paris (I.N.R.A.): 671 pp.

BALTZER R., 1955: Regenwurmfauna und Bodentyp. Z. Pflanzenern., Düng., Bodenk. 71: 246-252.

DIAZ COSIN D.J., JESUS J.B., MORENO A.G., 1981: Earthworm taxocoenosis of Chelva (Valencia, Spain). Pedobiologia 21: 125-131.

GRAFF O., 1967: Über die Verlagerung von Nährelementen in den Unterboden durch Regenwurmtätigkeit. Landwirtschaftl. Forsch. 20: 117-127.

JUNACK D., 1978: Untersuchungen zur Ökologie der Regenwurmfauna an Repräsentativstandorten des Bruderholzgebietes (Raum Basel) unter besonderer Berücksichtigung der geoökologischen Randbedingungen. Diplomarbeit Univ. Basel: 199 S.

KRETSCHMAR A., 1978: Quantification écologique des galeries de lombriciens. Techniques et premières estimations. Pedobiologia 18: 31-38.

LESER H., 1978: Landschaftsökologie. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 432 S.

LIEBEROTH I., 1969: Bodenkunde, Bodenfruchtbarkeit. 2. Aufl. Berlin: 335 S.

MÜHLENBERG M., 1976: Freilandökologie. Stuttgart (Ulmer): 214 S.

NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1973: Associations of Lumbricids in southern Sweden. Pedobiologia 13: 301-326.

NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1974: Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. Pedobiologia 14: 1-27.

NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1976: Lumbricus polyphemus in the Kaiserstuhl area, southwestern Germany. Pedobiologia 16: 373-378.

PHILLIPSON J., ABEL R., STEEL J., WOODELL S.R.J., 1976: Earthworms and the factors governing their distribution in an English beechwood. Pedobiologia 16: 258-285.

PIELOU E.C., 1979: Biogeography. New York: 351 pp.

PORRET M., 1978: Comparaison d'écosystèmes de prairies permanentes exploitées de manière conventionelle et biodynamique. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich Stiftung Rübel 65: 152 pp.

SCHLICHTING E., BLUME H.-P., 1966: Bodenkundliches Praktikum. Hamburg/Berlin: 209 S.

SHANNON C.E., WEAVER W., 1949: The mathematical theory of communication. Urbana (Univ. Ill. Press): 117 pp.

SOUTHWOOD T.R.E., 1971: Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. London (Chapman & Hall): 391 pp.

SOUTHWOOD T.R.E., 1978: Ecological methods. 2. Aufl. London (Methuen): 391 pp.

TERHIVUO J., 1982: Relative efficiency of hand-sorting, formalin application and combination of both methods in extracting Lumbricidae from Finnish soils. Pedobiologia 23: 175-188.

VERNON J.D.R., FINDLAY D.C., LYONS C.H., 1981: Some observations on earthworm populations in grassland soils. Pedobiologia 22: 446-449.

WILCKE D.E., 1953: Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden. Z. Morph. Ökol. Tiere 41: 372-385.

ZICSI A., 1958: Einfluß der Trockenheit und Bodenbearbeitung auf das Leben der Regenwürmer in Ackerböden. Acta Agr. Acad. Sci. Hung. 8: 67-75.

Adresse

Roland Bono
Geographisches Institut Univ.
Klingelbergstr. 16

CH-5056 Basel

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Untersuchungen zur Ernährungsökologie von Dictyla echii echii (Het.: Tingidae): Lokale Spezialisation und die Bedeutung der Behaarung für die Wirtswahl

Thierry Latscha und Bruno Streit

The actual host range and a variety of aspects influencing host selection by *Dictyla echii echii* (Schr.), a common and widespread European lace bug occurring on numerous *Boraginaceae* over its entire geographical range, were investigated in ruderal communities near Basle.
In this area, the insects are found in nature only on *Echium vulgare* L. Feeding-choice tests showed a hierarchy of food preferences, with *E. vulgare* being strongly preferred to other *Boraginaceae*. Both field data and feeding-choice tests showed diet of this species to be much more restricted than would be expected from published host lists. Further, the rank order of preferences is significantly different for adults and nymphal instars. The results indicate that trichomes are important in the selection of hosts and oviposition sites. Choice tests carried out on hosts of different hairyness showed a significant preference for hosts and parts of a host which are less hairy.
The presumed local specialization and the role of hairyness as a factor limiting oviposition are discussed.

Behaarung, Boraginaceae, Dictyla echii, Eiablage, Nahrungswahltest, Phytophage, Tingidae, Wirtsspezifität.

1. Einführung

Die Ernährung, d.h. die Aufnahme und Assimilation von Stoffen und Verbindungen zur Gewinnung von Energie und körpereigener Substanzen, gehört zu den zentralen und vordringlichsten Aufgaben eines jeden Lebewesens. Eine unter Insekten weit verbreitete - bei über 300 000 beschriebenen Arten - Ernährungsweise ist die Phytophagie, welche vermutlich mehrmals unabhängig bei Formen entstand, die von totem und zerfallendem Material lebten (CROWSON 1960; MAMAJEV 1971; SOUTHWOOD 1972; HENNIG 1973; ZWÖLFER 1978). Von den verschiedenen Arten der Nutzung von Pflanzen als Nahrungsquellen dürfte das Besaugen von Pflanzengewebe durch die Protorhynchoten wohl eine der ältesten Formen der Phytophagie gewesen sein (SMART, HUGHES 1972; ZWÖLFER 1978). Mit der Entwicklung stechend-saugender Mundwerkzeuge aber war fortan die Ingestion fester Nahrungspartikel ausgeschlossen und die Ernährung auf extraoral vorverdaute Substanzen oder aber auf Pflanzensäfte mit gewöhnlich geringem Nährstoffgehalt beschränkt.

Zur Gruppe phytophager Heteropteren gehören auch die in der vorliegenden Arbeit betrachteten, in unseren Breiten jedoch nur wenig bekannten und ökologisch kaum untersuchten Tingiden, welche auf den Blattunterseiten zahlreicher Angiospermenarten ein meist ausgesprochen kryptisches Dasein führen. Da aber kaum ein Insekt in der Lage ist, jede vorkommende Pflanzenart als Nahrungsquelle zu nutzen, hat immer eine mehr oder weniger starke Limitierung des Nahrungskreises stattgefunden. Die rezenten Tingidenarten haben sich dabei meistens jeweils auf einen relativ engen Wirtspflanzenkreis - bestehend aus einer einzigen Art (monophag) oder einigen wenigen, eng verwandten Arten einer Gattung (oligophag) - spezialisiert. Eine der selteneren Ausnahmen stellt die von uns untersuchte Gitterwanze *Dictyla echii echii* (Schr.) dar, deren Wirtspflanzenliste nach verschiedenen Autoren (STICHEL 1938; DRAKE 1965; WAGNER 1967; SEIDENSTÜCKER 1975 u.a.) stets eine größere Anzahl verschiedener Boraginaceenarten aus insgesamt 10 Gattungen *(Anchusa, Borago, Cynoglossum, Echium, Lappula, Lithospermum, Lycopsis, Myosotis, Pulmonaria, Symphytum)* enthält. Die z.T. nicht unerheblichen ökologischen, pflanzensoziologischen, morphologischen und phytochemischen Differenzen zwischen

diesen Wirten sowie die äußerst hohe Wirtsspezifität der nächsten Verwandten von *Dictyla echii echii* (STICHEL 1938; DRAKE 1965; WAGNER 1967; SEIDENSTÜCKER 1975) ließen auch für letztere eine größere Spezifität vermuten, als dies allein auf Grund publizierter Wirtspflanzenlisten angenommen werden könnte. Zudem haben ernährungsökologische Arbeiten schon verschiedentlich gezeigt, daß die Kenntnis der Anzahl der von einem Herbivoren genutzten Pflanzen bzw. solche Wirtslisten lediglich einen sehr beschränkten Informationswert haben, kaum etwas über die Funktion eines Primärkonsumenten in der jeweiligen Phytozönose und nichts über die lokale Nutzung von Nahrungsquellen aussagen (FOX, MORROW 1981 u.a.).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es deshalb, die Wirtsspezifität einer lokalen Population sowie den Einfluß verschiedener Parameter auf das Wirtswahlverhalten der Art zu untersuchen, und damit die Grundlagen für eine weiterführende Untersuchung mit ernährungsökologischer und populationsgenetischer Fragestellung zu liefern. An dieser Stelle sollen einerseits die festgestellte Wirtsspezifität dargelegt, die Möglichkeit einer ökologischen Differenzierung der Art diskutiert sowie andererseits die Bedeutung der Behaarung als ein die Wirtswahl mitbeeinflussender Faktor aufgezeigt werden.

2. Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial wurde mehreren Standorten in der näheren Umgebung von Basel entnommen, wobei das Hauptgewicht auf verschiedene Standorte in der elsässischen Oberrheinebene fällt, die dem ehemaligen Überschwemmungsbereich des Rheines angehören. Geologie und Geomorphologie des Gebietes begünstigen ein Lokalklima von submediterranem Charakter, welches mit einem Jahresmittel von 10- °C und 600-800 mm Niederschlag deutlich wärmere und trockenere Verhältnisse aufzeigt, als dies für die weitere Umgebung der Fall ist.

Im Laufe der Vegetationsperiode 1981 wurden die potentiellen Wirtspflanzen dieser Standorte von Mai bis Oktober regelmäßig dreimal wöchentlich aufgesucht. Dabei wurden zahlreiche Daten gesammelt, die einerseits Angaben über Vorkommen, Phänologie, Abundanz, Verteilung und Verhalten der Wanze und ihrer Entwicklungsstadien sowie andererseits Angaben über Art, Phänologie, Entwicklungsstand beim Zeitpunkt des Befalles, Wuchsform, Soziabilität und Behaarungsverhältnisse der Wirtspflanze enthielten. Neben diesen im Feld ermittelten Daten wurden zur Feststellung einer Präferenzreihenfolge Fraßwahlversuche im Labor durchgeführt.

In Anlehnung an LIEBIG (1979) wurden dafür Blattscheiben (Ø = 20 mm) so aus der Blattmitte vergleichbarer Stengelblätter ausgestanzt, daß die Mittelrippe stets Teil der Blattkreise war. Diese wurden mit der Blattunterseite nach unten in Petrischalen (Ø = 10 cm) auf feuchtes Filterpapier gelegt und die Versuchsanordnung gleichmäßig mit Kaltlicht von oben beleuchtet. Die Blattscheiben wurden jeweils alle 24 Stunden durch frische ersetzt, damit stets turgeszente vorlagen.

Als Kontrolle wurden Schalen mit Blattscheiben verschiedenster Individuen von *Echium vulgare* L. verwendet und damit gleichzeitig der durch eine innerartliche Variation bedingte Fehler ermittelt. Jede Versuchsanordnung - es wurden jeweils vier Wiederholungen durchgeführt - wurde mit 10 Tieren aus Wildfängen bestückt, die stets zwischen vier Blattscheiben zweier Pflanzenarten wählen konnten. Eine Versuchsreihe dauerte 3 Tage, während der in regelmäßigen Abständen Verteilung und Saugaktivität der Tiere protokolliert wurden. Alle Versuchsreihen wurden nach einiger Zeit mit anderen Tieren aus Wildfängen wiederholt.

Zur Verdeutlichung der gefundenen Präferenzunterschiede wurde für jede Kombination die zugehörige relative Fraßpräferenz ermittelt und die Rangfolge auf Grund der für die jeweilige Pflanzenart errechneten Präferenzsumme gewichtet.

Für zusätzliche ethologische Untersuchungen wie Saug- und Eiablageverhalten sowie Entwicklungsuntersuchungen an verschiedenen Boraginaceenarten wurden Tiere aus Wildfängen im Frühjahr an isolierten Topfpflanzen im Labor gezüchtet (LATSCHA in Vorb.).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Potentielle Wirte und lokale Spezialisation

Im untersuchten Gebiet können lediglich 4 der 10 Boraginaceengattungen (*Echium, Myosotis, Pulmonaria, Symphytum*) als potentielle Wirte von *D. e. echii* betrachtet werden. Die sechs übrigen Wirtspflanzengattungen kommen im Untersuchungsareal entweder nicht oder doch so selten vor, daß diese als Wirte der Gitterwanze kaum in Betracht kommen. Das im Gebiet nur bescheidene Vorkommen an unterschiedlichen Wirtspflanzen wird andererseits jedoch in gewisser Weise dadurch kompensiert, als es sich bei diesen vier Boraginaceen gerade um die unterschiedlichsten in bezug auf Ökologie, pflanzensoziologische Zuordnung, Morphologie und Phytochemie handelt (BIDER 1935; HEGNAUER 1962-69; ELLENBERG 1978 u.a.).

Die regelmäßige Aufsuche und Kontrolle dieser potentiellen Wirtspflanzen zeigten eine für *D. e. echii* weit größere Wirtsspezifität auf, als dies auf Grund publizierter Wirtsspektren angenommen werden könnte. In der Umgebung von Basel tritt die Art ausschließlich auf *Echium vulgare* L. trockener und stark besonnter Standorte auf, von welcher die Wanze sowohl als Nahrungsquelle, besonders aber als Eiablagesubstrat lediglich Teile der Infloreszenzen verwendet. Sie nutzt selbst an Standorten, die sich durch ein gemeinsames Vorkommen der verschiedenen Wirtsarten auszeichnen, allein den Natterkopf als Wirt. Die in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet bisher als oligophage Tingide bekannte Art (STICHEL 1938; DRAKE 1965; WAGNER 1967; SEIDENSTÜCKER 1975) ist hier rein monophag. Wie an Hand des Zuchtmaterials festgestellt werden konnte, sind die Individuen dieser monophagen Populationen jedoch durchaus in der Lage, ihre Entwicklung auch auf anderen potentiellen Wirten (z.B. auf *Symphytum)* zu vollenden.

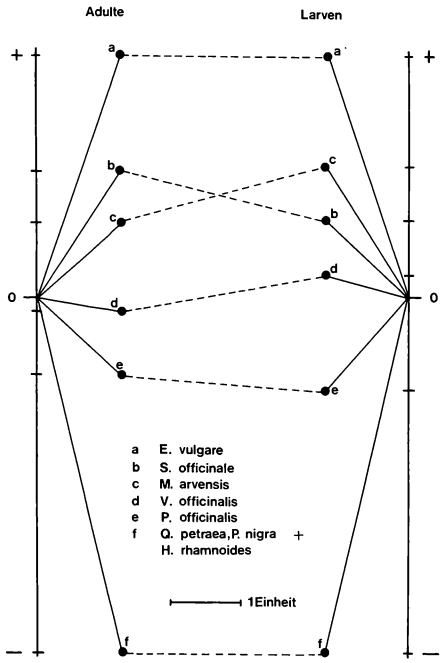


Abb. 1: Gewichtete hierarchische Folge der Nahrungspräferenzen von Adulten und Larven von *Dictyla echii echii* (Schr.).
a = *Echium vulgare*, b = *Symphytum officinale*, c = *Myosotis arvensis*, d = *Verbena officinalis*, e = *Pulmonaria officinalis*, f = *Quercus petraea, Populus nigra, Hippophaë rhamnoides*.

In die Fraßwahlversuche, zur Untersuchung von Nahrungspräferenzen bzw. von Präferenzunterschieden durchgeführt, wurden neben den potentiellen Wirtspflanzen auch verschiedene Nichtwirtspflanzen miteinbezogen. So wurden drei Holzgewächse *(Quercus petraea, Populus nigra, Hippophaë rhamnoides)*, welche im Gebiet als die hauptsächlichen Überwinterungsorte der Tingide festgestellt wurden, sowie *Verbena officinalis*, eine mit den Boraginaceen z.T. ähnlichen Chemismus aufweisende Art, mitberücksichtigt. Das Resultat der Fraßwahlversuche ist zusammenfassend in der gewichteten Bevorzugungsreihenfolge (Abb. 1; Tab. 1) dargestellt und zeigt eine Hierarchie von Nahrungspräferenzen, in der *E. vulgare* als Nahrungspflanze den übrigen potentiellen Wirten stark vorgezogen wird ($P < 0.01$). Bis auf eine signifikante Präferenzumkehr von *Symphytum* und *Myosotis* bei den Larven sind beide Bevorzugungsreihenfolgen identisch. Erwartungsgemäß wurden die drei mitberücksichtigten Holzgewächse stets vollständig abgelehnt ($P < 0.01$). Gegenüber der vierten Nichtwirtspflanze, *V. officinalis*, hingegen verhielten sich sowohl Adulte als auch Larven mehr oder weniger indifferent. Völlig unerwartet aber fielen die Fraßwahlversuche mit *P. officinalis* aus, die sowohl von DRAKE (1965) wie von SEIDENSTÜCKER (1975) als Wirtspflanze von *D. e. echii* angegeben wird.

Tab. 1: Präferenzsummentabelle zur Gewichtung der Bevorzugungsreihenfolge

	Echium	*Symph.*	*Myosot.*	*Verben.*	*Pulmon.*	*Querc.*
Echium	− / +	-0.567	-0.415	-0.777	-0.767	-1.000
Symph.	0.567		-0.271	-0.500	-0.636	-1.000
Myosot.	0.415	0.271		-0.168	-0.590	-1.000
Verben.	0.777	0.500	0.168		-0.190	-1.000
Pulmon.	0.767	0.636	0.590	0.190		-1.000
Querc.	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
Σ	3.526	1.840	1.072	-0.255	-1.183	-5.000

	Echium	*Myosot.*	*Symph.*	*Verben.*	*Pulmon.*	*Querc.*
Echium	− / +	-0.565	-0.444	-0.439	-0.776	-1.000
Myosot.	0.565		-0.231	-0.402	-0.678	-1.000
Symph.	0.444	0.231		-0.118	-0.548	-1.000
Verben.	0.439	0.402	0.118		-0.244	-1.000
Pulmon.	0.776	0.678	0.548	0.244		-1.000
Querc.	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
Σ	3.224	1.746	0.991	0.285	-1.246	-5.000

Sie wurde nur den genannten Holzgewächsen vorgezogen ($P < 0.01$), ansonsten aber stets abgelehnt ($P < 0.01$). Weniger erstaunlich ist dieses Resultat jedoch, wenn *P. officinalis* hinsichtlich einiger charakteristischer Inhaltsstoffe mit den übrigen als Wirte fungierenden Boraginaceen untersucht wird (Tab. 2). Dabei werden phytochemische Unterschiede wie das Fehlen eines für die Boraginaceen typischen Pyrrolizidin-Alkaloids und ein reiches Vorkommen von Quercetin und Saponin bei *Pulmonaria* ersichtlich. Die Bedeutung solcher Differenzen im Sekundärstoffwechsel von Wirten wird noch größer, da gerade bei den Spezialisten, wie sie die Tingiden darstellen, sekundäre Pflanzenstoffe (wie z.B. die Pyrrolizidin-Alkaloide) als spezifische Erkennungsmerkmale von Wirtspflanzen dienen (DETHIER 1954, 1970; FRAENKEL 1959; THORSTEINSON 1960; EHRLICH, RAVEN 1965; SWAIN 1977 u.a.). Dies sowie die Untersuchungsresultate über das spezifische Wirtsfindungs-

Tab. 2: Einige phytochemische Merkmale der Boraginaceen (nach verschiedenen Autoren).

Pflanzengattung	Inhaltsstoffe																	
	A	Alk.	B	C*	Chl.	Cy	E	F	Fr	K	Kaf.	Ks	L	M	pC	Q	S	Sis	St
Echium	+	+	+	+					+	?	+								
Symphytum	+	(+)	+	+					+		+								+
Myosotis	(+)	?	+	+	+				+	?	+	+				?			
Pulmonaria	+	(+)	+		überall				+	+	+	überall				+**	+		+
Anchusa	(+)	+	+	+					+	+	+					(+)			+
Cynoglossum	+	+	+	+					+	?	+					?			
Lithosperm.	+	+	+	+		+			+	+	+					(+)			
Cerinthe	(+)	?	?	?					+	?	+					?			
Borago	+	?	+	?		+***			?	?	+					?			?
Lycopsis	(+)	?	+	?					?	?	+					?			?

A = Allantoin, Alk. = Alkannin, B = (+)-Bornesit, C = Cynoglossin (Pyrrolizidin-Alkaloid), Chl. = Chlorogen, Cy = Cyanogene Stoffe, E = Ellagsäure, F = Ferulasäure, Fr = Fruktane, K = Kämpferol, Kaf. = Kaffeesäure, Ks = Kieselsäure, L = Leucoanthocyane, M = Myricetin, pC = p-Cumarsäure, Q = Quercetin, S = Saponine, Sis = Sinapinsäure, St = Stärke.
* daneben auch Consolicin und Consolidin (hydrolisiert), (Pyrrolizidinalkaloide)
** viel Quercetin
*** ca. 15 mg/kg (frisch)

Abb. 2: Bevorzugte Nutzung bestimmter Wirtspflanzen in verschiedenen Regionen Europas (nach Angaben verschiedener Autoren rekonstruiert).

und -erkennungsverhalten (LATSCHA, STREIT, in Vorb.) lassen neben der lokalen Spezialisation auch die Wahrscheinlichkeit einer ökologischen Differenzierung der Art vermuten. Hinweise dazu liefert auch die an Hand zahlreicher Literaturzitate rekonstruierte Karte (Abb. 2), welche das Auftreten bestimmter, unterschiedlicher Wirte aufzeigt. Darin ist ein deutlicher, um das Mittelmeer gelegener Gürtel erkennbar, in welchem *Echium* als Wirtspflanze vorherrscht. An diesen schließen sich sowohl in östlicher als auch in nördlicher Richtung Gebiete an, in denen andere sich mehr und mehr von *Echium* unterscheidende Boraginaceen als Wirte von *D. e. echii* zur Vorherrschaft gelangen. Erklärend sei hierzu weiter vermerkt, daß die Gattung *Echium* ihr Entfaltungs- und Ausstrahlungszentrum im Gebiet der Iberischen Halbinsel und der Kanarischen Inseln hat. Von dort aus nimmt einerseits die Artenzahl gegen Osten und Norden hin stark ab, und andererseits erfährt sie in nördlicher Richtung eine bedeutende Veränderung ihrer Phänologie. Während *E. vulgare* im Mediterranraum nämlich eine Annuelle darstellt, ist dieselbe in Mitteleuropa überwiegend zweijährig hapaxanth und tritt weiter nördlich, gegen ihre Verbreitungsgrenze hin, gar nur noch als mehrjährige Hapaxanthe auf (MEUSEL 1952; RIEDL 1967; LEMBS, HOLZAPEEL 1968). Durch die damit verbundene, abnehmende Apparenz der Art ('escape in space and time') wird diese für eine allein den reproduktiven Teil des Wirts nutzende Herbivore in der Folge gänzlich ungeeignet. Es werden daher hier diejenigen Mutanten mehr Nachkommen hinterlassen, welche eine andere Wirtspflanze als *Echium* bevorzugen (ZWÖLFER 1970; WIKLUND 1974; GILBERT 1977; SMILEY 1978).

Ob es sich aber beim Dargestellten tatsächlich um in verschiedenen Populationen von *D. e. echii* unterschiedlich ausgeprägte Präferenzen ('changing preferences') oder aber um eine innerhalb der Art konstante Präferenz ('fixed preferences') handelt, wobei andere potentielle Wirte nur als Alternative beim Fehlen der bevorzugten *E. vulgare* bzw. der Gattung *Echium* besiedelt werden, kann auf dem bisherigen Stand unserer Untersuchungen noch nicht entschieden werden.

3.2 Behaarung und Wirtswahl

Die Nahrungs- bzw. Wirtswahl erfolgt aber kaum jemals allein auf Grund taxonomischer und phytochemischer Merkmale. Sie wird im Gegenteil durch eine Vielzahl von Bedingungen und Eigenschaften mitbeeinflußt und modifiziert.

Kompliziert wird die Wahl bei Phytophagen wie *D. e. echii* dadurch, daß sich der potentielle Wirt nicht allein als Nahrungspflanze der Imagines, sondern ebenso als solche der Larvenstadien sowie als Eiablagesubstrat, Entwicklungs- und Lebensraum eignen muß. Eine für Adulte geeignete Nahrungsquelle aber braucht nicht zwangsläufig auch als Eiablagesubstrat oder als Futterpflanze für die Larven geeignet zu sein. Hinweise hierfür wurden während der Untersuchungen zur Aufsuche adäquater Aktionsräume durch Junglarven, ihrer Nahrungsaufnahme sowie in Fraßwahlversuchen mehrmals festgestellt, wobei stets den unterschiedlichen Behaarungsverhältnissen eine besondere Bedeutung zuzukommen schien.

Die Behaarung einer Pflanze als Abwehr- und Schutzmechanismus bzw. als fraß- und eiablagehemmende Strukturen gegenüber bestimmten herbivoren Insekten ist eine äußerst wirkungsvolle und schon oft beschriebene Einrichtung.

Eine starke Behaarung ist auch für *Echium vulgare* nicht nur als besserer Transpirationsschutz, sondern ebenso als Abwehr gegen *D. e. echii* sicher von evolutivem Vorteil. Denn neben der Beeinflussung des Wasser- und Assimilattransportes in bzw. aus den assimilierenden Blättern durch die Implantation der Eier durch *D. e. echii* in die Blattmittelrippen wird die Pflanze auch durch die Saugaktivität der Wanzen so geschädigt, daß die Blüten der besaugten Triebe abgeworfen werden (WAPSHERE 1981). Tatsächlich konnte das Vorliegen einer solchen Schutzwirkung auch für die hiesige Wirtspflanze, *E. vulgare*, festgestellt werden.

Bei Fraßversuchen, in welchen Wirtsindividuen unterschiedlicher Behaarungsstärke angeboten wurden, zeigte sich ein deutlich unterschiedliches Präferenzverhalten bei Adulten und Larven der Gitterwanze (Abb. 3). Während erstere gegenüber Pflanzenteilen verschiedener Behaarungsstärke bei der Nahrungsaufnahme völlig indifferent reagierten, wiesen vornehmlich die jüngeren Larvenstadien eine deutliche Präferenz für die geringer behaarten Individuen auf. Durch Zuchtversuche auf stark behaarten Wirtsindividuen konnte zudem festgestellt werden, daß Junglarven nach dem Schlüpfen durch die starke Behaarung in ihrer Fortbewegung behindert und hier auch oft auf Grund des ungünstigen Trichom-/Rüssellängen-Verhältnisses nicht in der Lage waren, das darunterliegende Blattgewebe zu erreichen und somit in der Folge auf der Pflanze verhungern mußten.

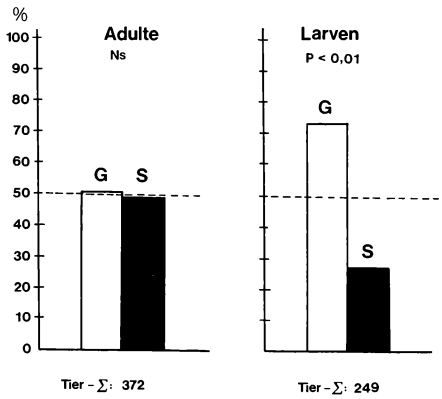


Abb. 3: Prozentdiagramme der Fraßwahlversuche zwischen Stengelblättern geringer (G) und starker (S) Behaarung.

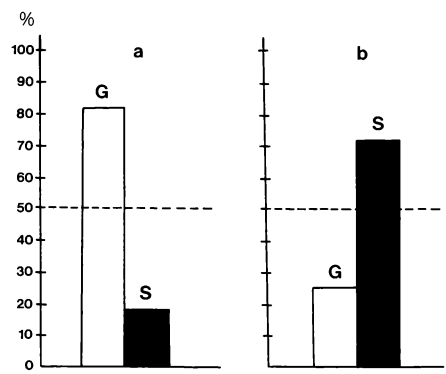


Abb. 4: a) Prozentualer Anteil abgelegter Eier auf Pflanzen mit geringer Behaarung (G) und solchen mit starker Behaarung (S).
b) Prozentuale Häufigkeit gering behaarter (G) und stark behaarter (S) Pflanzen im untersuchten Areal.

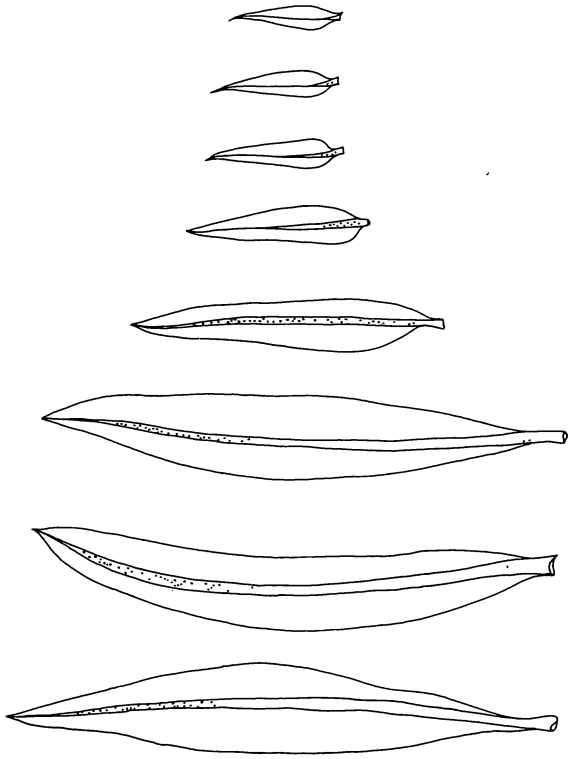


Abb. 5: Eiverteilung auf den Stengelblättern von *Echium vulgare* in der Blattfolge.
Limitierung der Belegung durch die Behaarungsverhältnisse und die Ausdehnung der Blattmittelrippe.

Diesem Umstand trägt das eiablagebereite Weibchen in der Natur aber dadurch Rechnung, indem es bei der Oviposition einerseits gering behaarte Wirtsindividuen den stärker behaarten vorzieht ($P < 0.01$), obwohl letztere im Gebiet weit häufiger sind (Abb. 4a und b) und andererseits auch auf einem bestimmten Individuum Regionen wählt, die sich durch eine geringere Behaarungsstärke auszeichnen. Solche Verhältnisse sind im vorliegenden Wirt vor allem in den apikaleren Pflanzenregionen und jeweils im distalen Teil der einzelnen Stengelblätter zu finden.

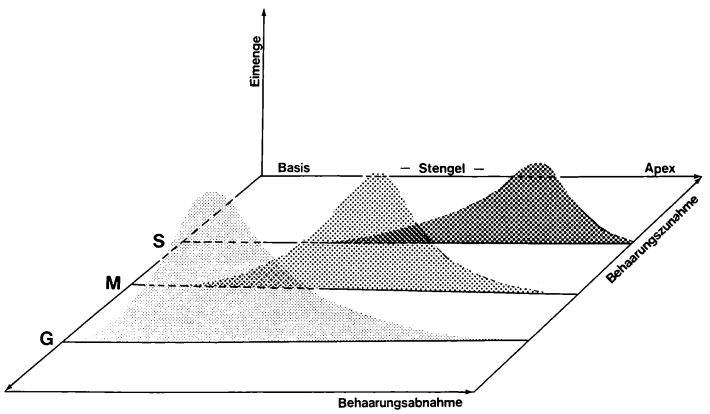


Abb. 6: Zusammenhang zwischen Behaarungsstärke, Behaarungsabnahme in der Blattfolge und der jeweiligen Eiverteilung.
G = geringe, S = starke Behaarung.

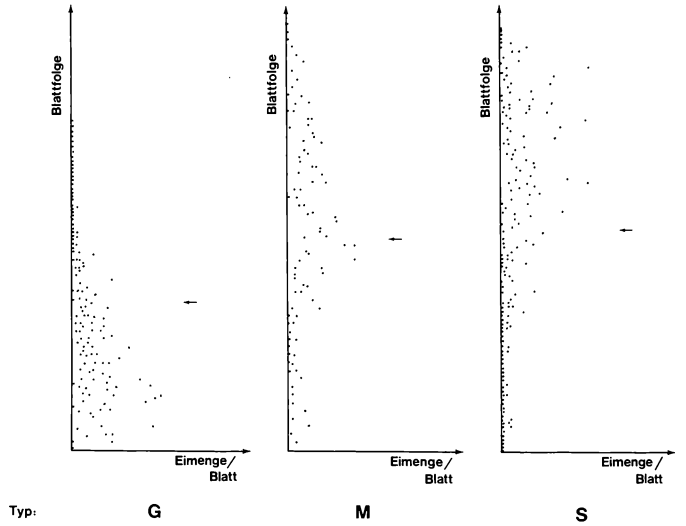


Abb. 7: Verschiebung der Eiablage in die mehr apikalen Stengelblätter mit zunehmender Behaarungsstärke.
Die eingezeichneten Pfeile markieren die mittlere halbe Stengelhöhe.
(N_{Eier} = 9018; $N_{Pflanzen}$ = 225).

Während bei basisnäheren Stengelblättern, die durch eine stärkere und abstehendere Behaarung vor allem der Blattbasen ausgezeichnet sind, eine Eiablage stets auf die distale Region beschränkt wird, fällt eine solche Beschränkung apikalwärts aus den oben genannten Gründen mehr und mehr fort. Dafür aber wirken sich in diesen apikalen Regionen die immer kleineren Abmessungen von Blattfläche und Mittelrippe limitierend aus (Abb. 5 und 6). Mit zunehmender Behaarungsstärke wird daher in der Folge die Eiablage einerseits in immer stärker apikale Stengelregionen verschoben und dadurch andererseits die Menge der abgelegten Eier bzw. die Befallsstärke drastisch reduziert (Abb. 4a, 6 und 7). Eine derartige Beschränkung der Eiablage auf die distalen Blatteile und die mehr apikalen Pflanzenteile erscheint daher besonders sinnvoll, da auf diese Weise die produktivsten Teile der Assimilationsorgane geschützt werden und gleichzeitig durch die geringere Menge abgelegter Eier auch der durch die saugenden Stadien verursachte Schaden (Abwurf der betroffenen Blüten) verringert und somit eine Erhöhung der darwinschen Fitness gegenüber den geringer behaarten Individuen bzw. den weniger geschützten erreicht wird.

Literatur

BIDER J., 1935: Beiträge zur Pharmakognosie der Boraginaceen und Verbenaceen - vergleichende Anatomie des Laubblattes. Diss. Univ. Basel.

CROWSON R.A., 1960: The phylogeny of Coleoptera. Ann. Rev. Ent. 5: 111-134.

DETHIER V.G., 1954: Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. Evolution 8: 33-54.

DETHIER V.G., 1970: Chemical interactions between plants and insects. In: Chemical Ecology. New York/London (Academic Press): 83-102.

DRAKE C.J., 1965: Lacebugs of the world - a catalog (Hem.: Tingidae). U.S. Nat. Mus. Bull. 243: 634 pp.

EHRLICH P.R., RAVEN P.H., 1965: Butterflies and plants - a study in coevolution. Sci. Amer. 216: 104-113.

ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 981 S.

FOX L.R., MORROW P.A., 1981: Specialization - species property or local phenomenon? Science 211: 887-893.

FRAENKEL G., 1959: The raison d'être of secondary plant substances. Ent. Exp. Appl. 12: 473-486.

GILBERT L.E., 1977: Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. In: (Ed. HORN D.J., MITCHELL R.D., STAIRS G.R.): Analysis of ecological systems. Columbus - Ohio (Ohio State Univ. Press): 117-153.

HEGNAUER R., 1962-69: Chemotaxonomie der Pflanzen. 1. Aufl. Basel (Birkhäuser).

HENNIG W., 1973: Diptera (Zweiflügler). In: (Ed. HELMCKE J.G., STARCK, WERMUTH H.): Handbuch der Zoologie; Bd. IV (Arthropoda). Berlin/New York (De Gruyter): 1-200.

LEMBS K., HOLZAPEEL C.M., 1968: Evolution in the Canary Islands. 1. Phylogenetic relations in the genus Echium (Bor.) as shown by trichome development. Bot. Gaz. 129: 95-107.

LIEBIG G., 1979: Untersuchungen zur Wirtswahl von Myzus persicae. Z. angew. Entom. 88:

MAMAJEV B.M., 1971: The significance of dead wood as an environment in insect evolution. 13th Int. Congr. Ent. Moscow 1:

MEUSEL H., 1952: Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermengattungen. Flora 139:

RIEDL H., 1967: Boraginaceae. In: (Ed. RECHINGER K.H.): Flora Iranica. Lfg. 48. Graz (Akad. Druck- u. Verlagsanst.).

SEIDENSTÜCKER G., 1975: Eine neue Dictyla-Art aus der Türkei (Het.: Tingidae). Reichenbachia 15: 203-209.

SMART J., HUGHES N.F., 1972: The insect and the plant - progressive palaeoecological integration. In: (Ed. EMDEN H.F. van): Insect/plant relationships. Symp. roy. ent. Soc. London 6: 143-155.

SMILEY J., 1978: Plant chemistry and the evolution of host specifity - new evidence from Heliconius and Passiflora. Science 201: 745-747.

SOUTHWOOD T.R.E., 1972: The insect/plant relationship - an evolutionary perspective. London S.W. 7 (Dep. Zool. Appl. Ent. Imp. Coll.).

STICHEL W., 1938: Illustrierte Bestimmungstabelle der deutschen Wanzen. Berlin (Verl. naturw. Publ.): 499 S.

SWAIN T., 1977: Secondary compounds as protective agents. A. Rev. Pl. Physiol. 28: 479-501.

THORSTEINSON A.J., 1960: Host selection in phytophagous insects. A. Rev. Ent. 5: 193-218.

WAGNER E., 1967: Wanzen oder Heteropteren. In: (Ed. DAHL F.): Die Tierwelt Deutschlands, Teil 55. Jena (Fischer): 179 S.

WAPSHERE A.J., 1981: The biological control of Paterson's Curse, Echium plantagineum. Proc. V. Int. Symp. Biol. Contr. Weeds. Brisbane, Australia: 599-602.

WIKLUND C., 1974: The concept of oligophagy and the natural habitats and host plants of Papilio machaon L. in Fennoscandia. Ent. Scand. 5: 151-160.

ZWÖLFER H., 1970: Der "Regionale Futterpflanzenwechsel" bei phytophagen Insekten als evolutionäres Problem. Z. angew. Entomol. 65: 233-239.

ZWÖLFER H., 1978: Mechanismen und Ergebnisse der Co-Evolution von phytophagen Insekten und höheren Pflanzen. Hamburg (Naturwiss. Verlag): 7-50.

Adressen

Thierry Latscha
Zoologisches Institut Univ.
Rheinsprung 9
CH-4051 Basel

PD Dr. Bruno Streit
Department of Biological Sciences
Stanford University
Stanford, CA. 94305, USA

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Filtration, eine Strategie der Nahrungsaufnahme der Larven von Xenopus laevis, Rana temporaria und Bufo calamita (Amphibia, Anura)

Bruno Viertel

The feeding rates of *Xenopus laevis*, *Rana temporaria* and *Bufo calamita* are quite different in the stage 40: *Rana temporaria* reaches the highest feeding rates at concentrations up to 100 000 particles/l. *Bufo calamita* is the most effective of the three species at higher concentrations. Compared with *Xenopus laevis*, the effectivity of *Bufo calamita* increases with the decrease of the diameter of the silicagel. *Rana temporaria*, compared in the same way, shows increasing feeding rates with the increase of the silicagel diameter. The higher effectivity of the smaller stages 28 and 32 compared with stage 40 is especially in *Bufo calamita* not only caused by the lower biomass, but also by characteristics of these initial larval stages.

The high growth rates of the early larval stages might be caused by these high feeding rates, staggered accordingly to the stages. The percental differences of the feeding curve influenced by a higher CO_2 concentration compared with the standard curve are much higher in *Rana temporaria* than in *Bufo calamita*. *Bufo calamita* turned out to be the most effective suspension feeder of the three species with stage-caused high filtering rates of the young stages.

For these tadpoles living in more or less oligotrophic biotopes on one hand and under ephemeral conditions on the other, a high filtering efficiency was to expect. The little response to high CO_2 concentrations can also be interpreted as an adaptation to the small and flat larval biotopes with a high temperature and high bacterial catabolism causing decreasing oxygen concentrations. Are these characters criterions of a r-selected suspension feeder?

Anurenlarven, Nahrungsfiltration.

1. Einführung

Zahlreiche Untersuchungen beschäftigen sich mit der Biologie, insbesondere mit der Fortpflanzungsbiologie und der Ökologie der mitteleuropäischen *Anura*. Ein großer Teil dieser Arbeiten bezieht sich auf die metamorphosierten, geschlechtsreifen Individuen (z.B.: JUNGFER 1951; HEUSSER 1958, 1960, 1963, 1968a-c; SAVAGE 1961; BERGER 1966, 1970; HÖNIG 1966; HEMMER 1967, 1970; HEUSSER, MEISTER-HANS 1969; TUNNER 1972; HEMMER, BÖHME 1974, 1976; KADEL 1977; GLANDT 1978, 1981; HAGSTRÖM 1980; BLAB, BLAB 1981 und viele andere Zit. bei BLAB 1978 und bei HONEGGER 1981). Die Zahl der Arbeiten über Biologie und Ökologie der Larven ist noch vergleichsweise gering (ADOLPH 1929; ESAKI 1926; KRATOCHWILL 1933; SAVAGE 1937, 1952; BUGAYSKI 1940; DODD 1950; RÜHMEKORF 1958; ROSE 1960; KADEL 1975a u. b; VIERTEL 1980a, 1981; HAGSTRÖM 1981). Da aber zum weitgehenden Verständnis der Populationsdynamik der Adultpopulationen und ihrer Ursachen die ökologischen Kausalitätsbeziehungen der larvalen Populationen bekannt sein müssen, sind gezielte Untersuchungen der inter- und intraspezifischen Konkurrenz (predation, nutritive factor, crowding) und der Abhängigkeit von abiotischen Faktoren notwendig sowie die Beachtung ethologischer Gesichtspunkte.

Abgesehen von der Ermittlung der Überlebens- bzw. Mortalitätsraten ist die Kenntnis der Abhängigkeit vom nutritiven Faktor ein Schlüssel zur Charakterisierung populationsbegrenzender Faktoren. Der nutritive Faktor ist aber im Sinne von Nahrungsangebot und dessen Dynamik selbst nur ein Teil einer kausalanalytischen Betrachtungsweise, die weitergehende Aussagen über mögliche selektive Nahrungsaufnahme, Nahrungskonkurrenzen und Nahrungsnischen benötigt. Daher müssen Eigenschaften des Konsumenten Anurenlarve beachtet werden, die zusammenfassend funktional die Strategie der Nahrungsaufnahme bedingen: Hierzu gehören die anatomisch-histologischen Voraussetzungen ebenso wie die physiologische Möglichkeit der Nahrungsverwertung und die Reaktion im Rahmen der Nahrungsaufnahme auf biotische und abiotische Faktoren. Die mitteleuropäischen Anurenlarven sind fakultativ Weidegänger, Substratfresser und Filtrierer. Die Strategie der Nahrungsaufnahme durch Filtration ist hinsichtlich der morphologischen Umgestaltung der Kiemen und von Teilen des Buccalpharynx bei Anurenlarven als abgeleitet anzusehen: Die ausschließlich carnivoren Larven der paläozoischen *Labyrinthodontia* hatten einfach gebaute äußere Kiemen wie die heutigen ebenfalls carnivoren Urodelenlarven. Die Ordnungen der rezenten Amphibien, die sogenannten Lissamphibien, sind stammesgeschichtlich jünger. Die ersten Nachweise der *Anura* sind triassischen Alters. Ihre genaue Abkunft ist unbekannt. Ihre stammesgeschichtliche Basis sind aber die oben genannten palaeozoischen Amphibien (ROMER 1971). Da erst bei den Anurenlarven die inneren Kiemen auftauchen, muß davon ausgegangen werden, daß diese teilweise den äußeren Kiemen aller Amphibien homolog sind, wie die Ontogenese der Anuren ja zeigt, ihre Lage aber eine sekundäre Erwerbung innerhalb der Amphibien ist (SCHMALHAUSEN 1968). Erst die Überwachsung der äußeren Kiemen durch eine operculare Hautfalte bildete den Peribranchialraum. Zusammen mit der nun notwendig gewordenen Versorgung der inneren Kiemen mit Atemwasser durch die Mundhöhle, der Ausbildung der branchialen Filterplatten und des Velarapparates (cf. SAVAGE 1952) bildet dies die Voraussetzung für die Nahrungsaufnahme durch Filtration. Dieser Zusammenhang läßt eine Anpassung an die nutritive und abiotische Situation in den unterschiedlichen Larvalbiotopen vermuten.

Bei der Versuchsplanung sind drei wichtige Gegebenheiten zu berücksichtigen:

I. Die mitteleuropäischen Anurenarten nutzen unterschiedliche Gewässer wie Wagenspuren, Tümpel, Teiche und Seen als Laich- und damit auch als Larvalbiotope (ASSMANN 1977; BLAB 1978; HONEGGER 1981). Bei der Auswahl der zu untersuchenden Arten ist dies zu beachten.

II. Die mögliche interspezifische Konkurrenzsituation, die trotz der unterschiedlichen Laichzeiten nicht immer verhindert wird, macht es notwendig, miteinander vergesellschaftete Arten vergleichend zu untersuchen.

III. Ebenso ist es notwendig, unterschiedliche Larvenstadien zu beachten, da zunächst davon auszugehen ist, daß im Verlaufe der Larvalentwicklung die Filtration unterschiedlich ist.

In der vorliegenden Untersuchung werden die Larven von *Rana temporaria*, Bewohner größerer stehender Gewässer, wie Teiche und Seen, und die Larven von *Bufo calamita*, Bewohner von Kleinst- und Kleingewässern wie Pfützen, Wagenspuren und Tümpeln miteinander und mit den Larven von *Xenopus laevis* verglichen. Die Larven von *Xenopus laevis* filtrieren nur, so daß sich diese südafrikanische Art als Vergleichsstandard zu den einheimischen, fakultativen Filtrierern anbietet.

2. Material und Methode

2.1 Apparatur

Als Plankton- oder Geschwebeattrappe wurde korngrößenfraktioniertes Silicagel (1: 200-150 µm; 3: 100-75 µm und 5: 50-32 µm in der Reihenfolge Fraktion 1, 3 und 5) gewählt. Dabei spielten auch Überlegungen eine Rolle wie die problemlose Verfügbarkeit, Korngrößenkonstanz und chemische Neutralität im Gegensatz zu lebenden Zellen wie *Chlamydomonas*, *Chlorella* oder Hefezellen.

Als Meßprinzip erschien die Photometrie für die vielen Versuchsreihen als die technisch einfachste und schnellste Methode. Zu diesem Zweck wurde eine temperierbare Versuchskammer (Abb. 1) aus vernickeltem Messing mit zwei Meßfenstern aus Photometerküvettenglas angefertigt (Volumen 2000 ml). Als Lichtquelle dient eine Glühbirne (6 V, 0.4 A, 2.4 W), die von einer konstanten Stromquelle versorgt wird. Der Lichtdurchfall speist ein Silizium-Photoelement, das entsprechend der Eintrübung des durch Elektromotor und Propeller in Suspension gehaltenen Silicagels Meßänderungen zeigt. Die Registrierung erfolgt durch einen Kompensationsschreiber. Dazwischen geschaltet werden mußten ein Spannungsgeber, der die im Vergleich zur Meßänderung hohe Grundspannung des Photoelementes zur genaueren Aufzeichnung im 0.5 - 50 mV Bereich verringert, ebenso ein Lowcut-Filter (0.1 Hz) zur Eliminierung störender Frequenzen, die z.B. durch das

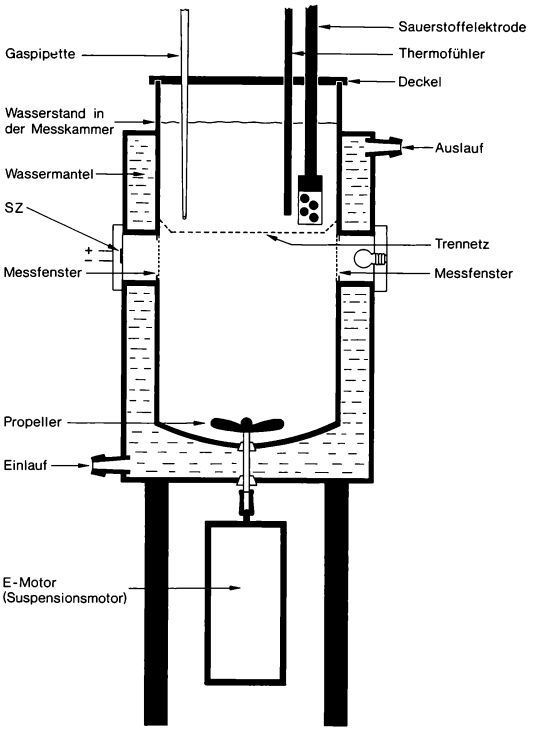


Abb. 1: Meßkammer.

Vorbeidriften eines einzelnen Silicagelkornes an dem Photoelement entstehen. Die Versuchstemperatur wird durch ein Wasserbad mit Umlaufpumpe auf nahezu konstant 25.7 °C gehalten. Dies entspricht etwa der Vorzugstemperatur der früh laichenden *Anura* wie z.B. *Rana temporaria* (RÜHMEKORF 1958). Begleitend erfolgt die Messung des Sauerstoffgehaltes mit der Clark-Elektrode (Oxi Digi 88, WTW) und die Aufzeichnung mit einem Kompensationsschreiber. Zur Untersuchung des Einflusses des CO_2-Gehaltes auf die Filtration wurden zwei geeichte Kleindurchflußmesser SR 150 (Fa. Brooks) für CO_2- und Luftdurchflußmessung benutzt. Das Anwachsen des CO_2-Gehaltes im Versuchswasser während der Versuchsdauer von 30 Minuten wurde durch Titration nach SCHWÖRBEL (1966) gemessen (Genauigkeit: 0.1 mg/l):

Nach min	CO_2 mg/l ($\bar{x}$ von 2 Titrationen)	O_2 mg/l
0	2.2	6.8
5	36.3	6.6
12	79.2	5.4
15	82.5	6.1
20	107.8	5.0
25	122.1	5.1
30	146.3	5.4

Die Eichung der photometrischen Messung erfolgte durch Wägung kleinerer Mengen der verschiedenen Kieselfraktionen auf 0.001 mg genau. Danach wurden die Silicagelpartikel unter dem umgekehrten Mikroskop nach Utermöhl (UTERMÖHL 1958) ausgezählt. Da nun die Partikelzahl pro Gewichtseinheit für jede Fraktion bekannt war, mußten zur Erlangung der Partikelzahlen 50 000, 100 000, 200 000, 333 333, 533 333, 750 000, 1 Mill., 1.5 Mill. und 2 Mill. nur noch die entsprechenden Wägungen vorgenommen werden. Bei einer bestimmten Spannungsgeber- und Meßbereicheinstellung wurde unter Beachtung einer Ausgangstransmission das Silicagel in die Versuchskammer bei laufendem Suspensionsmotor eingefüllt. Die Anzeige durch den Kompensationsschreiber in Prozent war dann das Eichmaß für die weiteren Versuche.

2.2 Versuchsdurchführung

Aus den Zuchten wurden Larvalstadien gemäß der Normentafel von LIMBAUGH u. VOLPE (1957) unter der Stereolupe entnommen und bestimmt. Für die ersten Standardkurven der Ingestion wurde zunächst das späte Larvalstadium 40 gewählt, da anzunehmen ist, daß zu diesem Zeitpunkt das Larvalwachstum wie bei *Bufo bufo* (VIERTEL 1981) abgeschlossen ist; dann zum Vergleich das frühe Larvalstadium 28, da hier mit Wahrscheinlichkeit das Wachstum erst in größerem Umfang beginnt (cf. *Bufo bufo*, VIERTEL 1981). Zum Teil wurde auch das Stadium 32 als Wachstumsstadium mit einbezogen. Morphologisches Kriterium zur Unterscheidung dieser Stadien ist die Entwicklung der Anlage der Hinterextremität. Im Stadium 28 ist diese konisch und so lang wie der größte Durchmesser. Beim Stadium 32 ist diese Anlage bereits paddelförmig abgeflacht. Das Prometamorphosestadium 40 zeigt einen bereits fertig differenzierten Fuß.

Da die Larven nach dem Einbringen in die Versuchskammer defäkieren und die Kotpartikel im Meßgang die Photometrie stören, dürfen sie nur mit nahezu leerem Darm in die Versuchsapparatur gelangen. Dies wurde erreicht durch eine 4.5-stündige Inkubation in einer Lösung des Nahrungskonzentrates Vivasorb (essentielle und nichtessentielle Aminosäuren, essentielle Fettsäuren, Glucose, Oligosaccharide, Mineralien, Vitamine und Spurenstoffe, Fa. Pfrimmer), das in Darmchirurgie und Proktologie Verwendung findet. Es wird vom Darm ganz resorbiert und wirkt defäkierend. Nach dieser Behandlung werden die Larven in AOAC-Wässer, das auch für die eigentliche Versuchsdurchführung benutzt wird, für einen Tag zur Gewöhnung gebracht (AOAC-Wasser: 1.79 ml Standardlösung A + 4 ml Standardlösung B auf 1000 ml Aqua dest.; Standardlösung A: 97.99 g $CaCl_2 \cdot H_2O$ und 67.76 g $MgCl_2 \cdot H_2O$ auf 1000 ml Aqua dest.; Standardlösung B: 56.03 g $NaHCO_3$ auf 1000 ml Aqua dest.; nach ASHWORTH, CROZIER 1972).

Nach Eichung werden Spannungsgeber und Meßbereich eingestellt, dann läuft die Anlage bei eingeschaltetem Suspensionsmotor ca. 45 Minuten zur Erlangung einer Anzeigekonstanz. Dies ist wegen der Temperaturempfindlichkeit des Silizium-Elementes notwendig. Danach wird nach Eichung die Ausgangstransmission eingestellt und ebenfalls nach Eichung das Silicagel eingefüllt. Die Larven werden sodann mit einer Biomasse von 1-2 g in die Versuchskammer gebracht. Nach 30minütiger Versuchsdauer wird der Suspensionsmotor ausgeschaltet. Das Silicagel sedimentiert daraufhin. Die Transmission steigt wieder an. Zur Sicherheit wird noch einmal das Silicagel suspendiert und wieder sedimentiert. Der letzte Schritt ist die Entnahme der Tiere und die Wägung ihrer Biomasse auf 1 mg genau.

2.3 Auswertung der Untersuchungen

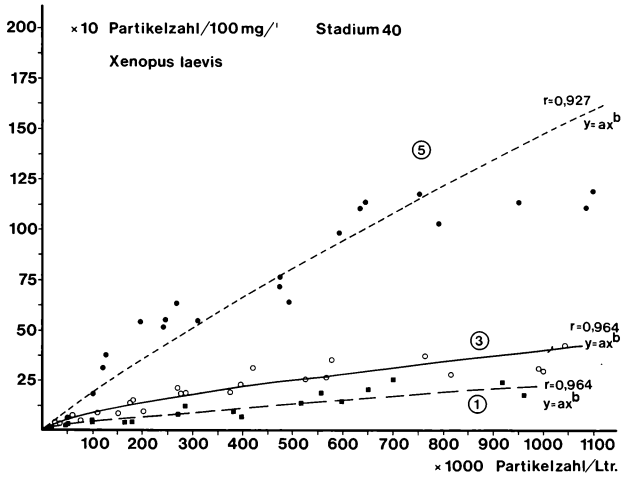
Nach Errechnung der von den Larven aufgenommenen Mengen durch Subtraktion des Transmissionsanstieges nach der Sedimentation bei Versuchsende von der Transmission im suspendierten Zustand (nach Eichung eingefülltes Silicagel) 30 Minuten vorher und der Umrechnung über die Eichwerte in die Partikelzahl wurde diese auf eine Biomasse- und Zeiteinheit bezogen (Partikelzahl/100 mg Biomasse/Minute). Die so errechnete Ingestionsrate wurde auf der y-Achse gegen die Konzentration des dargebotenen (suspendierten) Silicagels (Partikelzahl/Liter) getrennt nach Spezies und Stadium (Abb. 2a-c) oder zum Vergleich zwei Stadien zusammen, aber getrennt nach Spezies und Fraktion (Abb. 3a-d) abgetragen. Die unter erhöhtem CO_2-Einfluß entstandenen Ingestionsraten wurden ebenfalls, aber zusammen mit den entsprechenden Kontrollkurven (= Standardkurven) in ein Schaubild gebracht (Abb. 4a, b). Jeweils wurde r für die lineare Regression, Exponentialfunktion, Logarithmusfunktion und Potenzfunktion errechnet. Da r als Bestimmtheitsmaß eine Angabe für die Qualität der Anpassung der vorgegebenen Daten an die vier Funktionen ist, wurde für die Funktion mit dem größten r der Kurvendurchgang durch den Nullpunkt geprüft. Dies wurde als notwendig erachtet, um die biologische Richtigkeit dieser Funktion nachzuweisen. In allen Fällen ist dies die Potenzfunktion $y = ax^b$. Anschließend wurden alle y-Werte den x-Werten angepaßt und im Schaubild gegen die x-Werte abgetragen. Für alle Berechnungen wurde der Calculator HP 97 (Hewlett-Packard), in diesem Fall mit der Software STD-03 herangezogen (SACHS 1969, 1974; HASELOFF, HOFFMANN 1970).

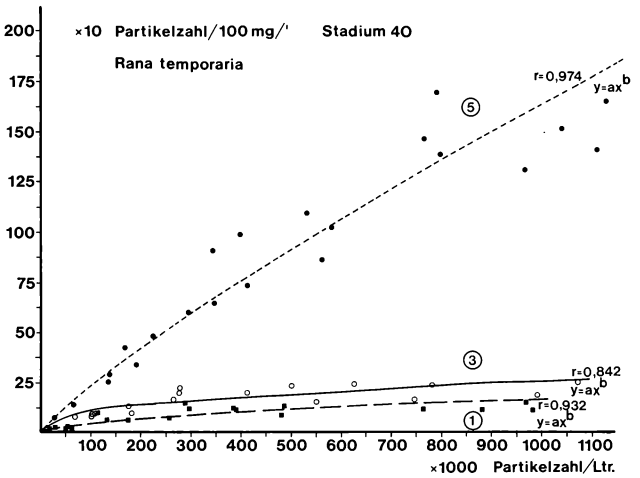
Zur besseren Vergleichbarkeit der Kurven untereinander wurde das bestimmte Integral (= Fläche)

$$F = \int_a^b ax^b$$

für die Grenzen 0 - 100 000, 0 - 300 000, 100 000 - 300 000, 300 000 - 1 Mill. und 0 - 1 Mill. (Abb. 5a) errechnet und als Säulendiagramm dargestellt (Abb. 5a-c). Um die Unterschiede auch statistisch zu erfassen, wurde für das Stadium 40 *Xenopus laevis* als empirische, *Rana temporaria* bzw. *Bufo calamita* als gefundene Verteilung angenommen und mit dem χ^2-Test verglichen (HP-97, Software ST1-16A). In der gleichen Weise wurden für je eine Art die Integrale der Ingestionskurven unterschiedlicher Stadien behandelt (empirisch: St. 40, gefunden: St. 28 bzw. 32).

Zur Kennzeichnung der Unterschiede der Ingestionsraten unter CO_2-Einfluß zu den Kontrollkurven wurde der prozentuale Unterschied Δ in % für *Rana temporaria* und *Bufo calamita* für die angepaßten y-Werte errechnet. Diese wurden dann gegen die Ausgangskonzentration abgetragen, ebenso wurden r und die passende Funktion ermittelt und eine Kurvenanpassung durchgeführt (Abb. 6).





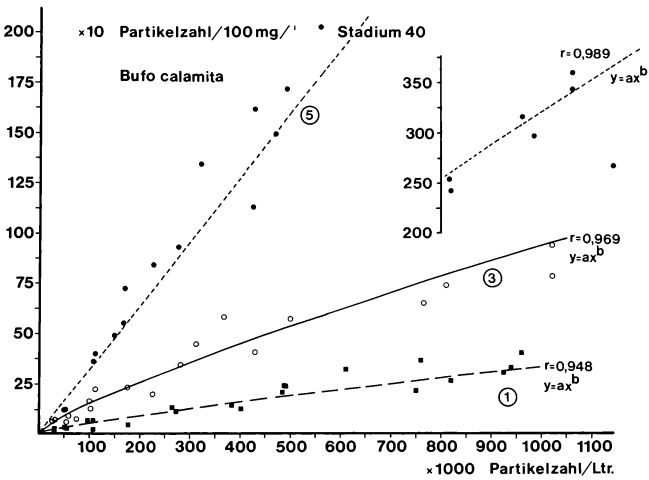


Abb. 2: Ingestionsraten bei den Fraktionen 1 = 200-150 µm, 3 = 100-75 µm, 5 = 50-32 µm (jeweils Stadium 40).
a: *Xenopus laevis*, b: *Rana temporaria*, c: *Bufo calamita*.

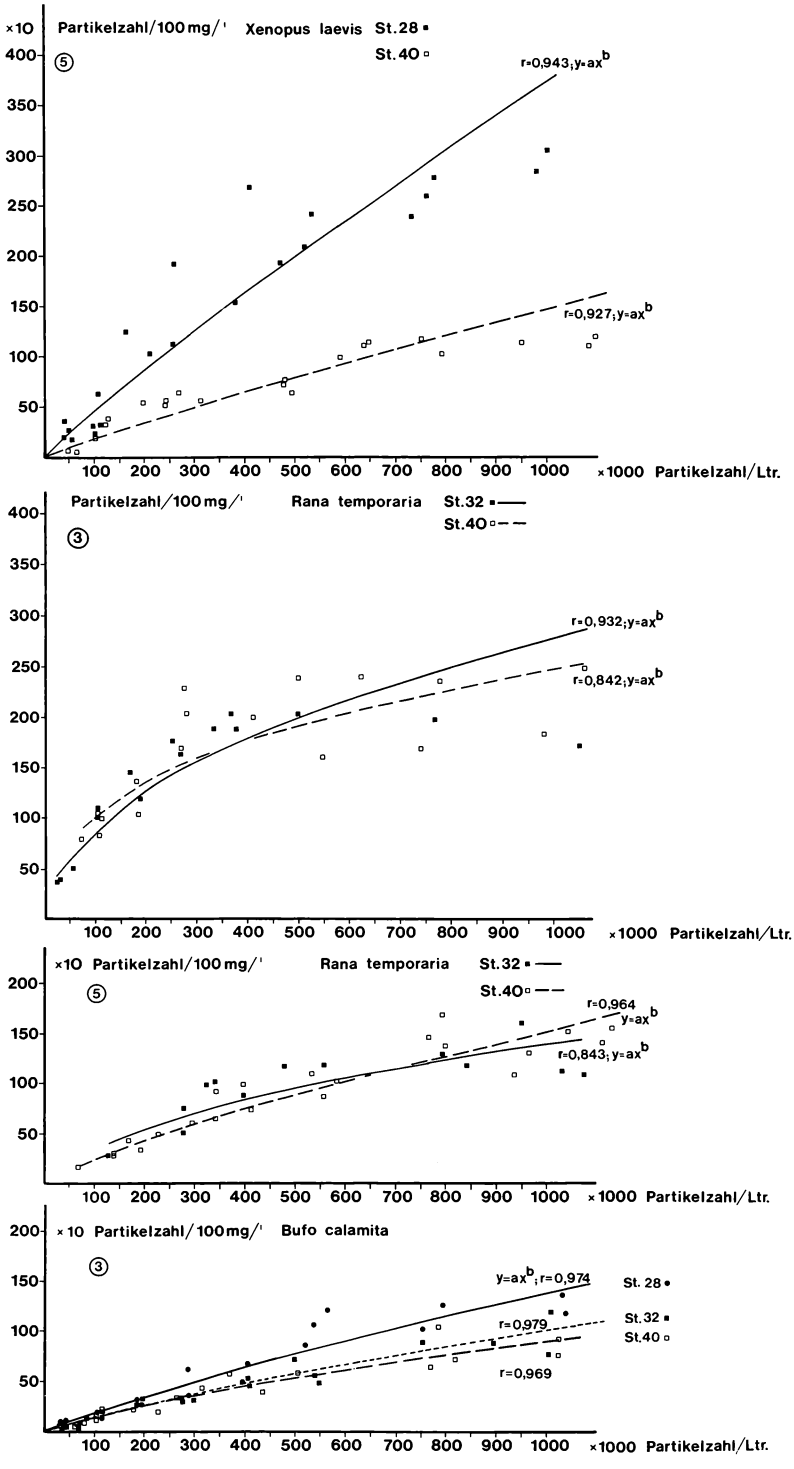


Abb. 3: Vergleich der Ingestionsraten.
a: *Xenopus laevis*, Stadien 40-28 (Fraktion 5)
b: *Rana temporaria*, Stadien 40-32 (Fraktion 3)
c: *Rana temporaria*, Stadien 40-32 (Fraktion 5)
d: *Bufo calamita*, Stadien 40-32 (Fraktion 3).

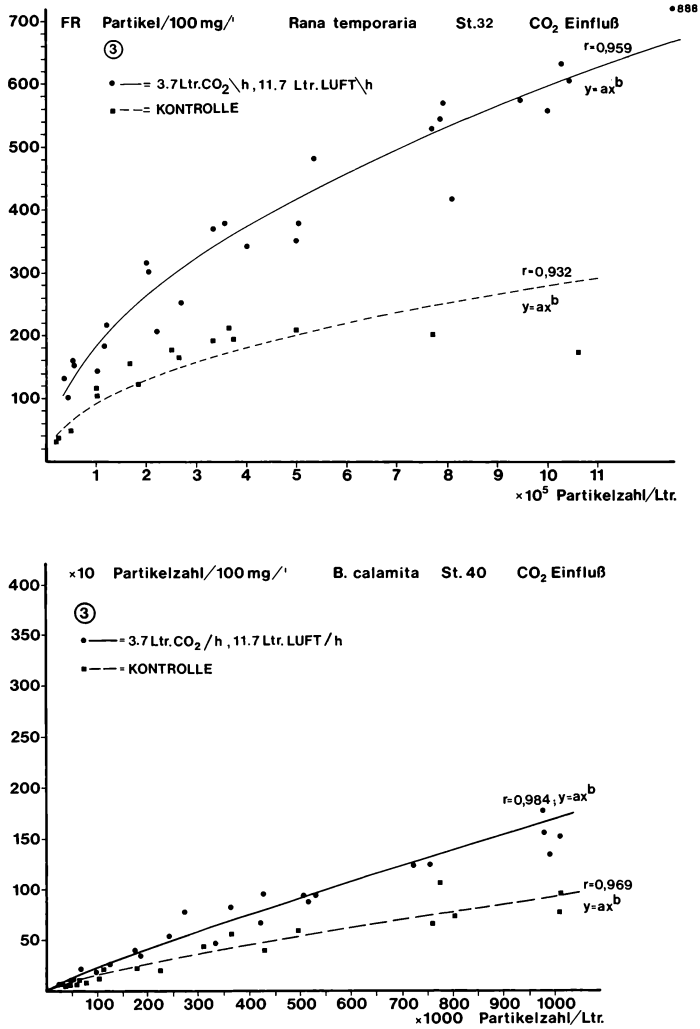


Abb. 4: Einfluß der CO_2-Konzentration auf die Ingestionsraten (mittlerer Wert, da die CO_2-Konzentration bis zum Versuchsende ansteigt).
a: *Rana temporaria*, b: *Bufo calamita*.

Zur Überprüfung des Zusammenhanges zwischen Ingestionsrate in identischen Bereichen der Ausgangskonzentrationen mit dem Mittelwert der Biomasse (Biomasse/Anzahl der Versuchstiere) wurden die unterschiedlichen Stadien herangezogen und für *Xenopus laevis* (Stadien 40, 32, 28; Fraktion 5), *Rana temporaria* (Stadien 40, 32; Fraktion 3 u. 5) und *Bufo calamita* (Stadien 40, 32, 28; Fraktion 3) r für die vier Kurvenfunktionen für die Bereiche der Ausgangskonzentrationen 500 000 - 550 000 und 1 Million errechnet. Dieser Zusammenhang r ist natürlich durch die Bildung der Ingestionsrate Partikelzahl/Biomasse/Zeiteinheit gegeben. Liegt er aber unter 1.00, so ist dieser Unterschied ein indirektes Maß dafür, daß bei frühen Larvalstadien die Ingestionsrate nicht ausschließlich durch den geringeren Mittelwert der Biomasse größer ist, sondern durch andere, stadienbedingte Eigenschaften.

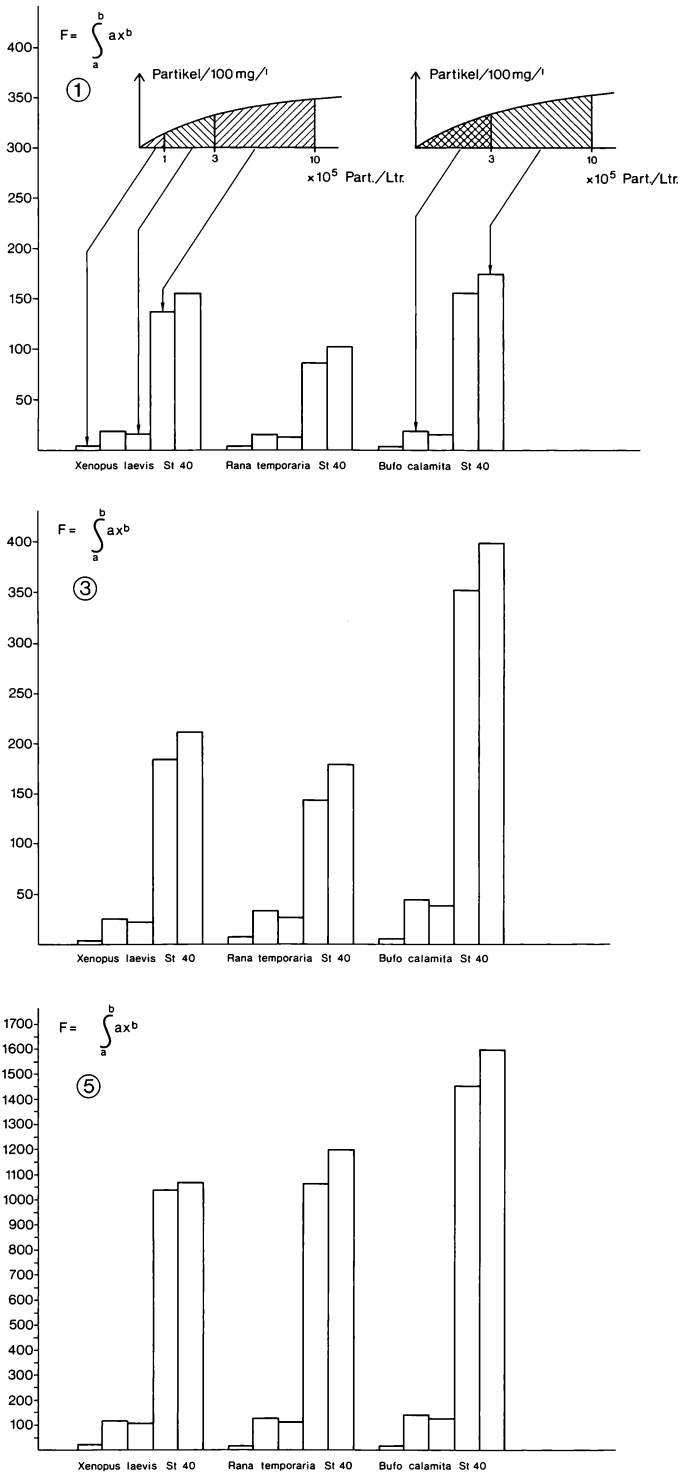


Abb. 5: Flächenintegrale der Ingestionskurven.
a: Fraktion 1, b: Fraktion 3, c: Fraktion 5.

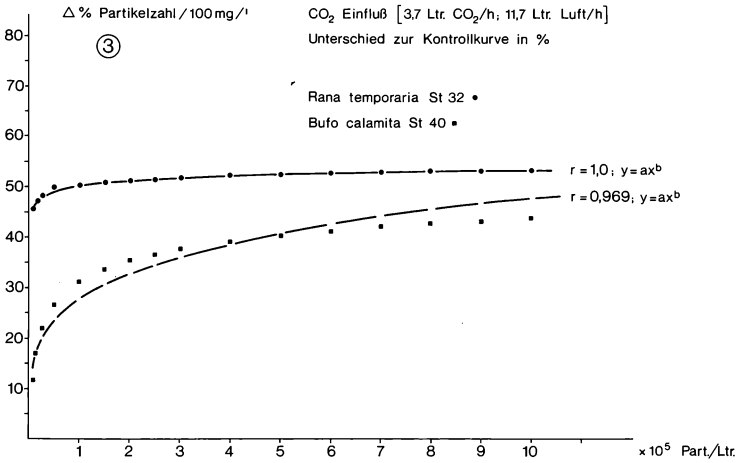


Abb. 6: Prozentualer Unterschied der Ingestionsraten unter CO_2-Einfluß zu den Standardkurven.

3. Ergebnisse

3.1 Vergleich der Ingestionsraten des Stadiums 40

Die Kurven der Ingestionsraten und deren Integrale zeigen bei identischen Silicagelfraktionen für die drei Arten unterschiedliche Werte: Im Konzentrationsbereich (Integralgrenzen) 0 - 100 000 liegen die Ingestionsraten von *Rana temporaria* bei allen drei Fraktionen höher als bei *Bufo calamita*. Nur bei Fraktion 1 erreicht *Xenopus laevis* die gleichen Werte. In den restlichen Konzentrationsbereichen fällt *Rana temporaria* zurück und wird von *Bufo calamita*, gefolgt von *Xenopus laevis*, übertroffen, wobei die Unterschiede zu *Xenopus* bei Fraktion 5 gering sind. *Xenopus laevis* liegt in allen Konzentrationsbereichen unter *Bufo calamita*, außer bei Fraktion 1 im Bereich 0 - 300 000. Beim Vergleich aller Integrale von *Xenopus* mit denen von *Bufo calamita* sind aber bei Fraktion 1 insgesamt die Unterschiede gering. Die Unterschiede für alle Integrale charakterisiert der χ^2-Test:

Xenopus laevis - *Rana temporaria*

Fraktion 1: χ^2 = 59.62 Wahrscheinlichkeit: kleiner als 0.1%
Fraktion 3: χ^2 = 22.51 Wahrscheinlichkeit: kleiner als 0.1%
Fraktion 5: χ^2 = 3.62 Wahrscheinlichkeit: größer als 20%

Xenopus laevis - *Bufo calamita*

Fraktion 1: χ^2 = 4.20 Wahrscheinlichkeit: größer als 20%
Fraktion 3: χ^2 = 180.18 Wahrscheinlichkeit: kleiner als 0.1%
Fraktion 5: χ^2 = 248.71 Wahrscheinlichkeit: kleiner als 0.1%

Wahrscheinlichkeit: Die prozentuale Wahrscheinlichkeit, einen bestimmten, in der Tabelle angegebenen oder höheren χ^2-Wert zu erhalten (HASELOFF, HOFFMANN 1970).

3.2 Vergleich der Ingestionsraten des Stadiums 40 mit denen des Stadiums 28 oder 32

Die höheren Ingestionsraten (alle Integrale) der jüngeren Larvalstadien besonders bei *Xenopus laevis* und *Bufo calamita* werden wieder durch den χ^2-Test dargestellt (Tab. 1):

Tab. 1: Ingestionsraten der Larvalstadien.

Art	Stadien	Fraktion	χ^2	Wahrscheinlichkeit
Xenopus laevis	40 - 28	5	160.9	kleiner als 0.1%
Bufo calamita	40 - 28	3	391.64	kleiner als 0.1%
Bufo calamita	40 - 32	3	132.63	kleiner als 0.1%
Rana temporaria	40 - 32	3	1.16	größer als 20.0%
Rana temporaria	40 - 32	5	144.24	kleiner als 0.1%

3.3 Die Abhängigkeit der Ingestionsrate von der larvalen Biomasse und dem Larvalstadium

Die höchsten Korrelationskoeffizienten wurden für die Logarithmus- und die Potenzfunktion errechnet, für die lineare Regression die geringsten (Tab. 2):

Abgesehen von der Potenzfunktion bei *Rana temporaria* konnte bei keiner Kurvenanpassung ein Durchgang durch den Nullpunkt festgestellt werden. Mit Ausnahme von *Xenopus laevis* bleibt r weit unter 1.00.

Tab. 2: Abhängigkeit der Ingestionsrate von der Biomasse und dem Larvalstadium.

Art	*Xenopus laevis*			*Rana temporaria*		*Bufo calamita*		
Stadium	40	32	28	40	32	40	32	28
Fraktion	5	5	5	5	5	3	3	3
Konzentration in Millionen	0.5		1	1		0.5		1
Anzahl Wiederholungen	6		9	7		7		7
f(x): $y = a + bx$	0.812		0.707	0.583		0.489		0.721
$y = ae^{bx}$	0.848		0.734	0.591		0.529		0.714
$y = a + b \cdot \ln x$	0.938		0.927	0.648		0.591		0.707
$y = ax^b$	0.938		0.932	0.648		0.616		0.787

3.4 Der CO_2-Einfluß auf die Ingestionsrate

Wie die Abbildungen 4a und b zeigen, ist der CO_2-Einfluß auf die Ingestionsrate erheblich. Der prozentuale Unterschied der Kurven dieser Ingestionsraten zur jeweiligen Kontrollkurve ist bei *Rana temporaria* auffällig höher als bei *Bufo calamita* (Abb. 6). Hinzu kommt der langsamere Anstieg in den unteren Konzentrationsbereichen bei *Bufo calamita*.

4. Diskussion

Beim Vergleich der drei Arten erweist sich *Bufo calamita* als der effektivste Filtrierer in den mittleren und hohen Konzentrationen. Bezogen auf den ausschließlich als Filtrierer lebenden *Xenopus laevis* steigt seine Ingestionsleistung mit abnehmender Korngröße bis zur Fraktion 5 an. *Rana temporaria* zeigt genau die gegenteilige Reaktion. Ihre höhere Effektivität liegt im unteren Konzentrationsbereich. Dies konnte schon 1983 im Vergleich mit *Bufo bufo*, *Bufo viridis* und *Hyla arborea* (jeweils Stadium 32 oder 33 und Fraktion 3) festgestellt werden (VIERTEL 1983). Auffällig ist die im Vergleich zu *Xenopus laevis* verminderte Ingestionsrate bei den kleineren Fraktionen. Wie bei VIERTEL (1983) bleibt *Rana temporaria* in den mittleren und höheren Bereichen der Ausgangskonzentration weit unter den anderen beiden Arten. Besonders bei *Xenopus laevis* und bei *Bufo calamita* sind die Ingestionsraten der jüngeren Stadien gegenüber dem Stadium 40 erhöht. Bei *Rana temporaria* kann dies nicht generell festgestellt werden, da bei der Fraktion 3 der χ^2-Wert (= Unterschied) sehr gering ist. Hinzu kommen Überschneidungen der Ingestionskurven der Stadien 40 und 32 in den Fraktionen 3 und 5, so daß auch der numerische hohe Unterschied des χ^2-Testes bei Fraktion 5 nicht relevant ist, da er die Negativwerte, die sich bei der Kurvenüberschneidung ergeben, ebensowenig berücksichtigt wie das Kurvenintegral (immer positive Werte durch Quadrierung).

Die Abhängigkeit der Ingestionsrate von der larvalen Biomasse ist bei *Xenopus laevis* besonders hoch. Bei *Bufo calamita* hingegen gibt r keinen eindeutig hohen Zusammenhang wieder, ebenso wenig bei *Rana temporaria*. Zusammen mit den hohen Unterschieden der Ingestionsraten bei den verschiedenen Stadien läßt dies für *Bufo calamita* den Schluß auf weitere, nicht durch die Biomasse verursachte, stadientypische Eigenschaften zu: Dies könnte ebenso ein für die Filtration anatomisch-histologisch günstiger gebauter Filtrationsapparat der frühen Larvalstadien sein wie auch eine physiologisch größere Leistungsfähigkeit (höhere Ventilationsraten, relativ höhere Pumpleistung des Buccalpharynx). Eine ebensolche Aussage für *Rana temporaria* zu treffen, ist wegen der nicht abgesicherten stadientypischen Unterschiede unmöglich.

Die sehr unterschiedlichen Reaktionen von *Rana temporaria* und *Bufo calamita* auf eine erhöhte CO_2-Konzentration spiegeln möglicherweise verschiedene Anpassungen an O_2-armes und CO_2-reiches Milieu wider. Hierbei spielt die Ausprägung der larvalen Lungen wahrscheinlich nur eine untergeordnete Rolle: *Rana temporaria* mit der relativ stärkeren Reaktion auf CO_2-Erhöhung besitzt im untersuchten Stadium 32 erheblich größere Lungen als *Bufo calamita* im Stadium 40. Dies schließt die These aus, daß durch größer ausgebildete Lungen bei diesen Larven die Abhängigkeit von der O_2- bzw. der CO_2-Konzentration im Wasser durch die Nutzung atmosphärischer Luft sinkt. Es ist anzunehmen, daß hier andere Anpassungsmechanismen eine Rolle spielen. Dies könnte eine höhere Effizienz der respiratorischen Kiemen und der Hautatmung sein. Deutlich ist zumindest, daß *Bufo calamita* einen erhöhten CO_2-Gehalt viel weniger über die Erhöhung von Ventilationsrate und Pumpvolumen ausgleicht als *Rana temporaria* (vgl. auch PROSSER 1973).

Die hohe Ingestionsleistung der Larven von *Bufo calamita*, die bei jungen Stadien (Wachstumsstadien) noch erhöht ist, spricht für einen Organismus, der durch die Aufnahme großer Nahrungsmengen ein schnelles Wachstum und eine schnelle Larvalentwicklung durchführt und dabei in CO_2-reichem und O_2-armem Milieu leben kann. Dies trifft sehr genau auf die ökologische Gesamtsituation dieser Larven zu: Die Larvalbiotope sind ephemere Klein- und Kleinstgewässer wie Pfützen und Tümpel. Um bis zu deren Verdunstung zu überleben, sind ein rasches Wachstum und eine schnelle Entwicklung (oft nur 4 Wochen nach HEMMER, KADEL 1973) notwendig. Die Wassertemperatur ist infolge der geringen Tiefe hoch, somit ist die O_2-Konzentration gering und die CO_2-Konzentration durch vermehrten bakteriellen Abbau und tierische Atmung erhöht. Sind dies die Eigenschaften eines r-selektierten (VIERTEL 1980b) fakultativen Filtrierers innerhalb der Anurenlarven?

Für das Ingestionsverhalten von *Rana temporaria* können an dieser Stelle noch keine ökologischen Bezüge hergestellt werden. Um zu weiteren Vergleichen zu gelangen, ist es notwendig, z.B. Larven von *Bufo bufo* zu untersuchen, deren Adulte zweifelsfrei als K-Strategen bezeichnet werden können. Auffällig ist, daß *Xenopus laevis* als typischer essentieller Filtrierer die Leistung von *Bufo calamita* nicht erreicht. Somit kann zunächst vermutet werden, daß seine Effizienz in anderen Fraktionsbereichen liegt. WASSERSUG (1972) bezeichnet *Xenopus* als einen typischen Mikrofiltrierer, dessen besondere Leistungsfähigkeit im Bereich von 0.2 - 2 µm liegt.

Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die großzügige Förderung, ebenso der Dr. Karl Feldbausch-Stiftung. Dank sage ich ferner Frau B. Hemberger für ihre technische Assistenz. Beim Bau der Versuchsanlage unterstützten mich in Mainz Herr Chemieingenieur W. Habermann und Herr Prof. Dr. E. Hartmann (Institut für Allgemeine Botanik); Ansprechpartner für die mathematische Auswertung der Ergebnisse war Herr Prof. Dr. von Seelen (Institut für Zoologie).

Literatur

ADOLPH E.F., 1929: The quantitative effect of crowding on the rate of growth of tadpoles. Anat. Rec. 44: 227.

ASHWORTH R. de B., CROZIER B., 1972: CIPAC - Monograph I. Standard waters: recommendations for the preparation of standard waters used for testing pesticidal and other formulations, and an FAO survey of naturally occurring waters. Collab. Int. Pesticides Anal. Council: 64 pp.

ASSMANN O., 1977: Die Lebensräume der Amphibien Bayerns und ihre Erfassung in der Biotopkartierung. Schriftenr. Naturschutz Landespfl. (München) 8: 43-56.

BERGER L., 1966: Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan. Ann. Zool 23: 303-324.

BERGER L., 1970: Some characteristics of the crosses within Rana esculenta complex in postlarval development. Ann. Zool. 27: 374-416.

BLAB J., 1978: Untersuchungen zur Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. Ein Beitrag zum Artenschutzprogramm. Schriftenr. Landschaftspflege Naturschutz (Bonn) 18: 1-141.

BLAB J., BLAB L., 1981: Quantitative Analyse zur Phänologie, Erfaßbarkeit und Populationsdynamik von Molchbeständen des Kottenforstes bei Bonn (Amphibia: Caudata: Salamandridae). Salamandra 17(3/4): 147-172.

BUGAYSKI W., 1940: Über die Ernährung der Kaulquappen von Rana arvalis Nils. in Teichen. Arch. Hydrobiol. Rybact. 5: 285-304.

DOOD J.M., 1950: Ciliary feeding mechanisms in anuran larvae. Nature 165 (4190): 283.

ESAKI S., 1926: Zur Frage der Ernährung von Amphibienlarven durch im Wasser gelöste Nährstoffe und andere Lösungen. Folia Anat. Jap. 4: 213-224.

FLINDT R., HEMMER H., 1967: Die Parameter für das Einsetzen der Paarungsrufe bei Bufo calamita Laur. und Bufo viridis Laur. Salamandra 3(3): 98-100.

FLINDT R., HEMMER H., 1970: Kreuzungsversuche mit Bufo calamita, Bufo viridis viridis und Bufo viridis arabicus. Salamandra 6(3/4): 94-98.

GLANDT D., 1978: Notizen zur Populationsökologie einheimischer Molche (Gattung Triturus) (Amphibia: Caudata: Salamandridae). Salamandra 14(1): 9-28.

GLANDT D., 1981: Zum Postmetamorphose-Wachstum von Triturus cristatus (Amphibia, Urodela, Salamandridae) im Freiland. Zool. Jb. Anat. 106: 76-86.

HAGSTRÖM T., 1980: Growth of newts (Triturus cristatus and Triturus vulgaris) at various ages (Amphibia: Caudata: Salamandridae). Salamandra 16(4): 248-251.

HAGSTRÖM T., 1981: Tadpoles of the common toad (Bufo bufo L.) found in brackish water. Amphibia - Reptilia 2(2): 187-188.

HASELOFF O.W., HOFFMANN H.-J., 1970: Kleines Lehrbuch der Statistik. 4. Aufl. Berlin (de Gruyter): 330 S.

HEMMER H., KADEL K., 1973: Beobachtungen zur ökologischen Adaptation bei der Ontogenese der Kreuzkröte (Bufo calamita) und der Wechselkröte (Bufo viridis). Salamandra 9(1): 7-12.

HEMMER H., BÖHME W., 1974: Nachweis natürlicher Bastardierung der Erdkröte (Bufo b. bufo) mit der Wechselkröte (Bufo v. viridis) im Rheinland. Salamandra 10(3/4): 126-130.

HEMMER H., BÖHME W., 1976: Zwischenbericht über die innerartliche Variabilität der Erdkröte (Bufo bufo L.) (Amphibia: Salientia: Bufonidae). Salamandra 12(4): 194-201.

HEUSSER H., 1958: Über die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz I. Behaviour 12: 208-232.

HEUSSER H., 1960: Über die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz II. Behaviour 16: 93-109.

HEUSSER H., 1963: Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von Bufo bufo L. Rev. Suisse Zool 70: 741-758.

HEUSSER H., 1968a: Die Lebensweise der Erdkröte Bufo bufo (L.); Laichzeit, Umstimmung, Ovulation, Verhalten. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 113: 257-289.

HEUSSER H., 1968b: Die Lebensweise der Erdkröte Bufo bufo (L.); Wanderungen und Sommerquartiere. Rev. Suisse Zool. 75: 927-982.

HEUSSER H., 1968c: Die Lebensweise der Erdkröte Bufo bufo (L.); Größenfrequenzen und Populationsdynamik. Mitt. Naturf. Ges. Schaffh. 29: 1-29.

HEUSSER H., MEISTERHANS K., 1969: Zur Populationsdynamik der Kreuzkröte Bufo calamita Laur. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 114(3): 269-277.

HONEGGER R.E., 1981: Threatened amphibians and reptiles in Europe. Handb. Reptilien u. Amphibien Europas Suppl. Wiesbaden (Akad. Verlagsges.).

HÖNIG J., 1966: Über Eizahlen von Rana temporaria. Salamandra 2(3): 70-72.

JUNGFER W., 1951: Wie findet die Erdkröte ihr Laichgewässer? Kosmos 47(3): 136-138.

KADEL K., 1975a: Freilandstudien zur Überlebensrate von Kreuzkrötenlarven (Bufo calamita Laur.). Rev. Suisse Zool 82(2): 237-244.

KADEL K., 1975b: Studien zur gegenseitigen Wachstumsbeeinflussung bei Larven von Bufo calamita, Bufo viridis und Bufo bufo im Hinblick auf ihre ökologische Bedeutung. Diss. Univ. Mainz.

KADEL K., 1977: Untersuchungen zur Eizahl und Laichgröße der Erdkröte (Bufo b. bufo). Salamandra 15(1): 36-42.

KRATOCHWILL K., 1933: Zur Morphologie und Physiologie der Nahrungsaufnahme der Froschlarven. Z. wiss. Zool. 164(421): 509-572.

LIMBAUGH B.A., VOLPE E.P., 1957: Early development of the Gulf Coast Toad, Bufo valliceps Wiegemann. Am. Mus. Nov. 1842: 1-32.

PROSSER C.L., 1973: Comparative animal physiology. Philadelphia/London/Toronto (W.B. Saunders).

ROMER A.S., 1971: Vertebrate Paleontology. Chicago/London (Univ. Chicago Press).

ROSE S.M., 1960: A feedback mechanism of growth control in tadpoles. Ecology 41: 188-199.

RÜHMEKORF E., 1958: Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Salientia II. Temperaturwahl der Larven. Z. Morph. Ökol. Tiere 47: 20-36.

SACHS L., 1969: Statistische Auswertungsmethoden. 2. Aufl. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 677 S.

SACHS L., 1974: Angewandte Statistik, Planung und Auswertung, Methoden und Modelle. 4. Aufl. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 545 S.

SAVAGE R.M., 1937: The ecology of young tadpoles with special reference to the nutrition of the early larvae of Rana temporaria temporaria Linn., Bufo bufo bufo Linn. and Bombina variegata variegata Linn. Proc. Zool. Soc. London 107(A): 249-260.

SAVAGE R.M., 1952: Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. Proc. Zool. Soc. London 122: 467-514.

SAVAGE M., 1961: The ecology and life history of the common frog. London (Pitman): 219 pp.

SCHMALHAUSEN I.I., 1968: The origin of terrestrial vertebrates. New York/London (Academic Press).

SCHWÖRBEL J., 1966: Methoden der Hydrobiologie (Süßwasserbiologie). 1. Aufl. Stuttgart (Frankh): 207 S.

TUNNER H.G., 1972: Serologische und morphologische Untersuchungen zur Frage der Artabgrenzung bei Wasserfröschen aus der Umgebung von Mainz (Rhein-Main-Gebiet). Z. Zool. Syst. Evolutionsf. 10: 127-132.

UTERMÖHL H., 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. Int. Ver. theor. angew. Limn. 9: 1-38.

VIERTEL B., 1980a: Überlebensraten und Mortalität bei Erdkrötenlarven (Bufo bufo L.) im Freiland (Amphibia: Salientia: Bufonidae). Salamandra 16(1): 19-37.

VIERTEL B., 1980b: Die Amphibien des hessischen Naturschutzgebietes Kühkopf-Knoblochsaue. Natur Museum 110(1): 19-27.

VIERTEL B., 1981: Wachstumsraten, Gewichtszustandswert und Ätilität bei Erdkrötenlarven (Bufo bufo L.) im Freiland. Salamandra 17(1/2): 20-42.

VIERTEL B., 1983: Suspension feeding of Anuran larvae. Verh. Ges. Ökol. 10: 605-609.

WASSERSUG R., 1972: The mechanism of ultraplanktonic entrapment in anuran larvae. J. Morph. 137(3): 279-288.

Adresse

Dr. Bruno Viertel
Institut für Zoologie Univ.
Saarstr. 21

D-6500 Mainz

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Geoökosysteme und ihre Erforschung

Hartmut Leser

The article describes the research frontier of the scientific disciplines geoecology/landscape ecology and explains the main problems of the geo-ecological field research. The model of the closed circuit, so-called 'Regelkreis', is used as the principle method. Thereby two types of circuit models are distinguishable: the 'Standortsregelkreis' (circuit of the geo-ecological site) and the 'geoökologischer Regelkreis' (geoecological circuit). The first one represents the eco-functional interrelations of the 'Tesserae' (geoecological sites), the second one those of the whole 'Ökotop' (ecotop). There the ecotop represents the ecosystem as a three-dimensional landscape unit. The geoecology investigates the ecotop in the topological dimension and chooses suitable compartments for this purpose. These are confronted with the compartments of the pedo-ecology, the bio-ecology and the geo-chemistry of the landscape. The mentioned scientific disciplines investigate their objects in other dimensions than the geoecology. The compartments of the pedo-ecosystems or of the bio-ecosystems differ from the geoecological compartments because of their different aggregation and dimensions. The balance of the landscape researched in the topological dimension - called 'topological landscape-ecosystem balances' (TLB) - is the central point of interest in the geoecological field research. This balance is based on geoecological site-data which can be extrapolated on an area.

Geoökologie, Landschaftsökologie, Ökotop.

1. Landschaftsforschung heute und ihre Probleme

'Landschaft' ist ein wissenschaftliches Postulat mit sehr vielen Bedeutungen in Forschung, Lehre, Praxis und Öffentlichkeit. Geo- und Biowissenschaften besitzen gegenüber einer breiteren Öffentlichkeit und diversen 'Ökologien' ein seit langem fest umrissenes Verständnis von 'Landschaft', die ganz oder teilweise Forschungsgegenstand verschiedenster geo- und biowissenschaftlicher Disziplinen ist. Wenn die genannten Fachbereiche auf einer definierten Verwendung des Begriffes 'Landschaft' ebenso beharren wie auf 'Ökologie', 'Ökosystem' oder 'Ökotop', hat das nicht nur wissenschaftstheoretische bis methodische Gründe, sondern es geschieht auch im Hinblick auf die populären Landschafts-, Ökologie- und Ökosystembegriffe (LESER 1982). Die zahlreichen verschrobenen bis falschen Vorstellungen darüber finden sich nicht nur in Massenmedien und bei Laien, sondern auch bei zahlreichen Praktikern, die in Raumordnung und Planung an der Gestaltung des Lebensraumes des Menschen beteiligt sind. Daraus resultiert eine nicht sachgerechte, und das heißt aus der Sicht der Geo- und Biowissenschaften: nicht fachgerechte Behandlung der geplant-ungeplanten 'Zufallslandschaft', die weder im infrastrukturellen Bereich noch in jenem, der ursprünglich einmal 'Natur' war, funktioniert. Daraus wiederum ergeben sich Konsequenzen für die Erlebnisfähigkeit der Landschaft durch den Menschen sowie das psychische und physische Wohlbefinden bis Überleben sowie für die Existenz von Tier- und Pflanzengesellschaften.

Geo- und Biowissenschaften untersuchen im Rahmen ihrer Ökosystemforschungen an der 'Landschaft' jenen Rest, der noch nicht überbaut und intensiv genutzt ist, der aber gleichwohl Ansprüchen durch die Gesellschaft unterliegt, wozu für den Geo- und Biowissenschaftler auch der Anspruch auf einen biologisch und physikalisch funktionsfähigen Lebensraum gehört. Die funktionalen Zusammenhänge zwischen den Teilgliedern des Lebensraumes sind, trotz großer Traditionen der ökologischen Forschung, bis heute nur in den Anfängen geklärt. Das damit verbundene wissenschaftstheoretische bis wissenschaftspolitisch-öffentlichkeitspolitische Problem soll hier nicht erörtert werden. Es ist aber zu erwähnen, weil zwischen Öffentlichkeit, Praxis und Wissenschaft ein Beziehungsgeflecht besteht und die Praxis nur dann sachgerecht entscheiden kann (wenn sie will - eine völlig andere Frage!), wenn ihr die Wissenschaft geeignete Grundlagen zur Verfügung stellt. Dies wird von den Geo- und Biowissenschaften in verschiedenem Umfang, aber noch nicht ausreichend genug getan. Ein zentrales Problem ist dabei die Parallelisierung der Betrachtungs- und Arbeitsebenen zwischen Praktiker und Wissenschaftler. Nicht jede noch so verdienstvolle feldökologische Arbeit kann vom Praktiker umgesetzt werden. Besondere Schwierigkeiten ergeben sich dabei für die Biowissenschaften, deren Betrachtungsgrößenordnungen vielfach unterhalb der Dimension praktischer Arbeit liegen. Dies ist aus Fachbereichssicht legitim. Man muß sich jedoch über den geringen Umfang der daraus resultierenden Einsatzmöglichkeiten klar sein. Erfreulicherweise gibt es in den Biowissenschaften zahlreiche gute Beispiele eines praktischen Einsatzes von Forschungsergebnissen. Dieser könnte gesteigert werden, wenn man vermehrt auf die Bedürfnisse des Praktikers Bezug nähme.

Rein vom Gegenstand her sind die Geowissenschaften bei ihren Feldforschungen 'gröber' als manche bioökologischen Bereiche, vor allem die ökophysiologischen. Das bedeutet keineswegs 'ungenauer', sondern lediglich eine gegenüber vielen bioökologischen Ansätzen verschobene Betrachtungsperspektive und damit -dimension. Die andere Betrachtungsgrößenordnung des Gegenstandes Landschaft oder seiner Teile hat aber den Vorzug, der Arbeitsdimension des Praktikers nahezuliegen oder sogar dieser kongruent zu sein. Dies erklärt die zahlreichen Anwendungen geowissenschaftlicher Forschungen in der Praxis. 'Landschaft', auch die des Praktikers, besteht jedoch nicht nur aus geowissenschaftlichen Gegenständen, sondern auch aus biotischen. Diese werden, nun wirklich relativ grob, in der Geoökologie der Geowissenschaften, vor allem der Geographie, z.T. mituntersucht. Eine bessere Einpassung bzw. Übereinstimmung wäre sowohl im Interesse der beiden Fachbereiche Geo- und Biowissenschaften, als auch im Interesse eines besseren Landschafts-, Lebensraum- und Ökologieverständnisses in der Öffentlichkeit und Praxis wünschenswert. Hier ergeben sich für Geo- und Bioökologie noch zahlreiche Forschungsfelder, die gemeinsam zu bearbeiten sind. Auf diese Diskrepanzen, aber auch auf die daraus resultierenden Möglichkeiten wird mit nachstehenden Überlegungen hingewiesen. Sie stellen den geoökologischen Ansatz der Landschaftsforschung dar, der komplementär zum bioökologischen begriffen wird.

2. Begriffsklärungen zum Ökosystemansatz und Probleme der Arbeitsziele

Die oben skizzierten Differenzen zwischen geo- und biowissenschaftlichem Ansatz haben fachtraditionelle Gründe und brauchen nicht als negativ erkannt zu werden. Für die Abstimmung der Ansätze in Geo- und Bioökologie aufeinander und die Korrelierung der Ergebnisse bzw. für das Aufeinanderzuarbeiten wäre aber eine schärfere Auslegung und Anwendung der Begriffe erforderlich, als sie bisher üblich war und ist. Beide Fachgebiete gehen vom Gegenstand Ökosystem aus und beide untersuchen Ökosysteme im Felde, wobei ganz unterschiedliche Größenordnungen zugrunde gelegt werden. Im Interesse nicht nur der interdisziplinären Abstimmung der Arbeiten und Ergebnisse aufeinander, sondern auch im Gesamtinteresse von Landschaft und Lebensraum sollte der Ökosystembegriff künftig disziplinär eindeutig - aber in gegenseitiger Übereinstimmung - verwendet werden. Die terminologische Interpretation wird an dieser Stelle jedoch nur so weit vorangetrieben, als es das Thema dieser Arbeit erfordert. Eine umfassendere Abklärung erfolgt an anderer Stelle.

2.1 Geosystem - Biosystem - Geoökosystem

Die abiotischen Geofaktoren Relief, Boden, Wasser und Klima wirken funktional im *Geosystem* zusammen. Sie können als Subsysteme (Morphosystem, Pedosystem, Hydrosystem, Klimosystem) weiter differenziert untersucht werden. Diese Subsysteme repräsentieren sich räumlich im Morphotop, Pedotop, Hydrotop, Klimotop. Die räumliche Gesamtrepräsentation des Geosystems ist der *Geotop*. Die biotischen Faktoren der Ökosysteme sind Pflanzen und Tiere. Die Phytozönose

und die Zoozönose sind die Subsysteme des *Biosystems*, das sich räumlich im *Biotop* repräsentiert. Eine integrative Betrachtung von Biosystem und Geosystem erfolgt im *Ökosystem*, das sich räumlich im *Ökotop* darstellt. Das Geoökosystem und das Bioökosystem sind 'disziplinäre' Gegenstände der Geoökologie und der Bioökologie, die jedoch - im Gegensatz zum Geosystem und Biosystem - vor dem jeweiligen Hintergrund des Nachbarfachbereiches betrachtet werden. Die Untersuchung des Geoökosystems umfaßt die biotischen Bestandteile des Ökosystems in begrenztem Umfang mit, soweit es aus disziplinärer Perspektive erforderlich ist. Damit ist jedoch kein Ersatz der bioökologischen Fachuntersuchung angestrebt. Es wird aus diesen Begriffsdarstellungen und ihren gegenseitigen Zuordnungen deutlich, daß eine engere Zusammenarbeit zwischen Geo- und Bioökologie wünschenswert wäre - auch im Hinblick auf die Anwendungen, die auch für die Bioökologie durch die Einbeziehung geoökologischer Grundlagen leichter wird.

2.2 Zielsetzungen geoökologischer Systemforschungen

Bewußt wird nicht auf die Raumproblematik bioökologischer Untersuchungen eingegangen, obwohl sich daraus interessante Aspekte insgesamt ergeben würden. Die Raumproblematik stellt innerhalb der Geoökologie einen zentralen Sachverhalt dar, der

- methodologisch,
- in bezug auf die Formulierung von Forschungsproblemen,
- methodisch und arbeitstechnisch,
- in den Ergebnissen,
- für die praktische Anwendung der Forschungen und
- für das Verhältnis zu den Nachbardisziplinen

von entscheidender Bedeutung ist. An dieser Stelle werden die methodisch-methodologischen Probleme diskutiert, weil sich daraus Überlegungen über die bioökologische Forschung anstellen lassen. Drei Sachverhalte werden in der geoökologischen Forschung untersucht: System, Raum und Gebietstypen. Mit der klassischen Naturräumlichen Gliederung (FINKE 1974) hat die moderne geoökologische Forschung nur noch in jenen Betrachtungsgrößenordnungen etwas gemein, die größere Raumkategorien umfassen.

Das *System*, das Geosystem bzw. Geoökosystem, wird auf seine Dynamik und seinen Haushalt untersucht, d.h. auf die im System ablaufenden Prozesse zwischen den Geoökofaktoren. Für die Prozesse wird eine quantitative Darstellung angestrebt, so daß Stoffumsätze das Resultat sind, die im Endeffekt in einem Bilanzmodell dargestellt werden können. Diese Problematik ist für die Größenordnung der Ökotope, die topologische Dimension, weitgehend gelöst. Sie basiert auf den geoökologischen Grundlagenforschungen der Schule von NEEF (NEEF et al. 1961; NEEF 1964), geht aber über deren übergewichtige Erfassung des 'Ausstattungstyps', der durch Kartierung aufnehmbaren Sachverhalte, weit hinaus. Eine zentrale Stellung nimmt dabei die 'Methodik der topologischen Landschaftsbilanzen' (= TLB) ein (s. Kap. 4).

Der *Raum* bedeutet bei der geoökologischen Forschung nicht nur Mitberücksichtigung der 'Fläche' schlechthin, sondern er bedeutet Funktionalität der Geoökosysteme im Raum ('Raumfunktionalität'), also in der Horizontalen und in der Vertikalen. Die Erfassung setzt einen Zusammenhang zwischen den traditionellen geowissenschaftlichen Kartierungen des Ausstattungstyps und den standörtlichen Messungen an Tesserae - mit Bestimmung der topologischen Landschaftsbilanzen - voraus (LESER 1981). Dies ist also mehr als eine Beschreibung eines Zustandes naturhaushaltlicher Verhältnisse durch statische Geoökofaktoren in der Fläche. Die Darstellung erfolgt qualitativ bis quantitativ und bedient sich als Darstellungsmittel der (meist) größtmaßstäbigen Karte.

Im Hinblick auf die Weiterverwendung der Ergebnisse in Wissenschaft und Praxis (vor allem auch in Nachbarwissenschaften) spielt die *Gebietstypisierung* eine große Rolle. Hier bestehen noch enge Berührungspunkte zur Naturräumlichen Gliederung (KLINK 1978, 1980, 1982), die jedoch aus geoökologischer Perspektive in ein anderes Verfahren, die Naturräumliche Ordnung (RICHTER 1967), weiterentwickelt wurde. Beide zeichnen sich durch eine Hierarchie von Gebietstypen aus, die überwiegend qualitativ beschrieben werden und die Aufschluß über die Raumstruktur geben, also jenes Raummuster, das sich in der Verteilung der Geoökofaktoren sichtbar in der Landschaft repräsentiert, das jedoch einen ökofunktionalen Hintergrund aufweist, der als System (s.o.) beschrieben wird. Die Gebietstypisierung erfordert bestimmte Verfahren der Auswahl und Gewichtung, die in der Geoökologie noch diskutiert werden. Verschiedene Vorschläge liegen bereits vor, ohne daß bisher ein allgemeingültiges Verfahren herausgearbeitet werden konnte.

2.3 Abriß der Anwendungsproblematik

Gerade im Hinblick auf die Bioökologie und ihre noch nicht sehr festen Kontakte zur Geoökologie muß für die Anwendung festgehalten werden: Geoökologische Forschungsergebnisse sind, wie jene der Bioökologie auch, nicht eo ipso anwendbar. Durch den Raumbezug sowie verschiedene arbeitstechnische Aspekte ist die Anwendung der Forschungsergebnisse jedoch erleichtert oder kann relativ rasch und wenig aufwendig erzielt werden. Basis dafür ist die Erfassung der geoökologischen Sachverhalte im Raum und ihre Darstellung in geoökologischen Karten großen Maßstabs und/oder in Gebietstypisierungen verschiedenen Maßstabs (zwischen groß- und kleinmaßstäbig). Weiterhin ist vorausgesetzt, daß die Untersuchungen den Arbeitsmaßstab des Raumordners, Planers und sonstigen Anwenders trifft und daß die kartographisch dargestellten Sachverhalte in einer Form vorliegen, deren Aussage auf den Gegenstand des Praktikers Bezug nimmt und/oder die geoökologischen Ergebnisse - auf die Bedürfnisse des Praktikers hin - bewertet ('typisiert') darstellt. Die großen Defizite der geoökologischen Forschung, welche bisweilen auch der Anwendung im Wege stehen oder diese erschweren, liegen eindeutig im biotischen Bereich. Hier wirken sich jetzt die Forschungsdefizite der Biologie/Bioökologie auf dem Sektor der ökologischen Valenzen und ökologischen Potenzen der Organismen negativ aus. Ebenso erschwerend ist, daß die Bioindikatorenproblematik zwar an zahllosen Beispielen ökophysiologisch untersucht wurde, aber nur in Ausnahmefällen ein Bezug zwischen Ergebnis und (Verbreitungs-) Raum vorgenommen wurde. Der Geoökologe hätte sich natürlich nicht allein Verbreitungsbilder gewünscht, sondern hätte gerne die funktionalen Beziehungen der Biota zu den geochemischen und geophysikalischen Randbedingungen der Ökosysteme bzw. 'seiner' Geosysteme/Geoökosysteme hergestellt gesehen. Dies scheint auch jene Ebene zu sein, auf der zwischen Geoökologie und Bioökologie längerfristig und intensiv eine Zusammenarbeit erforderlich und fruchtbar ist.

3. Geoökologische Regelkreise als Arbeitsinstrumente

Wenn Geoökosysteme Arbeitsgegenstand der Geoökologie sind, bietet sich die allgemeine Systemanalyse als Vorgehen bei der Untersuchung an. Nach deren Grundsätzen sind Systeme willkürlich abgrenzbar, d.h. sie können vom Forschungsinteresse bestimmt sein, das sich aus den Fachtraditionen und dem Verlauf der aktuellen Forschungsfronten der Disziplin ergibt. Geoökosysteme sollten daher, nach den o.a. Begriffsklärungen, untersucht werden auf

I. ihre abiotischen Subsysteme und deren Beziehungen untereinander,
II. ihren aktuellen Zustand hin und die Entwicklung, die zu diesem Zustand führte.

Als Randbedingungen wären mitzuberücksichtigen:

- Geoökosysteme umfassen auch in einem gewissen Umfang biotische Sachverhalte;
- Geoökosysteme sind in der für den Praktiker brauchbaren topologischen Dimension zu untersuchen;
- Geoökosysteme weisen auch anthropogene Prägungen der Geo(öko)faktoren auf, die den 'aktuellen Zustand' ausmachen und daher integraler Bestandteil des Untersuchungsgegenstandes sind;
- Geoökosysteme weisen eine komplizierte Struktur auf, weil sie dreidimensional funktionieren und verschiedene Systeme untereinander in funktionaler Verbindung stehen.

Aus den zuletzt genannten Randbedingungen ergeben sich eine Reihe methodischer bis arbeitstechnischer Probleme, die nur zu erfassen sind, wenn vor der eigentlichen Arbeit die Grundstruktur aus allgemeinen Beobachtungen, Gebietskenntnissen und bekannten ökofunktionalen Tatsachen des Geoökosystems geklärt wird. Dazu bedient man sich der graphischen Darstellung des Regelkreises, der als Arbeitsinstrument begriffen wird:

- Er gibt Aufschluß über die funktionalen Zusammenhänge und die Kompartimente des Geoökosystems;
- er weist auf die meß- und beobachtungstechnischen Probleme hin, die sich bei der Erfassung der Kompartimente und der zwischen ihnen ablaufenden Prozesse stellen;
- er läßt methodische und arbeitstechnische Lücken im System erkennen und sie meß- und/oder beobachtungstechnisch schließen;
- er schafft Klarheit über die Größenordnungen der Funktionszusammenhänge im Geoökosystem und erlaubt in der topologischen Dimension funktional wesentliche und unwesentliche Prozesse voneinander zu unterscheiden.

Im Detail stellen sich die aufgezählten Sachverhalte differenzierter dar, so daß einsichtig sein sollte, daß von den Regelkreisen keine methodischen Wunder erhofft werden können. Als Arbeitsplan einerseits und als Darstellungsmittel - als sog. 'gefüllter Regelkreis' - andererseits ist er jedoch z.Z. unabdingbar.

3.1 Regelkreisbeispiele aus der Geoökologie

Aus den zahlreichen Regelkreisdarstellungen ökologischer Sachverhalte werden an dieser Stelle einige kurz diskutiert, um daraus Konsequenzen für die weitere geoökologische Forschung zu ziehen. Wenn diese Regelkreise dem deutschen Sprachraum entstammen, hat das vor allem folgende Gründe:

- Eine Geoökologie im kontinentaleuropäischen Verständnis gibt es als Fachgebiet in anderen Sprachräumen und in Übersee nicht.
- Dort wird vielmehr bioökologisch gearbeitet oder nach Kompartimenten einzeln vorgegangen, wobei die systemanalytische Betrachtung als 'ecology' mit Ökologie im vorstehenden Sinne verwechselt wird. Von der systemanalytisch betriebenen Bioökologie des englischen Sprachraums gingen allerdings wesentliche theoretische Anregungen in die mitteleuropäischen 'Ökologien' ein. Auch die Geoökologie profitiert davon.
- Das integrale Vorgehen der Landschaftsökologie Europas im Sinne der Geoökosysteme - als Ausdruck aktueller Landschaftszustände - ist in Übersee weder als Idee noch als Methodik realisiert.

Als Beispiele werden *'geographische' Regelkreise* aufgeführt, weil diese am ehesten dem Postulat von der integralen Betrachtung landschaftlicher Funktionszusammenhänge gerecht werden. Methodisch am weitesten ausgefeilt sind die Regelkreise von FRÄNZLE (1976), FRÄNZLE et al. (1981), KLUG (1973, 1976), KLUG u. LANG (1980), MOSIMANN (1978, 1980) und ROSENKRANZ (1981). Die Fülle der Kompartimente in den meisten dieser Regelkreise täuscht etwas über die arbeitstechnische Realisierungsmöglichkeit hinweg. Nur sie allein kann Maßstab für die Verwendbarkeit des Regelkreises als Arbeitsinstrument sein, wobei neben seinen theoretischen Funktionen auch feldpraktische erwartet werden dürften. Hier liegt auch der Unterschied zwischen den zitierten Regelkreisen, die hier zwar im Detail nicht besprochen, jedoch auf ihre Konsequenzen für die praktische Arbeit untersucht werden.

Vorab wären noch Beziehungen zu jenen Untersuchungen herzustellen, die sich mit der *'Geochemie der Landschaften'* beschäftigen, die ursprünglich ein Randgebiet der russischen Landschaftsökologie und verschiedener Geowissenschaften darstellte, inzwischen aber auch außerhalb des russischen Sprachraumes rezipiert wurde (GLAZOVSKAJA 1962, 1964; PERELMAN 1961; FORTESCUE 1980). Während die 'Geochemie der Landschaften' lange Zeit im deutschen Sprachraum unbeachtet blieb, gelangen mit dem Umweltschutzgedanken und der Schadstoffproblematik einerseits und den auf diesem Sektor weit vorangetriebenen pedoökologischen Untersuchungen andererseits (ULRICH 1974, 1981, 1982) über die Pflanzennährstoffproblematik die mineralischen und organischen Stoffkreisläufe in den Geoökosystemen in den Vordergrund des Interesses. Die 'Landschaftsgeochemie' bewegt sich allerdings oft in einer Betrachtungsgrößenordnung unterhalb der topologischen Dimension, wodurch, ähnlich der Pedoökologie, eine Reihe methodischer Probleme der Ökosystemfunktionen im Raum umgangen werden können. Ganz entscheidend ist dabei natürlich die Frage, in welcher Weise die Landschaftsgeochemie bzw. Pedoökologie betrieben wird. Auch in diesen beiden Fachbereichen sind selbstverständlich größerräumige Ansätze und methodische Vorgehensweisen möglich, die dann direkten Einfluß auf die geoökologische Methodik haben können. Gerade für die Charakterisierung der Stoffflüsse im Geoökosystem gingen von beiden Fachgebieten wichtige Anregungen auf die Geoökologie aus, obwohl eben die Untersuchungen von Einzelstoffkreisläufen vorherrschten und ein direkter Einsatz von deren Methodik nur im übertragenen Sinne möglich war und ist. Allerdings stehen die Untersuchungen der Einzelstoffkreisläufe im Gegensatz zu den Zielen der Geoökologie, so daß zwangsläufig andere, eigene Wege bei der Erforschung der Geoökosysteme gesucht werden mußten und müssen.

Die Regelkreise enthalten bis auf eine Ausnahme alle eine verschieden große Zahl von Kompartimenten, die sich einer Bestimmung im Felde entziehen und die auch indirekt nur grob aus anderen Größen zu ermitteln sind. Der geochemische Ansatz, in diesem Zusammenhang auf seine Stellung zu den geoökologischen Regelkreisen geprüft, bedeutet partielle Problemlösungen im Bodenwasser- und

Nährstoff- bzw. Schadstoffbereich am Standort. Ähnlich der geoökologischen Problematik gibt es Schwierigkeiten bei der Übertragung dieser Sachverhalte in die Fläche. Die Regelkreisdarstellungen der Landschaftsgeochemie umfassen also, bezogen auf das Geoökosystem, ein Teilökosystem, das auf einer Tessera (= geoökologischer Standort) bestimmt wird, ohne daß über die Stofftransporte zwischen den Standorten, d.h. über die lateralen Stofftransporte in der topologischen Dimension Aussagen gemacht werden. Pedoökologische und geochemische Regelkreise sind grundsätzlich auf einer anderen Betrachtungsgrößenordnungsebene angelegt und können demzufolge nicht einfach in den geoökologischen Regelkreis 'eingehängt' werden. Wie bereits gesagt, lassen sich die methodischen Ansätze von Landschaftsgeochemie und Pedoökologie nicht direkt übernehmen. Das Problem der Auswahl der im jeweiligen System zu untersuchenden Kompartimente liegt bei Landschaftsgeochemie, Pedoökologie und Geoökologie auf ganz verschiedenen (Größenordnungs-)Ebenen, denn nicht alle pedoökologisch und landschaftsgeochemisch interessanten Kompartimente besitzen geoökologische Funktionalität.

3.2 Konsequenzen für die Kompartimente im geoökologischen Regelkreis

Verschiedene der oben erwähnten geoökologischen Regelkreise zeigen die Notwendigkeit der Auswahl unter den Kompartimenten. Darüber wurde bereits von MOSIMANN (1978) und LESER (1978, 1981) publiziert, so daß darauf verwiesen werden kann. Einige für die Betrachtung des Themas wesentliche Sachverhalte werden an dieser Stelle abgekürzt und zusammengefaßt hervorgehoben. Sie stellen Kriterien für die Aufnahme oder Ausscheidung von Kompartimenten in den / aus dem geoökologischen Regelkreis dar:

- Meßbarkeit:
  Nicht alle in den Regelkreisen dargestellten Kompartimente sind meßbar. Aus geoökologischer Sicht, mit dem Ziel der raumfunktionalen ökologischen Aussage, kommen daher für die Messung nur rechen- und/oder meßbare Komplexgrößen in Frage. Daraus ergibt sich eine klare Abgrenzung zu den Arbeitsgrößenordnungen der Landschaftsgeochemie und der Pedoökologie sowie der Schadstofforschung.

- Größenordnung im Geoökosystem:
  Alle Kompartimente, die unterhalb der topologischen Dimension liegen, d.h. in dieser ökofunktional keine Rolle spielen, werden im geoökologischen Regelkreis nicht mehr dargestellt und fallen demzufolge auch als Untersuchungsgegenstand weg.

- Korrelation mit dem Ausstattungstyp:
  Sie ist nicht immer gegeben, so daß ein weiteres Kriterium über Aufnahme oder Nichtaufnahme von Kompartimenten in den geoökologischen Regelkreis vorliegt. Als Komplexgrößen erster Ordnung werden solche bezeichnet, die man in Netzen messen kann und die eine Beziehung zwischen kartiertem Ausstattungstyp und den Meßwerten von den Tesserae herstellen lassen. Komplexgrößen zweiter Ordnung sind ökofunktional ebenfalls wesentlich, sie lassen sich jedoch nicht in Netzen - d.h. in der Fläche - messen und daher auch nur schwer mit dem flächenhaft dargestellten Ausstattungstyp in Verbindung bringen. Sie scheiden daher i.d.R. als Kompartimente des Geoökosystemregelkreises aus.

- Verschiedenartigkeit der Kompartimente:
  Der Verweis auf Pedoökologie und Landschaftsgeochemie zeigte, daß z.T. sehr kleine und feine Strukturen der Stoffkreisläufe in der Landschaft untersucht werden. Sie weichen in Funktion, Größenordnung und Merkmalen stark von den geoökologischen Komplexgrößen ab. Um diese Verschiedenartigkeiten methodisch aufzuheben, ohne auf ökofunktional wesentliche Sachverhalte zu verzichten, werden Kompartimente zu 'black boxes' erklärt. An ihnen interessieren nur Eingangs- und Ausgangsgrößen, nicht jedoch die innere Funktion.

- Funktionsbeziehung:
  Entscheidend für die Aufnahme von Kompartimenten in den geoökologischen Regelkreis sind die Funktionsbeziehungen. Bestehen diese wegen der Größenordnung, der Merkmale und/oder der Eigenschaften eines Kompartiments nicht - jedenfalls nicht in der topologischen Dimension - bleibt das Kompartiment aus dem Regelkreis und somit aus dem Arbeitsprogramm ausgeschlossen.

- Systematik im Geoökosystem:
  Kompartimente, die im geoökologischen Regelkreis unregelmäßig auftreten und daher schwer oder nicht direkt zu erfassen sind, werden bestimmt über die Messungen der Randbedingungen sowie ihrer sämtlichen In- und Outputs. Sie werden damit für die ökofunktionale Raumkennzeichnung doch noch nutzbar. Besteht die Möglichkeit ihrer Erfassung über die Randbedingungen nicht, werden solche Kompartimente eliminiert. Sie erscheinen daher nicht in allen geoökologischen Regelkreisen, sondern nur in jenem, wo sie indirekt bestimmt werden können.

3.3 Methodische Lücken im geoökologischen Regelkreis

Aus den Betrachtungen in Kapitel 3.1 und 3.2 werden verschiedene methodische Schwierigkeiten deutlich, die offensichtlich Forschungslücken darstellen. Sie scheinen, jedenfalls für die abiotischen Kompartimente in den Geoökosystemen, in nächster Zeit schließbar. Dazu gehören:

- Mechanismen der Stoffverbreitung in der topologischen Dimension, vor allem laterale Stofftransporte durch Luft und Wasser in Atmo-, Hydro- und Pedosphäre.
- Reichweite der eben genannten Stoffverbreitungen und ihre ökofunktionalen Wirkungen in Nachbarökosystemen.
- Stoffwirkungen als komplexe Wirkungen auf Luft, Boden, Wasser und Biota in den Ökosystemen.

Vor allem an den ersten beiden Sachverhalten wird gearbeitet, zumal hier wichtige Anregungen aus der Bodenphysik, Bodenchemie und Landschaftsgeochemie kommen. Eine sehr breite Forschungslücke besteht nach wie vor im biotischen Bereich der Geoökosysteme, wobei sich die Geoökologie auf das Argument zurückziehen könnte, daß hier Aufgaben für die Bioökologie und ihre Heimatfachgebiete Botanik und Zoologie anstehen. Ausgangspunkt könnten dort die an sich höchst wertvollen ökophysiologischen Forschungen an Tieren und Pflanzen sein, die aber für die Geoökologie erst nutzbar werden, wenn man verstärkt die Größenordnung des Arbeitsgegenstandes und die Wechselwirkungen zur Umwelt in der topologischen Dimension in die bioökologischen Forschungen einbezieht. Dazu gehört vor allem die vielzitierte Bioindikatorenproblematik. Sie läßt aus geoökologischer Sicht im jetzigen Stadium der Aufarbeitung überwiegend den Raumbezug, d.h. die Verbindungen zu den abiotischen Bestandteilen der Geoökosysteme, vermissen. Zwar werden immer wieder Beziehungen zu den einzelnen Geoökofaktoren oder deren Teilgrößen (Niederschlag, Temperatur, pH-Wert, Einzelnährstoffgehalte, Bodenfeuchtewerte etc.) hergestellt, nicht jedoch zu den Komplexgrößen und deren räumlichen Repräsentanten im Ausstattungstyp. Anders ausgedrückt: Solange zwischen z.B. Bodenform, Bodenfeuchteregimetyp, Nährstoffhaushalt im Boden und einer Tier- oder Pflanzenart bzw. deren Gesellschaft kein enger Zusammenhang hinsichtlich der Raumfunktionalität herausgearbeitet wird, solange kann sich der Geoökologe nicht mit den bereitsgestellten bioökologischen Fakten zufrieden geben. Die Bioindikatorenproblematik ist aus seiner Sicht zu wenig auf den Raum und zu wenig auf den abiotischen Geofaktorenkomplex bezogen, sondern zu sehr auf den Einzelstoff, das Einzelökosystemmerkmal und den Einzelstandort. Liegen diese Angaben vermehrt vor, lassen sich im geoökologischen Regelkreis verschiedene methodische Lücken schließen und die Schwächen der geoökologischen Raumgliederungen, die im biotischen Bereich bestehen, abbauen. Eine methodische Brücke wird vor allem im Humus und in der Bodenfauna gesehen. Bereits FINKE (1972) stellte die Bedeutung des Humus als denkbares ökologisches Hauptmerkmal heraus. Humus und Bodenfauna erweisen sich als Kompartimente, die flächenhaft erfaßt und dargestellt werden können und die zu überwiegenden Teilen auch flächenhaft zu physikalischen und chemischen Randbedingungen in Beziehung gesetzt werden können. Beide lassen sich übrigens auch auf geoökologische Komplexgrößen beziehen. Damit sind sie nicht nur für die standörtlichen Kennzeichnungen wichtig, d.h. im Standortsregelkreis, sondern auch für die Dynamik der Ökosysteme in den Ökotopen, d.h. im geoökologischen Regelkreis.

4. Die Methodik der topologischen Landschaftsbilanzen in der Geoökologie

Unabhängig von den eben angedeuteten künftigen Entwicklungsmöglichkeiten in Geo- und Bioökologie stehen eine Reihe ausschließlich geoökologischer Probleme an, die sich gerade auf dem Wege zu einer brauchbaren Lösung befinden. Gegenüber den überwiegend auf den Ausstattungstyp und wenig auf Geoökodynamik gerichteten klassischen geoökologischen Arbeiten der Schule von NEEF (z.B. NEEF et al. 1961 oder HAASE 1961, 1964, 1967) stellen die heutigen geoökologischen Arbeiten vermehrt auf quantitative und dynamische Raumkennzeichnungen in der Fläche ab (MOSIMANN 1980). Durch Arbeitsmaßstab und Ergebniswertigkeit wird deutlich, daß man sich vom ursprünglichen Ausgangspunkt der Landschaftsökologie, der klassischen Naturräumlichen Gliederung und ihren Varianten (neuere theoretische Darstellungen vor allem bei KLINK 1978, 1980, 1982) weit entfernt hat.

Die *topologischen Landschaftsbilanzen (TLB)* stellen heute die zentrale Methodik der geoökologischen Feldforschung dar. Sie erfolgen

- großmaßstäblich,
- auf größeren Flächen und
- quantitativ.

Es handelt sich bei ihnen um Stoffumsatzbestimmungen und Bilanzierungen der Umsätze durch Umsatzmessung in allen drei Aggregatzuständen und dreidimensional. Ihre Basis sind Standortsbilanzen, die mit dem (bisherigen) geoökologischen Regelkreis ('Standortsregelkreis') realisiert und mit den Komplexgrößen sowie dem Ausstattungstyp auf die Fläche übertragen werden. Die Standortsbilanzen stellen also eine komplexe Erfassung geographisch und planerisch relevanter Größen dar und gehen weit über den klassischen bioökologischen Standortsbegriff hinaus. Deswegen wird auch für diese auf die umfassendere topologische Dimension bezogene Arbeit der Begriff 'Standortsbilanz' durch 'TLB' ersetzt. Die Standortsbilanz wird auf Grund des geoökologischen Regelkreises aufgestellt, der jedoch nur einen Teilsachverhalt - wenn auch den wichtigsten, wegen der exakten Messungen - der TLB umfaßt. Die Standortsdaten liegen noch am ehesten auf einer Dimensionsebene (oder dieser nahe), auf der an den bioökologischen, pedoökologischen und landschaftsgeochemischen Standorten ökologische Daten aus anderer Perspektive (und vor allem räumlich enger) gewonnen werden. Im Gegensatz zu diesen ist der zugrunde gelegte geoökologische Regelkreis in seiner Struktur bereits auf die flächenhafte Aussage abgestellt, wie sich in der Diskussion der Kompartimentsproblematik (Kap. 3.1 und 3.2) zeigte. Die sogenannten 'Standortsdaten' der Geoökologie haben, nicht aus fachegoistischen, sondern aus methodologisch-methodischen Gründen damit einen völlig anderen Charakter als die bioökologischen, pedoökologischen und landschaftsgeochemischen Standortsdaten. Die *geoökologischen Standortsdaten* zeichnen sich durch die Extrapolationsmöglichkeit in die Fläche aus. Es handelt sich um Daten,

- die Komplexgrößen kennzeichnen und darstellen, welche mit zahlreichen anderen Kompartimenten des Geoökosystems in funktionaler Beziehung stehen,
- die sowohl die Standortsbilanz ausdrücken,
- als auch flächenhaft, durch ihre Messungen in Netzen mit Beziehungen zu den 'statischen' Merkmalen des Ausstattungstyps, den Haushalt des Geoökosystems charakterisieren.

Für den Regelkreisgedanken ergibt sich daraus die folgende Konsequenz: Einmal muß zu Recht die Datengewinnung an der Tessera i.w.S. standörtlich, aber unter den inzwischen hier mehrfach betonten Prämissen im Hinblick auf die raumfunktionale Aussage erfolgen. Insofern ist die Bezeichnung "Standortregelkreis im Geoökosystem" (MOSIMANN 1978, 1980) gerechtfertigt. Der geoökologische Regelkreis wäre demzufolge die Ausweitung des Standortsregelkreises auf die Gesamtfläche des zu beschreibenden Geoökotops. Er stellt dessen Geoökosystem dar und beschreibt auch die innerhalb des Geoökosystems stattfindenden lateralen Stofftransporte. Der geoökologische Regelkreis ist damit 'größer', d.h. räumlich umfassender und somit auch funktional etwas komplizierter als der Standortsregelkreis, auch wenn er in der Grundstruktur diesem gleicht. Sein Inhalt wird mit der TLB charakterisiert, die demnach flächenhaft den Landschaftshaushalt eines Geoökotops zu einem gegebenen Zeitpunkt, meist einem (Meß-)Zeitraum, darstellt.

Wird unter diesen Aspekten noch einmal auf die in Kapitel 3.1 diskutierten Regelkreise zurückgekommen, wäre folgende Feststellung zu treffen: Bis auf den 'Standortsregelkreis', der eindeutig seine Qualität und seine räumliche Reichweite definiert, handelt es sich um Zwitter von Standorts- und geoökologischen Regelkreisen. Aus dieser nicht genau festgelegten Größenordnungsproblematik heraus wird auch verständlich, weshalb die verschiedenen Regelkreise zahlreiche Kompartimente umfassen, deren Aussagewert nicht dimensionsbezogen ist. Die Kompartimente wurden nicht im Hinblick darauf gewichtet, ob der Regelkreis nur die Verhältnisse an der Tessera oder die im gesamten Geoökotop repräsentieren soll. Durch die Notwendigkeit, standörtlich Daten auf die Fläche zu extrapolieren, ist ein bedeutsamer methodisch-arbeitstechnischer Filter gegeben, der bei der Weiterarbeit mit den zitierten Regelkreisen noch anzulegen wäre. Im übrigen sollte durch begriffliche Sauberkeit eine entsprechende Sonderung mit den arbeitstechnischen Konsequenzen möglich sein. Dazu gehört in der Geoökologie auch eine eindeutige Verwendung der Begriffe Geosystem, Biosystem, Ökosystem, wie sie eingangs (Kap. 2.1) diskutiert wurde. Diese Diskussion stellt sich angesichts der vorgeführten methodischen Probleme der Erforschung von Geoökosystemen nicht nur als schlichte Ordnung der Begriffe dar, sondern als notwendige Voraussetzung für eine saubere und konsequente geoökologische Feldforschung und eine anschließende Modellierung der Ergebnisse im Hinblick auf weiterführende Forschungen innerhalb der Ökologie insgesamt.

5. Anwendungsprobleme und -perspektiven

Was ist mit den TLB sowie den flächenhaften Ausweisungen der Geoökotope erreicht? Generell wurden geoökologische Gebietsbeschreibungen geliefert, die eine regionalisierte Darstellung des Naturraumpotentials (NRP) repräsentieren. Das NRP wird bekanntlich analytisch und synthetisch dargestellt. Die analytische Darstellung erfolgt auf Grundlage der Geo(öko)faktorenkartierungen, die mittels der geo- und biowissenschaftlichen Einzelkartierungstechniken erarbeitet werden. Es handelt sich um jenen Teilsachverhalt, der für die Ausweisung der Ökotope und die Übertragung der Ökosystemfunktionskennzeichnungen auf die Fläche erforderlich und unabdingbar ist. Das NRP ist aber auch synthetisch dargestellt, in Form der Ökotopkartendarstellungen einschließlich der Inhaltsausweisungen der Kartiereinheiten. Die Synthese umfaßt jedoch auch die TLB der Ökosysteme, die letztlich eine regionalisierte Darstellung der Stoffverteilung und der Stoffumsätze ist.

Hauptproblem der praktischen Anwendung stellt die relative Kleinräumigkeit der Untersuchungen dar. Hier zeigen sich bereits weitere Forschungsfronten, auf die kurz in Kap. 6 hingewiesen wird. In Anbetracht der noch offenen Probleme, vor allem bezüglich der biotischen Kompartimente im Geoökosystem, läßt sich z.Z. nur von einer begrenzten Anwendung geoökologischer Forschungsergebnisse außerhalb der Wissenschaft sprechen. Konsequenterweise ist aber der Hinweis erforderlich, daß zumindest der Kleinräumigkeit der durchaus gültigen Untersuchungsergebnisse durch gesteigerte Forschungskapazitäten abgeholfen werden kann.

Ein anderes Problem ist sicherlich, die Übertragbarkeit topologischer Daten von Ökosystem zu Ökosystem noch zu steigern. Dies ist eine Frage der Gewichtung der weiteren geoökologischen Forschung. Allerdings darf nicht verkannt werden, daß Ökosysteme sich zwar typisieren lassen und als Ökotope auch in Vielzahl vorkommen, aber daß irgendwo eben wegen der Charakteristika der Ökotope die Übertragbarkeit der Daten nicht so weit getrieben werden kann und darf, daß die standörtlichen Verhältnisse nur noch unsauber gekennzeichnet sind. Man wird auch nach Vorliegen verbesserter Datenübertragungs- sowie rationeller Meß- und Aufnahmeverfahren um einen umfangreichen Grundbestand originaler, d.h. vor Ort zu messender, beobachtender und kartierender Daten nicht herumkommen können. Anderenfalls würde man sämtliche bisher erzielten Ergebnisse von der 'Komplexität des Ökosystemverhaltens im Raum' wieder aufgeben.

Beim jetzigen und hier dargelegten Ergebnisstand der Erforschung von Geoökosystemen lassen sich immerhin - sowohl für Wissenschaft als auch für Praxis - einige konkrete Vorteile erkennen:

I. Wissenschaft
- Die Verfahren der Naturräumlichen Gliederung und der Naturräumlichen Ordnung werden auf eine qualitativ besser begründete Basis gestellt, wenn die TLB zur Inhaltskennzeichnung naturräumlicher Einheiten verwandt werden.
- Die Ökosystemtheorie der Geoökologie und Bioökologie wird fundierter durch die konsequente Herausarbeitung des Raumbezugs der Ökosystemfunktionalität, wobei die Bioökologie hier zwangsläufig größere Defizite als die Geoökologie aufweist, welche eo ipso von diesem Ansatz ausgeht. Einige Teilbereiche der Bioökologie, vor allem die Bioindikatorenforschung, sollten sich vermehrt des räumlich-ökofunktionalen Ansatzes bedienen.
- Die Landschaftstheorie der Geographie bekommt durch die naturwissenschaftlich abgesicherte Begründung ihrer physiogeographischen Anteile eine zusätzliche Fundierung, von der aus besonders in Richtung verschiedener Raumgliederungsverfahren für praktische Zwecke weitergearbeitet werden sollte.

II. Praxis
- Das planerisch-raumordnerisch wichtige Naturraumpotential wird qualitativ, quantitativ und raumfunktional regionalisiert dargestellt. Eine Einführung in
  - Gebietsbewertungen ('Landschaftsbewertungen') und
  - Territorialstrukturplanungen

  ist ohne wesentliche Umarbeitungen der Grundlagensachverhalte möglich.
- Die landesplanerisch-raumordnerischen Leitbilder hätten eine Korrektur zu erfahren, nachdem die Dynamik und die Nutzungslabilität der meisten Geoökosysteme quantitativ und qualitativ genau dargestellt werden können.

Weitere Anwendungsperspektiven sind denkbar. Es wurden nur jene aufgeführt, bei denen in Wissenschaft und Praxis offensichtlich ein sachliches Defizit besteht, das überwiegend auf der Tatsache beruht, daß Unkenntnis über die Forschungen, Ergebnisse und Anwendungsmöglichkeiten von Geoökosystemuntersuchungen besteht.

6. Tendenzen in der Geoökosystemforschung

Es wird davon abgesehen, alle denkbaren Tendenzen aufzuzeigen, sondern es werden nur jene aufgeführt, die real sind, weil an ihnen bereits gearbeitet wird bzw. die Arbeit an ihnen unmittelbar bevorsteht. Dadurch ergibt sich auch für den Biowissenschaftler eine Orientierungshilfe, mittels derer er die oben angegebenen bioökologischen Forschungslücken aus geoökologischer Sicht besser einordnen kann, im gegenseitigen Interesse beider Fachbereiche der Ökologie.

Die zentrale Frage der Stoffverbreitung wurde mehrfach angeschnitten. Nach wie vor sind die Mechanismen der Stoffverbreitung in der topologischen Dimension nur unvollständig geklärt, besonders die lateralen Stofftransporte. Pedoökologie und Landschaftsgeochemie, bei denen Stofftransporte zentrale Forschungssachverhalte sind, haben wegen der anderen Arbeitsgrößenordnung nur eher orientierenden Wert.

Die Methoden der Extrapolation von Daten aus Repräsentativgebieten auf die Fläche sind generell vorhanden, bedürften aber noch einer Ergänzung durch rationelle Übertragungsmethoden mit Hilfe von Indikatoren. Dabei ist nicht nur an chemische und physikalische Kenngrößen gedacht, sondern auch an den Einsatz von raumfunktional aussagekräftigen Bioindikatoren. Wegen der ökophysiologischen Grundlegung solcher Forschungen kann die Lösung des Bioindikatorenproblems im wesentlichen nur aus dem Fachgebiet Bioökologie selbst heraus kommen. Die Geoökologie kann lediglich Hilfestellung geben oder Teilbereiche davon selbst aufarbeiten.

Die Modellierung der Geoökosysteme ist graphisch und quantitativ gelungen. Der nächste Schritt ist das rechenbare Funktionsmodell in der topologischen Dimension, um zu Ökosystemsimulationen zu gelangen. Für sie sind von der Meßtechnik und damit der Datengewinnung her die wesentlichen Grundlagen geschaffen. Auch in diesem Fall haben die Modellierungen der Pedoökosysteme eher eine orientierende bis abgrenzende Funktion als daß sie direkt auf in der topologischen Dimension gültige Lösungsansätze hinwiesen.

Die Reaktionen gestörter Ökosysteme in der topologischen Dimension sind nur ansatzweise erforscht. Dieses Problem ist nicht nur wegen der Anwendung geoökologischer Forschungsergebnisse in der Praxis wichtig, sondern wegen der Stoffumsätze im Ökosystem überhaupt. Da die Geoökosysteme in ihrer 'geographischen Realität' untersucht werden und diese keine natürlichen Verhältnisse mehr repräsentiert, ist das Stoffumsatzproblem im Ökosystem heute mehr oder weniger zu großen Teilen schon ein Schadstoffumsatzproblem. Hier wären neue Maßstäbe für die Ökosystemreaktionen zu finden, auch und gerade mit Hilfe von Bioindikatoren.

Abschließend soll noch die materielle Perspektive der aktuellen und künftigen Ökosystemforschungen angedeutet werden. Gerade die Erforschung der Geoökosysteme setzt relativ langdauernde sowie materialaufwendige Messungen, Beobachtungen und Kartierungen voraus, die durch zahllose Reihenuntersuchungen von Wasser-, Boden- und Humusproben im Labor ergänzt werden. Für alle angeschnittenen Probleme und die oben skizzierten Forschungstendenzen ist daher nicht mit schnellen Lösungen zu rechnen, so wünschenswert diese aus der Sicht des Umwelt- und Lebensraumschutzes auch wären. Das darf aber nicht dazu verführen, die im Felde durchzuführenden geo- und bioökologischen Untersuchungen als überflüssig zu erklären, weil sie zu aufwendig und zu langwierig sind. Die Forderung nach Datenübertragung und Modellierung ist immer so zu verstehen, daß in jedem Fall von der Felddatenbasis ausgegangen wird, um die Geoökosysteme der Wirklichkeit angenähert zu beschreiben, darzustellen und ggf. zu simulieren. Geoökologische Messungen sind unabdingbar. Wird darauf verzichtet, berauben sich der Wissenschaftler und der Praktiker selbst des Realitätsbezuges ihrer Arbeiten. Dem Raumordner, Landesplaner und Politiker - als 'Anwender' geoökologischer Forschungen i.w.S. - würde damit nur ein Zerrbild der Wirklichkeit geliefert, auf Grund dessen getroffene Entscheidungen falsch sein müssen.

Meinen Mitarbeitern in der Forschungsgruppe Physiogeographie und Geoökologie am Geographischen Institut der Universität Basel sei herzlich für zahlreiche Diskussionen der Problematik gedankt, besonders aber meinem Schüler Dr. Thomas Mosimann für Anregungen bei der kritischen Durchsicht des Mansukriptes.

Literatur

FINKE L., 1972: Die Bedeutung des Faktors "Humusform" für die landschaftsökologische Kartierung. Biogeographica 1: 183-192.

FINKE L., 1974: Zum Problem einer planungsorientierten ökologischen Raumgliederung. Natur Landschaft 49: 291-293.

FORTESCUE J.A.C., 1980: Environmental geochemistry. A holistic approach. Ecol. Stud. 35: 347 pp.

FRÄNZLE O., 1976: Ein morphodynamisches Grundmodell der Savannen- und Regenwaldgebiete. Z. Geom., Suppl. 24: 177-184.

FRÄNZLE O. et al., 1981: Erfassung von Ökosystemparametern zur Vorhersage der Verteilung von neuen Chemikalien in der Umwelt. Umweltforschungsplan (BM Inn.). Kiel: 345 S.

GLAZOVSKAJA M.A., 1962: Die Geochemie der Landschaften, ihre Aufgabe und Untersuchungsmethoden. Geogr. Ber. 23: 201-208.

GLAZOVSKAJA M.A., 1964: (Die geochemischen Grundlagen für die Typologie und die Methodik der Erforschung natürlicher Landschaften). Moskau (Staatsverlag): 230 S. russ.

HAASE G., 1961: Hanggestaltung und ökologische Differenzierung nach dem Catena-Prinzip. Pet. Geogr. Mitt. 105: 1-8.

HAASE G., 1964: Landschaftsökologische Detailuntersuchungen und naturräumliche Gliederung. Pet. Geogr. Mitt. 108: 8-30.

HAASE G., 1967: Zur Methodik großmaßstabiger landschaftsökologischer und naturräumlicher Erkundung. Wiss. Abh. Geogr. Ges. DDR 5: 35-128.

KLINK H.-J., 1978: Ökologische Raumgliederung aus geographischer Sicht. In: (Ed. OLSCHOWY G.): Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland. Hamburg/Berlin (Parey): 55-68.

KLINK H.-J., 1980: Geoökologie. Versuch einer konzeptionellen und methodologischen Standortbestimmung. Geogr. Schule 8: 3-11.

KLINK H.-J., 1982: Physisch-geographische und geoökologische Landesforschung. Stand und Weiterentwicklung als Aufgabe der Landeskunde. Ber. dt. Landesk. 56: 87-112.

KLUG H., 1973: Die Landschaft als Geosystem. Grundzüge eines quantitativ-geographischen Forschungsprojektes im Küstenraum der östlichen Kieler Außenförde. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 43: 29-43.

KLUG H., 1976: Bericht über die wissenschaftlichen Ergebnisse des Forschungsprojektes "Probsteier Küstenlandschaft". Regensburg: 80 S. Als Mskr. veröff.

KLUG H., LANG R., 1980: Physisch-geographische Forschungsprojekte im Regensburger Raum. Acta Alb. Ratisb. 39: 81-115.

LESER H., 1978: Quantifizierungsprobleme der Landschaft und der landschaftlichen Ökosysteme. Landschaft Stadt 10: 107-114.

LESER H., 1981: Methodische Probleme beim räumlichen Ansatz der Ökosystemforschung. Angew. Bot. 55: 309-320.

LESER H., 1982: Der ökologische Natur- und Landschaftsbegriff. Überlegungen zu seiner Bedeutung für Nutzung, Planung und Entwicklung des Lebensraumes. In: (Ed. ZIMMERMANN J.): Das Naturbild des Menschen. München (Fink): 74-117.

MOSIMANN T., 1978: Der Standort im landschaftlichen Ökosystem. Catena 5: 351-364.

MOSIMANN T., 1980: Boden, Wasser und Mikroklima in den Geoökosystemen der Löß-Sand-Mergel-Hochfläche des Brunderholzgebietes (Raum Basel). Physiogeographica 3: 267 S. u. Karten.

NEEF E., SCHMIDT G., LAUCKNER M., 1961: Landschaftsökologische Untersuchungen an verschiedenen Physiotopen in Nordwestsachsen. Abh. Sächs. Akad. Wiss. Leipzig, Math.-Nat. Kl. 47: 112 S.

NEEF E., 1964: Geographische Maßstabsbetrachtungen zur Wasserhaushaltsgleichung. Abh. Sächs. Akad. Wiss. Leipzig, Math.-Nat. Kl. 48: 19 S.

PERELMAN A.I., 1961: (Geochemie der Landschaften). Moskau (Staatsverlag): 496 S. russ.

RICHTER H., 1967: Naturräumliche Ordnung. Wiss. Abh. Geogr. Ges. DDR 5: 129-160.

ROSENKRANZ G., 1981: Untersuchungen über den Jahresgang der Bodenfeuchte und ihre geoökologische Bedeutung im Küstenraum der östlichen Kieler Außenförde. Regensburger Geogr. Schr. 17: 145 S.

ULRICH B., 1974: Modellierung von Ökosystemen. Mitt. Dt. Bodenkundl. Ges. 19: 103-113.

ULRICH B., 1981: Theoretische Betrachtung des Ionenkreislaufs in Waldökosystemen. Z. Pflanzenern. Bodenk. 144: 647-659.

ULRICH B., 1982: Stoffumsatz im Ökosystem - theoretische Grundlagen und praktische Schlußfolgerungen. Mitt. Österr. Bodenkundl. Ges. 24: 13-28.

Adresse

Prof. Dr. Hartmut Leser
Forschungsgruppe Physiogeographie u. Geoökologie
Geographisches Institut Univ.

Klingelbergstr. 16
CH-4056 Basel

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Dunaliella – Lebenskünstler der Salzseen

Klaus Wegmann

The phytoflagellate *Dunaliella* shows the widest range of salinity tolerance among all known organisms. Under salinity or osmotic stress the *Dunaliella* cell synthesizes glycerol, which acts simultaneously as an osmoticum and as a compatible solute providing a favourable medium for the enzymes. The salt concentration within the cell is low even under high salinity growth conditions, as could be demonstrated by energydispersive X-ray microanalysis and LAMMA spectroscopy. ^{13}C-NMR spectroscopy suggested that the glycerol in the cell is tightly bound by hydrogen bonds. At temperatures above 45 °C, when the glycerol is lost into the medium, the cell synthesizes sucrose, thus preventing heat denaturation of the proteins. The biochemical features of the *Dunaliella* cell can fully explain its outstanding adaptability to harsh environmental conditions.

Algen, Dunaliella, Röntgenmikroanalyse, Salzseen.

1. Einführung

Spezies der einzelligen, begeißelten Grünalge *Dunaliella* wachsen an Standorten äußerst unterschiedlicher, teilweise stark wechselnder Salzkonzentration: in Salinen, an den Küsten Nordamerikas und Australiens, in Brackwasser-Gebieten, selbst in Salzseen wie dem Toten Meer, das bekanntlich seinen Namen dem Umstand verdankt, daß dort lange Zeit nichts Lebendiges gefunden wurde (LORTET 1891). VOLCANI (1944) hat dort neben den halophilen Bakterien und Cyanobacterien auch *Dunaliella viridis* Teod. entdeckt. Die *Dunaliella*-Arten unterscheiden sich zwar hinsichtlich der optimalen Salzkonzentration, besitzen aber gleichzeitig einen ungewöhnlich breiten Toleranzbereich, der von sehr niedrigen Salzkonzentrationen bis hin zu einer gesättigten Salzlösung reicht. Diese Fähigkeit teilt *Dunaliella* nur noch mit der Gattung *Asteromonas*.

2. Untersuchungsergebnisse

Abb. 1 zeigt die Vermehrungsrate von *Dunaliella tertiolecta*, dem Versuchsobjekt unserer mehr als 15jährigen Forschungsarbeiten, in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration. Die photosynthetische O_2- Entwicklung zeigt ein Optimum bei 2.0 M NaCl, die $^{14}CO_2$-Einbaurate bei 2.7 M NaCl (FRANK, WEGMANN 1974).

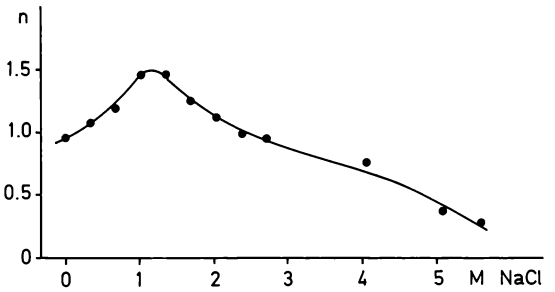


Abb. 1: Vermehrung von *Dunaliella tertiolecta* im Dauerlicht (8000 Lux) in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration.
n = Zahl der Zellteilungen pro 24 h Dauerlicht.

Tab. 1: Osmoregulation bei Algen durch organische Verbindungen

Organismus	Osmoregulans	Literatur
Cyanobacteria		
Gloeocapsa sp.	Saccharose, Trehalose	MACKAY et al. unveröff. zit. nach BOROWITZKA 1981
Synechococcus sp.	2-O-α-D-Glucopyranosyl-glycerin	BOROWITZKA et al. 1980
Anabaena cylindrica	Saccharose	MACKAY et al. unveröff. zit. nach BOROWITZKA 1981
Aphanothece halophytica	Aminosäuren (u. KCl)	TINDALL et al. 1977
Aphanothece halophytica	Betain u. Glutamat	MACKAY et al. unveröff. zit. nach BOROWITZKA 1981
Plectonema tomasinianum	Betain, Trehalose, Glucose (u. Aminos.)	MACKAY et al. unveröff. zit. nach BOROWITZKA 1981
Lichina pygmaea (*Cyanobact.*-Flechte)	Mannosidomannit	FEIGE 1972
Rhodophyceae		
Iridophycus flaccidum	Floridosid	KAUSS 1968
Griffithsia monilis	Digeneasid	BISSON, KIRST 1979
Porphyridium purpureum	Prolin u.a. Aminos.	GILLES, PEQUEUX 1977
Porphyra perforata	Floridosid u. Isofloridosid	KAUSS 1968
Porphyra purpurea	Floridosid u. Isofloridosid	REED et al. 1980
Porphyra umbilicalis	Floridosid	WIENCKE, LÄUCHLI 1981
Chrysophyceae		
Posterioochromonas malhamensis	Isofloridosid	KAUSS 1967
Posterioochromonas danica	Isofloridosid	KAUSS 1968; KREUZER, KAUSS 1980
Monochrysis lutheri	Cyclohexantetrol	CRAIGIE 1969
Phaeophyceae		
Ascophyllum nodosum	Mannit	MUNDA 1967
Fucus ceranoides	Mannit	MUNDA 1964
Fucus serratus	Mannit	MUNDA, KREMER 1977
Fucus vesiculosus	Mannit	MUNDA, KREMER 1977
Fucus vesiculosus	Prolin u.a. Aminos.	PERLYUK et al. 1974
Prasinophyceae		
Asteromonas gracilis	Glycerin	BEN-AMOTZ, AVRON 1980
Platymonas subcordiformis	Mannit	KIRST 1975
Platymonas suecica	Mannit	HELLEBUST 1976b
Pyramimonas sp.	Mannit	HELLEBUST 1976a
Bacillariophyceae		
Cyclotella cryptica	Prolin u. Glutamat	LIU, HELLEBUST 1976
Cyclotella meneghiniana	Prolin	SCHOBERT 1974
Navicula sp.	Prolin	BOROWITZKA 1981
Phaeodactylum tricornutum	Prolin	BESNIER et al. 1969
Chlorophyceae		
Dunaliella parva	Glycerin	BEN-AMOTZ, AVRON 1973a
Dunaliella tertiolecta	Glycerin	CRAIGIE, McLACHLAN 1964
Dunaliella viridis	Glycerin	BOROWITZKA, BROWN 1974
Chlorella emersonii	Prolin u. Saccharose	GREENWAY, SETTER 1979
Chlorella salina	Prolin	KIRST 1976
Stichococcus bacillaris	Sorbit u. Prolin	BROWN, HELLEBUST 1978

Die *Dunaliella*-Zelle ist nackt; sie besitzt keine Zellulose- oder Hemizellulosezellwand, sondern ist von einer Zellmembran umgeben. Bei Erhöhung der Salzkonzentration schrumpft die Zelle erwartungsgemäß und stellt im Verlauf einer Stunde ihr ursprüngliches Volumen wieder her. Die Zelle muß demnach über einen physiologischen und biochemischen Mechanismus verfügen, der die rasche Anpassung an wechselnde Salinität und das Überleben in Salzlösungen sehr hoher Konzentration gewährleistet.

Neben der Akkumulation von K^+ oder Na^+ durch aktive, energieverbrauchende Transportvorgänge besitzen Zellen häufig die Fähigkeit des osmotischen Ausgleichs durch die Synthese organischer Verbindungen (Tab. 1). Nach der Entdeckung der Glycerinsynthese bei *Dunaliella* durch CRAIGIE u. McLACHLAN (1964) war die Glycerinsynthese und ihre Regulation Gegenstand unserer langjährigen Forschungsarbeiten.

Die Glycerinsynthese wird nicht durch die Salzkonzentration im Medium, sondern durch den osmotischen Druck des Mediums geregelt (WEGMANN 1971). Glycerin ist eine osmotisch wirksame Substanz; zugleich ist es aber auch ein "compatible solute" (BROWN, SIMPSON 1972), das Enzyme gegen Denaturierung zu schützen vermag (vgl. z.B. BRADBURY, JAKOBY 1972) und die Zelle vor dem Austrocknen bewahrt (NIEMAX 1971). Unter normalen physiologischen Bedingungen verbleibt der weitaus größte Teil des Glycerins in der Zelle. Lediglich bei Temperaturerhöhung auf über 45 °C oder bei plötzlicher osmotischer Verdünnung geht das Glycerin ins Medium verloren.

Im Gegensatz zu den obligat halophilen Bakterien, deren Enzyme eine hohe Salzkonzentration zur Erhaltung ihrer Struktur und Aktivität benötigen, hat sich bei *Dunaliella* kein Hinweis auf halophile, osmophile oder wenigstens halotolerante Enzyme gefunden. Im Gegenteil: Die Prüfung zahlreicher *Dunaliella*-Enzyme ergab deren starke Hemmung durch NaCl schon bei relativ geringen Konzentrationen (JOHNSON et al. 1968; FRANK 1972). Zumindest in den Bereichen der Zelle, wo Enzyme arbeiten, war also keine hohe Salzkonzentration zu erwarten. In der Literatur finden sich jedoch sehr widersprüchliche Angaben über die zellinterne Na-Konzentration bei *Dunaliella*, die von 10 mM bis zu 4.5 M (bei 5 M NaCl im Medium) reichen. Methodische Schwierigkeiten sind die Ursache für die enormen Unterschiede. Von *Dunaliella tertiolecta*-Kulturen aus verschieden konzentrierten Nährmedien wurden daher Gefrierschnitte hergestellt, die nach Gefriertrocknung im Elektronenmikroskop mittels der energiedispersiven Röntgenmikroanalyse an zahlreichen Meßpunkten auf die Elemente Na, Mg, P, S, Cl, K und Ca untersucht wurden (WEGMANN et al. in Vorb.). Zellen, die in einem Medium mit 3 M NaCl gewachsen waren, enthielten an den einzelnen Meßpunkten im cytoplasmatischen Bereich des Zellquerschnitts bis zu 60 mM Na^+; das Na^+ wird also nicht in größerer Menge in die Zelle aufgenommen. K^+ dagegen wird aus dem Medium angereichert. Innerhalb des cytoplasmatischen Bereichs wurden bis zu 180 mM K^+ gemessen; im Kulturmedium betrug die Konzentration jedoch nur 10 mM. Die Ionenverhältnisse $Na^+ : K^+$ konnten auch durch LAMMA-Spektroskopie (Laser-angeregte Massenanalyse) bestätigt werden (WEGMANN et al. in Vorb.). Die *Dunaliella*-Zelle verhält sich hinsichtlich ihrer Ionenaufnahme somit wie die Zellen höherer Pflanzen. Gegenwärtig ist noch ungeklärt, auf welche Weise sich die *Dunaliella*-Zelle dem Eindringen von Na^+ widersetzt; es wird aber nicht angenommen, daß eine Na-Pumpe in größerem Umfang betrieben wird, weil die Zelle zumindest im Dunkeln die dafür notwendige Energie kaum aufbringen kann.

Während der vergangenen Jahre wurde bei *Dunaliella* ein Glycerin-Zyklus nachgewiesen (WEGMANN 1978; WEGMANN, AVRON in Vorb.), was durch folgende Befunde gestützt wird:

I. Unter steady state - Bedingungen, d.h. ohne Änderung der osmotischen Bedingungen, findet ein ständiger Kohlenstoffluß durch den Glycerinpool statt. Die Geschwindigkeit des Durchsatzes ist proportional der osmotischen Belastung der Zelle.

II. Die für den Zyklus erforderlichen Enzyme sind gefunden und ihre Eigenschaften studiert worden: L-Glycerin-3-phosphat-dehydrogenase (WEGMANN 1969; FRANK 1972; BOHNER 1975; WEINS 1978), L-Glycerin-3-phosphatase (WEGMANN 1969; FRANK 1972; SUSSMAN, AVRON 1981), Glycerin-dehydrogenase (BEN-AMOTZ, AVRON 1973b, 1974; BOROWITZKA, BROWN 1974) sowie Dihydroxyaceton-kinase (LERNER, AVRON 1977; LERNER et al. 1980).

III. Der Kohlenstoffffluß durch den Zyklus kann nur in einer Richtung erfolgen, weil die Reaktionsschritte 2 und 4 (Abb. 2) irreversibel sind. Die Enzyme für die entsprechenden Rückreaktionen konnten nicht nachgewiesen werden. Die Synthese des Glycerins erfolgt in den Chloroplasten, während die Glycerinoxidation zum Dihydroxyaceton im Cytoplasma abläuft; über die Kompartimentierung der Dihydroxyacetonkinase herrscht gegenwärtig noch keine Sicherheit. Bei osmotischer Belastung im Dunkeln, aber auch im Licht, baut die *Dunaliella*-Zelle ihren Stärkevorrat ab. Die Kohlenstoffflüsse aus der Photosynthese und dem Stärkeabbau regeln sich offenbar gegenseitig; denn der zeitliche Ablauf der Glycerinsynthese nach osmotischer Belastung erfolgt unter allen Versuchsbedingungen gleichartig (WEGMANN, AVRON in Vorb.).

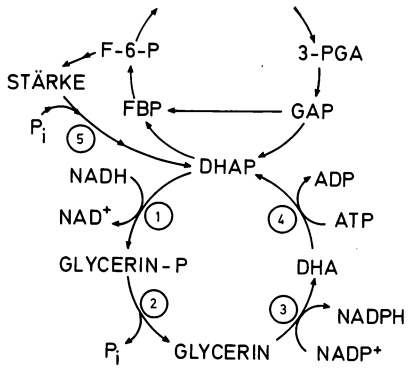


Abb. 2: Glycerin-Zyklus.
1 = L-Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase
2 = L-Glycerin-3-Phosphatase
3 = Glycerin-Dehydrogenase
4 = Dihydroxyaceton-Kinase
5 = Stärke-Phosphorylase.

Jüngste Untersuchungen mittels ^{13}C-NMR-Relaxationsmessungen an lebenden *Dunaliella*-Zellen (WEGMANN, ALBERT in Vorb.) führten zu einer Erklärung, wie die Zelle das Glycerin in ihrem Innern behalten kann. Die Meßwerte lassen nämlich die Deutung zu, daß das Glycerin innerhalb der *Dunaliella*-Zelle durch Wasserstoffbrücken fest gebunden vorliegt. Nur unter Bedingungen, unter denen Wasserstoffbrücken gelöst werden (Temperaturerhöhung über 45 °C, osmotische Verdünnung, bei der Wasser in die Zelle einströmt und die Zelle vorübergehend aufbläht), wird das Glycerin gelöst und geht ans Medium verloren.

Die *Dunaliella*-Zelle ist durch die Glycerinsynthese sicherlich in der Lage, ihren osmotischen Druck ohne Ionenaufnahme auszugleichen, ihre Enzyme und andere Proteine gegen die Verringerung des Wasserpotentials zu schützen. Sie kommt jedoch in Schwierigkeiten, wenn die Temperatur 45 °C überschreitet. Dies kann in den natürlichen Biotopen, wo *Dunaliella* angetroffen wird, durchaus vorkommen. Oberhalb 45 °C geht das Glycerin sehr rasch ins Medium verloren (Abb. 3; WEGMANN et al. 1980). Unter solchen für die *Dunaliella*-Zelle lebensbedrohenden Temperaturbedingungen gewinnt eine weitere biochemische Anpassung an Bedeutung. Oberhalb einer bestimmten Sprungtemperatur, die von der Salinität abhängt, synthetisiert die *Dunaliella*-Zelle erhebliche Mengen Saccharose. Auf Grund eingehender Untersuchungen (MÜLLER, WEGMANN 1978a-c) wird angenommen, daß die Chloroplastenhülle oberhalb der Sprungtemperatur für Fructose-6-Phosphat permeabel wird und das Substrat ins Cytoplasma gelangt, wo es die Saccarose-6-phosphat-synthase allosterisch hochregelt und somit die Saccharosesynthese initiiert. Das Enzym ist im Cytoplasma lokalisiert, und das zweite Substrat, Uridindiphosphoglucose, wird ebenfalls dort bereitgestellt. Durch eine Phosphatase wird die Phosphatgruppe abgespalten und dadurch die Saccharosefreisetzung bewirkt. Saccharose ist eine ausgezeichnete Schutzsubstanz gegen thermische Denaturierung von Enzymen (PALEG, mdl. Mitt.) und trägt unter diesen Lebensumständen zum Überleben der *Dunaliella*-Zelle bei.

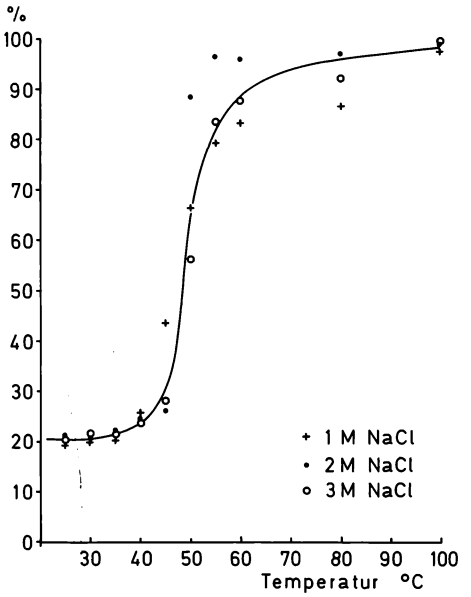


Abb. 3: Verlust von Glycerin aus der *Dunaliella*-Zelle (in % des Glycerin-gehaltes) bei 10 min Erwärmung auf die jeweilige Temperatur.

Wie die Ausführungen zeigen, ist *Dunaliella* ein Eukaryont mit einer sehr flexiblen Anpassung an variable Lebensbedingungen. Deshalb kann *Dunaliella* in Lebensräumen gedeihen, den der Organismus nur mit wenigen anderen Einzellern (meist Prokaryonten) teilt.

Literatur

BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1973a: The role of glycerol in the osmotic regulation of the halophilic alga Dunaliella parva. Plant Physiol. 51: 875-878.

BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1973b: NADP specific dihydroxyacetone reductase from Dunaliella parva. FEBS lett. 29: 153-155.

BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1974: Isolation and characterization and partial purification of an $NADP^+$-dependent dihydroxyacetone reductase from the halophilic alga Dunaliella parva. Plant Physiol. 53: 628-631.

BEN-AMOTZ, AVRON M., 1980: Osmoregulation in the halophilic algae Dunaliella and Asteromonas. In: (Eds. RAINS D.W., VALENTINE R.C., HOLLAENDER A.): Genetic engineering of osmoregulation. New York (Plenum): 91-99.

BESNIER V., BASIN M., MARCHELIDON J., GENEVET M., 1969: Étude de la variation du pool intracellulaire des amides aminés libres d'une diatomée marine en fonction de la salinité. Bull. Soc. Chim. Biol. 51: 1255-1262.

BISSON M.A., KIRST G.O., 1979: Osmotic adaptation in the marine alga Griffithsia monilis (Rhodophyceae): the role of ions and organic compounds. Aust. J. Plant Physiol. 6: 523-538.

BOHNER H., 1975: Nachweis der L-Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase in Dunaliella. Diplomarbeit Univ. Tübingen.

BOROWITZKA L.J., BROWN A.D., 1974: The salt relations of marine and halophilic species of the unicellular alga, Dunaliella. The role of glycerol as a compatible solute. Arch. Mikrobiol. 96: 37-52.

BOROWITZKA L.J., DEMMERLE S., MACKAY M.A., NORTON R.S., 1980: Carbon-13 nuclear magnetic resonance study of osmoregulation in a blue-green alga. Science 210: 650-651.

BOROWITZKA L.J., 1981: Solute accumulation and regulation of cell water activity. In: (Eds. PALEG L.G., ASPINALL D.): Physiology and biochemistry of drought resistance.

BRADBURY S.L., JAKOBY W.B., 1972: Glycerol as an enzyme-stabilizing agent: Effects on aldehyde dehydrogenase. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69: 2373-2376.

BROWN A.D., SIMPSON J.R., 1972: Water relations of sugar-tolerant yeasts: the role of intracellular polyols. J. Gen. Microbiol. 72: 589-591.

BROWN L.M., HELLEBUST J.A., 1978: Sorbitol and proline as intracellular osmotic solutes in the green alga Stichococcus bacillaris. Can. J. Bot. 56: 676-679.

CRAIGIE J.S., McLACHLAN J., 1964: Glycerol as a photosynthetic product in Dunaliella teriolecta Butcher. Can. J. Bot. 42: 777-778.

CRAIGIE J.S., 1969: Some salinity-induced changes in growth, pigments, and cyclohexanetetrol content of Monochrysis lutheri. J. Fish. Res. Board Can. 26: 2959-2967.

FEIGE G.B., 1972: Ecophysiological aspects of carbohydrate metabolism in the marine blue green algae lichen Lichina pygmaea A.G. Z. Pflanzenphysiol. 68: 121-126.

FRANK G., 1972: Physiologie und Biochemie der Glycerinsynthese in Dunaliella tertiolecta. Diss. Univ. Tübingen.

FRANK G., WEGMANN K., 1974: Physiology and biochemistry of glycerol biosynthesis in Dunaliella. Biol. Zbl. 93: 707-723.

GILLES R., PEQUEUX A., 1977: Effect of salinity on the free amino acid pool of the red alga Porphyridium purpureum (= P. cruentum). Comp. Biochem. Physiol. 57A: 183-185.

GREENWAY H., SETTER T.L., 1979: Accumulation of proline and sucrose during the first hours after transfer of Chlorella emersonii to high NaCl. Aust. J. Plant Physiol. 6: 69-79.

HELLEBUST J.A., 1976a: Osmoregulation. Ann. Rev. Plant Physiol. 27: 485-505.

HELLEBUST J.A., 1976b: Effect of salinity on photosynthesis and mannitol synthesis in the green flagellate Platymonas suecica. Can. J. Bot. 54: 1735-1741.

JOHNSON M.K., JOHNSON E.J., MacELROY R.D., SPEER H.L., BRUFF B.S., 1968: Effects of salts on the halophilic alga Dunaliella viridis. J. Bacteriol. 95: 1461-1468.

KAUSS H., 1967: Isofloridosid und Osmoregulation bei Ochromonas malhamensis. Z. Pflanzenphysiol. 56: 453-465.

KAUSS H., 1968: α-Galaktosylglyzeride und Osmoregulation in Rotalgen. Z. Pflanzenphysiol. 58: 428-433.

KIRST G.O., 1975: Beziehungen zwischen Mannitkonzentration und osmotischer Belastung bei der Brackwasseralge Platymonas subcordiformis Hazen. Z. Pflanzenphysiol. 76: 316-325.

KIRST G.O., 1977: Ion composition of unicellular marine and fresh water algae, with special reference to Platymonas subcordiformis cultivated in media with different osmotic strength. Oecologia 28: 177-189.

KREUZER H.P., KAUSS H., 1980: Role of α-Galactosidase in osmotic regulation of Poterioochromonas malhamensis. Planta 147: 435-438.

LERNER H.R., AVRON M., 1977: Dihydroxyacetone kinase activity in Dunaliella parva. Plant Physiol. 59: 15-17.

LERNER H.R., SUSSMAN I., AVRON M., 1980: Characterization and partial purification of dihydroacetone kinase in Dunaliella salina. Biochim. Biophys. Acta 615: 1-9.

LIU M.S., HELLEBUST J.A., 1976: Effects of salinity changes on growth and metabolism of the marine centric diatom Cyclotella cryptica. Can. J. Bot. 54: 930-937.

LORTET M.L., 1891: Microbes pathogènes des vases de la Mer Morte. Lyon.

MÜLLER W., WEGMANN K., 1978a: Sucrose biosynthesis in Dunaliella. I. Thermic and osmotic regulation. Planta 141: 155-158.

MÜLLER W., WEGMANN K., 1978b: Sucrose biosynthesis in Dunaliella. II. Isolation and properties of sucrose phosphate synthetase. Planta 141: 159-163.

MÜLLER W., WEGMANN K., 1978b: Sucrose biosynthesis in Dunaliella. III. Regulation by a membrane change. Planta 141: 165-167.

MUNDA I., 1964: Observations on variation in form and chemical composition of Fucus ceranoides. Nova Hedwigia 8: 403-414.

MUNDA I., 1967: Der Einfluß der Salinität auf die chemische Zusammensetzung, das Wachstum und die Fructifikation einiger Fucaceen. Nova Hedwigia 13: 471-508.

MUNDA I., KREMER B.P., 1977: Chemical composition and physiological properties of fucoids under conditions of reduced salinity. Mar. Biol. 42: 9-15.

NIEMAX F., 1971: Die Schutzfunktion des Glycerins bei Dunaliella tertiolecta. Staatsexamensarbeit Tübingen.

PERLYUK M.F., ZLOBIN V.S., ORLOVA T.A., 1974: Variability of amino acid composition of algae inhabiting zone of variable salinity. Gidrobiol. Zh. 10: 53-58.

REED R.H., COLLINS J.C., RUSSEL G., 1980: The effects of salinity upon galactosyl-glycerol content and concentration of the marine red alga Porphyra purpurea (Roth) C.Ag. J. Exp. Bot. 31: 1539-1554.

SCHOBERT B., 1974: The influence of water stress on the metabolism of diatoms. I. Osmotic resistance and proline accumulation. Z. Pflanzenphysiol. 74: 106-120.

SUSSMAN I., AVRON M., 1981: Characterization and partial purification of DL-glycerol-1-phosphatase from Dunaliella salina. Biochim. Biophys. Acta 661: 199-204.

TINDALL D.R., YOPP J.H., SCHMID W.E., MILLER D.M., 1977: Protein and amino acid composition of the obligate halophile Aphanothece halophytica (Cyanophyta). J. Phycol. 13: 127-133.

VOLCANI B.E., 1944: The microorganisms of the Dead Sea. Papers to commemorate the 70th anniversary of Dr. Chaim Weizmann: 71-85.

WEGMANN K., 1969: On the pathways of CO_2 fixation in Dunaliella. In: (Ed. METZNER H.): Progress in Photosynthesis Research 3: 1559-1564.

WEGMANN K., 1971: Osmotic regulation of photosynthetic glycerol production in Dunaliella. Biochim. Biophys. Acta 234: 317-323.

WEGMANN K., 1978: In: (Ed. CAPLAN S.R., GINZBURG M.): Energetics and structure of halophilic microorganisms. Amsterdam/New York (Elsevier/North Holland): 537.

WEGMANN K., BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1980: The effect of temperature on glycerol retention in the halotolerant algae Dunaliella and Asteromonas. Plant Physiol. 66: 1196-1197.

WEINS D., 1978: Affinitätschromatographie der L-Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase (E.C.1.1.1.8) aus Dunaliella tertiolecta. Diplomarbeit Univ. Tübingen.

WIENCKE C., LÄUCHLI A., 1981: Inorganic ions and floridoside as osmotic solutes in Porphyra umbilicalis. Z. Pflanzenphysiol. 103: 247-258.

Adresse

Prof. Dr. Klaus Wegmann
Institut für Chem. Pflanzenphysiologie Univ.
Corrensstr. 41

D-7400 Tübingen

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Wildpflanzen unter Immissionsbelastung: Wirkungen von SO_2-Begasungen auf Gräser

Willfried Nobel und Uwe Arndt

Numerous scientific results exist about air pollution effects to forest-, horticultural, and agricultural plants. In comparison, the sensitivity of wild plants is nearly unknown. But just wild plants and their communities reflect the natural conditions of the habitat, and enable conclusions to stress, stress capacity, and stability of ecosystems. Fourteen grass species, all typical for southwest-German grasslands *(Molinio-Arrhenatheretea)* have been chosen for the presented researches. Investigating the air pollution effects of SO_2 single species were fumigated for three weeks with concentrations of 0.14 mg (0.05 ppm), 0.56 mg (0.20 ppm), and 1 mg SO_2/m^3 (0.36 ppm) in plastic chambers with a partly conditioned climate, and in fumigation chambers in the field. Significant differences result from the growth of the leaf length and the parts of leaf injury. The greatest sensitivity showed *Alopecurus pratensis, Festuca rubra,* and *Phleum pratense.*

Arrhenatheretum, Begasungsexperiment, Grasarten, Luftverschmutzung, SO_2, Toxische Chemikalien, Umweltschutz.

1. Problemstellung

Immissionen begleiten die menschliche Naturnutzung seit dem Altertum und haben seit der Industrialisierung ständig zugenommen (BERGE 1973). Die Hauptemittenten Industrie, Hausbrand und Verkehr gaben 1969 ca. 20 Mill. t luftverunreinigender Substanzen ab (BMI 1971). Den größten Anteil machen dabei Schwefelverbindungen aus. Davon wurden im Jahre 1975 ca. 3.4 Mill. t SO_2 emittiert (SCHÄRER 1980), bis 1985 wird mit einem Anstieg der SO_2-Emission auf 4.6 Mill. t gerechnet (SCHADE 1978).

Neben den natürlichen Standortsfaktoren treten daher SO_2-Immissionen nicht mehr nur örtlich und zeitlich begrenzt auf, sondern sind - u.a. bedingt durch den Bau hoher Schornsteine - zu einem kontinentalen Problem angewachsen. Der daraus folgende Ferntransport und die chronischen Belastungen industrieferner Waldökosysteme werden derzeit auch in der Öffentlichkeit unter dem Begriff 'Baumsterben' heftig diskutiert (ARNDT 1978; ARNDT et al. 1982b).

Wohl vorwiegend aus wirtschaftlichen Beweggründen wurden Immissionswirkungen zunächst insbesondere an Kulturpflanzen ermittelt (vgl. GARBER 1967; GUDERIAN 1977; DÄSSLER 1981). Sie stehen auch heute noch im Mittelpunkt des Interesses, und zwar nicht allein aus ökonomischen Notwendigkeiten, sondern auch wegen ihres hohen Flächenanteils. In den letzten Jahren konzentriert sich die Wirkungsforschung allerdings zunehmend auf ökologische Wirkungen (vgl. SCHÄRER 1980; GUDERIAN, REIDL 1982).

Wildpflanzen waren und sind bevorzugte Zeigerorganismen für Standortsbedingungen. THOMAS u. HENDRIKS (1956) und THOMAS (1961) gaben einen ersten umfassenden Anstoß, auch Wildpflanzen in die Immissionsforschung einzubeziehen. Durch die Debatte um den Rückgang von 'natürlichen' Tier- und Pflanzenarten sowie der Bioindikatorfunktion (SUKOPP et al. 1978) wurde verstärkt das Augenmerk auch auf Wirkungen von Immissionen auf Wildpflanzen gelenkt (TRESHOW 1968).

Bei der Bearbeitung von Immissionswirkungen auf Wildpflanzen in terrestrischen Ökosystemen sind auf Grund der bisher recht lückenhaften Kenntnisse Fragen offen, die für die Nutzpflanzen bereits als weitgehend geklärt gelten können. Besonderer Wert ist bei der Bearbeitung auf eine Parallelität von Freilanduntersuchungen und Begasungsexperimenten unter freilandähnlichen Bedingungen zu legen. Dazu sind einmal die u.a. von GUDERIAN u. REIDL (1982) geforderten Vegetationskartierungen in der Umgebung von Emittenten durchzuführen, um die Immissionseinflüsse auf natürliche Pflanzengesellschaften zu überprüfen. Zugleich ist aber auch das unterschiedliche Resistenzverhalten der dort vorhandenen Pflanzenarten bei künstlicher Belastung in entsprechenden technischen Einrichtungen zu untersuchen. Erst die Auswertung beider Versuchsreihen führt zu einem aussagekräftigen Ergebnis. In der vorliegenden Arbeit wird dementsprechend über erste Ergebnisse aus SO_2-Begasungsexperimenten an Gräsern berichtet. Weitere Ergebnisse zur Problematik von Wildpflanzen unter Immissionsbelastung werden folgen.

2. Wildpflanzen - Begriff und Bedeutung

Der Begriff Wildpflanzen ist botanisch nicht eindeutig definiert. Streng genommen fallen darunter nur solche Pflanzen, die keinerlei menschlichem Einfluß unterliegen, also ahemerobe Arten im Sinne von JALAS 1955 (zit. nach SUKOPP 1969). Die Beschränkung auf eine so eng gezogene Definition würde den Begriff verschwinden lassen, da derartige Standorte - zumindest in Mitteleuropa - praktisch nicht mehr zu finden sind. Unter Wildpflanzen sollen daher hier auch solche Pflanzen verstanden werden, die keinem direkten züchterischen Eingriff unterliegen. Eine Begriffsausdehnung in diesem Sinne bringt allerdings eine deutliche Unschärfe mit sich, da genetische Veränderungen z.B. auch durch Standortseingriffe oder gar Standortsveränderungen hervorgerufen werden, wie dies beim Dauergrünland der Fall ist. Die Übergänge von oligo-hemeroben Arten zu meta-hemeroben sind fließend, besonders bei Wild- und Kulturpflanzen der Forst- und Grünlandwirtschaft. Eine Möglichkeit, diese Unschärfe wenigstens teilweise zu beseitigen, wäre eine Unterscheidung und damit Präzisierung des Begriffs nach der "Bezeichnung des Grades menschlicher Einflüsse" im Sinne ELLENBERGs (1973) bzw. BORNKAMMs (1980).

Der in der vorliegenden Arbeit verwendete Begriff Wildpflanze ist damit sehr weit gefaßt und schließt nichtannuelle landwirtschaftliche Pflanzen ein. Aus experimentellen Gründen mußte darüber hinaus auch auf Gräser und Kräuter des Dauergrünlands bzw. Grünlandarten mit züchterischem Einfluß zurückgegriffen werden.

Die Bedeutung der Wildpflanzen ergibt sich aus ihrer Eigenschaft, gegenwärtig oder potentiell nutzbar zu sein, ein unerläßliches Glied des Naturhaushaltes darzustellen und nicht zuletzt die Landschaftsästhetik mitzubeeinflussen. Schließlich bekommen sie zunehmend Gewicht als Bioindikatoren (ARNDT et al. 1982a).

3. Material und Methoden

Zum kontrollierten Nachweis von Immissionswirkungen auf Pflanzen werden Begasungsversuche durchgeführt. Dabei werden alle Standortsfaktoren konstant gehalten, lediglich der zu testende Faktor wird variiert. Im einfachsten Falle und damit auch mit einem hohen Maß an Reproduzierbarkeit und Kontrolle finden solche Versuche mit einzelnen Pflanzen im Labor statt (GUDERIAN 1978).

3.1 Auswahl und Anzucht der Versuchspflanzen

Die Auswahl der Versuchspflanzen orientierte sich an Pflanzengemeinschaften ausgewählter immissionsbeeinflußter Standorte. Dabei handelt es sich um Grünlandbestände, die soziologisch den Verbänden Glatthaferwiesen *(Arrhenatherion)* und Fettweiden *(Cynosurion)* zugeordnet werden können. Von den in den Beständen vorkommenden Pflanzen wurden 14 Grasarten ausgewählt. Von diesen Gräsern wurden Samen im Handel (Schoell, Stutgart) bzw. aus dem Botanischen Garten der Universität Hohenheim erworben und in Einzeltopfkulturen (9 x 9 cm) im Gewächshaus angezogen. Als günstigstes Anzuchtverfahren erwies sich ein Substrat aus Einheitserde TKS 2 mit einer Düngung entsprechend der Standard-Graskultur (VDI 1978). Je nach Tausendkorngewicht werden unterschiedliche Samenmengen ausgelegt und 4-6 Tage nach der Keimung so pikiert, daß nicht mehr als 5 Pflanzen je Topf aufwachsen. Drei Wochen nach Aussaat erfolgt ein Schnitt auf 4 cm Länge. Nach weiteren 3 Wochen können die Versuchspflanzen zu Begasungsexperimenten herangezogen werden.

3.2 SO_2-Begasung

Zur SO_2-Begasung wurde eine Anlage, bestehend aus einer SO_2-Dosiereinrichtung (Wösthoff, Bochum) und einem SO_2-Meßgerät (Beckmann, München) verwendet. In den Wintermonaten stand dafür ein Klimaraum und während der Sommermonate ein Freigelände zur Verfügung. Während der Begasung im Klimaraum standen die Versuchspflanzen in drei Plexiglasküvetten à 30 l Inhalt, in die je 5 Töpfe paßten. Eine Küvette diente als Kontrolle, 2 Kammern wurden begast. Die Pflanzen wurden täglich gegossen, die Luftfeuchte konnte über einen Klimaschrank reguliert werden und betrug 40-60 % rel. Feuchte. Leuchtstoffröhren lieferten eine Lichtstärke von 10 000 Lux bei einem Beleuchtungsrhythmus von 14 Stunden Licht und 10 Stunden Dunkel. Der Luftwechsel/Stunde in den Küvetten war lediglich ca. 40fach.

Zur Begasung der Versuchspflanzen unter freilandähnlichen Bedingungen wurden Expositionskammern verwendet, wie sie von HAUT (1972) zur Bioindikation entwickelt wurden und im Institut in abgewandelter Form zur Verfügung standen (vgl. RABE, KREEB 1976). Von den beiden Kammern diente eine zur Kontrolle und eine zur Belastung. Die Außenluft wird von oben durch die Kammer gesaugt, der Luftwechsel/Stunde ist etwa 90fach. Die Dosierung des Schadstoffes erfolgt durch Zugabe in den Hauptluftstrom. Zur Kontrolle der Klimabedingungen läuft ein Thermohygrograph in einer Testkammer mit, einer außerhalb. Die Versuchspflanzen stehen in Einzeltöpfen in einer Plastikwanne. Gegossen wird täglich.

Durchgeführt werden konnten im Jahre 1981 insgesamt 6 Begasungsexperimente, von denen 5 zur Auswertung kamen. Die Begasungsdauer betrug 3 Wochen. Die Auswahl der Testkonzentrationen - 0.14 mg/m³ (0.05 ppm), 0.56 mg/m³ (0.20 ppm) und 1 mg/m³ (0.36 ppm) - beruhte auf Vergleichen mit der Literatur (GUDERIAN 1977), den bestehenden Immissionswerten in der BR Deutschland (BMI 1979, 1983) sowie dem Stand der aktuellen Wirkungsdiskussion (UMWELTBUNDESAMT 1978).

3.3 Versuchsauswertung

Als Kriterium zum Nachweis einer Schädigung durch die verabreichte Testsubstanz sollten einfache Methoden herangezogen werden. Neben einer qualitativen Beschreibung eventueller Schadsymptome und einer Schadbonitierung sollten allerdings auch objektiv erhobene Parameter zur Auswertung gelangen. Hierzu wurden die Länge der Blätter (N = 30) und deren chlorotisierter/nekrotisierter Anteil, nachfolgend als 'Schadlänge' bezeichnet, ausgemessen.

Zur statistischen Auswertung der Ergebnisse wurden die Daten direkt auf Ablochlisten notiert, wodurch die Auswertung über EDV an der ICL-Rechenanlage der Universität durchgeführt werden konnte. Der varianzanalytische Vergleich erfolgte mit Hilfe des Biomedical Computer Programms P-series (BMDP 1979).

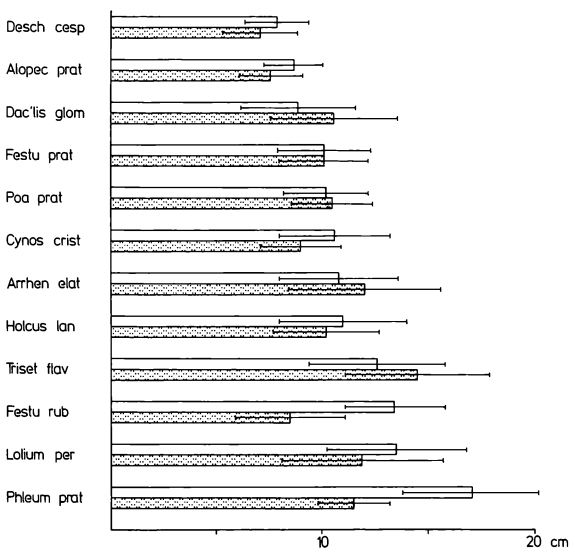


Abb. 1: Wirkung einer 3wöchigen SO_2-Begasung mit 1 mg/m³ (0.36 ppm) auf das Blattlängenwachstum von Gräsern.
Offene Säulen = Kontrollpflanzen; n = 30; $\bar{x} \pm s$.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 SO_2-Wirkungen

Das als Wirkungskriterium herangezogene Blattlängenwachstum war bei den einzelnen unbelasteten Arten, also bereits natürlicherweise, unterschiedlich. Die Immissionswirkung ergab dann zwischen den Kontrollpflanzen und den begasten Pflanzen eine Differenzierung, die bei der höchsten Schadstoffkonzentration von 1 mg SO_2/m^3 am deutlichsten war. Auf Grund der Versuche ließ sich folgende Reihung aufstellen (vgl. Abb. 1):

I. Bei Kontrollpflanzen kleiner als bei begasten Pflanzen: *Arrhenatherum elatius, Dactylis glomerata, Poa pratensis, Trisetum flavescens.*

II. Bei Kontrollpflanzen gleich wie bei begasten Pflanzen: *Festuca pratensis.*

III. Bei Kontrollpflanzen größer als bei begasten Pflanzen: *Alopecurus pratensis, Cynosurus cristatus, Deschampsia cespitosa, Festuca rubra, Holcus lanatus, Lolium perenne, Phleum pratense.*

Auf die Blattlänge der Arten der Gruppe I wirkte sich die Begasung positiv aus, ohne dies jedoch statistisch sichern zu können. Die bei der Gruppe III beobachtete Verminderung des Blattlängenwuchses konnte allerdings lediglich für *Festuca rubra* und *Phleum pratense* bei 1 mg SO_2/m^3 nachgewiesen werden.

Die 'Schadlänge' war bei allen Arten in den begasten Proben größer als in der Kontrollserie. Die Kontrollpflanzen zeigten insgesamt geringe Schadlängen, bei einigen Arten betrugen sie jedoch über 10% der Gesamtblattlänge. Daher ist eine Interpretation der Schadwirkungen ausschließlich über den Vergleich zwischen den begasten Pflanzen nicht ausreichend. In die Betrachtung müssen auch eventuelle Einflüsse auf die Kontrollpflanzen einbezogen werden. Dies geschieht, indem die prozentuale Schadlänge der begasten Proben in Beziehung zu der der

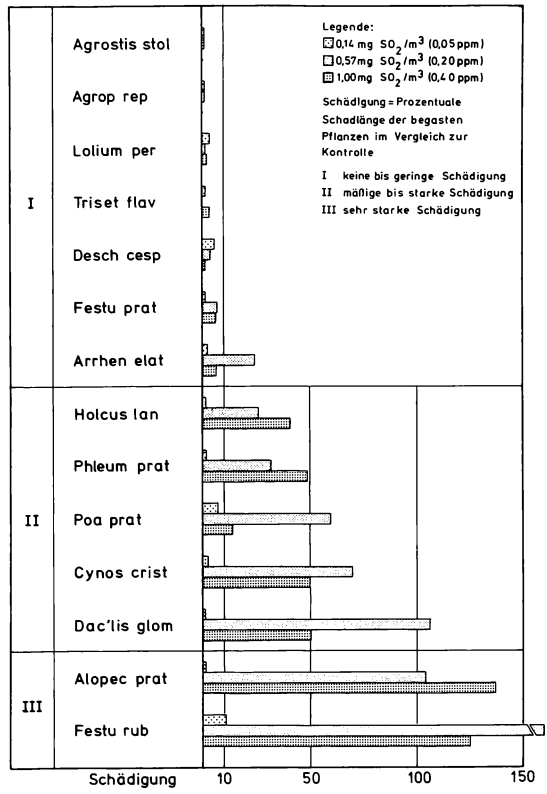


Abb. 2: Wirkung 3wöchiger SO_2-Begasung auf die Ausbildung von Blattschädigungen bei Gräsern.
n = 30.

Kontrollserie gesetzt wird, wobei diese jeweils 1 ist, und die Schadlänge der begasten Proben dann ein Vielfaches der Kontrolle beträgt. Die Ergebnisse sind somit um allgemeine Versuchseinflüsse bereinigt, und es kommt ausschließlich der SO_2-Effekt zum Ausdruck. Dieser Bewertungsparameter wird als 'Schädigung' bezeichnet, wobei die von GUDERIAN et al. (1960) sowie GUDERIAN (1977) geforderten Kriterien berücksichtigt werden.

Für alle drei Testkonzentrationen ist das Ergebnis in der genannten Form als Schädigung in Abb. 2 dargestellt. Auf Grund der so gewonnenen Ergebnisse wurden - unter Berücksichtigung der vorhandenen Literatur - drei Schädigungsklassen gebildet:

I. keine bis geringe Schädigung, die begasten Pflanzen zeigen bis 10 mal mehr chlorotisch/nekrotische Blatteile als die Kontrollpflanzen;

II. mäßige bis starke Schädigung, bis 100 mal mehr;

III. sehr starke Schädigung, über 100 mal mehr.

Die Ergebnisse können demnach folgendermaßen beschrieben werden: Bei der niedrigsten Testkonzentration von 0.14 mg SO_2/m^3, dem gültigen Langzeitwert IW1 der TA Luft (BMI 1983), fällt lediglich *Festuca rubra* in die Schädigungsklasse II. Alle

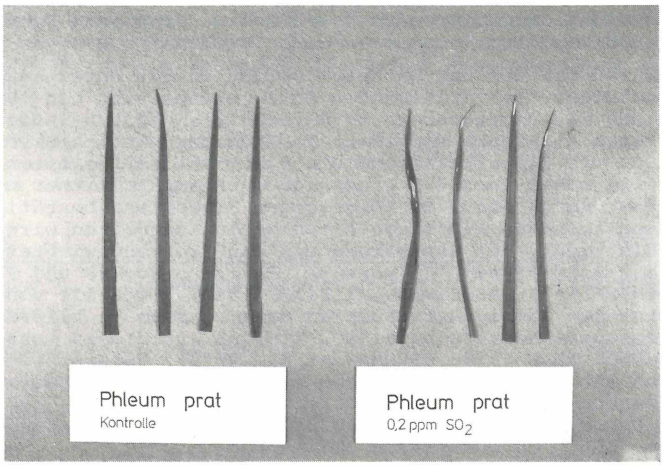


Abb. 3: Blätter von *Phleum pratense* (Wiesenlieschgras) nach 3wöchiger SO_2-Begasung mit 0.56 mg/m^3.

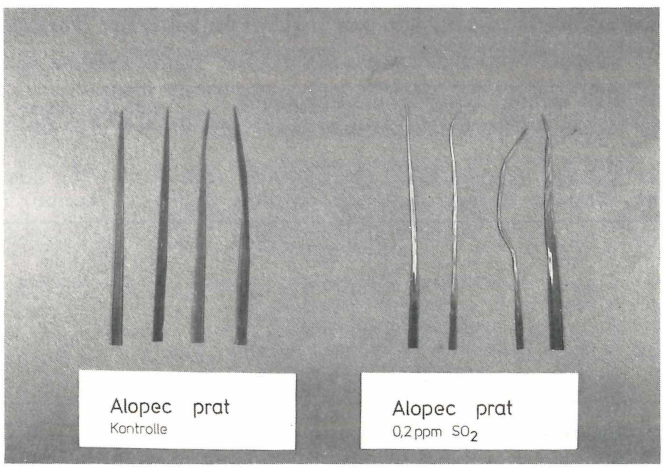


Abb. 4: Blätter von *Alopecurus pratensis* (Wiesenfuchsschwanz) nach 3wöchiger SO_2-Begasung mit 0.56 mg/m^3.

anderen Gräser zeigen keine bis geringe Schädigungen. Im Vergleich zur Kontrollserie sind die Unterschiede für *Lolium perenne*, *Deschampsia cespitosa* und *Poa pratensis* gesichert. Die nächst höhere SO_2-Konzentration von 0.56 mg bzw. 4-facher IW1-Wert zeigt folgende Wirkungen: Hier leitet *Arrhenatherum elatius* über zur Schädigungsklasse II. In diese Klasse gehören *Holcus lanatus*, *Phleum pratense* (vgl. Abb. 3), *Poa pratensis* und *Cynosurus cristatus*, während *Dactylis glomerata* bereits sehr starke Schädigungen aufweist. In die nächste Schädigungsklasse (III) fallen *Alopecurus pratensis* (vgl. Abb. 4) und *Festuca rubra*. Dies ändert sich kaum bei der höchsten Testkonzentration von 1 mg.

Teilweise liegen bei der mittleren Testkonzentration die Schädigungen über denen der höchsten Konzentration. Dies kann auf unterschiedliche Versuchszeiten und damit Rahmenbedingungen zurückgeführt werden. Während nämlich die Versuche mit 1 mg/m³ in Küvetten im Klimaraum von Januar bis April durchgeführt wurden, lag die Zeit für die Versuche in Expositionskammern im Freigelände mit 0.14 mg im August/September und für die mit 0.56 mg im Juli/August. Hier ist eine Überlagerung der Immissionswirkung durch Wasserstreß durchaus denkbar. Ein direkter Vergleich zwischen den einzelnen Testkonzentrationen ist dadurch nicht ohne weiteres möglich, eine Schwierigkeit, die bei Versuchen unter freilandähnlichen Bedingungen zu verschiedenen Jahreszeiten immer gewisse Probleme aufwirft. Ebenfalls problematisch scheint die Anzahl der Parallelen sowohl der Pflanzen pro Topf als auch der Anzahl der Töpfe. Ziel der Versuche war es, in Form eines Screening-Tests einen orientierenden Überblick zu erhalten. Daher wurde die vorhandene Versuchskapazität zugunsten einer Vielzahl von Arten ausgenutzt.

Aussagen über Wirkungen auf das Wachstum werden in der Regel aus Trockengewichtsvergleichen abgeleitet. Im vorliegenden Falle erwies sich ein derartiges Vorgehen mangels Erntemasse als unbrauchbar. So blieben als Maßstab lediglich Blattlänge und äußerlich sichtbare Symptome. In Begasungsversuchen von ASHENDEN (1978) wurde u.a. die Blattfläche und die Blattzahl der begasten Pflanzen signifikant vermindert, wobei *Dactylis glomerata* sich empfindlicher zeigte als *Lolium perenne*. Dies kann durch die hier vorgelegten Ergebnisse bestätigt werden. Ohne Differenzierungen zwischen einzelnen Arten herauszuarbeiten, wird über eine Reduktion der Blattzahl, der Bestockung und des Trockengewichtes bei *Dactylis glomerata*, *Lolium multiflorum*, *L. perenne*, *Phleum pratense* und *Poa pratensis* berichtet (ASHENDEN 1979; ASHENDEN, WILLIAMS 1980). Im Falle von *Lolium perenne*, einem vergleichsweise häufig untersuchten Gras, gelang es allerdings nicht immer, eine Wachstumsminderung unter SO_2-Einfluß auf dieses Schadgas zurückzuführen (CRITTENDEN, READ 1978; HORSMAN et al. 1979). Unterschiedliche Ergebnisse mit der gleichen Art können ihre Ursache auch in genetisch bedingten Populationsunterschieden hinsichtlich der Empfindlichkeit gegenüber SO_2 haben (HORSMAN et al. 1978); die Dauer der Immissionseinwirkung muß selbstverständlich ebenfalls beachtet werden (BELL, CLOUGH 1973).

Für alle Gräser ist das Ergebnis der SO_2-Begasungsversuche in Tab. 1 zusammengefaßt. Daraus ist ersichtlich, daß niedrige (0.14 mg) und mittlere (0.56 mg) SO_2-Konzentrationen das Blattlängenwachstum von Gräsern nicht beeinträchtigen. Erst 1 mg SO_2/m^3 führt zu einem geringen, aber gesichert nachgewiesenen Minderwuchs. Die Schadlänge ist in allen Konzentrationsstufen bei den begasten Pflanzen hoch signifikant größer als bei den Kontrollpflanzen. Ein Vergleich der Konzen-

Tab. 1: Wildpflanzen unter Immissionsbelastung.
Zusammengefaßtes Ergebnis von SO_2-Begasungsversuchen mit 14 Grasarten.

mg SO_2/m^3 (ppm)	Blattlänge (cm) Kontr.	begast	*Sign.*	Schadlänge (cm) Kontr.	begast	*Sign.*	Schädigung Kontr.	begast	*Sign.*
0.14 (0.05)	16.4	18.6	**	2.02	3.80	***	1	1.66	**
0.56 (0.20)	10.3	11.9	**	0.14	1.38	***	1	8.53	***
1.00 (0.36)	11.2	10.5	**	0.78	6.45	***	1	8.83	***

Schädigung = Schadlänge in Prozent der Blattlänge bei den begasten Pflanzen, bezogen auf die prozentuale Schadlänge bei den Kontrollpflanzen.

Sign. = Signifikanz, Unterschied der Kontrollpflanzen zu den begasten Pflanzen, gesichert mit * = p 0.05, ** = p 0.01, *** = p 0.001.

trationen miteinander wird hinsichtlich der Schädigungen möglich. Hierbei fällt auf, daß auch bei der niedrigsten Testkonzentration (0.14 mg) eine geringe Schädigung signifikant ermittelt werden konnte. Das heißt aber, daß beim derzeit gültigen Immissionswert IW1 der TA Luft (BMI 1974) negative SO_2-Wirkungen auf Gräser nachgewiesen werden können. Allerdings wird diese SO_2-Konzentration während der Vegetationsperiode kaum flächendeckend erreicht.

4.2 Resistenzreihe

Wie eingangs erwähnt, liegen vergleichende Untersuchungen über die Empfindlichkeit von Grünlandarten gegenüber SO_2 nur vereinzelt vor. Die meisten Gräser werden dabei einer mittleren SO_2-Empfindlichkeit zugeordnet. Während dies von WENTZEL (1968) pauschal für verschiedene Wiesen- und Waldgräser angegeben wird, machen THOMAS (1961) sowie HAUT u. STRATMANN (1970) nähere Angaben über einzelne Arten. So wird *Dactylis glomerata* von den zuletzt genannten Autoren bei einer mittleren Empfindlichkeit eingestuft, ebenso *Lolium multiflorum*, *Lolium perenne* und *Phleum pratense*. Dies stimmt mit den hier vorgelegten Ergebnissen gut überein (vgl. Tab. 2). Nur *Lolium perenne*, das sich in unseren Begasungsversuchen als resistent erwies, zählt bei THOMAS (1961) zu den empfindlichen Arten. Die Ursache für unterschiedliche Ergebnisse liegen einmal in den Versuchsanordnungen (Kurz-, Langzeitbegasungen, Labor, Freiland), zum anderen in den Bewertungskriterien (Blattschädigungen, Auftreten erster Symptome, Messungen) und schließlich in den Resistenzeigenschaften verschiedener Varietäten der gleichen Art. Darüber hinaus müssen Nährstoffverhältnisse und Wasserhaushalt beachtet werden.

Tab. 2: Empfindlichkeit von Gräsern gegenüber SO_2.
Nach eigenen Untersuchungen, nach THOMAS (1961) = T sowie HAUT u. STRATMANN (1970) = HS.

resistent	mittel	empfindlich
Agropyron repens	*Cynosurus cristatus*	*Alopecurus pratensis*
Agrostis stolonifera	*Dactylis glomerata* (T, HS, bestätigt)	*Festuca rubra*
Arrhenatherum elatius	*Holcus lanatus*	*Lolium perenne* (T)
Deschampsia cespitosa	*Lolium multiflorum* (HS)	
Festuca pratensis	*Lolium perenne* (HS)	
Lolium perenne	*Phleum pratense* (HS, bestätigt)	
Trisetum flavescens	*Poa pratensis*	

Tab. 3: Empfindlichkeit von Gräsern gegenüber SO_2 und ihr Futterwert.

gegenüber SO_2	Pflanze	WS
empfindlich	*Festuca rubra*	4/5
	Alopecurus pratensis	7
mittel	*Holcus lanatus*	4
	Cynosurus cristatus	6
	Dactylis glomerata	7
	Phleum pratense	8
	Poa pratensis	8
resistent	*Deschampsia cespitosa*	3
	Agropyron repens	6
	Agrostis stolonifera	7
	Arrhenatherum elatius	7
	Trisetum flavescens	7
	Festuca pratensis	8
	Lolium perenne	8

WZ = Wertzahl nach KLAPP et al. (1953)
8 (höchste Stufe): vollwertige Futterpflanze
0 : wertlose Futterpflanze

4.3 Futterwert

Ein Ziel der Untersuchungen besteht darin, eine mögliche Beeinträchtigung des Futterwertes (nach KLAPP et al. 1953) zu dokumentieren, um auch bei der Bewertung von Immissionswirkungen einen ökonomischen Aspekt zu berücksichtigen. Mit den bisher untersuchten Pflanzen ergibt sich folgendes Bild (vgl. Tab. 3):

Diese Gräser zählen überwiegend zu den höherwertigen Futterarten. Von den beiden empfindlicheren Arten gehört zu den wertvolleren Futterpflanzen *Alopecurus pratensis* (WZ 7), das von KLAPP (1965) als "frühwüchsiges, sehr ertragreiches, hochwertiges Gras reicher, feuchter Wiesen" charakterisiert wird. Weitere Aussagen über die Beeinträchtigung des Futterwertes wären Spekulation und sollen daher unterbleiben.

5. Folgerungen

Gewissermaßen als Ausblick sei das Konzept des Forschungsvorhabens kurz skizziert, um darzulegen, daß nicht mit experimentellen Untersuchungen 'in vitro' ökologische Aussagen zu Verhältnissen 'in vivo' gemacht werden sollen.

Der Vergleich von Laborergebnissen mit solchen aus dem Freiland ist nur unter großen Einschränkungen zulässig. Die Übertragbarkeit wird umso größer, je mehr die Versuchsanordnung sich den Verhältnissen des Freilands nähert. Dies kann mit Hilfe von Expositionskammern geschehen, mit Kleingewächshäusern oder mit offenen Testkammern (Open-top Chambers). Die Reproduzierbarkeit der Standortsfaktoren nimmt dabei ab, die Annäherung an Freilandverhältnisse zu. Hiermit wird auch eine Verallgemeinerung der so ermittelten Versuchsergebnisse möglich. In bezug auf die Organisationsstufen der Pflanzen nimmt die Annäherung an Freilandverhältnisse von Versuchen mit Einzelarten über Artenkombinationen zu Pflanzengemeinschaften zu, da ja die Pflanzen im Bestand nicht als einzelne Art wachsen, sondern in einer Gemeinschaft inter- wie intraspezifischen Konkurrenzverhältnissen unterliegen. Daher gilt es, um zu fundierten Aussagen über Immissionswirkungen auf Wildpflanzen zu kommen, die unterschiedlichen Versuchsebenen (Küvette, Expositionskammer, offene Testkammer) und Organisationsstufen der Pflanzen (Einzelart, Artenkombination, Pflanzengemeinschaft) in den Begasungsversuchen zu berücksichtigen.

Im vorgestellten Forschungsprojekt liegt der Schwerpunkt auf Versuchen mit Einzelarten und Pflanzengemeinschaften in Open-top Chambers, begleitet von sog. emittentenbezogenen Vegetationskartierungen, die zum einen eine repräsentative Artenwahl für die Begasungsexperimente ermöglichen; zum anderen sollen die im Labor aufgestellten Resistenzreihen Interpretationshilfen für die Vegetationsmuster immissionsbeeinflußter Standorte liefern.

6. Zusammenfassung

Aus in Südwestdeutschland typischen Pflanzenformationen, wie sie z.B. die mitteleuropäischen Grünlandgesellschaften *(Molinio-Arrhenatheretea)* darstellen, wurden 14 charakteristische Grasarten ausgewählt, wobei ein Bezug zu belasteten Gebieten bzw. zu Emittenten hergestellt wurde. In Begasungsversuchen unter labor- und freilandähnlichen Bedingungen wurde dann die unterschiedliche Empfindlichkeit der Pflanzen gegenüber der in Europa bedeutendsten Luftverunreinigung SO_2 ermittelt.

Niedrige (0.14 mg) und mittlere (0.56 mg) SO_2-Konzentrationen beeinträchtigen das Blattlängenwachstum von Gräsern nicht. Erst 1 mg SO_2/m^3 führt zu einem Minderwuchs, insbesondere bei *Festuca rubra* und *Phleum pratense*.

Mit steigenden SO_2-Konzentrationen nimmt die Schädigung von Gräsern zu. Selbst beim Immissionswert (IW 1) der derzeit gültigen TA Luft von 0.14 mg/m^3 kann eine geringe Schädigung nachgewiesen werden. Am empfindlichsten reagierten *Alopecurus pratensis* und *Festuca rubra*.

Die hier vorgestellten Untersuchungen sind Teil eines von der Kommission der Europäischen Gemeinschaften (Brüssel) und dem Umweltbundesamt (Berlin) geförderten Forschungsprojekts. Für Literaturstudien sei Frau Dipl.-Agrarbiol. A. Laun sowie Herrn Dr.sc.agr. H. Arnold auch an dieser Stelle gedankt, ebenso Frau LTA S. Metzger und Herrn CTA I. Trautwein für ihre technische Unterstützung.

Literatur

ARNDT U., 1978: Synökologische Wirkungen sauerstoffhaltiger Schwefelverbindungen. VDI-Berichte 314: 267-273.

ARNDT U., NOBEL W., BÜNAU H. von, 1982a: Wirkungskataster für Luftverunreinigungen in Baden-Württemberg. Agrar- u. Umweltforschung in Baden-Württemberg 1 [Stuttgart (Ulmer)]: 131 S.

ARNDT U., SEUFERT G., NOBEL W., 1982b: Die Beteiligung von Ozon an der Komplexkrankheit der Tanne (Abies alba Mill.) - eine prüfenswerte Hypothese. Staub - Reinhalt. Luft 42: 243-247.

ASHENDEN T.W., 1978: Growth reduction in cocksfoot (Dactylis glomerata L.) as a result of sulfur dioxide pollution. Environ. Pollut. 15: 161-166.

ASHENDEN T.W., 1979: The effects of long-term exposures to SO_2 and NO_3 pollution on the growth of Dactylis glomerata L. and Poa pratensis. Environ. Pollut. 18: 249-258.

ASHENDEN T.W., WILLIAMS I.A.D., 1980: Growth reduction in Lolium multiflorum Lam. and Phleum pratense L. as a result of sulfur dioxide and nitrogen dioxide pollution. Environ. Pollut. 21: 131-199.

BELL J.N.B., CLOUGH W.S., 1973: Depression of yield in rye-grass exposed to sulphur dioxide. Nature 241: 47-49.

BERGE H., 1973: Umweltschutz, ein internationales Problem. Naturwiss. Rundschau 12: 507-515.

BMI (Hrsg.), 1971: Materialienband zum Umweltprogramm der Bundesregierung: Umweltplanung. Bonn (Bundestagsdrucksache VI/2710).

BMI (Hrsg.), 1979: Änderung des Bundes-Immissionsschutzgesetzes und der Technischen Anleitung zur Reinhaltung der Luft. Umwelt 69: 13-16.

BMI (Hrsg.), 1983: Erste Allgemeine Verwaltungsvorschrift zum Bundes-Immissionsschutzgesetz vom 28. August 1974. (Technische Anleitung zur Reinhaltung der Luft - TA Luft). GMBl. 1974: 426, 452; Änderung vom 23.2.1983. GMBl. 1983: 94, 112.

BMDP - 79, 1979: Biomedical Computer Programms P-Series. Berkeley/Los Angeles/London (Univ. of California Press): 880 pp.

BORNKAMM R., 1980: Hemerobie und Landschaftsplanung. Landschaft Stadt 12: 49-55.

CRITTENDEN P.D., READ D.J., 1978: The effect of air pollution on plant growth with special reference to sulfur dioxide. New Phytol. 80: 33-48, 49-62.

DÄSSLER H.-G., 1981: Einfluß von Luftverunreinigungen auf die Vegetation. 2. Aufl. Jena (Fischer): 211 S.

ELLENBERG H. (Hrsg.), 1973: Ökosystemforschung. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 280 S.

GARBER K., 1967: Luftverunreinigungen und ihre Wirkungen. Berlin (Bornträger): 279 S.

GUDERIAN R., HAUT H. van, STRATMANN H., 1960: Probleme der Erfassung und Beurteilung von Wirkungen gasförmiger Luftverunreinigungen auf die Vegetation. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz 67: 257-264.

GUDERIAN R., 1977: Air pollution. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 127 S.

GUDERIAN R., 1978: Wirkungen sauerstoffhaltiger Schwefelverbindungen - Einführung. VDI-Berichte 314: 207-217.

GUDERIAN R., REIDL K., 1982: Höhere Pflanzen als Indikatoren für Immissionsbelastungen im terrestrischen Bereich. Decheniana-Beih. 26: 6-22.

HAUT H. van, STRATMANN H., 1970: Farbtafelatlas über Schwefeldioxid-Wirkungen an Pflanzen. Essen (Girardet): 206 S.

HAUT H. van, 1972: Testkammerverfahren zum Nachweis phytotoxischer Immissionskomponenten. Environ. Pollut. 3: 123-132.

HORSMAN D.C., ROBERTS T.M., BRADSHAW A.D., 1978: Evolution of sulfur dioxide tolerance in perennial ryegrass. Nature 276: 493-494.

HORSMAN D.C., ROBERTS T.M., BRADSHAW A.D., 1979: Studies on the effects of sulfur dioxide on perennial ryegrass Lolium perenne. 2. Evolution of sulfur dioxide tolerance. J. Exp. Bot. 30: 495-502.

JALAS J., 1955: Hemerobe und hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 72: 1-15.

KLAPP E., BOEKER P., KÖNIG F., STÄHLIN A., 1953: Wertzahlen der Grünlandpflanzen. Grünland 2: 38-40.

KLAPP E., 1965: Taschenbuch der Gräser. Berlin/Hamburg (Parey): 260 S.

RABE R., KREEB K., 1976: Bioindikation bei Luftverunreinigungen durch Messung der Aktivität verschiedener Enzyme von Testpflanzen. Daten Dok. Umweltschutz Univ. Hohenheim 19: 73-78.

SCHADE G., 1978: Die erwartete Schwefeldioxid-Emission aus Feuerungsanlagen in der BRD bis zum Jahre 1985 unter Berücksichtigung des Energieprogramms 1974 der Bundesregierung. Schriftenr. LA für Immissionsschutz Essen 43: 42-43.

SCHÄRER B., 1980: Luftverschmutzung durch Schwefeldioxid. Texte [Berlin (Umweltbundesamt)]: 123 S.

SUKOPP H., 1969: Der Einfluß des Menschen auf die Vegetation. Vegetatio 17: 360-371.

SUKOPP H., TRAUTMANN W., KORNECK D., 1978: Auswertung der Roten Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen in der Bundesrepublik Deutschland für den Arten- und Biotopschutz. Schriftenr. Vegetationsk. 12.

THOMAS M.D., HENDRIKS R.H., 1956: Effects of air pollutants on plants. In: (Ed. MAGILL P.L., HOLDEN F.R., ACKLEY C.): Air Pollution Handbook.

THOMAS M.D., 1961: Auswirkungen der Luftverunreinigungen auf Pflanzen. In: (Ed. WHO): Verunreinigungen der Luft: 229-277.

TRESHOW M., 1968: The impact of air pollution on plant populations. Phytopathology 58: 1108-1113.

UMWELTBUNDESAMT (Ed.), 1978: Medizinische, biologische und ökologische Grundlagen zur Bewertung schädlicher Luftverunreinigungen. Sachverständigenanhörung Berlin (20. bis 24.2.1978): 35-56. Berlin (Umweltbundesamt).

VDI, 1978: Richtlinie 3792: Messen der Wirkdosis - Verfahren der standardisierten Graskultur. Düsseldorf (VDI).

WENTZEL K.F., 1968: Empfindlichkeit und Resistenzunterschiede der Pflanzen gegenüber Luftverunreinigungen. Forstarchiv 39: 189-194.

Adresse

Dr. Willfried Nobel
TÜV Stuttgart e.V., Abt. Wärmetechnik u. Umweltschutz
Postfach 1380

D-7024 Filderstadt

Prof. Dr. Uwe Arndt
Institut für Landeskultur u. Pflanzenökologie (320)
Universität Hohenheim
Postfach 70 05 62

D-7000 Stuttgart 70

Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Trittbelastung auf Halbtrockenrasen in Schutzgebieten des Ballungsraumes Stuttgart und Möglichkeiten der Renaturierung

Franz-Josef Obergföll, Jörg Pfadenhauer, Reinhold Stauss und Michael Wehrle

In the densly populated area around Stuttgart, the effects of visitors walking on a chalk grassland vegetation have been investigated. The protected areas Gerlinger Heide, Eichenhain and Schönrain show in exemplary fashion the negative effects of trampling on dry grassland. By the means of ordination it has been possible to distinguish between trampled and non-trampled releves and species and to show succession in an exclosure (fenced off area). In this exclosure typical trampling-tolerant species were dislodged by *Agrostis tenuis*, *Poa pratensis* and *Festuca rubra*.

Belastung, Dauerflächen, Halbtrockenrasen, Naherholung, Ordination, Trittschäden.

1. Einführung und Problemstellung

Die besondere Problematik von Schutzgebieten in Ballungsräumen liegt darin, daß sich das Schutzziel, die Erhaltung selten gewordener und landschaftstypischer Biotope, nur in äußerst wenigen Fällen mit dem Erholungsverkehr vereinbaren läßt. Da diese Schutzgebiete attraktiv sind, weil sie dem Erholungssuchenden in unmittelbarer Nähe seines Wohnorts ein besonderes Naturerlebnis vermitteln, das er im Ballungsraum sonst nirgends findet, erreicht die Besucherzahl an Wochenenden und nach Feierabend hohe Werte. Dadurch wird die Belastbarkeit überschritten.

Neben den üblichen aus Unverständnis der Erholungssuchenden resultierenden Belastungen (Abreißen von Pflanzenteilen, wilde Feuerstellen, Wegwerfen von Abfällen usw.) kommt dem Faktor Tritt besondere Bedeutung zu (SPEIGHT 1973; FALINSKI 1975; LIDDLE 1975; WALL, WREIGHT 1977). Die Vegetation selbst wird u.a. durch mechanische Verletzung oberirdischer Pflanzenteile und der Boden durch Verdichtung großflächig geschädigt und damit das Schutzziel in Frage gestellt (KRAUS 1968; WITTIG 1978). Selbst durch Schaftritt geschaffene Halbtrockenrasen und Wacholderheiden mit systemeigener Trittresistenz sind durch den Erholungsverkehr nicht unbeschränkt belastbar. Aus wenigen von Spaziergängern hervorgerufenen Trampelpfaden entwickeln sich bei zunehmendem Besucherandrang und verschiedenen Freizeitaktivitäten (Lagern, Ballspielen etc.) großflächig artenarme Trittpflanzengesellschaften oder sogar völlig vegetationsfreie Stellen (PFADENHAUER, OBERGFÖLL 1982).

Wie bei allen anthropogenen Belastungen von Ökosystemen stellen sich daher für den praktischen Naturschutz zwei wichtige Fragen: Erstens nach der Belastbarkeit als Funktion von Art und Stärke des Besucherandranges in Verbindung mit der Empfindlichkeit des Ökosystems, zweitens nach der Reversibilität bzw. Irreversibilität vorhandener Schäden. Das heißt ob, und wenn ja, mittels welcher Maßnahmen die Rückführung in (Regeneration) oder Annäherung an den Ausgangszustand (Renaturierung, vgl. PFADENHAUER 1981) möglich ist.

2. Material und Methoden

In Schutzgebieten in und am Rande des Ballungsraumes Stuttgart wurden im Rahmen eines von der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg geförderten Forschungsprojektes die Auswirkungen des Erholungsverkehrs auf Vegetation und Standort von Halbtrockenrasen untersucht:

- Naturschutzgebiet Eichenhain (Stadtkreis Stuttgart), 34 ha, Komplex aus teils pseudovergleyten Braunerden über Lias$_{\alpha}$, Rät und Mergelpelosolen auf Knollenmergel,
- Landschaftsschutzgebiet Gerlinger Heide (Landkreis Ludwigsburg), 15.5 ha, Ranker und unterschiedlich pseudovergleyte Pelosole aus Stubensandstein und Oberen Bunten Mergeln,
- Naturschutzgebiet Schönrain (Landkreis Eßlingen), 7.2 ha, Ranker und teilweise pseudovergleyte Braunerde aus Stubensandstein.

Diese Gebiete wurden nach den üblichen Methoden vegetationskundlich aufgenommen und kartiert (BRAUN-BLANQUET 1964). Zur Einschätzung der aktuellen Belastung dienten Besucherzählungen. Der Ist-Zustand der Vegetation wurde in Transekten mit lückenlos aneinanderstoßenden 1 m² großen Teilflächen erfaßt (Deckungsgradschätzung nach SCHMIDT et al. 1974). Die Auswertung erfolgte mittels automatischer Klassifikations- und Ordinationsverfahren (EDV-Programmpaket von WILDI u. ORLOCI 1980, ergänzte Version in deutsch auf ICL 2960 unter VME/B: WEHRLE, OBERGFÖLL 1982).

Zur Prüfung der Reversibilität von Trittschäden wurden Dauerversuchsflächenpaare angelegt (gezäunt/ungezäunt; Aufrasterung in hundert 1 m² große Aufnahmeflächen; Aufnahmen 1980, 1981 und 1982 nach o.g. Verfahren). Mit Hilfe der indirekten Ordination wurde die Sukzession von 1980 bis 1982 dokumentiert. Auf der Grundlage eines 'Repeated-Measurement-Modells' - wiederholte Messungen sind voneinander abhängig (Programme BMDPP2V und BMDPP3D, DIXON, BROWN 1979) - wurde der Einfluß der Einzäunungen und der Pflegemaßnahmen univariat varianzanalytisch verrechnet (Irrtumswahrscheinlichkeit P = 5%).

3. Ergebnisse

3.1 Flächenbilanz

Die Tabellen 1 und 2 zeigen die Wechselwirkung zwischen Belastung und Vegetation. Im NSG Eichenhain führt starker Erholungsverkehr zu einem hohen Anteil von Trittgesellschaften, Wegen und Trampelpfaden: 9.2% davon stellen ein Übergangsstadium zum eigentlichen Magerrasen dar. Sie differenzieren auf Grund von *Lolium perenne* und eines hohen Anteils von *Agrostis tenuis*. Je nach Trittintensität und Beschattung dringen eine ganze Reihe von Arten aus den Magerrasengesellschaften ein. Der verbleibende Anteil von 17.5% wird von einem Breitwegerichteppich mit dem Neophyten *Juncus tenuis* mit einem hohen Anteil von *Agrostis tenuis* besiedelt.

Tab. 1: Anteil der trittbelasteten Flächen (%) im Vergleich zu nicht oder kaum belasteten Magerrasen und übriger Vegetation (ohne Gebüsche und Wald).

	Eichenhain	Gerlinger Heide	Schönrain
1. Trittgesellschaften, Wege und Trampelpfade	26.7	12.1	9.9
2. Magerrasen	42.1	38.4	80.1
3. Sonstige	31.2	49.5	10.0

Im Schönrain und der Gerlinger Heide beschränkt sich die im NSG Eichenhain großflächig verbreitete Weidelgras-Breitwegerich-Gesellschaft im wesentlichen auf Feuerstellen und stark betretene Bereiche. Der hohe Anteil der in Tab. 1 unter drittens zusammengefaßten Pflanzengemeinschaften im Eichenhain und der Gerlinger Heide erklärt sich aus der früheren intensiven landwirtschaftlichen Nutzung der Gebiete auf größeren Flächen.

Tab. 2: Trittbelastung (Anzahl Besucher je Hektar

	Eichenhain	Gerlinger Heide	Schönrain
Schöner Sonntag	45	40	20
Regnerischer Sonntag	28	7	2
Schöner Werktag	16	5	2
Regnerischer Werktag	13	3	1

3.2 Transekte

Abb. 1 zeigt die Ordination aller Einzelquadrate der Transekte, aufgeteilt mit Hilfe der automatischen Klassifikation in drei Artengruppen.

Der Aufnahmegruppe 1 sind alle Aufnahmen der Magerrasengesellschaften zugeordnet. In dieser Gruppe sind auch stark betretene Probequadrate vertreten (vgl. Symbole in Abb. 1). Von den Trittarten kommt hier nur *Lolium perenne* mit geringer Deckung vor, was mit der gestrichelten Isolinie (1%) verdeutlicht ist.

Der Gruppe 2 sind alle stark betretenen Probeflächen zugeordnet. Neben wenigen Arten aus der Gruppe 1 sind hier meistens *Lolium perenne, Poa annua, Plantago major, Juncus tenuis* mit hohen Deckungsanteilen von *Agrostis tenuis* vergesellschaftet. Bei den Aufnahmen im linken Teil der Abbildung erreicht *Trifolium repens* hohe Dominanz. Alle Aufnahmen, die einen hohen, trittbedingten, vegetationslosen Anteil haben, sind ebenfalls in dieser Gruppe vertreten.

Die Aufnahmeflächen der Gruppe 3 sind sehr wenig betreten (keine Trittarten). Hier hat vor allem der Säurezeiger *Calluna vulgaris* hohe Deckungsgrade, vergesellschaftet mit *Nardus stricta, Trifolium ochroleucon, Polygala comosa* und *Euphrasia rostkoviana*. Diese Gruppe zeichnet sich auch durch einen besonderen Artenreichtum aus (bis zu 37 Arten je Probequadrat). Die meisten Aufnahmen dieser Gruppen gehören zum Transekt 1 Schönrain, einige zum Transekt 2 Eichenhain, wo an dessen Transektende ebenfalls *Calluna* vorkommt.

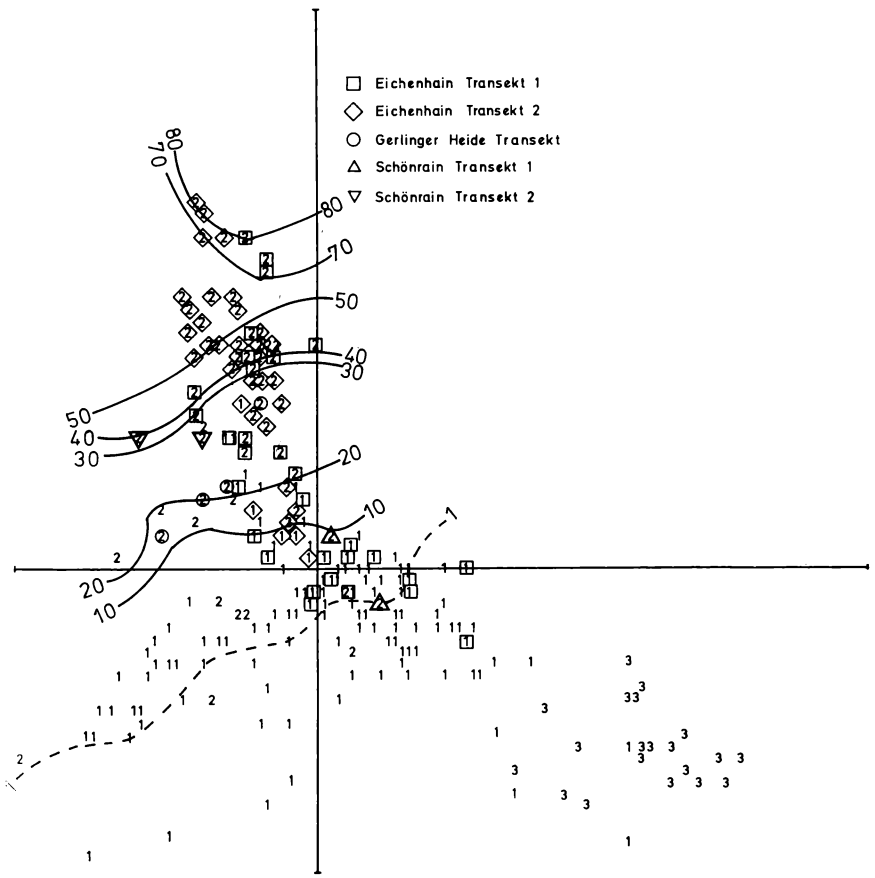


Abb. 1: Ordination, Klassifikation und Belastung (Symbole) aller Transekte.
Die Isolinien entsprechen den Summen der Deckung der Trittarten *(Lolium perenne, Plantago major, Poa annua, Juncus tenuis);* die Probeflächen ohne Umrandungssymbol wurden als 'unbelastet' eingestuft.
Dargestellt sind die ersten zwei Faktoren: Der 1. (x-Achse) entspricht dem Standortsgradienten, der 2. (y-Achse) dem Trittgradienten.

3.3 Renaturierung

Die unterschiedliche Reaktion der Aufnahmen und Arten auf Trittbelastung zeigt sich auch bei den Renaturierungsversuchen in den eingezäunten Dauerbeobachtungsflächen. Die Abbildungen 2 und 3 veranschaulichen die Sukzession auf der eingezäunten Dauerfläche der Gerlinger Heide während der Versuchsdauer. Abb. 2 zeigt die Klassifikation der insgesamt 300 ordinierten Probeflächen. Aufnahmen mit gleichen Ordinaten können nur einmal dargestellt werden. In Abb. 3 sind die klassifizierten Aufnahmen erklärt.

Insgesamt können 4 Aufnahmegruppen unterschieden werden. Ein Vergleich der beiden Abbildungen zeigt, daß die Gruppe 4 aus den Probequadraten des 'belasteten' Bereichs und des Wegrandes zu Versuchsbeginn 1980 besteht. Alle Aufnahmen der Gruppe 4, bei denen es sich um typische Trittgesellschaften handelt, haben sich infolge veränderter Umweltbedingungen, hervorgerufen durch die Einzäunung in den beiden folgenden Jahren in der Abbildung nach oben verschoben. Die erfolgte Positionsänderung im Koordinatensystem und die andere Klassifikation 1981 und 1982 zeigen, daß sich eine neue Pflanzengemeinschaft entwickelt hat.

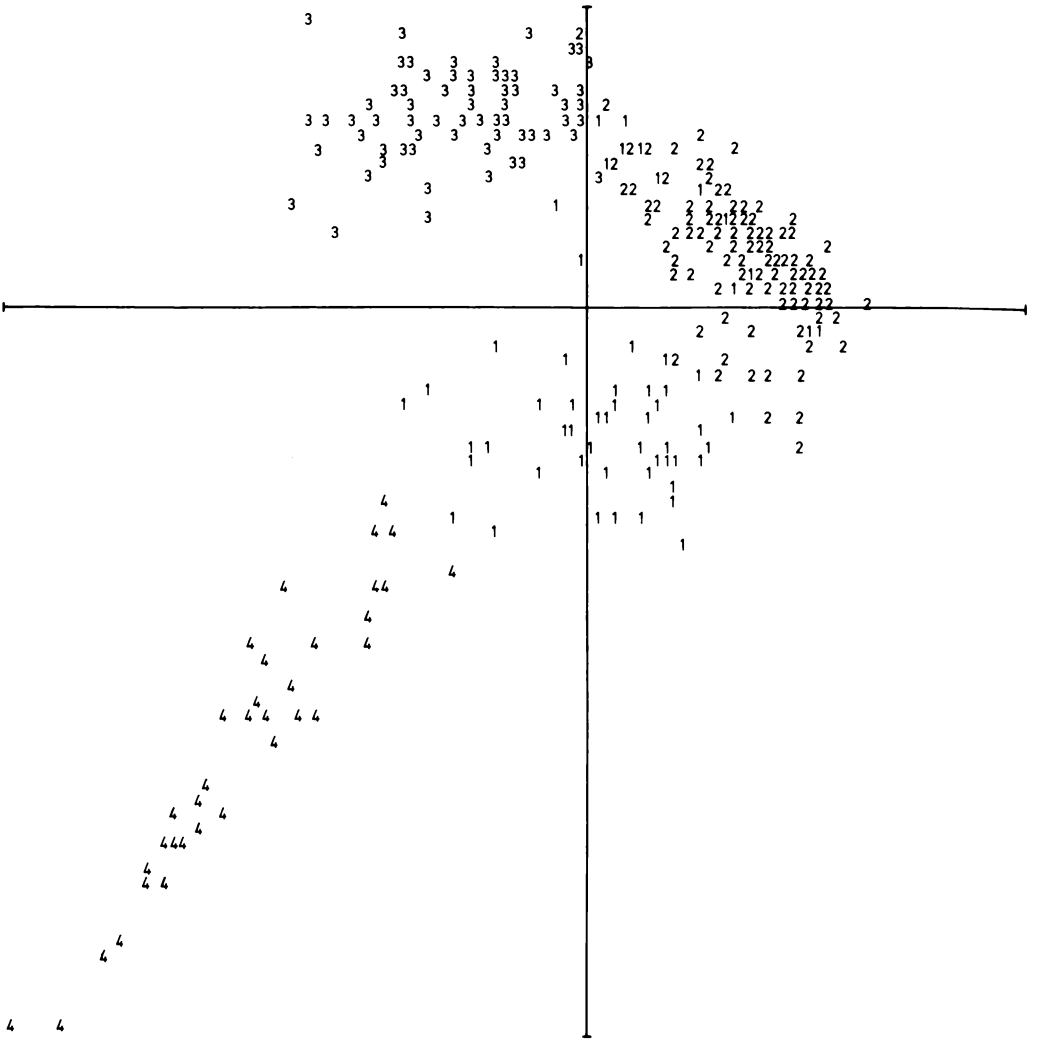


Abb. 2: Darstellung der Sukzession durch Ordination und Klassifikation der Vegetationsaufnahmen der gezäunten Dauerfläche Gerlinger Heide 1980-1982.
Dargestellt sind die ersten zwei Faktoren: Der 1. (x-Achse) entspricht dem Trittgradienten, der 2. (y-Achse) repräsentiert die Sukzession.

Diese ehemaligen Trittgesellschaften sind in Abb. 2 als Gruppe 3 ausgewiesen. Sie stellen ein Übergangsstadium zur großen Gruppe 2 dar, dadurch verdeutlicht, daß der Gruppe 2 bereits 1982 ehemalige Trittgesellschaften zugeordnet wurden (durchgezogener Pfeil).

Es zeigt sich, daß durch die Einzäunung auch auf der 'unbelasteten' Teilfläche in eine Richtung gehende Sukzessionsvorgänge eingesetzt haben, veranschaulicht durch Positionsänderung der Aufnahmen aus Gruppe 1. Alle Probequadrate dieser Gruppe bilden seit 1981 die Gruppe 2 und 3 (punktierte Linie). Der Gruppe 2 werden allerdings 1980 bereits Aufnahmen aus der 'unbelasteten' Zone zugeordnet. Die Gruppe 1 besteht aus den 1980 aufgenommenen Probequadraten des Wegrandes, der Übergangszone zwischen Weg und 'unbelasteter' Teilfläche und einigen 'unbelasteten' Aufnahmen ebenfalls 1980. Die Übergangszone und einige Aufnahmen aus dem Wegrand tendieren ihrer Ähnlichkeit nach 1980 zu den Aufnahmen aus dem 'belasteten' Bereich (Gruppe 4).

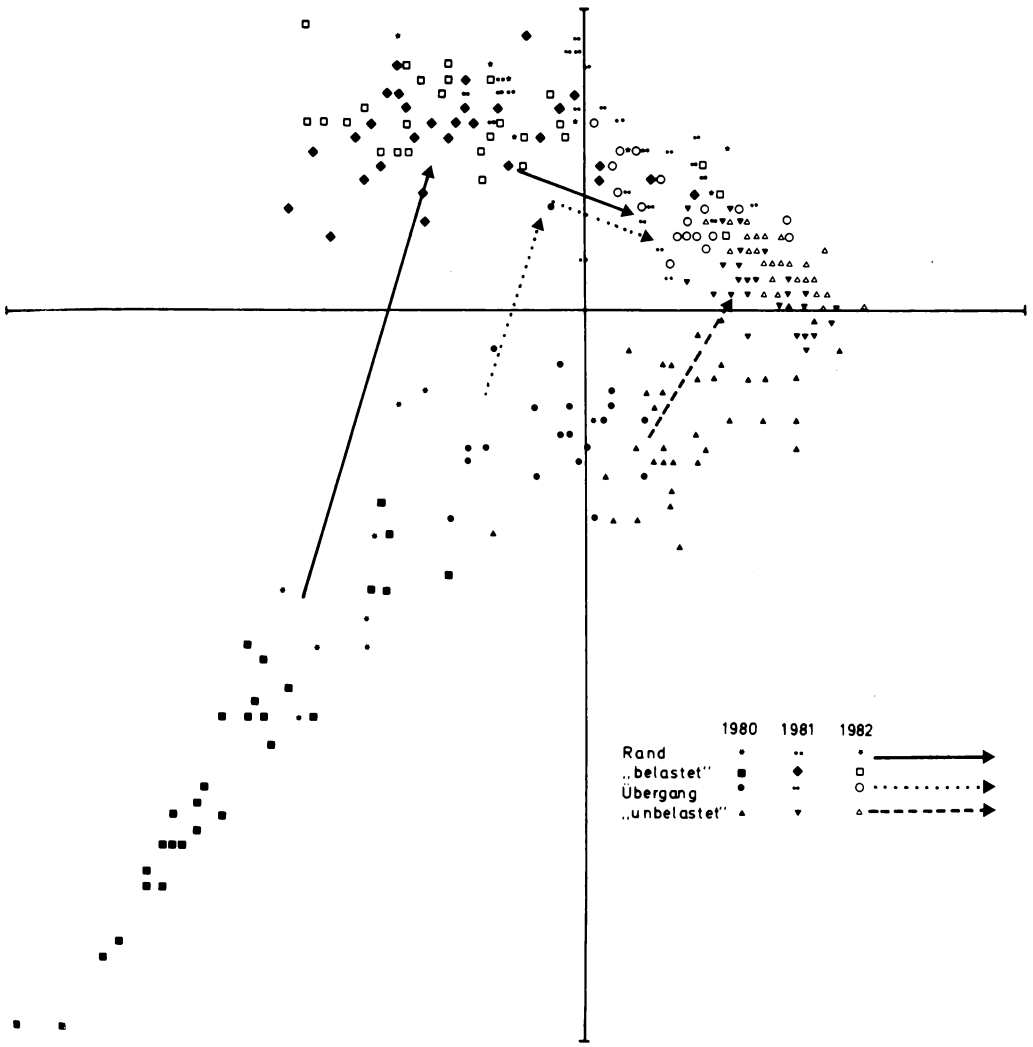


Abb. 3: Erklärung der ordinierten Aufnahmen aus Abb. 2.
Die Pfeile geben die Richtung der Sukzession an; die Positionen der Symbole entsprechen den Gruppennummern in Abb. 2. Die Einteilung der Aufnahmen in Zonen erfolgte analog der Dauerflächenanlage.

In Tab. 3 ist das Verhalten der wichtigsten Arten veranschaulicht, die die Sukzession erklären. Auf dem ehemaligen Weg ('belastet') haben die vegetationslosen Stellen, Trittarten und *Trifolium repens* abgenommen. Während die vegetationslosen Stellen sowohl 1981 als auch 1982 zurückgingen, verringerten sich die Trittarten und *Trifolium repens* von 1980 auf 1981 sehr stark, hielten sich aber dann auf diesem niedrigen Niveau (quadratischer Kontrast signifikant). Die Dominanz trittempfindlicher Arten und von *Festuca rubra* erhöhte sich kontinuierlich, ebenso beobachtet bei *Agrostis tenuis* und *Poa pratensis* von 1980 auf 1981. Während die Konkurrenzkraft von *Agrostis tenuis* 1982 wieder nachließ, konnte sich *Poa* 1982 auf dem erreichten Niveau halten. Diese Veränderungen waren signifikant. Die Artenzahl nahm gleichmäßig um 33% zu.

Tab. 3: Änderungen verschiedener Parameter auf der gezäunten Dauerfläche Gerlinger Heide 1980-1982 in % und Stück.

	'belastet'			signifikant		'unbelastet'			signifikant	
				L	QU				L	QU
	1980	1981	1982	80/82		1980	1981	1982	80/82	
vegetationslos durch Tritt	6.0	0.01	-	+	-	0.2*	-	-	-	-
Agrostis tenuis	6.4	30.8	19.8	+	+	13.6	22.1	19.0	+	+
Festuca rubra	3.3	4.9	9.3	+	-	27.5	24.4	29.0	-	+
Poa pratensis	3.6	27.9	27.4	+	+	0.1	0.07	0.23	-	-
Trittarten	33.3	2.5	1.0	+	+	2.0	0.12	0.01	+	+
Trifolium repens	57.8	2.8	0.2	+	+	14.6	2.3	4.4	+	+
trittempfindliche Arten	7.1	24.8	45.0	+	-	43.5	57.5	51.8	+	+
Artenzahl (Stück)	10.0	12.4	13.3	+	-	18.8	17.9	17.2	+	-

L = Kontrast linear, QU = Kontrast quadratisch * Schaftritt

Wie bereits aus der Ordination hervorging, haben in der unbelasteten Teilfläche ebenfalls Veränderungen stattgefunden. Bei *Agrostis tenuis* und den trittempfindlichen Arten ist eine Zunahme zu verzeichnen. Sowohl das Rote Straußgras als auch die trittempfindlichen Arten haben in den 'unbelasteten' Flächen bessere Ausgangspositionen als im 'belasteten' Abschnitt, was zu einer starken Vermehrung im 1. Jahr geführt hat. 1981/1982 sinkt der Deckungsgrad wieder. Die Trittarten (hier nur *Lolium perenne)* und *Trifolium repens* kommen in der 'unbelasteten' Fläche mit geringer Deckung vor, verhalten sich aber ähnlich wie auf dem 'belasteten' Bereich. Nach einer starken Abnahme im ersten Versuchsjahr nimmt *Trifolium repens* 1982 wieder zu (quadratischer Kontrast signifikant). Die Wiesenrispe und der Rotschwingel kommen nach der beobachteten Versuchsperiode wieder gleich häufig vor wie zu Versuchsbeginn. Im zweiten Jahr war *Festuca* zurückgedrängt, konnte sich aber im folgenden Jahr behaupten (linearer Kontrast nicht signifikant, quadratischer Kontrast signifikant). Die Artenzahl nimmt linear ab. Ob diese Artenabnahme aufhört, ist nicht absehbar (quadratischer Kontrast nicht signifikant).

4. Diskussion

4.1 Methoden

Zur Bearbeitung von Sukzessionsvorgängen und zur Erfassung kleinräumiger Unterschiede eignet sich die in Mitteleuropa übliche Methode nach BRAUN-BLANQUET (1964) nicht. Hierzu erwies sich die von SCHMIDT et al. (1974) vorgeschlagene Schätzskala als geeignet.

Da die Aufnahmemethode und die Fragestellung eine genauere Analyse erforderte, bot sich als Auswertungsmethode die indirekte Ordination an. Ein Vorteil dieser sog. multivariaten Analyse ist die Effektivität, weil alle Variablen gleichzeitig analysiert werden können. Zum anderen werden klar definierte Algorithmen verwendet, so daß die Objektivität der Auswertung gewährleistet ist. Die Ergebnisse sind jederzeit reproduzierbar. Ein Nachteil der Ordinationsverfahren ist ihre Abstraktheit. Voraussetzung für eine zutreffende Interpretation der Ergebnisse ist eine genaue Kenntnis der verwendeten statistischen Methoden.

Die verschiedenen Freizeitaktivitäten schufen auf den Halbtrockenrasen ein differenziertes Mosaik von Pflanzengemeinschaften, die sich mit Hilfe der indirekten Ordination darstellen ließen. Die Ordination der Aufnahmen zeigt deutlich den Trittgradienten auf der Y-Achse. Die standörtlichen Unterschiede zwischen den 3 Untersuchungsgebieten werden durch den 1. Faktor repräsentiert, kommen allerdings in der Klassifikation zwischen Gerlinger Heide und Eichenhain nicht zum Ausdruck. Im Transekt Gerlinger Heide kommen außer den Arten der typischen Magerrasengesellschaft (Gruppe 1) Arten vor, die für Fettweiden charakteristisch sind. Diese sind hauptsächlich für die Linksdrehung der Aufnahmen im Koordinatenkreuz verantwortlich. Einige als nicht betreten eingestufte Aufnahmeflächen aus der Gerlinger Heide sind der Gruppe 2 zugeordnet. Hier haben *Lolium perenne* und *Trifolium repens* hohe Deckungsgrade. Die Klassifikation der meisten Aufnahmen der Transekte Schönrain und des Endes des Transektes 2 Eichenhain spiegelt die standörtlichen Unterschiede dagegen recht deutlich wider (Gruppe 3): Die Trittbelastung fehlt, die Standorte sind oligotroph und sauer.

In der Sukzessionsforschung haben sich multivariate Methoden bereits bewährt (AUSTIN 1977). Austin wies allerdings auf die Schwierigkeiten hin, die sich bei der Bewertung und Interpretation solcher Sukzessionsmodelle ergeben. Daß die Ordination zur Sukzessionsforschung verwendet werden kann, zeigen die vorliegenden Ergebnisse des Einzäunungsversuchs. Die floristischen Änderungen in Abhängigkeit von der Zeit werden durch den 2. Faktor im Sukzessionsmodell wiedergegeben. Die unterschiedliche Klassifikation unterstreicht die Veränderungen während der zwei Versuchsjahre.

Mit Hilfe eines 'Repeated-Measurement-Modells' (Univariate Analyse) ließ sich die mit der Ordination dargestellte Sukzession näher erläutern. Diese Analyse ergänzt die Ordination gut, da sie varianzanalytisch den Effekt der Zeit (Sukzession) und die angewandten Pflegemaßnahmen für einzelne Parameter berechnet.

Bei allen oben diskutierten statistischen Verfahren müssen bestimmte Voraussetzungen angenommen werden können:

I. Normalverteilung der Residuen;
II. Homogenität der Varianzen;
III. Darstellbarkeit mit linearen Modellen und additiven Effekten.

Da Rohdaten aus den meisten Vegetationsaufnahmen diese Voraussetzungen nicht voll erfüllen, kann dieser Mangel bei der Ordination z.B. zum sog. 'horse shoe effect' führen, der auch in den dargestellten Daten auftaucht. Eine geeignete Transformation der Daten könnte diesen Effekt beseitigen (THOENI 1967). Programme, die die optimale Datentransformation herausfinden, falls eine solche überhaupt existiert, sind jedoch sehr rechenintensiv. Eine Ordinationsmethode, die den 'horse shoe effect' umgeht, wurde in den USA erprobt (HILL 1979).

Inwieweit sich die vorgestellten Methoden in der Sukzessionsforschung auch für Langzeituntersuchungen bewähren, müssen entsprechende Forschungen klären.

4.2 Naturschutz

Am Beispiel der drei Schutzgebiete im Ballungsraum Stuttgart, insbesondere am NSG Eichenhain, zeigt sich deutlich der Zielkonflikt zwischen konservierendem Naturschutz und Massenerholung. Ebenso alarmierende Ergebnisse sind von anderen Ökosystemen bekannt (ODZUK 1978, WITTIG 1980).

Die Untersuchungsergebnisse verdeutlichen, daß die als trittresistent geltenden Mesobrometen ebenfalls trittgefährdet sind, wenn gewisse Grenzen überschritten werden. Selbst wenn es sich herausstellen sollte, daß trittgeschädigte Halbtrockenrasen in relativ kurzer Zeit durch eine unpopuläre Maßnahme wie eine Einzäunung wieder 'renaturiert' werden können, d.h. wenn sich die ursprüngliche Vegetation annähernd wieder einstellt, so kann dies nur eine Notlösung sein. Beispielsweise kann ihr in Gebieten, wo die Erosion zum Problem wird, mit dieser drastischen Maßnahme Einhalt geboten werden, da die Wiederbesiedlung ehemals vegetationsloser Stellen nach der Einzäung schnell geht, im Gegensatz zu hochalpinen Gebieten (GRABHERR 1982). Ob sich an solchen Standorten in einem angemessenen Zeitraum allerdings wieder schützenswerte Arten ansiedeln können, konnte in der kurzen Versuchszeit nicht festgestellt werden. Daß Arten wie *Agrostis tenuis* auf ehemals trittbelasteten Flächen sehr konkurrenzfähig sind und die meisten Trittarten zurückgedrängt werden bzw. verschwinden, zeigte sich auch bei den Untersuchungen im NSG Eichenhain (PFADENHAUER, OBERGFÖLL 1982). Es muß daher abgewartet werden, ob *Agrostis tenuis* oder *Poa pratensis* wieder zurückgedrängt werden und für die sog. trittempfindlichen Arten Platz machen. In der Gerlinger Heide deutet sich dieser Prozeß an. Sowohl bei *Poa*

pratensis als auch bei *Agrostis tenuis* sind die quadratischen Kontraste signifikant. Dies bedeutet, daß solche Arten in den nächsten Jahren vermutlich noch mit *Agrostis tenuis* und *Poa pratensis* in Konkurrenz treten werden.

Die Ergebnisse aus dem ebenfalls eingezäunten 'unbelasteten' Bereich zeigen, daß die Einzäunung einen starken Eingriff in das Artengefüge eines Halbtrockenrasens darstellt. Zwar haben die als trittempfindlich eingestuften Arten noch in ihrer Deckung signifikant zugenommen, der signifikante quadratische Kontrast zeigt aber, daß diese Ausweitung als abgeschlossen angenommen werden kann.

Ob sich die Einzäunung hinsichtlich der Artendiversität und eines konservierenden Naturschutzes positiv auswirkt, muß bezweifelt werden, da die Artenabnahme im 'unbelasteten' Bereich noch nicht abgeschlossen ist (quadratischer Kontrast nicht signifikant). Zwar hat in diesem Bereich die mit geringer Deckung vorkommende Trittart Weidelgras noch abgenommen, was sich beim Test ausgewirkt hat, aber die kontinuierliche Artenabnahme um 1.6 Arten in den beiden Versuchsjahren erhärten bereits genannte Befürchtungen.

Dem Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg danken wir für die Finanzierung des Projekts. Die Untersuchungen werden im Rahmen einer Dissertation durchgeführt. Dipl.-Ing.agr. Stauss beriet bei der EDV-Auswertung, Dipl.-Agrarbiol. Wehrle implementierte die Ordinationsprogramme am Rechner der Universität Hohenheim.

Literatur

AUSTIN M.P., 1977: Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. Vegetatio 35(3): 165-175.

BRAUN-BLANQUET J., 1964: Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien/New York (Springer): 865 S.

DIXON W.J., BROWN M.B., 1979: Biomedical Computer Programs P-Series (BMDP79). Berkeley/ Los Angeles/London (Univ. California Press).

FALINSKI J.B., 1975: Die Reaktion der Waldbodenvegetation auf Trittwirkung im Lichte experimenteller Forschungen. Phytocoenologia 2: 451-465.

GRABHERR G., 1982: The impact of trampling by tourists on a high altitudal grassland in the Tyrolean Alps. Vegetatio 48(3): 209-217.

HILL M.O., 1979: DECORANA-A FORTRAN-PROGRAMM for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Manual. Ithaca N.Y. (Ecology and Systematics Cornell Univ.).

KRAUS O., 1968: Möglichkeiten und Grenzen der Erholung in bayerischen Naturschutzgebieten, erläutert an Beispielen. Schriftenr. Landschaftspflege Naturschutz 3: 129-141.

LIDDLE M.J., 1975: A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. Biol. Conservation 7: 19-36.

ODZUK W., 1978: Anthropogene Veränderungen eines Moorökosystems durch Erholungssuchende. Natur Landschaft 53: 192-194.

PFADENHAUER J., 1981: Grundlagen, Möglichkeiten und Grenzen der Moorrenaturierung. Daten, Dokumente Umweltschutz Univ. Hohenheim 31: 75-82.

PFADENHAUER J., OBERGFÖLL F.J., 1982: Untersuchungen zur Trittbelastung auf Halbtrockenrasen am Beispiel des Naturschutzgebietes Eichenhain, Stuttgart. Z. Kulturtechnik Flurbereinigung 23: 306-317.

SCHMIDT W., DIERSCHKE H., ELLENBERG H., 1974: Vorschläge zur vegetationskundlichen Untersuchung auf Dauerprobeflächen. Ms Göttingen. [Zit. nach SCHIEFER J., 1981: Bracheversuche in Baden-Württemberg. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württ. 22: 20.]

SPEIGHT M.C.D., 1973: Outdoor recreation and its ecological effects. Bibliography and review. London (University College): 35 pp.

THOENI H., 1967: Transformations of variables used in the analysis of experimental and observational data. A. Review. Techn. rep. 7. Ames (Iowa State Univ.).

WALL G., WRIGHT C., 1977: The environmental impact of outdoor recreation. Waterloo - Ontario (Univ. Dep. Geography): 79 pp.

WEHRLE M., OBERGFÖLL F.J., 1982: Management und multivariate Analysen in der Vegetationskunde. Hohenheimer Version des Programmpakets der eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen. Hohenheim (Inst. Landeskultur u. Pflanzenökologie Univ.): 77 S.

WILDI O., ORLOCI L., 1980: Management and multivariate analysis of vegetation data. Programm - Manual. Ber. Eidg. Anst. forstl. Versuchsw. 215: 68 S.

WITTIG R., 1978: Belastung eines Naturschutzgebietes im Ballungsraum. Verh. Ges. Ökol. 7: 351-358.

WITTIG R., 1980: Vegetation, Flora, Entwicklung, Schutzwürdigkeit und Probleme der Erhaltung des Naturschutzgebietes "Westruper Heide" in Westfalen. Abh. Landesmus. Naturkunde 42(1).

Adressen

Dipl.-Ing.agr. F.J. Obergföll
Fraubronnstr. 70

D-7000 Stuttgart 70

Prof. Dr. J. Pfadenhauer
Lehrstuhl f. Landschaftsökologie
TU München

D-8050 Freising-Weihenstephan

Dipl.-Agrarbiol. M. Wehrle
Institut f. Landeskultur u. Pflanzenökologie (320)
Universität Hohenheim

D-7000 Stuttgart 70

Dipl.-Ing.agr. R. Stauss
Abt. Herbologie (360)
Institut f. Phytomedizin
Universität Hohenheim
Postfach 70 05 62

D-7000 Stuttgart 70

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Beitrag zur Verbreitung und Ökologie der Groppe *(Cottus gobio* L., *Pisces)* in Ostwestfalen und im Kreis Osnabrück (Niedersachsen)

- Hartmut Späh und Wolfgang Beisenherz -

The distribution of bullhead *(Cottus gobio* L.) in 59 brooks and rivers of Ostwestfalen (West-Germany) was investigated by electrofishing. Bullheads were found in 13 brooks and rivers. The occurrence of bullhead is restricted to zones which are oligosaprobe - betamesosaprobe, 50% had a saprobity of < 1.0, 45% of 1.0 - 1.5 and 43.8% of 1.5 - 2.0. No reproduction of bullhead could be proved in brooks and rivers with a saprobity > 2.0, only few adults were found. The structure of the rivers and a stony or sandy bottom seems to be of little influence to the occurrence of bullheads. So the relation of length and weight of bullheads is not significantly different in the trout zone (Lippe, Johannisbach, Retlage, Hase, Hunte) or in the grayling zone (Lohme), which is the minnow zone in Great Britain (HAWKES 1975), both with stony bottom and in the trout zone with sandy bottom (Knochenbach, Haustenbach, Grimke).

Bullheads and brook trouts were most often caught together (89.3%), next followed by catches of bullheads and threespined sticklebacks (64.3%), rainbow trout (42.9%), eels (42,9%) and brook lampreys (21.4%). Typical fish of the grayling zone as for instance graylings, gudgeons, loachs, minnows and chubs were found less often together with bullheads due to only one undisturbed grayling zone which could be investigated.

Cottus gobio, Gewässer (fließend), Groppe.

1. Einführung

Als Bodenfisch der Forellen- und Äschenregion bewohnt die Groppe *(Cottus gobio* L.) Fließgewässer mit meist steinigem Untergrund, niedriger Wassertemperatur und ständig hoher Sauerstoffkonzentration. In stehenden Gewässern findet man sie nur gelegentlich (LELEK 1980).

In Europa ist die Groppe von Nordspanien bis zum Ural verbreitet. Ausgenommen davon sind große Teile Italiens, Griechenlands und Bulgariens, die nördlichen Bereiche Schwedens und Finnlands sowie Schottland, Irland, Norwegen und Island (LADIGES, VOGT 1965; MUUS, DAHLSTRÖM 1978; LELEK 1980). Über die lokale Verbreitung der Groppe liegen häufig nur ungenaue Angaben vor. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Groppe als fischereilich nicht genutzte Kleinfischart häufig nicht beachtet wird und zudem als dämmerungsaktiver Bodenfisch, der sich tagsüber in Verstecken aufhält, im allgemeinen nur schwer zu beobachten ist. Offensichtlich ist aber in ganz Europa in den letzten Jahren ein starker Rückgang der Art zu verzeichnen (LELEK 1980). Als Gründe hierfür sind zunehmende Gewässerverschmutzung, Biotopveränderungen durch Gewässerausbau und Vernichtungsaktionen wegen vermeintlicher Futterkonkurrenz mit Forellen anzuführen (STRASKRABA et al. 1966). Auch wird die Groppe als vermeintlicher Laichräuber (HRNCIRIK 1967) im Zusammenhang mit elektrischen Abfischungen von Forellen oft aus dem Gewässer entfernt. In der Bundesrepublik Deutschland und in der DDR gilt die Groppe deshalb als stark gefährdete bzw. gefährdete Fischart (BLESS 1978; PAEPKE 1981). In Nordrhein-Westfalen wird die Art als gefährdet eingestuft (BAUER, SCHMIDT 1979), wenn auch STEINBERG (1982) sie vornehmlich für den Bereich der Mittelgebirge als "überall vorhanden" angibt. In Niedersachsen ist das Vorkommen der Groppe stark rückläufig, die Art wird als gefährdet eingestuft (GAUMERT 1981).

Durch die vorliegende Untersuchung soll die Kenntnis über die gegenwärtige Verbreitung der Groppe in Bächen und kleineren Flüssen Ostwestfalens und des Kreises Osnabrück erweitert werden. Die Einbeziehung der Gewässergüte, der Gewässerstruktur, der Makroinvertebratenbesiedlung und der begleitenden Fischfauna sollen Aussagen über ökologische Ansprüche der Groppe im Untersuchungsgebiet ermöglichen. Diese können dann als Grundlage für Wiederansiedlungsversuche in geeigneten Gewässern dienen.

2. Methoden

Der Fischbestand wurde mit der Methode der elektrischen Befischung erfaßt, da hiermit in den zur Forellen- bzw. Äschenregion zu zählenden Gewässern eine nahezu quantitative Erfassung des Bestandes möglich wird. An allen Probestellen wurde im allgemeinen eine Strecke von je 100 m befischt. Die elektrische Befischung wurde mit einem batteriebetriebenen Elektrofischereigerät vom Typ DEKA 3000 durchgeführt. Die gefangenen Fische wurden nach Arten bestimmt, gewogen und vermessen. Danach wurden die Fische in das Gewässer zurückgesetzt.

Die Gewässergüte wurde auf der Basis der an den jeweiligen Probestellen vorgefundenen Invertebratenfauna nach PANTLE u. BUCK (1955) berechnet, wobei die Saprobienindices der einzelnen Arten der Saprobienliste von SLADECEK (1973) entnommen wurden. Die Invertebratenbesiedlung wurde an den einzelnen Probestellen durch jeweils 30minütige Zeitaufsammlungen im Frühjahr und Herbst bestimmt, die Häufigkeiten der einzelnen Arten nach KNÖPP (1955) geschätzt; zusätzlich wurden Lichtfallen zum Fang von Imaginalstadien verschiedener aquatischer Insekten eingesetzt. Die Erfassung der Invertebratenfauna diente jedoch nicht nur zur Berechnung der Gewässergüte, sondern ermöglichte auch eine Abschätzung der Ernährungssituation der Fische. Zur Bestimmung der Gewässergüte wurden darüber hinaus der pH-Wert des Wassers, der aktuelle Sauerstoffgehalt, die Sauerstoffzehrung sowie der NH_4^+-, NO_2^--, NO_3^-- und o-PO_4^{3-}-Gehalt des Wassers nach den DEUTSCHEN EINHEITSVERFAHREN (1972) ermittelt.

Die in den Abb. 3-7 dargestellten Strukturmerkmale der einzelnen Gewässerabschnitte wurden bei jeweils mittlerer Wasserführung in den Sommermonaten ermittelt. Die Fließgeschwindigkeit wurde nach der Driftkörpermethode bestimmt.

3. Untersuchungsgebiet

In den Jahren 1979 bis 1982 wurden 59 Fließgewässer an 177 Probestellen durch elektrische Abfischung auf ihre Fischfauna untersucht. Der größte Teil der bearbeiteten Gewässer liegt in Ostwestfalen. Im Untersuchungsgebiet bildet der Teutoburger Wald für die bearbeiteten Fließgewässer eine Wasserscheide: Alle nach Norden oder Nordosten abfließenden Gewässer münden ins Wesersystem, die südlich des Hauptkammes entspringenden in die Ems oder Lippe. Fast alle Bäche entspringen im collinen Bereich zwischen 100 und 170 m ü.d.M.

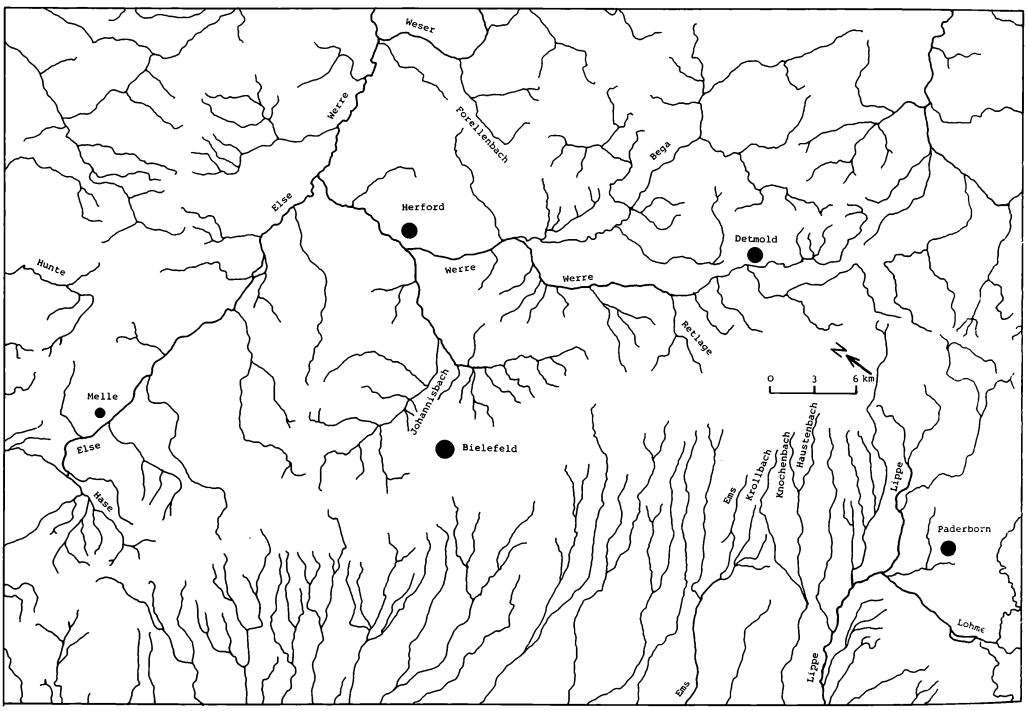


Abb. 1: Lage der untersuchten Fließgewässer.

Neben der Zugehörigkeit zu unterschiedlichen Gewässersystemen unterscheiden sich die untersuchten Fließgewässer zum Teil sehr deutlich in ihren Strukturmerkmalen (Abb. 3-7). Während die meisten Gewässer überwiegend kiesig-steiniges Substrat besitzen, weisen vor allem die südlich des Teutoburger Waldes im von eiszeitlichen Sanden geprägten Landschaftsraum Senne entspringenden Gewässer Krollbach, Knochenbach, Haustenbach, Roterbach und Grimke ein sandiges Bachbett auf.

Nach der fischereibiologischen Zonierung gehören fast alle Gewässerabschnitte zur Forellenregion. Lediglich die Lohme (SPÄH, BEISENHERZ 1982a) und die im Bereich der Stadt Paderborn gelegenen Abschnitte der Lippe können als zur Äschenregion gehörig eingestuft werden. In der Else schließlich, die möglicherweise früher eine Zonierung in Forellen-, Äschen- und Barbenregion aufgewiesen haben könnte, ist diese infolge wasserbaulicher Maßnahmen nicht mehr erkennbar. Menschliche Eingriffe und Einflüsse sind im übrigen an fast allen Fließgewässern sichtbar. Insbesondere auf Grund der starken Zersiedlung der Landschaft ergeben sich häufig negative Auswirkungen für die Gewässer wie z.B. durch Abwassereinleitungen, Gewässerausbau sowie Abschwemmungen von landwirtschaftlichen Nutzflächen.

4. Ergebnisse

4.1 Verbreitung im Untersuchungsgebiet

In 13 der 59 untersuchten Fließgewässer (= 22%) konnten Groppen an insgesamt 30 Probestellen (= 17%) nachgewiesen werden. Nach der fischereibiologischen Zuordnung zur Salmonidenregion wären in allen untersuchten Gewässern an fast allen Probestellen Groppen zu erwarten. Ihr Vorkommen ist im Untersuchungsgebiet mit Ausnahme der Lohme auf die Oberläufe der Gewässer beschränkt, also auf Gewässerbereiche, die von menschlichen Einflüssen wie Bachbegradigungen und Abwassereinleitungen bislang weitgehend verschont geblieben sind und die dazu z.T. fischereilich nicht bewirtschaftet werden. Im Roterbach fehlen Groppen wahrscheinlich wegen des zu hohen Eisengehaltes (SPÄH, BEISENHERZ 1982b). Die wenigen verbliebenen Restpopulationen sind häufig isoliert und weitgehend auf noch intakte Bereiche der Forellenregion in Hase, Hunte, Vlothoer Forellenbach, Johannisbach, Retlage, Knochenbach, Haustenbach, Grimke, Lohme und oberer Lippe beschränkt. Nur in der Lohme und Lippe konnten Groppen auch in der Äschenregion nachgewiesen werden. In der Äschenregion der Lippe wurden jedoch nur ausgewachsene Tiere in wenigen Einzelfunden nachgewiesen; eine Vermehrung findet hier nicht statt. In der Lohme dagegen ist die Groppe mit 63.09% die individuenreichtste Fischart. Der Altersaufbau der Population ist charakteristisch für eine sich natürlich fortpflanzende und erhaltende Population (SPÄH, BEISENHERZ 1982a).

4.2 Saprobielle Einstufung

In Abb. 9 sind 119 Probestellen von Fließgewässern nach ihren jeweiligen Saprobienindices aufgetragen. Gerastert dargestellt ist jeweils der prozentuale Anteil von Probestellen, an denen Groppen nachgewiesen werden konnten. Das Groppenvorkommen an Probestellen, deren Saprobienindex über 2.0 lag, war auf einzelne adulte Tiere beschränkt, die an diesen Probestellen keine eigenständigen, sich selbst erhaltenden Populationen bilden konnten. Für die Fließgewässer des Untersuchungsgebietes ergibt sich, daß der Verbreitungsschwerpunkt der Groppe im oligosaproben bis betamesosaproben Bereich und damit in organisch nur sehr gering bis mäßig belasteten Gewässern liegt. Höhere organische Belastungen eines Gewässers schließen das Vorkommen von sich selbst erhaltenden Groppenpopulationen aus. Dies stimmt überwiegend mit der bei MAUCH (1976) stehenden Übersicht überein, jedoch geben dort einige Autoren die Verbreitung nur für den oligosaproben Bereich an.

Neben der saprobiellen Einstufung der Gewässer auf Grund ihrer Makroinvertebratenfauna wurden der pH-Wert, der Sauerstoffgehalt sowie die NH_4^+-, NO_2^--, NO_3^-- und o-PO_4^{3-}-Konzentration des Wassers bestimmt. Alle Abschnitte mit fortpflanzungsfähigen Groppenpopulationen wiesen einen hohen Sauerstoffgehalt und nur geringe bis sehr geringe NH_4^+-, NO_2^--, NO_3^-- und o-PO_4^{3-}-Konzentrationen auf (SPÄH, BEISENHERZ 1981, 1982a, 1982b). Gewässerverunreinigungen, wie sie z.T. durch Einleitungen aus Kläranlagen zustande kommen, reichen offensichtlich aus, die Groppenbesiedlung abreißen zu lassen. Sauerstoffreiches, nicht verschmutztes Wasser wird dementsprechend auch allgemein als Voraussetzung für Groppenvorkommen angegeben (HRNCIRIK 1967; BLESS 1978; LELEK 1980).

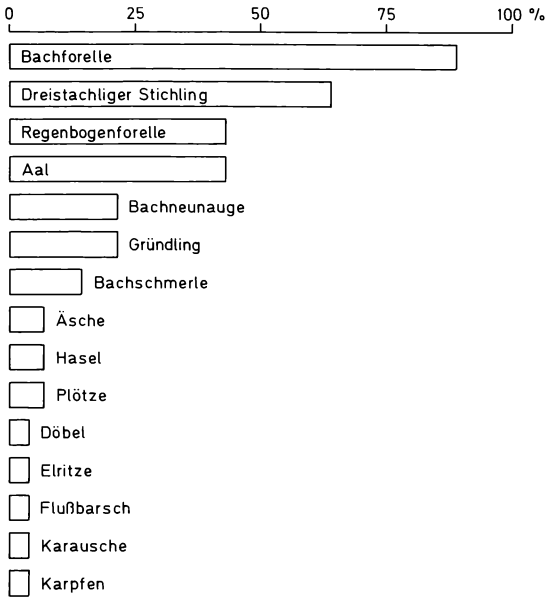
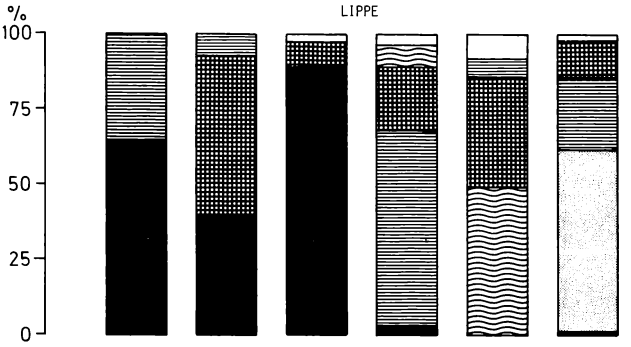


Abb. 2: Vorkommen und relative Abundanz der Groppe *(Cottus gobio* L.) mit anderen Fischarten.

4.3 Vergesellschaftung mit anderen Fischarten

Abb. 2 zeigt, wie häufig die Groppe an den 30 untersuchten Probestellen mit anderen Fischarten vergesellschaftet ist. Entsprechend ihrer Einstufung als Leitart der Forellenregion kommt sie im Untersuchungsgebiet an 89.3% der Probestellen mit der Bachforelle [*Salmo trutta* f. *fario* (L.)], die ebenfalls als Leitart dieser Region zu charakterisieren ist, zusammen vor. Besonders häufig (64.3%) ist ein gemeinsames Vorkommen mit dem Dreistachligen Stichling [*Gasterosteus aculeatus* (L.)] zu beobachten, der z.T. ebenso wie der Aal [*Anguilla anguilla* (L.)] bis in die kleinsten Quellbäche vorzudringen vermag. An jeweils 42.9% der Probestellen war die Groppe mit der in unserem Gebiet nicht autochthonen Regenbogenforelle *(Salmo gairdneri* RICH.) und dem Aal vergesellschaftet. Weniger häufig (21.4%) wurde das Bachneunauge [*Lampetra planeri* (BLOCH)] beobachtet, das ebenfalls als Leitart der Forellenregion anzusehen ist. Vergesellschaftungen mit Arten der Äschenregion wie z.B. Äsche [*Thymallus thymallus* (L.)], Bachschmerle [*(Neomacheilus barbatulus* (L.)], Gründling [*Gobio gobio* (L.)], Döbel [*Leuciscus cephalus* (L.)] oder Hasel [*Leuciscus leuciscus* (L.)] sind wegen der weitgehend fehlenden geeigneten Gewässer im Untersuchungsgebiet selten.

Den in den Abb. 3-7 dargestellten Dominanzverhältnissen der an den einzelnen Gewässerstrecken nachgewiesenen Arten liegen befischte Strecken von jeweils 100 m Länge zugrunde. Da es sich um Bäche bzw. kleinere Flüsse handelt, kann trotz der Einschränkung, daß die elektrische Befischung eine selektive Fangmethode darstellt (LIBOSVARSKY, LELEK 1965), davon ausgegangen werden, daß in den untersuchten Gewässern jeweils 90-95% des gesamten Fischbestandes erfaßt wurden. Schwierigkeiten bei der Erfassung der Groppenbestände, die in gebirgigen Gegenden durch ihr tiefes Eindringen in Steinwurf oder Interstitial nicht quantitativ erfaßt werden können (JUNGWIRTH et al. 1980), traten bei unseren Untersuchungen infolge des anders gestalteten Gewässergrundes nicht auf.



Quellentfernung in km	0,1	0,2	2,3	3,8	6,2	12,7
Höhe über NN	140	137	130	125	118	97
Bachbreite in m	5	5	5	6	10	9
Wassertiefe in cm	10-30	40-80	20-40	20-40	20-80	110
Fließgeschwindigkeit in m/sek	0,31	0,33	0,66	0,42	0,20	0,46
Beschattung in %	80	-	70	70	30	-
Submerse Vegetation:						
Bedeckung in %	40	80	90	10	10	50
Substratanteile in %:						
Feinsediment/Sand	70	20	20	10	70	10
Kies	5	80	60	70	25	-
Steinschüttung	-	-	-	-	-	50
Steine 10 cm	25	5	20	20	5	-
Gewässergüteklasse	1	1	1	1-2	1-2	2
Ind./100 m Fangstrecke	109	57	682	231	43	305

Abb. 3: Dominanzverhältnisse der Fischarten im Oberlauf der Lippe.

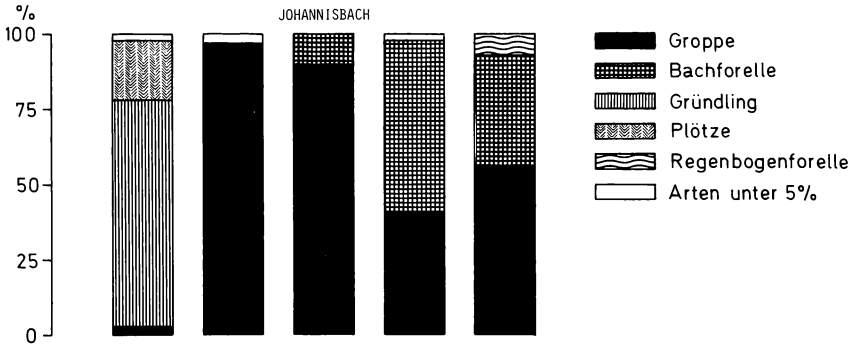
Der prozentuale Anteil der Groppe am jeweiligen Gesamtbestand der Fische ist in den einzelnen Gewässerstrecken sehr unterschiedlich. In der Lippe (Abb. 3) dominiert sie nur an den ersten drei quellnahen und unbelasteten Gewässerstrecken, wo sie im quellnahen Bereich mit dem Dreistachligen Stichling als einziger weiterer Fischart auftritt. Bei den weiter abwärts gelegenen Probestellen tritt die Bachforelle als zusätzliche in hohen Bestandszahlen vorhandene Art auf. Bei den an den letzten drei Probestellen gefangenen Groppen handelt es sich um einzelne Individuen, die vermutlich aus den oberhalb gelegenen Bachbereichen verdriftet worden sind.

Der Johannisbach (Abb. 4) zeigt an der 0.5 km von der Quelle entfernten Probestelle, die zur oberen Forellenregion zu zählen ist, eine untypische, gestörte Fischfauna, die auf anthropogene Einflüsse zurückzuführen ist. Die weiter unterhalb gelegenen Bachabschnitte weisen hohe Anteile der Groppe von 41.3 - 97.3% auf; hier tritt als weitere zahlenmäßig bedeutsame Art nur noch die Bachforelle hinzu.

In den Sandbächen der Senne (Abb. 5) dominiert mit Ausnahme der zu 100% beschatteten ersten Probestelle des Haustenbaches die Groppe, die hier Anteile von 57.2 - 78.2% erreicht. An Begleitarten ist neben Bachneunauge und Bachforelle insbesondere der Dreistachlige Stichling zu erwähnen, der in den Sandbächen z.T. Anteile von 64.9% erreicht.

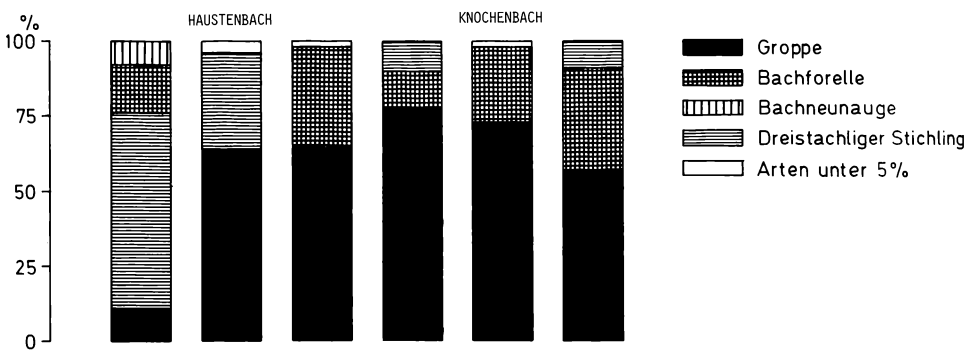
In den Oberläufen von Hunte und Forellenbach (Abb. 6) entfallen auf die Groppe jeweils mehr als 50% aller Individuen. An der nur wenige Kilometer unterhalb der Quelle gelegenen zweiten Probestelle des Forellenbaches konnten auf Grund der drastisch verschlechterten Gewässergüte nur noch vermutlich verdriftete einzelne Individuen gefangen werden.

Die Lohme als Gewässer der Äschenregion zeigt einen deutlichen Wechsel in der Besiedlung: Zwar dominiert mit 63.1% auch in diesem Bereich wiederum die Groppe, jedoch treten mit der Äsche (11.2%) und der Elritze (14.3%) zwei typische Arten dieser Region in Erscheinung.



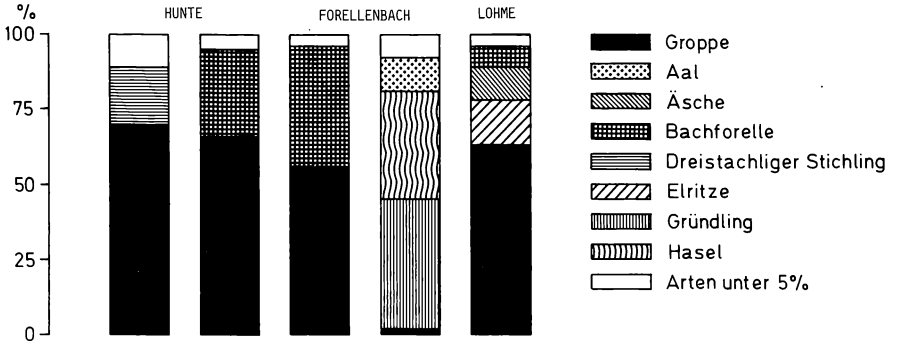
Quellentfernung in km	0,5	2,0	2,0	2,4	2,8
Höhe über NN	142	122	122	115	112
Bachbreite in m	0,7	0,8	0,7	1,7	2,2
Wassertiefe in cm	5-20	5-10	2-10	5-15	5-10
Fließgeschwindigkeit in m/sek	0,08	0,12	0,14	0,33	0,40
Beschattung in %	90	-	95	100	100
Submerse Vegetation:					
Bedeckung in %	-	10	-	-	-
Substratanteile in %:					
Feinsediment/Sand	50	30	5	50	20
Kies	45	10	90	40	80
Steinschüttung	-	-	-	-	-
Steine 10 cm	5	60	5	10	-
Gewässergüteklasse	1	1	1	1-2	1-2
Ind./100 m Fangstrecke	112	224	142	162	223

Abb. 4: Dominanzverhältnisse der Fischarten im Oberlauf des Johannisbaches.



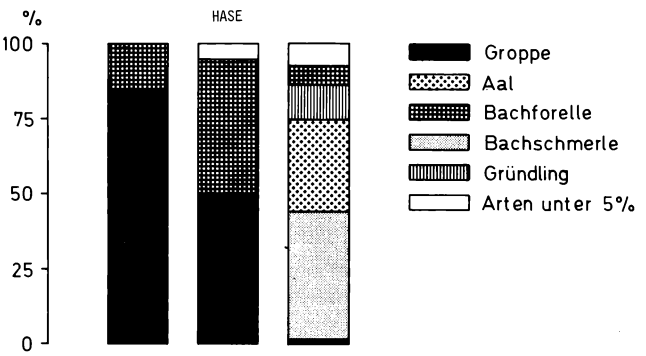
Quellentfernung in km	3,0	5,3	6,1	3,8	4,4	5,2
Höhe über NN			125			125
Bachbreite in m	4	3	3	3	3	1,5
Wassertiefe in cm	10	10-120	15-60	30-70	30	40-100
Fließgeschwindigkeit in m/sek	0,64	0,41	0,33	0,46	0,46	0,65
Beschattung in %	100	30	80	40	85	5
Submerse Vegetation:						
Bedeckung in %	5	60	50	30	50	5
Substratanteile in %:						
Feinsediment/Sand	100	95	90	90	95	90
Kies	-	-	-	-	-	-
Steinschüttung	-	5	10	10	5	10
Steine > 10 cm	-	-	-	-	-	-
Gewässergüteklasse	1	1	1	1	1	1
Ind./100 m Fangstrecke	335	480	337	189	235	165

Abb. 5: Dominanzverhältnisse der Fischarten im Haustenbach und Knochenbach.



Quellentfernung in km	4,5	7,7			-
Höhe über NN	90	70			120
Bachbreite in m	1,3	2,3	3	6	10
Wassertiefe in cm	5-20	10-20	20	40	30-40
Fließgeschwindigkeit in m/sek	0,09	0,19	0,63	0,11	0,65
Beschattung in %	35	100	30		50
Submerse Vegetation:					
Bedeckung in %	10	-	20	10	5
Substratanteile in %:					
Feinsediment/Sand	50	20	10	90	5
Kies	30	70	60	-	85
Steinschüttung	-	-	-	-	-
Steine 10 cm	20	10	30	10	10
Gewässergüteklasse	1	1-2	2	3-4	1-2
Ind./100 m Fangstrecke	339	148	176	98	571

Abb. 6: Dominanzverhältnisse der Fischarten in der Hunte, im Forellenbach und in der Lohme.



Quellentfernung in km	1,8	3,1	6,6
Höhe über NN	125	107	85
Bachbreite in m	0,7	2	1,1
Wassertiefe in cm	3-10	5-20	5-30
Fließgeschwindigkeit in m/sek	0,13	0,22	0,20
Beschattung in %	70	90	5
Submerse Vegetation:			
Bedeckung in %	-	5	30
Substratanteile in %:			
Feinsediment/Sand	30	50	15
Kies	60	45	-
Steinschüttung	-	-	80
Steine 10 cm	10	5	5
Gewässergüte	1	1	2
Ind./100 m Fangstrecke	93	56	95

Abb. 7: Dominanzverhältnisse der Fischarten in der Hase.

Die beiden ersten naturnahen und nur gering belasteten Probestellen der Hase (Abb. 7) zeigen ein Besiedlungsbild, das fast ausschließlich von der dominanten Groppe und der Bachforelle geprägt wird. An der dritten Probestelle, einem ausgebauten und weitgehend mit Steinschüttung bedeckten Gewässerabschnitt, wurden Groppen nur in vermutlich verdrifteten Einzelindividuen nachgewiesen, während als dominierende Fischart mit 42% hier die Bachschmerle auftrat. Auffallend groß (30.8%) war der Anteil an Aalen, die in den Steinschüttungen und Faschinen offensichtlich gute Versteckmöglichkeiten haben und wegen der relativ vielen Kleinfische günstige Nahrungsbedingungen vorfinden.

4.4 Einfluß von Biotopstruktur und Nahrung auf die Besiedlung

Neben der Zugehörigkeit zu unterschiedlichen Fischregionen sind vor allem die Substratverhältnisse in den untersuchten Fließgewässern oft deutlich verschieden. Während die zum Wesersystem gehörenden Bäche und Flüsse sich durch hohe Kies- und Steinanteile im Substrat auszeichnen, finden sich größere Anteile dieser Substrate in den südlich bzw. südwestlich des Teutoburger Waldes liegenden Gewässern nur in der Lohme, Lippe und Thune. In allen übrigen dort fließenden Gewässern dominiert als vorherrschendes Substrat Sand. Groppen finden sich sowohl in Bächen und Flüssen mit überwiegend Kies- und Steinsubstrat als

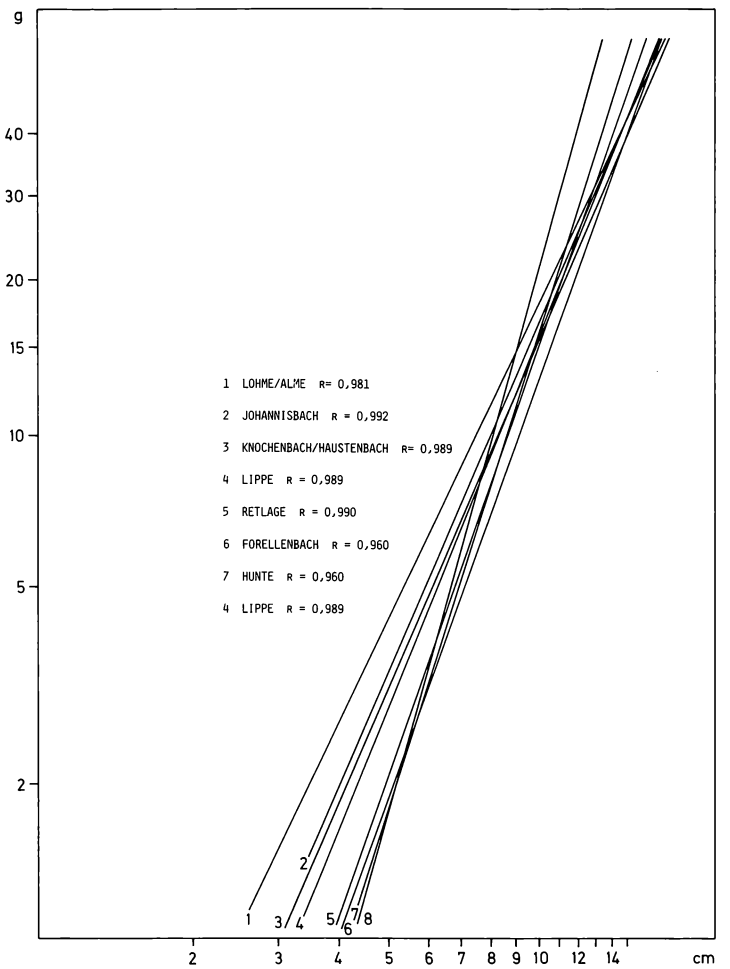


Abb. 8: Längen-Gewichts-Regression der Groppenpopulationen unterschiedlicher Fließgewässer Ostwestfalens.

auch in Bächen mit fast ausschließlich Sandsubstrat (Abb. 3-7). BLESS (1978) und LELEK (1980) geben als Substrat für Gewässer mit Groppenvorkommen steinigen Grund an. BLESS (1981) findet Groppen in Mittelgebirgsbächen nur in Zonen mit locker gelagertem Geröll und schließt daraus, daß Stein- und Kiessubstrat u.a. für den Fortpflanzungszyklus notwendig ist. Wie unsere Nachweise in den Sennebächen zeigen, gibt es auch Groppenvorkommen in Gewässern mit fast uneingeschränkt Sanduntergrund, wie das auch GAUMERT (1981) für Niedersachsen angibt. In Sandbächen werden als Verstecke im Bachbett Astwerk, Fallaub, Wurzelüberhänge u.ä. genutzt. In Bereichen, in denen künstlich zur Befestigung von Furten Schotter eingebracht wurde, konnte in den Sandbächen allerdings regelmäßig eine höhere Groppenbesiedlung festgestellt werden; dies weist auf einen Mangel an geeigneten Verstecken in Sandbächen hin. Die Bedeutung von Versteckmöglichkeiten für das Groppenvorkommen zeigt sich darin, daß in Sandbächen wie in Bächen und Flüssen mit steinigem Substrat bei der Elektrobefischung Groppen immer nur in bzw. an Verstecken ausgemacht werden konnten. Tagsüber sich ohne Beunruhigung und ohne Deckung frei im Wasser aufhaltende Groppen wurden bisher nicht beobachtet.

Alle übrigen Strukturmerkmale erlauben in den untersuchten Gewässern keine eindeutige Aussage bezüglich ihres Einflusses auf die Groppenbesiedlung. Vor allem die Beschattung der Gewässer durch Laubbäume erweist sich nicht als Hinderungsgrund für eine Groppenbesiedlung, wie dies für stark von Fichten beschattete Gewässer angegeben wird (HRNCIRIK 1967).

In bezug auf die Gewässertiefe konnte festgestellt werden, daß Groppen flachere Bach- und Flußbereiche bevorzugen. In Gewässertiefen über 1 m konnten sie in den untersuchten Abschnitten nur vereinzelt nachgewiesen werden; dabei handelte es sich ausnahmslos um adulte mehrjährige Individuen. Einsömmrige Groppen hielten sich dagegen in z.T. großer Zahl in ufernahen Flachwasserbereichen mit Wassertiefen von 1-5 cm auf.

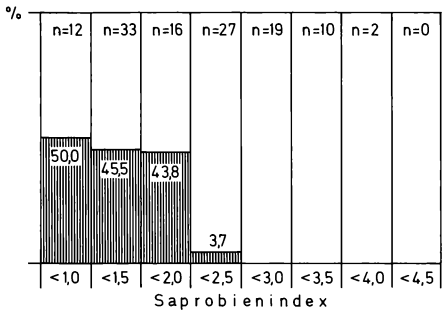


Abb. 9: Groppenvorkommen in Abhängigkeit vom Saprobienindex der untersuchten Gewässerstrecke (n = 119).
Nähere Erläuterungen im Text.

Auf Grund des weitgehend besiedlungsfeindlichen Substrats ist die Besiedlungsdichte mit benthischen Makroinvertebraten, die die bedeutendste Nahrungskomponente für Groppen darstellen, in den Sandbächen der Senne im allgemeinen geringer als in den übrigen Gewässern mit Groppenvorkommen. In den Längen-Gewichts-Relationen von Groppenpopulationen aus Sandbächen bzw. Bächen und Flüssen mit steinig-kiesigem Substrat und entsprechend stärkerer Makroinvertebratenbesiedlung ergeben sich trotzdem keine signifikanten Unterschiede (Abb. 8). Ob sich Unterschiede beim jährlichen Zuwachs zeigen, müßte noch geprüft werden. Im allgemeinen wurden jedoch in Gewässern mit steinig-kiesigem Untergrund und hoher Makroinvertebratenbesiedlung Tiere mit höherer maximaler Länge und höherem maximalen Gewicht gefangen, z.B. im Johannisbach eine Groppe mit einem Gewicht von 46 g und einer Länge von 15 cm (SPÄH, BEISENHERZ 1981).

Literatur

BAUER H.J., SCHMIDT G.W., 1979: Rote Liste der in NRW gefährdeten Fische (Pisces) und Rundmäuler (Cyclostomata). Schriftenr. LA Ökol., Landesentw., Forstpl. NRW 4: 49-50.

BLESS R., 1978: Bestandsänderungen der Fischfauna in der Bundesrepublik Deutschland. Naturschutz aktuell 2: 1-66.

BLESS R., 1981: Untersuchungen zum Einfluß von gewässerbaulichen Maßnahmen auf die Fischfauna in Mittelgebirgsbächen. Natur Landschaft 56: 243-252.

DEUTSCHE EINHEITSVERFAHREN zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung, 1972: 3. Aufl. Weinheim (Chemie).

GAUMERT D., 1981: Süßwasserfische in Niedersachsen. Hannover (Nieders. Min. f. Ern., Landw. u. Forsten): 134 S.

HAWKES H.A., 1975: River zonation and classification. In: (Ed. WHITTON B.A.): River ecology. Berkeley/Los Angeles (Univ. Calif. Press).

HRNCIRIK H.J., 1967: Die Besiedlung der Selke und ihrer Zuflüsse im Harz durch die Groppe, Cottus gobio L. Naturkundl. Jahresb. Mus. Heineanum: 37-48.

KNÖPP H., 1955: Grundsätzliches zur Frage biologischer Vorfluteruntersuchungen, erläutert an einem Gütelängsschnitt des Mains. Arch. Hydrobiol. 22: 368-386.

LADIGES W., VOGT D., 1965: Die Süßwasserfische Europas. Hamburg (Parey): 250 S.

LELEK A., 1980: Threatened freshwater fishes of Europe. Nature Env. Series 18: 169 pp.

LIBOSVARSKY J., LELEK A., 1965: Über die Artselektivität beim elektrischen Fischfang. Z. Fisch. Hilfsw. 13: 3-4.

MAUCH E., 1976: Leitformen der Saprobität für die biologische Gewässeranalyse. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 21(5).

MUUS B.J., DAHLSTRÖM P., 1978: Süßwasserfische. München (BLV): 224 S.

PAEPKE H.J., 1981: Die gegenwärtige Situation der Süßwasserfischfauna der DDR. Arch. Naturschutz Landschaftsforsch. 21: 113-130.

PANTLE R., BUCK H., 1955: Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. Gas Wasserfach 96: 604.

SLADECEK V., 1973: System of water quality from the biological point of view. Arch. Hydrobiol. 7: 1-218.

SPÄH H., BEISENHERZ W., 1981: Beiträge zur Fischfauna des Bielefelder Stadtgebietes (Johannisbachgewässersystem). Ber. naturw. Ver. Bielefeld 25: 225-264.

SPÄH H., BEISENHERZ W., 1982a: Die Fischfauna der Lohme und Alme im Bereich des geplanten NSG "Ziegenberg" (Krs. Paderborn) - Beispiel für ein naturnahes Gewässer der Äschenregion. Schriftenr. LA Ökol., Landesentw., Forstplanung NRW 7: 31-37.

SPÄH H., BEISENHERZ W., 1982b: Ökologisch-faunistische Untersuchung der Fischfauna der im Bereich des Truppenübungsplatzes Senne gelegenen Bäche. Decheniana 135: 66-87.

STEINBERG L., 1982: Fischarten in den Fließgewässern von NRW. In: BAUER H.J., SCHMIDT G.W., 1982: Fischartenschutz in NRW. Schriftenr. LA Ökol., Landesentw., Forstpl. NRW 7: 27-30.

STRASKRABA M., CIHAR J., FRANK S., HRUSKA V., 1966: Contribution to the problem of food competition among the sculpin, minnow and brown trout. J. Anim. Ecol. 35: 303-312.

Adressen

Dr. Hartmut Späh
Dr. Wolfgang Beisenherz
Fakultät für Biologie Univ.
Universitätsstraße
Postfach 8640
D-4800 Bielefeld

POSTER zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Bern 1982) Band XII 1984

Sickerwasser und Filtereigenschaften von Lockersedimenten
- Ein Beitrag zur Aufarbeitung der Bodenschätzung -

- Hans-Joachim Heckmann, Hans-Joachim Heineke, Rolf Thöle, Karl-Friedrich Schreiber -

The following program package has been developed on the basis of the 'Bodenschätzung' (soil taxonomy). The translation phase of the various programs concerned itself with the updating of traditional soil taxonomical terms and assimilations of them to modern pedological nomenclature. After this procedure calculations concerning the soil water budget are made. With these latter results as well as climatological and pedological data the percolation water rate was computed. With aid of these results and the further computations it was possible to calculate the filtration quality of the soil for several test areas in Baden-Württemberg. Further use of soil data by cluster analysis was required in order to establish a soil unit classification. The feasibility of this program package lies in the quick evaluation of existing soil data. A program package of this nature should prove to make soil data much more exploitable for ecological planning.

Bodenwasser, Clusteranalyse, EDV, Filterqualität, ökologische Planung, Regionalplanung, Wasserhaushalt, Wasserperkolation.

1. Grundlagen

Vielfach stellen die Daten der Bodenschätzung als Bestandteil eines ökologischen Datenpools die einzige bodenkundliche Informationsquelle dar. Diese Bodendaten bieten sich zur weiteren Aufarbeitung an; sie sind für die gesamte landwirtschaftliche Nutzfläche der Bundesrepublik Deutschland erhoben worden.

Die Bedeutung dieser Daten liegt darin, daß, wenn auch die kartographischen und textlichen Unterlagen der Bodenschätzung einen älteren Stand bodenkundlichen Wissens repräsentieren, es dennoch in absehbarer Zukunft keine neue bodenkundliche Erhebung dieser maßstäblichen Genauigkeit geben wird. Ihr Wert liegt zugleich in der flächendeckenden Verfügbarkeit; ihre Mängel sind bekannt.

Diese bodenkundlichen Daten sind für ökologisch orientierte Planungsvorhaben von großer Bedeutung, zumal solche Planungen häufig in möglichst kurzer Zeit, also mit geringem Zeitaufwand für Geländeerhebungen, flächendeckende Aussagen erfordern. Es muß aber vor der Annahme gewarnt werden, diese Ergebnisse, wie übrigens alle Ergebnisse aus standardisierten Verfahren, kritiklos zu übernehmen, denn eine noch so gute Bearbeitung vorliegender Unterlagen kann nicht besser als die Ausgangsdaten sein und ersetzt nicht die Kontrolle der Ergebnisse im Gelände.

2. Konzeption eines Programmpaketes zur Aufarbeitung und Auswertung der Daten der Bodenschätzung

Die großen Datenmengen der Bodenschätzung und die wachsende Zahl der Operationen und Berechnungen zur Ableitung ökologischer Parameter lassen sich nur durch den Einsatz der ADV realisieren. Nur so ist ein vertretbarer Personal- und Zeitaufwand zu erreichen. Der grobe Datenflußplan (Abb. 1) zeigt die bisher vorliegenden Bauelemente des Programmpaketes.

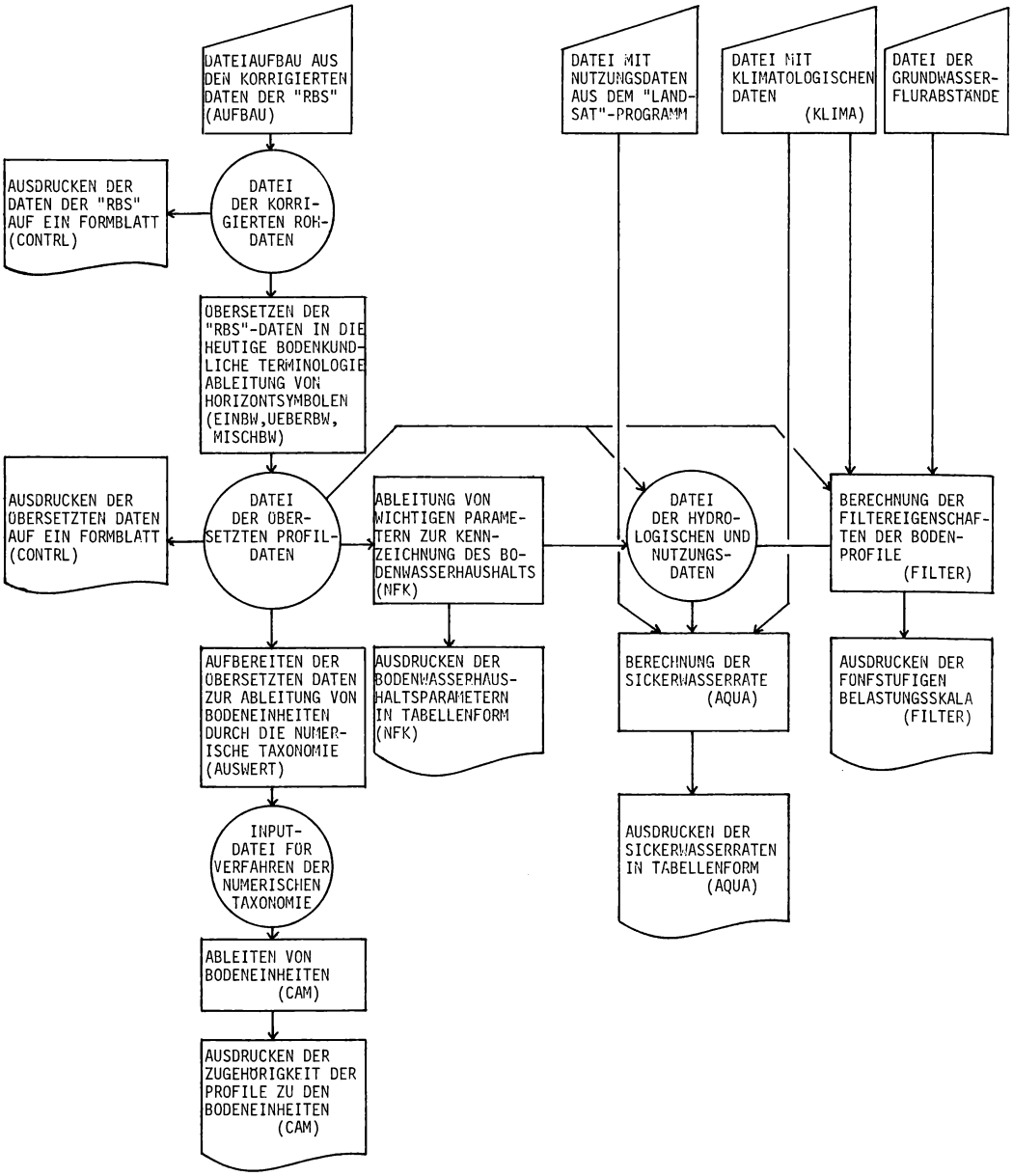


Abb. 1: Flußplan zur Ableitung ökologischer Parameter aus den Daten der Bodenschätzung.
Namen der Programme in Klammern.

2.1 Erhebung und Erfassung der Rohdaten

Der erste Arbeitsschritt für dieses Programmpaket ist die Datenerhebung. Aus den Karten und Feldbüchern der Bodenschätzung werden die Daten zu jedem einzelnen Profil erhoben. Zum Teil sind es formale Parameter, wie Aufnahmezeitpunkt des Profils oder Kennung des Kartenblattes, in dem das Profil liegt, zum größeren Teil handelt es sich um profilspezifische Daten, wie Schichtmächtig-

keit oder horizontkennzeichnende Merkmale (OELKERS, VINKEN 1980). Alle Daten werden in einen Erhebungsbogen übertragen und zum Teil neu kodiert. Die Größe einer Datei mit Bodendaten orientiert sich an der Anzahl der Bodenprofile, die sich in einer Deutschen Grundkarte (1 : 5000) finden. Mit Hilfe des Programms AUFBAU wird die Basisdatei für das Programmpaket erzeugt. Das bedeutet eine schnellere und mit geringeren Fehlern behaftete Datenerfassung. Nach einer Korrektur aller eventuell aufgetretenen Fehler wird diese halbautomatisch erfaßte Basisdatei zur weiteren Verarbeitung freigegeben.

2.2 Bearbeitung der Basisdatei

Die mit dem Programm AUFBAU erzeugte Datei stellt eine erste verbesserte Version der Daten der Bodenschätzung dar. Das Programm CONTRL ermöglicht einen Ausdruck dieser Daten in der Form eines bodenkundlichen Aufnahmeformulars.

Mit den Programmen EINBW, UEBERBW und MISCHBW werden die Daten der Bodenschätzung in die heutige bodenkundliche Terminologie übersetzt (FLEISCHMANN et al. 1979). Die Programmkennzeichnung 'BW' soll deutlich darauf hinweisen, daß die Übersetzung speziell an die Verhältnisse in Baden-Württemberg angepaßt worden ist, um auf hier vorliegende regionale Besonderheiten Rücksicht nehmen zu können. Nach der Übersetzung liegt eine neue Datei vor, deren innere Struktur der der unübersetzten Datei entspricht. Aus diesem Grund kann man auch diese neue Datei mit dem CONTRL-Programm in der Form eines Aufnahmeformulars ausdrucken lassen. Ausgangsbasis für alle weiteren Operationen im Programmpaket ist diese übersetzte Datei.

Eine dieser weiteren Operationen besteht in der Bearbeitung der Bodendaten mit Verfahren der numerischen Taxonomie (WEBSTER 1979; THÖLE et al. 1980). Das Programm AUSWERT greift auf die übersetzte Datei zurück und erzeugt eine Inputdatei für die taxonomischen Verfahren. Aus dieser Inputdatei, die den Formalanforderungen der weiterverarbeitenden Programme entspricht, können z.B. mit dem Programmpaket CAM (STEINHAUSEN, LANGE 1979) Bodeneinheiten abgeleitet werden. Dieses komfortable Programmpaket erlaubt es, mit verschiedenen Algorithmen der numerischen Taxonomie auf die Datei zuzugreifen. Als Ergebnis erhält man fest definierte Bodeneinheiten, die in sich möglichst homogen, untereinander aber möglichst unterschiedlich sind. Diese Bodeneinheiten sind allerdings mit den bodentypologischen Einheiten in der Regel nicht identisch, sondern sie werden entsprechend den Profildaten der Untersuchungsfläche bei jeder Berechnung neu definiert. Diese Vorgehensweise beinhaltet die Chance, die vorhandene Information kleinräumig differenzierter nutzen zu können (KIAS 1982).

Mit dem Programm NFK werden wichtige Parameter zur Kennzeichnung des Bodenwasserhaushaltes ermittelt (nach RENGER, STREBEL 1980a, b). Als Ergebnis werden die nutzbare Feldkapazität (nFK), die Feldkapazität (FK), die Luftkapazität (LK), das Gesamtporenvolumen (GPV), die Lagerungsdichte (LD), der effektive Wurzelraum (nFK_{eff}) ermittelt. Um diese Parameter berechnen zu können, benötigt man folgende fünf Hauptinformationen, die die Bodenschätzung liefert: Bodenart, Humusgehalt, Horizontmächtigkeit, Horizontkennzeichnung und Entstehungsart (HECKMANN, GENKINGER 1982).

Ein Teil dieser neuen Ergebnisse, ein Teil der übersetzten Profildaten und bestimmte klimatologische Daten werden benötigt, um zusammen mit dem Programm AQUA die jährliche Sickerwasserrate eines Profils zu berechnen. Der Algorithmus zur Berechnung dieser Sickerwasserrate gilt aber nur für ebene, grundwasserferne Standorte mit Lockersedimenten, im wesentlichen quartären Ursprungs (RENGER, STREBEL 1980a). Um dieses Ergebnis zeitlich besser differenzieren zu können, in diesem Fall auf einer monatlichen Basis, wird die Sickerwasserrate an Hand mehrjähriger Lysimetermessungen entsprechend variiert. Die aktuelle Landnutzung spielt bei der Berechnung der Sickerwasserrate eine wichtige Rolle; deshalb werden die Nutzungsangaben der Bodenschätzung durch Nutzungsdaten aus dem LANDSAT-Programm aktualisiert.

Der bisher jüngste Teil dieses Programmpaketes ist der Baustein FILTER. Mit diesem Programm ist es möglich, allgemeine Aussagen über die Filtereigenschaften eines Bodens zu machen. Es verwendet als Grundlage die Angaben von MÜLLER (1975) über die Filtereigenschaften von Böden. Das Ergebnis ist eine fünfstufige Rangskala der Filtereigenschaften. Eingangsgrößen in dieses Programm sind ebenfalls wieder neben den bodenkundlichen Parametern klimatologische und hydrologische Daten.

Diese Untersuchung wurde in Zusammenarbeit und mit finanzieller Unterstützung der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg in Karlsruhe durchgeführt.

Literatur

FLEISCHMANN R., HACKER E., OELKERS K.-H., 1979: Vorschlag zu einem Übersetzungsschlüssel für die automatische bodenkundliche Auswertung der Bodenschätzung. Geol. Jb. F6: 1-28.

HECKMANN H.-J., GENKINGER R., 1982: Computerunterstützte Ermittlung von planungsrelevanten Bodenwasserhaushaltsparametern auf Basis der Reichsbodenschätzung. Informationsverarbeitung Agrarwiss. 6 [Stuttgart (Ulmer)]: 323-329.

KIAS U., 1982: Zur numerischen Taxonomie in der Bodenkunde. Möglichkeiten und Grenzen der Ableitung von Bodeneinheiten aus den Daten der Reichsbodenschätzung. Informationsverarbeitung Agrarwiss. 6 [Stuttgart (Ulmer)]: 313-322.

MÜLLER W., 1975: Filtereigenschaften von Böden und deren kartiertechnische Erfaßbarkeit. Mitt. Dt. Bodenkundl. Ges. 22: 323-330.

OELKERS K.-H., VINKEN R., 1980: Möglichkeiten des ADV-Einsatzes in der bodenkundlichen Landesaufnahme. Geol. Jb. F8: 23-37.

RENGER M., STREBEL O., 1980a: Jährliche Grundwasserneubildung in Abhängigkeit von Bodennutzung und Bodeneigenschaften. Wasser Boden 32: 362-366.

RENGER M., STREBEL O., 1980b: Beregnungsbedarf landwirtschaftlicher Kulturen in Abhängigkeit vom Boden. Wasser Boden 32: 572-575.

STEINHAUSEN D., LANGE N. de, 1979: Programmpaket zur automatischen Klassifikation - Verfahren zur Clusterung quantitativer Daten. Schriftenr. Rechenzentrum Univ. Münster 36: 53 S.

THÖLE R., HEINEKE H.-J., SCHREIBER K.-F., 1980: Zur Regionalisierung von Bodendaten mit Hilfe multivariater Methoden im Rahmen ökologischer Fragestellungen. Arbeitsber. Lehrst. Landschaftsökol. Münster 2: 47-64.

WEBSTER R., 1979: Quantitative and numerical methods in soil classification and survey. Oxford (Clarendon): 269 S.

Adressen

Hans-Joachim Heckmann
Dipl.-Geogr. Hans-Joachim Heineke
Dr. Rolf Thöle
Prof. Dr. Karl-Friedrich Schreiber
Lehrstuhl Landschaftsökologie
Inst. f. Geographie Univ.
Robert-Koch-Str. 26-28

D-4400 Münster

Schlagwortverzeichnis

A
Abwasser 235, 497
Acari 231, 355
Accipiter gentilis 319
Ästhetisches Potential 35,43
Algen 235, 589
Alpine Rasen 73, 89, 101, 231
Alpweide 59, 73, 89, 101, 159, 167, 177
Anurenlarven 563
Anwendungskontrolle 507
Arrhenatheretum 279, 597
Atmung 111

B
Bayern 43, 53, 309
Begasungsexperiment 507, 597
Begrünung 137, 167
Behaarung 553
Belastung 35, 177, 497, 507, 607
Belüftung 367
Beregnung (künstl.) 101
Bestandesstruktur 111
Beweidung 59, 167, 205, 227
Bewertung 35, 43, 255
Bildauswertung 337
Bioindikatoren 255, 277, 279, 417, 437
Biologieunterricht 511, 519, 531, 539
Biomasse 545
Biotop *s. auch unter Kartierung*
Biotopgestaltung 519, 531
Blattalter 123
Blattflächenindex 89
Boden 111, 167
Bodenaktivität (biol.) 197
Bodenatmung 73
Bodenenzyme 197
Bodentyp 545
Bodenwasser 227, 487, 627
Bolivien 337
Boraginaceae 553
Brachionus rubens 437
Brackwasser 425

C
Chironomidenlarven 367, 375
Clusteranalyse 627
CO_2-Bilanz 73, 111
Collembola 355
Corvus corone 319
Cottus gobbio 617

D
Datenbank 35, 53, 331
Dauerflächen 159, 607
DEHP-Anwendung 507
Deutschland 43, 53, 279, 289, 309, 331
Dictyla echii 553
Diptera (Ephydridae) 355
Diversität 367, 461
Düngung 123, 159
Dunaliella 589

E
EDV 277, 279, 289, 295, 301, 627
Eiablage 553
Eisen 417
Elastizität 13
Energiegehalt 205
Ericaceae 111, 123
Ernährungsökologie 231
Erosion 89, 101, 137, 167, 177, 227
Eutrophierung 367, 391, 402
Evapotranspiration 89

F
Felstümpel 425
Feuchte 111, 185
Flachwasser 361
Flußumleitung 402
Filterqualität 627
Freilandökologie 511, 519, 523, 531, 539

G
Geoökologie 577
Gewässer (fließend) 235, 539, 617
Gewässer (stehend) 337, 361, 367, 375, 381, 402, 531
Grasarten 597
Groppe 617
Grundwasserbildung 487

H
Halbtrockenrasen 607
Himalaya 185, 197, 205

I
Instabilität 13
Instrumentierung 219
Island 227

K
Kartierung (Biotop) 309
  faunistisch 331
  floristisch 269, 289, 301
  Landnutzung 337
  Stadtbiotop 269
  Wald- und Forst 337
Klima 185, 219, 241
Kohlenhydrate 205
Konkurrenz 319, 461, 471
Konstanz 13

L
Landnutzung 337, 487
Landschaftsbild 35, 43
Landschaftsdiversität 149
Landschaftsmanagement 43
Landschaftsökologie 43, 497, 577
Landwirtschaft 507
Lemnaceae 241
Licht 111, 235
Lipide 123, 205
Litorallebensgemeinschaften 355

Luftbild 337
Luftverschmutzung 597
Lumbricidae 545
Lysimeter 89

M
MAB 6 13, 31, 35, 43, 53, 59, 73, 89, 101, 111, 123, 137, 149, 159, 177
Mikroklima 111, 185
Mineralstoffgehalt 123, 205
Mitwelt 11
Modellierung 111, 447, 461, 471, 487, 491
Modellversuche 507, 519
Mollusken 331
Morphodynamik 227

N
Naherholung 607
Nahrungsfiltration 563
Nahrungsökologie 231
Nahrungswahltest 553
Nationalpark 53, 235
Naturlehrgebiet 519, 523, 531
Naturschutz 35, 337, 361, 511, 539
Nepal 185, 197, 205
Niedermoor 361
Niederschlag 101, 185
Nordrhein-Westfalen 279, 289

O
Oberflächenversiegelung 487
Ökosystemanalyse 59, 507
Ökotop 577
Ölabscheider 497
Österreich 59, 73, 89, 101, 111, 123, 137
Oligotrophie 375
Ordination 607
Oribatidae 231
Ostsee 425

P
Paläoklimatologie 383, 391
Paläolimnologie 375, 383, 403
Palynologie 383
Pflanzennährstoffe 123, 205
Phänologie 279
Photosynthese 111
Pica pica 319
Phytophage 231, 553
Pilze 231
Planung (ökolog.) 491, 497, 627
Projektplanung 53
Populationsdynamik 319, 437
Postglazial 375, 383, 391
Primärproduktion 205

Q
Quellhorizont 235

R
Räuber-Beute-Interaktion 319, 471
Redox 391
Regeneration 167
Regionalplanung 53, 137, 149, 491, 497, 627
Regression (multiple) 219
Resistenz 13
Rhododendron ferrugineum 111, 177
Richtplanung 53
Rohfaser 205
Röntgenmikroanalyse 589
Rotatorien 437
Run-off 89, 101

S
Salzseen 589
Satellitenbild 337
Schaf 227
Schülerbefragung 531
Schweiz 31, 35, 149, 159, 177, 383
Schwermetalle 391
Seenentwicklung 375, 403
Seentypologie 375
Simulation 471, 487
Skipisten 59, 123, 137, 167, 177
SO_2 597
Spätglazial 375, 383, 391
Stabilität 13, 167, 447
Starkniederschlag 101
Stereocord 337
Stochastik 447
Straßenbau 227, 497
Straßenentwässerung 497
Stratigraphie 402, 403
Strömung 235
Symphytosoziologie 149

T
Talsperre (Eder) 355
Temperatur 111, 185
Tingidae 553
Tourismus 35, 53, 227
Toxische Chemikalien 437, 507, 597
Trittschäden 607

U
Überflutung 355
Umwelt 11
Umwelterziehung 511, 519, 523, 531, 539
Umweltschutz 137, 437, 507, 597
Unkrautgesellschaft 255, 269
USA (Colorado Front Range) 219

V
Vegetationsaufnahme 277, 279, 301
Vegetationszerstörung 167, 227
Verbreitungsmuster 241, 269, 319

W
Wachstum 123
Wasserhaushalt 205, 497, 627
Wasserperkolation 627
Wasserpotential 487
Weiher 519, 531
Wind 185, 219
Windformen 219
Winterschaden 123
Wirbellose 331, 361
Wirtsspezifität 553
Wüste (durch Erosion) 227
WWF Schweiz 523

Z
Zeigerwert 269, 277, 279, 289, 295, 301
Zyklizität 13
Zwergstrauchheide 111, 123, 177

Verzeichnis der Autoren *(Kursive Zahlen: Poster)*

Albert 491
Arndt 597

Béguin 149
Beisenherz *617*
Berkhoff *289, 301*
Bono 545
Bunza 101

Cernusca 59, 73, 89, 111, 137

Decker 73
Dietrich 319
Droste 361
Durwen *277, 289, 295, 301*

Ellenberg 319

Frank 367, 375
Frehe *507*

Gast 319
Gigon 13
Grosjean 31, 35

Halbach *437*
Hämmerle 402
Heckmann *627*
Hedewig 531
Hegg 159
Heineke *627*
Heringer 43
Holtmeier 219

Jänsch *301*
Jordan 337
Jungbluth 331

Kirschbaum 205
Körner 89, 123
Kunick 269
Kunze 197
Küster 491

Landolt 241
Lang 383
Latscha 553
Leser 577
Loeschcke 461

Matthey *231*
Meilhammer 402
Messerli 31
Meurer 185
Michler 391
Mosimann 167

Nobel 597
Noll E. 519
Noll M. 417, 519

Obergföll 607
d'Oleire-Oltmanns 53
Otte 255

Petzold 219, 487
Pfadenhauer 607
Probst 511

Quillet *177*

Reichel 309
Repp 11
Reutimann *231*
v. Ruville 279, *295*
Ruwisch 219

Salzmann 523
Schakan 375
Schanz 235
Schreiber 279, *627*
Seitz 471
Siebert *437*
Siegwolf 111
Späh *617*
Stabel 403
Stauss 607
Steffan 425
Stein 491
Steinberg 402
Streit *231*, 553

Tamm 355
Theurillat 149
Thöle *627*

Venzke *227*
Viertel 563

Wegmann 589
Wehrle 607
Westermayer *437*
Wieser 89
Wissel 447
Wittig *289*

Zierold 417
Zucchi 539