©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 2/92, S. 45-57 Akad.Natursch.Landschaftspfl. (ANL)-Laufen/Salzach 1992

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

Hermann Remmert*

## 1. Einleitung

Wandert man in dem berühmten Waldgebiet von Bialowieza in Nordostpolen, so trifft man auf die gleichen Vogelarten wie bei uns und sie sind ungefähr auch ähnlich häufig. Die häufigsten sind, wie bei uns, Buchfink und Fitislaubsänger. So ist das in fast dem ganzen, heute zu Polen gehörenden Wirtschaftswaldgebiet von Biolowieza. Aber plötzlich ändert sich das Bild dramatisch. Die häufigsten Vogelarten sind jetzt plötzlich Halsbandfliegenschnäpper und Zwergfliegenschnäpper; Buchfink und Fitis sind zwar auch noch zahlreich, aber sie sind keineswegs immer und überall besonders zahlreich. Der Grund liegt darin, daß wir plötzlich aus dem Wirtschaftswaldgebiet in den Nationalpark Bialowieza gekommen sind. In diesem Nationalpark hat faktisch seit etwa 1400 keine Holznutzung stattgefunden und er sieht daher völlig anders aus als das ihn umgebende Wirtschaftswaldgebiet. Die nur 49 $km^2$ große Oase des alten Nationalparks unterscheidet sich durch eine ganze Menge an Totholz, in der Hauptsache aber dadurch, daß in großen Abständen riesige Bäume stehen: Gewaltige Eichen, ebensogroße Linden, himmelstürmende Fichten, aber auch Eschen von atemberaubender Schlankheit und Höhe bei einem unglaublichen Stammdurchmesser. Obwohl der Wirtschaftswald von Bialowieza naturgemäß bewirtschaftet wird und die Bäume hier ein größeres Alter erreichen als im normalen Wirtschaftswald, ist der Unterschied zu den Baumriesen des Nationalparks ungeheuer, und gleiches gilt für die Fauna. Wenn wir unsere Wälder als einigermaßen natürlich bezeichnen, so ist dies im Vergleich mit den übrigen Landschaften Mitteleuropas richtig, aber wir unterschlagen 800 Jahre Waldentwicklung und diese Waldentwicklung ist von eminenter Bedeutung für das Funktionieren des Ökosystems. Im folgenden soll die Differenz zwischen einem alten großen natürlichen Wald und einem herrlichen, gut im ökologischen Sinne bearbeiteten Wirtschaftswald herausgearbeitet werden.

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

1. Die Optimalphase ist eine Art Altersklassenwald mit einem sehr einseitigen Altersaufbau. Die Bäume sind fast gleich alt; artgleicher Unterwuchs spielt eine vergleichsweise geringe Rolle.

2. Dementsprechend bricht die Optimalphase nahezu gleichzeitig mehr oder weniger großflächig zusammen. Jetzt erst schießen Jungpflanzen hoch und langsam entsteht der Wald wieder neu.

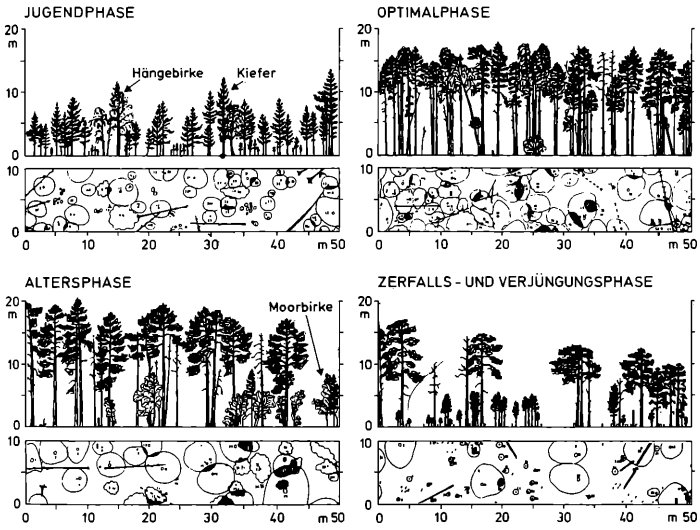
3. Die hochschießenden Jungpflanzen gehören oft nicht der ursprünglichen Baumart an, so daß auf den Zusammenbruch des Urwaldaltersklassenwaldes eine neue Baumgesellschaft folgt, die ihrerseits auch wieder zusammenbricht und dann dem ursprünglichen Urwald Platz macht. Figur 2 zeigt eins der bekannten Bilder in anderer Anordnung. Demnach hätten wir es also nicht mit Konstanz im Urwald zu tun, sondern es liegt ein Zyklus vor, dessen ungefähr regelmäßiger Ablauf mosaikartig phasenverschoben das Gesamtgebiet des Ökosystems durchzieht.

So wird in der kanadischen Taiga ein regelmäßiger Wechsel zwischen fast reinen Fichtenwäldern und

---

* Vorliegender Beitrag wurde bereits in den Laufener Seminarbeiträgen 5/91, S. 5-15 "Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme und seine Bedeutung für den Naturschutz" veröffentlicht..

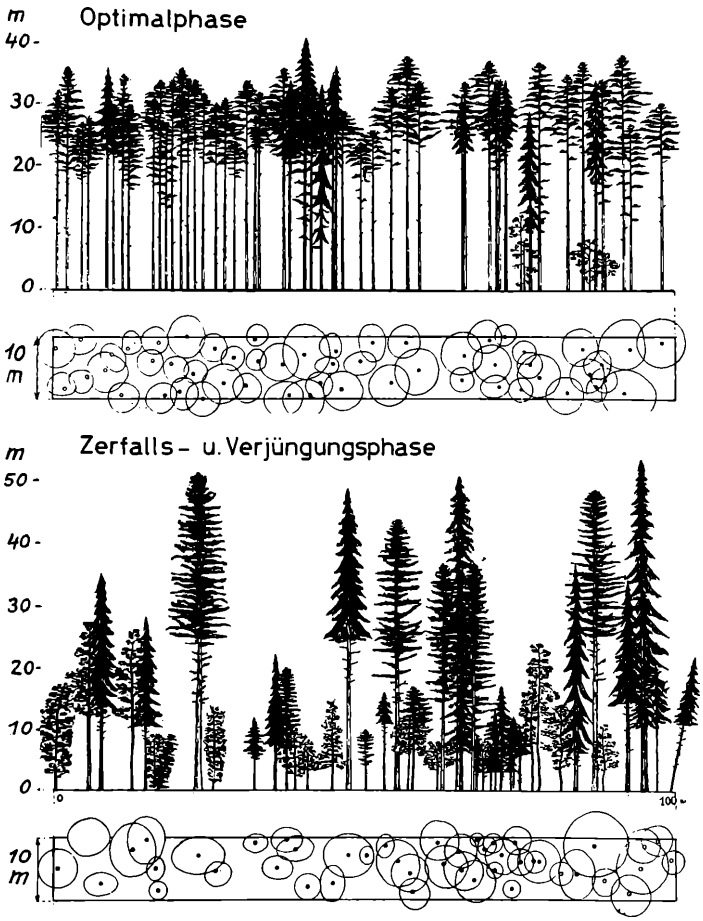
©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)




## Abbildung 1

**Verschiedene Phasen eines Kiefernurwaldes in Schweden.**

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




## Abbildung 2

**Hallenurwald in den Dinarischen Alpen.**

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

fast reinen Kiefernwäldern praktisch gleicher Altersgruppe angenommen. In den Lauburwäldern Nordamerikas hat FORCIER mit anderen Methoden versucht, das mosaikartige Nebeneinander von verschiedenartigen Baumarten als Abbild eines Zyklus zu interpretieren. Aufgrund von Untersuchungen über die Fortpflanzungsstrategien der einzelnen Baumarten kam er zu der Darstellung eines Zyklus, wie er heute in den USA weitgehend für die Urwälder der gemäßigten Zone angenommen wird. Auf eine Optimalphase von *Fagus grandifolia* folgt - unter Umständen über Zwischenstufen - die Alters- und Zerfallphase, darauf folgen Birken *(Betula alegeniensis)* und darauf ein Mischwald mit Zuckerahorn *(Acer sacharum),* der schließlich wieder durch *Fagus grandifolia* ersetzt wird. In Deutschland haben wir mit einer dritten Methode versucht, aus physiologisch meßbaren

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

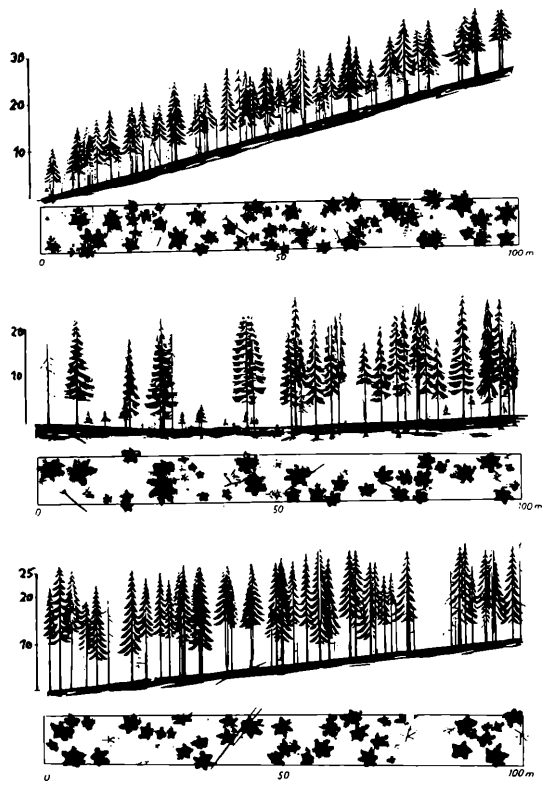


**Abbildung 3**

**Urwald in der Optimalphase im Nationalpark Bayerischer Wald.**

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

Befunden auf mögliche Zyklen in dem vorherrschenden Wald, dem Rotbuchenwald *(Fagus sylvatica)* zu schließen. Wir haben die Aufheizung der Borke durch direkte Sonneneinstrahlung gemessen, die Isolationswirkung der Borke und die Aufheizung des Kambiums. Rotbuchen sind dafür bekannt, daß sie während des Sommers keine intensive Sonneneinstrahlung des Stammes ertragen (NICOLAI). Unter diesen Bedingungen erleiden sie einen Sonnenbrand. Die Rinde platzt ab und schließlich stirbt der Baum (Abb. 4). Damit können die Sonnenstrahlen auf den im Wald folgenden Stamm fallen und er erleidet das gleiche Schicksal. Nach einem Windbruch wird in einem geschlossenen Buchenhallenwald der Wald immer weiter zurückgedrängt. An seiner Stelle sprießen vorwiegend Stauden und dann Birken aus dem Boden. Birkensamen ist in fast jedem Waldboden in Mitteleuropa in großer Menge vorhanden. Die weiße Rinde der Birken reflektiert auffallendes Sonnenlicht nahezu vollständig, und so kommt es zu einer vernachlässigbaren Überhitzung des Stammes.

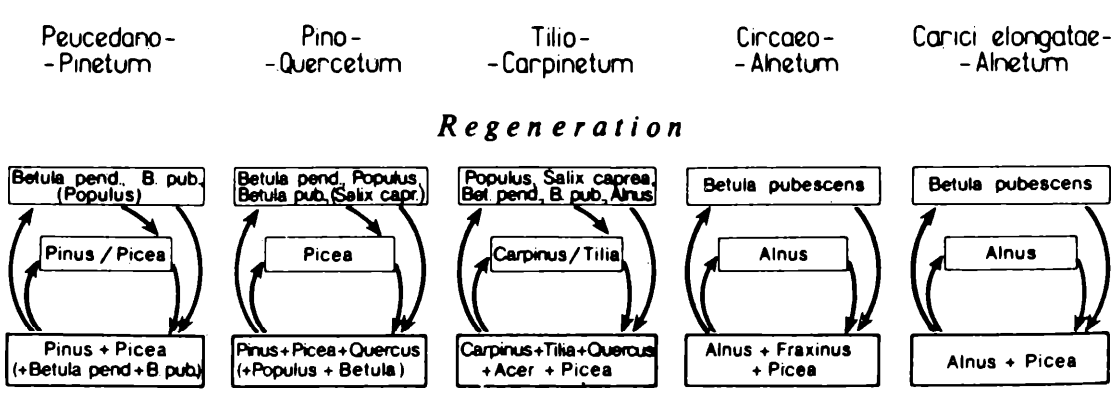



**Abbildung 4**

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

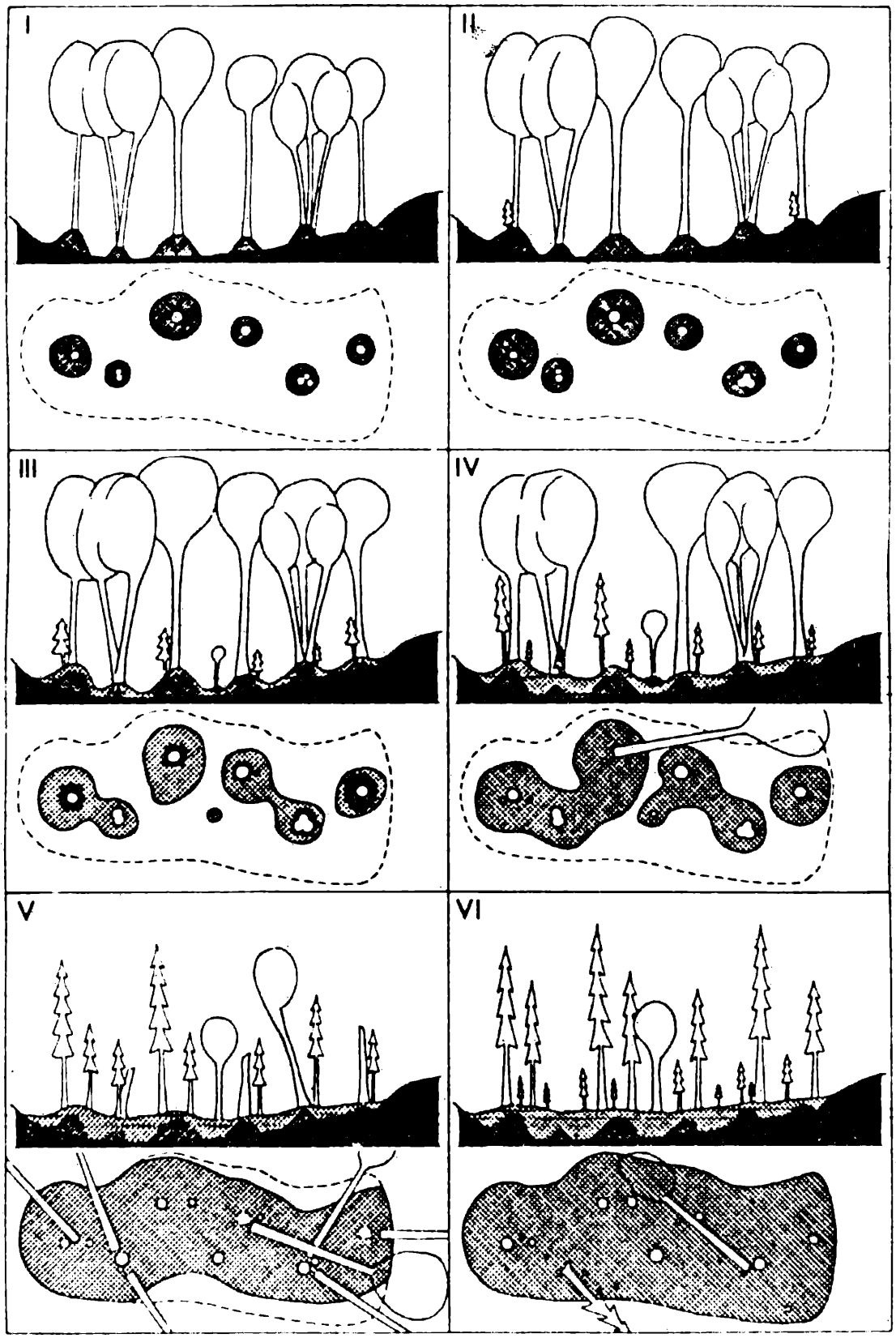



**Abbildung 5**

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

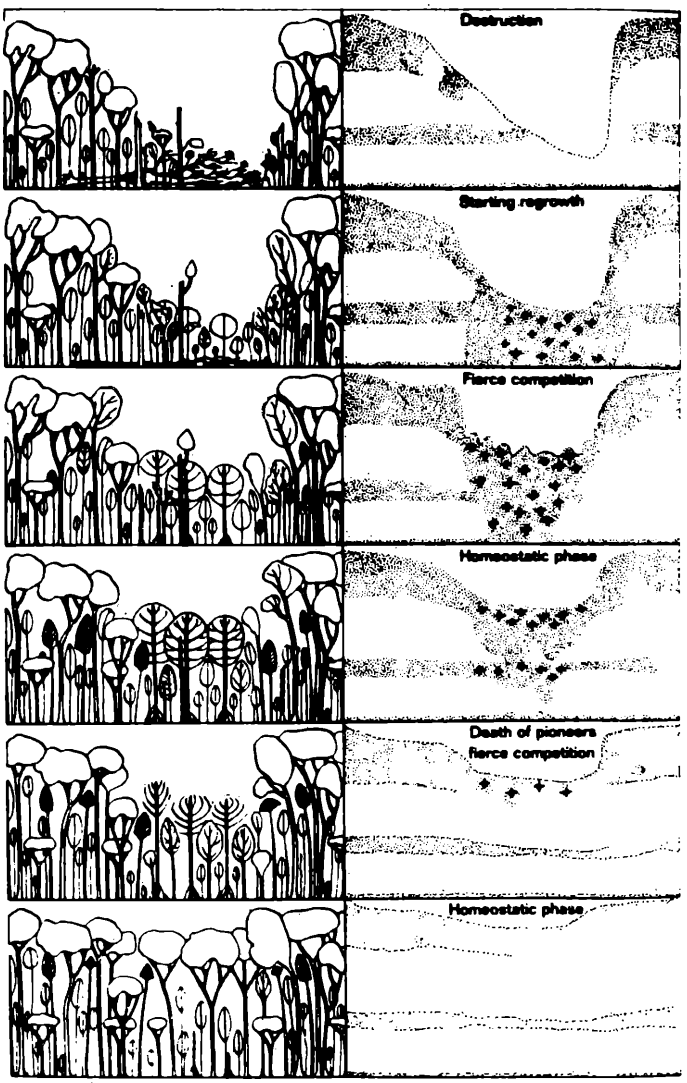



**Abbildung 6**

**In einem tropischen Regenwald Westafrikas**

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

Auf Birken folgen dann Bäume, die im erwachsenen Zustand eine sehr rissige Borke besitzen, wie Ulmen *(Ulmus)*, Eschen *(Fraxinus)*, Berg- und Spitzahorn *(Acer)* und Wildkirsche *(Prunus)*. Eine derart rissige Borke isoliert das Phloem viel stärker als die glatte Borke der Rotbuche. Eichen *(Quercus)* haben mit ihrer dicken Rinde ein zusätzliches Isolationsmaterial um den Stamm. Gleichzeitig vertragen Eichen, wie die anderen genannten Arten - auch ein Freistellen des Stammes, was Buchen nicht vertragen können.

Wir postulieren, daß erst im Schatten solcher Bäume in vielen Urwaldgebieten ein Rotbuchenjungwuchs wieder aufwachsen kann. Die Rinde unserer Waldbäume ist also ein Indikator für die Position der Bäume im Zyklus der Walderneuerung.

Sieht man die genannte Literatur (vor allem MAYER 1984, MAYER 1987 und ELLENBERG 1978) genau durch, so findet man Beispiele in dieser Richtung in sehr großer Zahl. So hat FALINSKI im Urwaldgebiet von Bialowieza in Polen viele solcher Prozesse beschrieben. Beispielsweise zeigt Abbildung 5 ein solches Bild, wo ein zusammenbrechender Erlenwald einen Jungwuchs aus Fichten zeigt, die nun offensichtlich die Erlen im Zyklus ersetzen (Abb. 5).

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

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

Wenn wir diese Zyklen mosaikartig über das Ökosystem verteilt haben, dann müssen wir fragen, welche Bedeutung dies für die Ökosysteme hat. Wir müssen fragen nach den treibenden Kräften, nach den Ursachen und nach den Konsequenzen dieses Phänomens.

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

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

Bei Gültigkeit des Mosaik-Zyklus-Konzepts gibt es keine einheitlichen Lebensräume, sondern es stellt sich nach kurzer Zeit in allen Lebensräumen eine mosaikartige Struktur ein. Die alte Frage nach einheitlichen oder diversen Lebensräumen erledigt sich damit von selbst. Das gleiche geschieht auch mit den Fragen nach Regulationsvorgängen in Populationen und Ökosystemen. Vergleichbar ist die Situation mit den biochemischen Abläufen in einem Organismus: auch hier haben wir Kreisläufe und diese Kreisläufe sind vergleichsweise einfach gleichmäßig zu halten. All die besonders wichtigen Funktionen im Organismus - wie z.B. der Krebszyklus - stellen Kreisläufe dar. Einfache lineare Prozesse spielen dagegen eine nicht so bedeutende Rolle. Das gleiche dürfte in der Ökologie gelten. Bei dem Mosaik-Zyklus-Konzept würde man weitgehend ohne interspezifische Interdependenzen und ohne intraspezifische "Selbstregulationen" zur Aufrechterhaltung eines Gleichgewichts auskommen. Das System bewegt sich sowieso in einer Richtung und es bewegt sich auf katastrophenartige Zustände zu - etwa den Fall eines Urwaldriesen mit dem anschließenden Sterben der Schattenpflanzen, die unter ihm existieren. So sind alle in einem Ökosystem denkbare Katastrophen auf diese Weise, ebenso wie die Reparatur solcher Katastrophen, im System bereits vorprogrammiert. Ein ökologisches Gleichgewicht wäre also in Zukunft durch desynchrone Zyklen zu ersetzen.

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

Möglicherweise könnten die in letzter Zeit besondere Aufmerksamkeit erregenden multistabilen Systeme auch als Teile von Zyklen besser interpretiert werden. Offenbar spielen bei der Einhaltung eines mittellangfristigen Niveaus in einem Ökosystem Prozesse im Sinne von Regelkreisen eine geringe Rolle; viel bedeutsamer und robuster gegenüber Störungen sind zyklische Prozesse.

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

## 3. Die treibenden Kräfte des Zyklus

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

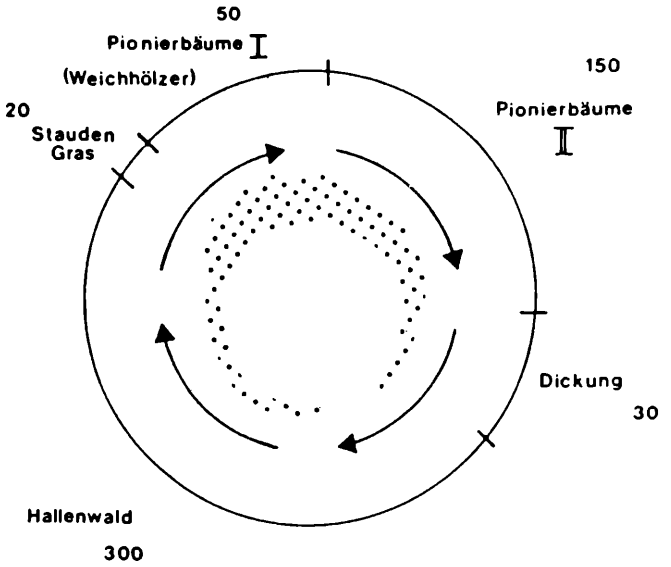



**Abbildung 7**

**Regenerationszyklus in einem mitteleuropäischen theoretischen Urwald.**

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

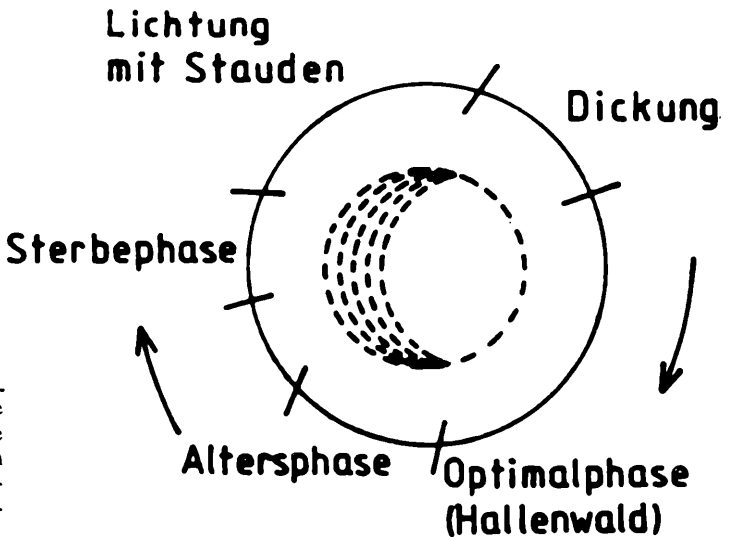



**Abbildung 8**

Normalerweise wird der in Abb. 7 geschilderte **Zyklus verkürzt**, indem Buchen wieder auf die Altersphase und die Lichtung im Anschluß an einen Buchenwald folgen. Die höchste Diversität haben wir dann in der Alters- und Sterbephase der Buchen bis zum Beginn der Lichtung.

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

Ein Beispiel für ein Tier, welches solche Zyklen in Gang setzt, ist der Biber *(Castor fiber)* in den Wäldern der nördlichen gemäßigten Zone. Er kann kleine Bäche in schwachwelligem Gelände zu großen Seen aufstauen. Die hier lebenden Bäume sterben ab. Die flachen Seen sind überaus produktiv, und es bildet sich eine Faulschlammlage, die den See in relativ kurzer Zeit ausfüllt und verlanden läßt. Während dieser Zeit findet eine Fixierung von Luftstickstoff statt, die viel höher ist als im umliegenden Waldboden (NAIMAN & MELLILO 1984). Wenn der Untergrund Sandstein ist, so haben wir nach Verlandung des Bibersees eine unter Umständen mehrere Meter dicke Humusschicht mit sehr hohem Stickstoffvorrat und dieses Gebiet wird rasch durch Weichhölzer und dann vom Waldrand aus durch andere Baumarten besiedelt. Dabei wird die Humuslage verbraucht und es kehrt der ursprüngliche Wald zurück, der wiederum durch einen neu aufgestauten Bibersee zugrundegehen kann. Wald auf armem Boden, Bibersee, Biberwiese, Weichholzaue auf reichem Boden, Wald auf reichem Boden und Wald auf armem Boden wechseln also zyklisch miteinander ab.

### 4. Die Ursachen des Zyklus

Die Ursache für einen solchen Zyklus ist wohl im allgemeinen in einer Konkurrenz um essentielle Nährstoffe (zu denen auch Licht gehört) zu suchen im Sinne der TILMANNschen Konkurrenztheo-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

rie. Verschiedene Pflanzenarten benötigen nicht völlig gleiche mineralische Ressourcen und sie haben z.T. deutlich unterschiedliche Fähigkeiten, verschiedene Mineralien aus dem Boden zu entnehmen (vergl. KILLINGBECK & COSTIGAN 1988). Nachdem eine Art an einer Stelle unter Umständen über Jahrhunderte essentielle Nährstoffe entnommen hat, kann diese Art an dieser Stelle nicht unmittelbar wieder gedeihen. Das ist erst wieder möglich, nachdem der eigene Stamm an dieser Stelle wieder remineralisiert ist (z.B. UHL 1986). Auf reichen Böden kann diese Situation anders sein als auf armen Böden, aber dies ändert nichts am langfristigen Prinzip.

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

## 5. Konsequenzen aus dieser Situation

Aus den geschilderten Zyklen ergeben sich eine Reihe von selbstverständlichen Konsequenzen, die zum Großteil bisher nicht beachtet wurden.

**a)** In einem einzelnen Mosaikstein kann man also kein Gleichgewicht erwarten, sondern einen gerichteten Prozeß. Da gerade bei Ökosystemuntersuchungen natürlich möglichst gleichartige Flächen untersucht werden müssen, kann gerade hier kein Gleichgewicht erwartet werden.

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

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

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

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

**d)** Sehr wahrscheinlich hat die Nichtbeachtung dieser Zyklen auch Anteil an den derzeitigen Pro-

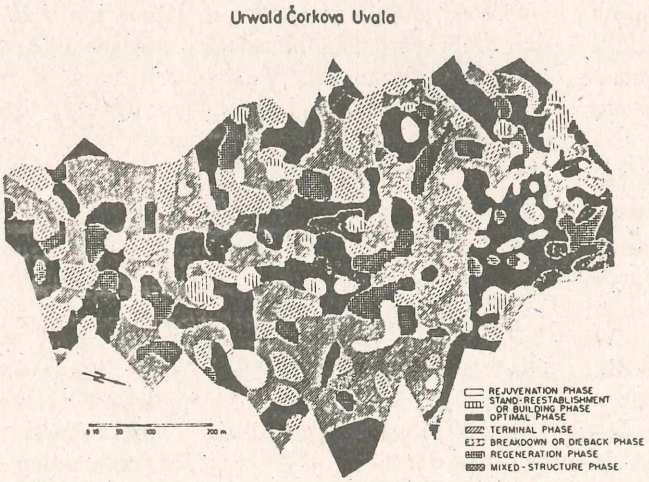



**Abbildung 9**

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

blemen des Waldes. Das Nachpflanzen Generation für Generation der gleichen Baumart, noch dazu in den dicht von der eigenen Art durchwurzelten Boden, muß als ungünstig angesehen werden, und mit jeder weiteren gepflanzten Baumgeneration müssen sich hier die Probleme verstärken, da immer die gleichen Nährstoffe weggenommen werden und die vorhergehenden Bäume während der Optimalphase gefällt werden - wenn noch alle Wurzeln voll im Boden existieren.

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

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

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

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

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

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

## 6. Die Frage der Kolonisation von Mosaikteilen

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

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

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

## 7. Allgemeine Gültigkeit des Konzepts

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

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

1. Ein Urwald ist nicht gleichförmig, sondern er besteht aus einem Mosaik verschieden alter Stadien oder sogar aus einem Mosaik verschiedener Baumarten in verschiedenem Alter, wobei in den Mosaiksteinen jeweils ungefähr gleich alte Bäume anzutreffen sind. In Buchenwäldern sind diese Mosaiksteine 1 - 2 ha groß und dies dürfte vermutlich auch für andere Waldtypen im Urwaldzustand gelten. Urwälder sind also eigentlich Altersklassenwälder; sie bestehen nicht aus jungen, mittelalterlichen und sehr alten Bäumen der gleichen Art im gleichen Mosaikstein.
   Für nicht baumbestandene Lebensräume (Bodentiergemeinschaften der Gewässer, Tundralebensräume) gilt das gleiche sinngemäß, jedoch sind die Mosaiksteine wesentlich kleiner, sie erreichen nur eine Größe im Quadratmeterbereich.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

2. Ein mathematisches Modell macht es sehr wahrscheinlich, daß in derartigen Wäldern sehr langfristige Zyklen endogen auftreten, bei denen sich die Baumarten sehr langfristig gegeneinander verschieben. Diese Zyklen sind um so heftiger (und sie können das gesamte System zerstören), je kleiner der Wald ist und sie werden um so stärker gedämpft, je größer der Wald ist.

3. Während in Wirtschaftswäldern aller Art die Umtriebszeit bis zur Nutzung des Holzes zwischen etwa 80 und 200 Jahren in Mitteleuropa liegt, werden die Bäume im Urwald zwischen etwa 400 (etwa Buche) und 1000 (Eichen) Jahre alt. Durch die Nutzung wird also ein sehr langer Bereich (zwischen 300 und 800 Jahre) in der Entwicklung des Ökosystems ausgeschlossen und, falls es spezifische Pflanzen und Tiere für diesen Altersbereich gibt (und das zugehörige Totholz), werden diese Arten besonders bedroht sein. Die Tatsache, daß ein Wirtschaftswald gleicher floristischer (inklusive Baumarten!) Zusammensetzung eine ganz andere Vogelwelt hat als der zugehörige Urwald (wie sich am Beispiel von Bialowieza zeigen läßt) demonstriert, daß der Naturschutz sich bisher zu wenig um diese Alterungsprozesse in Lebensräumen gekümmert hat und daß hier besonders große Aufgaben liegen.

4. In einem Urwald haben wir daher auch besonders große Mengen von besonders charakteristischem Totholz, welches über sehr lange Zeiträume vorhanden ist.

5. Im Gegensatz zu manchen Annahmen über die Struktur von Urwäldern ist die Oberfläche des Laubdaches in Urwäldern nicht etwa gleichmäßig, sondern extrem erratisch: In Mitteleuropa ragen aus dem oberen Rand des Laubdaches, das etwa bei 30 m liegt, die Kronen der Urwaldriesen heraus und erreichen Höhen bis zu knapp 60 m. Ob diese besondere Kronenhöhe für bestimmte Pflanzen und Tiere Vorbedingung ihrer Existenz ist, ist völlig unbekannt.

6. Infolge der Mosaikstruktur des gesamten Urwaldgebietes und der zyklusartigen Regenerierung verändert sich ein kleines Gebiet zyklisch in nicht beeinflußbarer Weise. Die Bäume sterben eines Tages und sie werden nicht unbedingt von Bäumen der gleichen Art ersetzt. Der Schutzgrund kann damit verlorengehen. Dies ist bei der Ausweisung von Naturschutzgebieten immer zu beachten.

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

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

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

## Literatur

ARCHER, S., SCIFRES, C., BASSHKAM, A.C. & MAGGIO, R. (1988):
Autogene succession in an subtropical savanna: conversion of grasslang to thorn woodland. Ecological Monographs, 58 (2), 111-127

ANDREEV, A. (1988):
The ten year cycle of the willow grouse of Lower Kolyma. Oecologia, 76, 261-267

AUBREVILLE, A. (1983):
La foret coloniale: Les forets de L'Afrique occidentale francaise. Ann. Ac. Sci. colon. Paris 9, 1-245

AUGSPURGER, C.K. (1988):
Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. Journal of Tropical Ecology, 4, 239-252

BORMAN, F.H. & LIKENS, G.E. (1979):
Patterns and process in a forested ecosystem. Berlin/New York: Springer

CONNELL, J.H. (1978):
Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199, 1302-1309

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ELLENBERG, H. (1978):
Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart (Ulmer), 981 p.

FALINSKI, J.B. (1986):
Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Dordrecht, 537 pp.

FALINSKI, J.B. (1988):
Succession, regeneration and fluctuation in the Bialowieza Forest (NE Poland). Vegetatio 77, 115-128

FORCIER, L.K. (1975):
Reproductive strategies in the co-occurance of climax tree species. Sci. 189, 808-810

GERRISH, G., MÜLLER-DOMBOIS, D. & BRIDGES, K.W. (1988):
Nutrient limitation and metrosideros forest dieback in Hawaii. Ecology, 69(3), 723-727

GLITZENSTEIN, J.S., HARCOMBE, P.A. & STRENG, D.R. (1986):
Disturbance, succession and maintenance of species diversity on an east texas forest. Ecol. Monogr. 56 (3), 243-258

GRUBB, P.J. (1977):
The maintenance of species richness in plant communities; the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52, 107-145

HARPER, J. (1972):
Population Biology of Plants. London, 892 pp.

HARRISON, S. (1986):
Treefall gaps versus forest understory as environments for defoliating moth on an tropical forest shubs. Oecologia, 72, 65-68

HERRCHEN, S. (1989):
Ökologische Untersuchungen an Kleinsäugern auf Windwurfflächen des frühen Sukzessionsstadiums im Nationalpark Bayerischer Wald. Diplomarbeit

JACOBS, M. (1988):
The Tropical Rain Forest. Springer-Verlag, 295 pp.

JONES, E.W. (1945):
The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. New Phythlogist, 44, 130-148

KILLINGBECK, K.T. & COSTIGAN, S. A. (1988):
Element resorption in a guild of understory shrub species; niche differentiation aand resorption thresholds. OIKOS 53, 366-374

LEIBUNDGUT, H. (1982):
Europäische Urwälder der Bergstufe. Bern, 306 pp.

LEIGH, E.G., RAND, A.S. & WINDSOR, D. M. (Eds.) (1982):
The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press. Washington

MAYER, H. (1984):
Wälder Europas. Stuttgart 691 pp.

MAYER, H. (1987):
Urwaldreste, Naturwaldreservate und schützenswerte Naturwälder in Österreich. Wien, 971 pp.

MERGNER u. SCHUMACHER (1981):
Quantitative Analyse der Korallenbesiedlung eines Vorriffareals bei Aquaba (Rotes Meer). - Helgoländer Meeresuntersuchungen Bd. 34, S. 337-354

MERKLE, J. (1954):
An analysis of the spruce-fir community on the kaibab plateau, Arizona. Ecology. Vol. 35, 3, 316-322

MERTENS, D. (1988):
Populationsökologische Untersuchungen an den Wasserfröschen des neuen Botanischen Gartens der Marburger Philipps-Universität. Diplomarbeit

MÜLLER-DOMBOIS, D. (ed.) (1983):
Canopy dieback and Dynamic Processes in Pacific Forests. Pacific Science 37, 313-496

MÜLLER-DOMBOIS, D. (1983 a):
Population death in Hawaiian plant communities: a causal theory and its successional significance. Tuexenia, 3, 117-130

MÜLLER-DOMBOIS, D. (ed.) (1983 b):
Forest dieback in Pacific forests. Sci 37 (4), 313-496

MÜLLER-DOMBOIS, D. (1984):
Zum Baumgruppensterben in pazifischen Inselwäldern. Phytocoenol. 12 (1), 1-8

MÜLLER-DOMBOIS, D. (1985):
Ohi'a dieback in Hawaii; 1984 synthesis and evaluation. Pacific. Sci. 39 (2), 150-170

MÜLLER-DOMBOIS, D. (1987):
Natural Dieback in Forests. BioScience 37 (8), 575-583

MÜLLER-DOMBOIS, D. (1988):
Towards a Unifying Theory for Stand-Level Dieback. Geo-Journal 17, 2, 249-251

MÜLLER-DOMBOIS, D. (1988):
Forest Decline and Dieback - A Global Ecological Problem. TREE 3, 310-312

NAIMAN, R.J., MELLILO, J.M. (1984):
Nitrogene budget of a subarctic stream altered by beaver (Castor canadensis). Oecologia 62, 150-155

NICOLAI, V. (1986):
Selbst Bäume schützen sich vor Sonnenbrand. Forschung - Mitt. DFG 1, 4-6

NICOLAI, V. (1986):
The bark of trees; thermal properties, microclimate and fauna. Oecologia (Berlin) 69, 148-160

PETRIDES, G. A. (1974):
The overgrazing cycle as a characteristic of tropical savannas and grasslands in Africa. Proc. 1st. intern. Cong. Ecology 86-91, Wageningen

POPMA, J., BONGERS, F., MARTINEZ-RAMOS & VENEKLAAS, E. (1988):
Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. Journal of Tropical Ecology 4, 77-88

REISE, K. (1985):
Tidal flat Ecology. Ecological Studies, Vol. 54. Springer: Berlin

REMMERT, H. (1985):
Was geschieht im Klimax-Stadium? Naturwissenschaften, 72, 505-512

REMMERT, H. (1987):
Sukzessionen im Klimax-System. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie Gießen. Band XVI, 27-34

REMMERT, H. (1988):
Wie verjüngt sich ein Urwald? alma mater philippina, Marburger Universitätsbund, 4-7.7

REMMERT, H. (1988):
Gleichgewicht durch Katastrophen: Aus Forschung und Medizin, H. 1, 7-17

RICHARDS, P.W. (1981):
The Tropical Rain Forest, Cambridge University Press, 450 pp.

ROWELL, C.H.F., ROWELL-RAHIER, M., BRAKER, H.J., COOPER-DRIVER, G., GOMEZ, L.D. (1984):
The Palatability of ferns and the ecology of two tropical grasshoppers. Biotropica 15, 207-216

SCHALLER, G.B., JINCHU, H., WENSHI, P. & JING, Z. (1985):
The giant pandas of wolong. The University of Chicago Press, 298 pp.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

SCHERZINGER, W. (1986):
Die Vogelwelt der Urwaldgebiete im Inneren Bayerischen Wald. Schriftenreihe Bayerisches Staatsministerium f. Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, 12, 188 pp.

SCHUPP, E.W. (1988):
Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. OIKOS 51, 51-78

SHUGART, H.H. (1987):
Tree death: Cause and Consequence. BioScience 37, 540-609

SPRUGEL, D.G. (1976):
Dynamic structure of wave-regenerated abies balsamea forests in the north-eastern United States. Journal of Ecology, 64, 889-911

STEVEN, D. de (1988):
Light gaps and long-term seedling performance of a Neotropical canopy tree. Journal of Tropical Ecology, 4, 407-411

SWAINE, M.D. & HALL, J.B. (1988):
The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. Journal of Tropical Ecology, 4, 253-269

TILMAN, D. (1989):
Competition, nutrient reduction and the competitive neighbourhood of a bunchgrass. Functional Ecology, 3, 215-219

UHL, C. (1987):
Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology 75, 377-407

VALIELA, I. (1984):
Marine Ecological Processes. Springer: New York, 545 pp.

WHITE, T.C.R. (1986):
Weather, Eucalyptus, Dieback in New England and a general Hypothesis for the cannot Dieback. Pacific Science, 40, 58-78

WOODROFFE, C.D. (1988):
Relict mangrove stand on Last Interglacial terrace, Christmas Island, Indian Ocean. Journal of Tropical Ecology 4, 1-17

WONG, M. & VENTOCILLA, J. (1947):
A day on Barro Colorado Island. Smithsonian Institution, 93 pp.

**Anschrift des Verfassers:**

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

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: 2_1992

Autor(en)/Author(s): Remmert Hermann

Artikel/Article: Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz - Eine Übersicht 45-57