

Modellversuche über Lebensraumfragmentierung: Reaktionen von Pflanzen und wirbellosen Tieren

Bruno BAUR

1. Einleitung

In den vergangenen 25 Jahren wurden zahlreiche Feldstudien zur Ermittlung des Einflusses der Lebensraumfragmentierung auf die Dynamik und das längerfristige Bestehen von Populationen und Lebensgemeinschaften durchgeführt. Aufbauend auf Modelle der Inselbiogeographie-Theorie wurde lange Zeit angenommen, dass das Ausmass der Fragmentierungseffekte hauptsächlich von der Grösse der Fragmente und deren Isolation abhängig ist (MACARTHUR & WILSON 1967, SIMBERLOFF 1974, DIAMOND 1975, DIAMOND & MAY 1976). Diese Modelle berücksichtigten jedoch nicht die verschiedenen abiotischen und biotischen Effekte, die aus der umgebenden Matrix auf das Innere der Fragmente einwirken. Neuere Studien belegen, dass durch sogenannte Randeffekte die eigentliche Fläche eines Fragmentes weiter reduziert wird (LAURANCE 1991, LAURANCE & YENSEN 1991).

Lebensgemeinschaften in Fragmenten werden durch eine Vielzahl von oft gleichzeitig wirkenden und teilweise voneinander abhängigen Faktoren beeinflusst (SAUNDERS et al. 1991). Dabei dürften Fragmentgrösse, Randeffekte, Form und Isolation der Fragmente sowie der Anteil der Restflächen an der gesamten Landschaft den grössten Einfluss haben. Verschiedene Arten reagieren aber unterschiedlich auf die Fragmentierung ihres Lebensraumes. Das Ziel vieler beschreibender Feldstudien ist das Erkennen artspezifischer Reaktionen (im Verhalten, Wachstum oder Reproduktion) in einer vorgegebenen, fragmentierten Landschaft. Die aus den Untersuchungen abgeleiteten Erkenntnisse lassen sich aber selten verallgemeinern, da sowohl die Wiederholbarkeit der Beobachtungen als auch eine echte Kontrollsituation (keine Fragmentierung) fehlen. Wird beispielsweise die Bestandsdichte einer Art in zehn Fragmenten untersucht, so unterscheiden sich die Fragmente in ihrer Grösse, Form, im Grad der Isolation und im Alter. Jedes Fragment ist einmalig und zahlreiche unkontrollierbare Faktoren können die Ergebnisse beeinflussen (z.B. HÄNGGI & BAUR 1998; WIRTH et al. 1999). So werden oft weniger offensichtliche Prozesse, wie z.B. Veränderungen in den Wechselwirkungen zwischen Arten, nicht erfasst. In neuerer Zeit haben verschiedene experimentelle Studien dokumentiert, dass Fragmentierung die Wechselwirkungen zwischen Arten unterbrechen kann, wobei oft die lokale Zielpopulation im Fragment benachteiligt wird, z.B. durch den Verlust von Bestäubung und Samenansatz, durch verringerte Samen-Ausbreitung, reduzierte Zersetzung von

Streu und Aas oder den Ausfall mutualistischer Mykorrhiza-Interaktionen (MATTHIES et al. 1995, DIDHAM et al. 1996, STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1997, TSCHARNTKE 1998). Der Verlust antagonistischer Wechselwirkungen kann aber für die lokale Zielpopulation im Fragment auch vorteilhaft sein, indem z.B. pathogene Pilzinfektionen, Samenfrass oder die Mortalität durch Räuber reduziert sind (THOMAS 1989, KRUESS & TSCHARNTKE 1994).

In Modellversuchen lassen sich die grundlegenden Probleme, die alle beschreibenden Feldstudien begleiten, teilweise umgehen. Die besser kontrollierten Bedingungen eines Modellversuches erlauben auch ein detailliertes Studium von Wechselwirkungen zwischen Arten. In dieser Arbeit werden verschiedene Modellversuche über Lebensraumfragmentierung vorgestellt. Das Ziel der Arbeit ist aber nicht eine umfassende Präsentation der publizierten Artikel, sondern vielmehr eine exemplarische Darstellung der Möglichkeiten von Modellversuchen mit Pflanzen und wirbellosen Tieren.

2. Tropischer Regenwald im Amazonasgebiet

Mit dem Ziel, die kritische Minimalgrösse eines funktionierenden Ökosystems zu bestimmen, wurde im Jahre 1980 das „Biological Dynamics of Forest Fragments Project“ im Amazonasgebiet gestartet (LOVEJOY et al. 1986). 80 km nördlich von Manaus (Brasilien) wurden durch Abholzen des umgebenden tropischen Regenwaldes innerhalb von vier Jahren zehn Fragmente von 1 bis 100 ha Grösse geschaffen. Im gleichen Zeitraum wurden im angrenzenden, zusammenhängenden Primärregenwald zwölf Gebiete von 1 bis 1000 ha Grösse sowie ein Reservat (>10'000 ha) als Kontrollflächen festgelegt. Die Regenwaldfragmente werden nun von landwirtschaftlich genutzten Flächen umgeben.

Dieses Projekt war wegweisend für die allgemeine Wahrnehmung der Fragmentierungsproblematik und dürfte zahlreiche weitere Studien auf allen Kontinenten ausgelöst haben. Inzwischen belegen mehr als 230 Publikationen die erfolgreichen Anstrengungen des internationalen Forscherteams im Regenwald des Amazonas (für Übersichtsartikel siehe LOVEJOY et al. (1986), BIERREGAARD et al. (1992), DIDHAM (1997) und LAURANCE & BIERREGAARD (1997)).

Fragmentierung beeinflusst die Ökologie eines Tropen-Regenwaldes auf verschiedene Art und

Weise. Innerhalb von 20 Jahren veränderten sich die Vielfalt und Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften sowie ökologische Prozesse wie der Stickstoff-Kreislauf oder die Pflanzenbestäubung (LAURANCE & BIERREGAARD 1997; DIDHAM 1998). Durch ungehinderten Windeinfall und Veränderungen des Mikroklimas wurden Bäume im Randbereich der Fragmente beschädigt, ein beträchtlicher Teil starb sogar ab. Die Biomasse der Bäume in den Regenwald-Restflächen nahm im Zeitraum von 10-17 Jahren nach der Fragmentierung um bis zu 36% ab, vor allem in den rund 100 m breiten Randstreifen (LAURANCE et al. 1997). Die „Turnover“-Rate der Bäume hingegen war im Randbereich der Fragmente stark erhöht (LAURANCE et al. 1998). Diese Studien zeigen, dass Einflüsse aus der Umgebung einen mindestens 100 m breiten Randstreifen in den Fragmenten betreffen. Dies bedeutet, dass kleine Regenwald-Fragmente keine unbeeinflusste Kernzone haben.

Das Verschwinden von Pflanzenarten aus Fragmenten wurde mehrfach dokumentiert, aber die eigentlichen Ursachen für deren Aussterben sind noch wenig bekannt. Es wird angenommen, dass Änderungen in der Bestäubungsrate und Samenproduktion von grösster Wichtigkeit sind (LOVEJOY et al. 1986). BRUNA (1999) untersuchte den Einfluss von Fragmentierung auf die Keimung der Samen von *Heliconia acuminata*, einer Pflanze der Krautschicht des tropischen Regenwaldes: Samen, die in Fragmenten von 1 und 10 ha Grösse gepflanzt wurden, hatten eine 3-7mal geringere Wahrscheinlichkeit, zu einer einjährigen Pflanze auszuwachsen, als Samen im zusammenhängenden Regenwald. Die Keimungsrate der Samen in den Fragmenten wurde durch Randeffekte (trockenere und wärmere Luft und erhöhter Lichteinfall im Randbereich der Fragmente) negativ beeinflusst (BRUNA 1999).

Die Fragmentierung des Regenwaldes verändert auch die Verfrachtung von Pollen und Samen, verhindert den Genfluss zwischen Populationen und modifiziert historisch entstandene Muster der genetischen Populationsstruktur. Wegen ihrer langen Generationsdauer lässt sich Genfluss bei Bäumen nur durch indirekte Methoden abschätzen (z.B. mit Enzym-Elektrophorese oder molekulargenetischen Techniken). HAMILTON (1999) untersuchte den Einfluss der Fragmentierung auf den Genfluss durch Samen in *Corythophora alta*, einer Baumart im Regenwald des Amazonas. Die Samenausbreitung war auf kleine Flächen beschränkt. In 10 ha grossen Fragmenten gab es jeweils nur eine mütterliche Linie.

DIDHAM et al. (1998a) fanden 993 Käferarten in der Laubstreu von Fragmenten und zusammenhängendem Regenwald. Die Käferdichte war am grössten im unmittelbaren Randbereich der Fragmente. Sowohl mit abnehmender Distanz zum Rand wie mit abnehmender Fragmentfläche veränderte sich die Artenzusammensetzung, aber nicht die Artenvielfalt. Das lokale Aussterben von Waldarten wurde durch die Einwanderung von Offenlandarten ausgeglichen. Nicht alle trophischen Gruppen wurden im gleichen Ausmass betroffen. So veränderte sich die Zusammensetzung der räuberischen und xylophagen Arten stark mit zunehmender Distanz

vom Fragmentrand. 27% der häufigen Arten hatten ein erhöhte Aussterbewahrscheinlichkeit in den Fragmenten. Dabei scheinen räuberische Arten die höchste Aussterbewahrscheinlichkeit zu haben. Die Populationsdichten von 15 der 32 häufigsten Käferarten (47%) wurden durch die Fragmentierung beeinflusst (DIDHAM et al. 1998b).

Auch die Dichte der Ameisen war im Randbereich am grössten und nahm gegen das Fragmentzentrum ab (DIDHAM 1997). Dies bedeutet, dass 1 ha grosse Fragmente eine höhere Individuenzahl pro m² aufweisen als 100 ha grosse Fragmente oder zusammenhängender Regenwald. Wie bei den Käfern ist dieser Befund auf die grosse Zahl der aus dem umliegenden Offenland eindringenden Individuen zurückzuführen.

Die Mist- und Aaskäfer-Gesellschaften wurden zwei bis sechs Jahre nach der Fragmentierung in Restflächen von 1 und 10 ha Grösse und entsprechenden Kontrollflächen untersucht (KLEIN 1989). Regenwaldfragmente enthielten weniger Arten, kleinere Populationen und Käfer von geringerer Körpergrösse als zusammenhängender Wald. Die Veränderung und Verarmung der Mist- und Aaskäfer-Gesellschaften können die beobachtete Reduktion der Mist-Abbaurate in den 1 ha grossen Fragmenten erklären. Auf diese Weise verändert Fragmentierung nicht nur Käfergesellschaften, sondern wirkt indirekt auch auf Ökosystemprozesse.

3. Fragmentierter Eukalyptuswald in Australien

Im „Wog Wog“ Modellversuch wurde Eukalyptuswald im südöstlichen New South Wales, Australien, während des südlichen Sommers 1984-1985 fragmentiert. Die Versuchsanordnung besteht aus vier Untersuchungseinheiten, von denen jede drei Fragmente von 0,25, 0,875 und 3,062 ha Grösse enthält, und zwei analogen Untersuchungseinheiten mit je drei entsprechend grossen Kontrollflächen. Der Eukalyptuswald um die Fragmente wurde abgeholzt und 1987 durch eine *Pinus radiata* Anpflanzung ersetzt. Der Modellversuch ist detailliert von MARGULES (1992) beschrieben.

Die Dichte des Skorpions *Cercophonius squama* wurde durch die Fragmentierung nicht verändert, hingegen diejenige einer (noch unbeschriebenen) Asselart (MARGULES et al. 1994). Die Dichte der Asseln nahm in den Fragmenten stark ab. Die Artenvielfalt von Laufkäfern in den Fragmenten unterschied sich nicht von derjenigen in den Kontrollflächen (DAVIES & MARGULES 1998). Die Populationen von zwei der acht Laufkäferarten hingegen wurden in den Restflächen durch die Fragmentierung isoliert: Keine Individuen dieser Arten wurden in der umgebenden *Pinus*-Anpflanzung gefunden. Beide Arten wiesen kleinere Individuenzahlen in den Fragmenten auf. Die anderen sechs Laufkäferarten zeigten unterschiedliche Reaktionen: Bei einigen nahm die Dichte in den Fragmenten zu, bei anderen ab. Nur drei Laufkäferarten reagierten auf Unterschiede in der Fragmentgrösse. Diese Untersuchung zeigt, dass Käferarten aus der gleichen Familie unterschiedlich auf die Fragmentierung reagieren können.

4. Sukzession eines Graslands in Kansas

Auf einer brachliegenden Landwirtschaftsfläche im nordöstlichen Kansas (USA) wurden im Juni 1984 nach einem hierarchischen Ansatz Fragmente von verschiedener Grösse (32, 288 und 5000 m²) festgelegt. Die Fläche zwischen den Fragmenten wird seither alle zwei Wochen gemäht, während in den Fragmenten die natürliche Sukzession ungestört ablaufen kann (ROBINSON et al. 1992). Als Kontrollflächen dienen die grossen Fragmente.

ROBINSON et al. (1992) ermittelten unterschiedliche Reaktionen einzelner Ökosystemkompartimente auf die Fragmentierung der Landschaft vier Jahre nach Beginn des Modellversuches. Während die Bodenmineralisation und Pflanzensukzession sowie Merkmale der ganzen Biozönose wie die Pflanzen- und Tiervielfalt kaum auf die Fragmentierung reagierten, wurde die Populationsdynamik der untersuchten Kleinsäugerarten stark beeinflusst.

HOLT et al. (1995) untersuchten die Dynamik der Pflanzensukzession in den ersten sechs Jahren des Versuches. Grosse Fragmente wiesen mehr Arten und grössere Unterschiede in der Artenzusammensetzung auf als kleine Fragmente. Populationen mit sich vegetativ vermehrenden Pflanzen hatten das grösste Risiko aus kleinen Fragmenten zu verschwinden. Im allgemeinen hatte aber die Grösse der Fragmente einen geringen Einfluss auf die Sukzessionsdynamik der Pflanzenpopulationen.

5. Fragmentierung von Kalkmagerrasen im Nordwestschweizer Jura

Im Rahmen des Schwerpunktprogramms Umwelt des Schweizerischen Nationalfonds wurde zwischen 1993 und 1999 auf drei Kalkmagerrasen bei Nenzlingen, Movelier und Vicques im Nordwestschweizer Jura ein Fragmentierungs-Modellversuch durchgeführt (BAUR & ERHARDT 1995). Der Modellversuch bestand aus zwölf über die drei Gebiete verteilten Untersuchungseinheiten von jeweils 28 m x 32 m Grösse. Jede Untersuchungseinheit war in einen Fragmentierungs- und einen Kontrollteil aufgeteilt (Abb. 1). Der Fragmentierungsteil enthielt vier unterschiedlich grosse Fragmente (ein grosses (4,5 m x 4,5 m), ein mittelgrosses (1,5 m x 1,5 m) und zwei kleine Fragmente (0,5 m x 0,5 m)), deren Umgebung durch regelmässiges Mähen (6 - 9 mal pro Jahr) vom angrenzenden Grasland abgetrennt wurde. Diese Art der Fragmentierung wirkt für verschiedene Pflanzen- und Tierarten als partielle oder absolute Ausbreitungsbarriere, kann aber nach Abschluss des Versuches rückgängig gemacht werden, was wegen der Gefährdung des Lebensraumtypes von besonderer Bedeutung ist. Im unberührten Kontrollteil waren spiegelbildlich vier Flächen markiert, die der Grösse der Fragmente entsprachen (Abb. 2 und 3). Die verschieden grossen Fragmente wurden innerhalb der Untersuchungseinheiten zufällig auf die vorgegebenen Positionen verteilt. Der Abstand zwischen den einzelnen Fragmenten sowie zwischen den Fragmenten und der unberührten Wiese betrug 5 m, was ungefähr der Breite einer Landstrasse entspricht. Die ganze Fläche der drei Versuchsgebiete wurde einmal pro Jahr im November gemäht um

die Verbrachung zu verhindern. Im Winter waren die Untersuchungsgebiete oft mit einer geschlossenen Schneeschicht bedeckt. BAUR et al. (1996) präsentieren eine detaillierte Beschreibung der drei Gebiete.

Der gesamte Modellversuch bestand aus 48 Fragmenten und 48 Kontrollflächen. Die beschriebene Versuchsanlage erlaubt einen direkten Vergleich der Fragmente mit den Kontrollflächen in der gleichen Untersuchungseinheit. Dadurch werden räumliche Unterschiede in Lebensraumeigenschaften, wie z.B. in Bodenqualität und Hangneigung, minimiert. Die zwölf Untersuchungseinheiten können als unabhängige Wiederholungen betrachtet werden, was eine statistische Auswertung der im Feld erhobenen Daten erlaubt.

Die in diesem Modellversuch gewählte räumliche Ausdehnung der Fragmentierung dürfte für Wirbeltierarten mit grossen Raumansprüchen kaum relevant sein. Hingegen können sessile Arten und solche mit geringer Mobilität durch die vorgegebene Fragmentierung beeinflusst werden. Aus diesem Grund konzentrierten sich die Untersuchungen auf endophytische Pilze, Gefässpflanzen und Invertebraten (Spinnen, Ameisen, Laufkäfer, Kurzflügelkäfer, Heuschrecken, Tagfalter und Landschnecken). Zur Erfassung der Artenvielfalt und Bestandesgrössen ausgewählter Arten wurden in den Jahren 1993-1998 ausschliesslich nicht-destruktive Methoden verwendet. Im letzten Untersuchungsjahr (1999) wurden Invertebraten gefangen und Blätter von Pflanzen für genetische Analysen eingesammelt.

Parallel laufende Untersuchungen über die Artenvielfalt und Dichten der verschiedenen Organismen

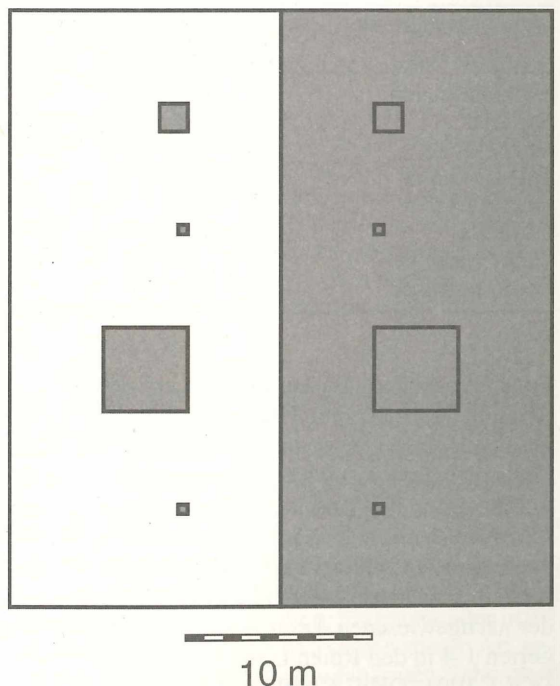


Abbildung 1

Schematische Darstellung einer Untersuchungseinheit mit vier Fragmenten und vier Kontrollflächen. Der weisse Teil wurde regelmässig gemäht, um die Isolationswirkung aufrecht zu erhalten.

Abbildung 2

Luftaufnahme der drei Untersuchungseinheiten in Movelier (Foto: Michel Wurtz)

**Abbildung 3**

Nahaufnahme eines grossen (4,5 m x 4,5 m) Fragmentes in Vicques. Im Hintergrund sind ein mittelgrosses und ein kleines Fragment sichtbar (Foto: Bruno Baur).

**Tabelle 1**

Artenvielfalt der Magerrasen in Nenzlingen, Movelier und Vicques in den Jahren 1993 und 1994 (aus BAUR et al. 1996)

Organismengruppe	Anzahl gefundene Arten in			Gesamtzahl Arten (species pool)
	Nenzlingen	Movelier	Vicques	
Gefässpflanzen	111	116	96	143
Spinnen	60	63	66	108
Hornmilben	18	18	18	31
Tausendfüsser	1	4	7	8
Heuschrecken	13	16	10	17
Laufkäfer	19	19	21	38
Schmetterlinge	32	46	40	46
Landschnecken	21	16	15	22

im angrenzenden Grasland wiesen auf den grossen Artenreichtum der drei Magerrasen hin (Tab. 1). So wurden je nach Ort zwischen 96 und 116 Arten von Gefässpflanzen, 60-66 Spinnenarten, je 18 Hornmilbenarten, 1-7 Tausendfüsserarten, 10-16 Heuschreckenarten, 19-21 Laufkäferarten, 32-46 Tagfalterarten und 15-21 Landschneckenarten gefunden (BAUR et al. 1996). Ein beträchtlicher Teil der nachgewiesenen Arten gilt als gefährdet (Kategorien 1-4 in den Roten Listen der Schweiz; LANDOLT 1991, DUELLI 1994). Von den gefundenen Heuschrecken sind 47% der Arten in den Roten Listen der Schweiz aufgeführt, von den Tagfaltern 35%, Gefässpflanzen 19%, Landschnecken 14% und von den Laufkäfern 11% (NIEMELÄ & BAUR 1998).

5.1 Veränderung der Dichten bei Gefässpflanzen und Wirbellosen

Der Einfluss der Fragmentierung auf die Dichten der häufigen Arten von Gräsern, Kräutern, Ameisen, Tagfalter, Heuschrecken und Landschnecken wurde drei Jahre nach Beginn des Modellversuches erstmals analysiert (ZSCHOKKE et al., 2000). Als häufig wurden Arten betrachtet, die in den Fragmenten oder Kontrollflächen von mindestens 10 der 12 Untersuchungseinheiten gefunden wurden. Von den insgesamt 200 nachgewiesenen Arten waren 64 häufig (15 Gras-, 28 Kräuter-, 9 Tagfalter-, 1 Ameisen-, 6 Heuschrecken- und 5 Landschneckenarten).

Die Dichten von 19 (30%) der 64 häufigen Arten waren durch die Fragmentierung beeinflusst. Inter-

essanterweise suchten bei allen neun Tagfalterarten (*Melanargia galathea*, *Maniola jurtina*, *Ochlodes venatus*, *Polyommatus icarus*, *Coenonympha pamphilus*, *Macroglossum stellatarum*, *Thymelicus sylvestris*, *Cynthia cardui* und *Zygaena filipendulae*) weniger Individuen Nektar in den Fragmenten als in den entsprechenden Kontrollflächen (Abb. 4). Die Abnahme der Futtersuchaktivität der Tagfalter in den Fragmenten kann jedoch nicht auf ein reduziertes Blütenangebot zurückgeführt werden. So wies beispielsweise der Heil-Ziest (*Betonica officinalis*) mehr Blütenstände auf als in den entsprechenden Kontrollflächen. Fünf der 15 (33%) häufigen Grasarten (*Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Luzula campestris*, *Danthonia decumbens* und *Phleum pratense*) waren ebenfalls durch die experimentelle Fragmentierung beeinflusst. Im Gegensatz zu den Tagfaltern profitierten aber die Gräser von der Fragmentierung, wurden doch in den Fragmenten mehr Halme gefunden als in den Kontrollflächen. Von den 28 häufigen Kräuterarten waren nur zwei (7%) von der Fragmentierung beeinflusst. Wie die Gräser hatten *Ranunculus bulbosus* und *Sanguisorba minor* mehr Pflanzen in den Fragmenten als in den entsprechenden Kontrollflächen. Von den sechs häufigen Heuschreckenarten wurden drei (50%) durch die Fragmentierung beeinflusst. *Stenobothrus lineatus* kam in den Fragmenten weniger häufig vor als in den Kontrollflächen, während *Platycleis albopunctata* und *Chorthippus biguttulus* in den Fragmenten häufiger waren.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass schon drei Jahre nach Beginn der Fragmentierung einige Arten auf Veränderungen in der räumlichen Struktur der Umgebung reagiert haben. Es werden aber nicht alle Arten, auch nicht innerhalb der gleichen taxonomischen Gruppe, durch die Fragmentierung in gleicher Weise beeinflusst. Einige Arten wurden häufiger in den Fragmenten, andere Arten seltener (einige davon dürften vermutlich später aussterben). Wiederum andere Arten reagierten nicht auf die Fragmentierung. Dabei spielt die Grösse der Fragmente eine wichtige Rolle. Mehrere Arten zeigten veränderte Dichten in den kleinen und mittelgrossen Fragmenten, nicht aber in den grossen Fragmenten. Diese Ergebnisse bestätigen frühere Schlussfolgerungen, dass Fragmentierungseinflüsse artspezifisch wirken und von der räumlichen und zeitlichen Skala abhängen (WIENS 1989; DOAK et al. 1992; ABENSPERG-TRAUN & SMITH 1999). Bisher wissen wir allerdings nur wenig über die Reaktion von seltenen Arten auf Lebensraumfragmentierung.

5.2 Populationsgrösse und Überlebenswahrscheinlichkeit in Fragmenten

Die Grösse einer Population ist ein wichtiger Parameter für deren längerfristiges Überleben in einem (isolierten) Lebensraum (MEFFE & CARROLL 1994, PRIMACK 1995). Mit Hilfe einer Wiederfangmethode (mark-recapture) wurden die Populationsgrössen von sechs Landschneckenarten (*Punctum pygmaeum*, *Vertigo pygmaea*, *Pupilla muscorum*, *Cochlicopa lubrica*, *Trichia plebeia* und *Helicella itala*) in 20 Fragmenten und 20 Kontrollflächen in den fünf Untersuchungseinheiten in

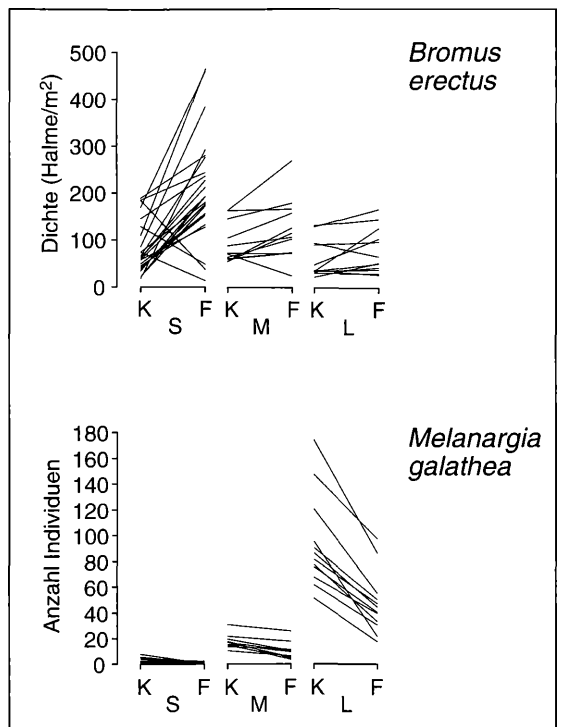


Abbildung 4

Paarweiser Vergleich der Dichten der Aufrechten Treppe (*Bromus erectus*) und des Schachbrettfalters (*Melanargia galathea*) in Fragmenten (F) und entsprechenden Kontrollflächen (K). S = kleine, M = mittelgroße und L = große Fragmente resp. Kontrollflächen.

Nenzlingen in den Jahren 1994-1996 geschätzt. Alle sechs Schneckenarten sind typische Bewohner von Kalkmagerrasen, unterscheiden sich aber beträchtlich in der Schalengrösse der ausgewachsenen Tiere. *Punctum pygmaeum* erreicht als kleinste Landschnecke Zentraleuropas einen Schalendurchmesser von 1,3 - 1,5 mm. *Vertigo pygmaea* ist mit einer Schalenhöhe von 1,7 - 2,2 mm nur wenig grösser. Hingegen erreichen erwachsene Individuen von *Helicella itala* einen Schalendurchmesser von 13 - 18 mm (KERNEY et al. 1983). Setzt man die Grösse von *P. pygmaeum* ins Verhältnis zur Grösse eines Menschen (1,75 m), so bedeutet ein grosses Fragment für diese kleinen Schnecken einen Graswald von 5250 m Seitenlänge und ein kleines Fragment eine Fläche von 583 m Seitenlänge.

Im allgemeinen beherbergten Fragmente kleinere Schneckenpopulationen als die entsprechenden Kontrollflächen (OGGIER 1999). Die Inselbiogeographie-Theorie sagt voraus, dass kleine Populationen eine höhere Aussterbewahrscheinlichkeit haben als grosse Populationen. Der Modellversuch erlaubt eine Überprüfung dieser Hypothese. Populationen galten für uns als lokal ausgestorben, wenn während eines Jahres in einem Fragment oder in einer Kontrollfläche keine Individuen dieser Art gefunden wurden, im vorangegangenen Jahr aber noch eine Population vorhanden war. In den Perioden 1994/95 und 1995/96 wurden insgesamt 77 lokale Aussterbeereignisse protokolliert (OGGIER 1999). In 75 der 77 Fälle (97%) bestand die betroffene Schneckenpopulation im Jahr vor dem Aussterben aus 10 oder weniger Individuen (Abb. 5).

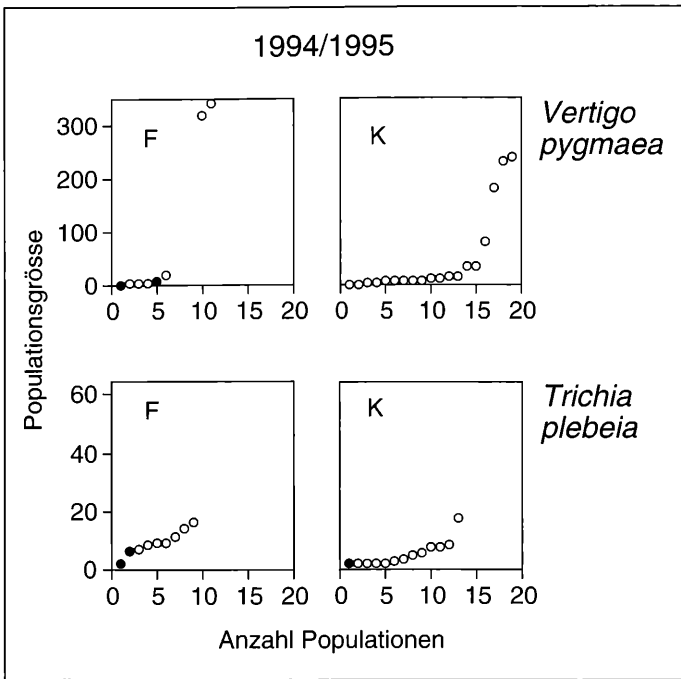


Abbildung 5

Grösse der Populationen von *Vertigo pygmaea* und *Trichia plebeia*, welche 1994/1995 überlebten (Kreise) oder während dieser Periode ausstarben (Punkte). Die Populationen sind in zunehmender Grösse angeordnet.

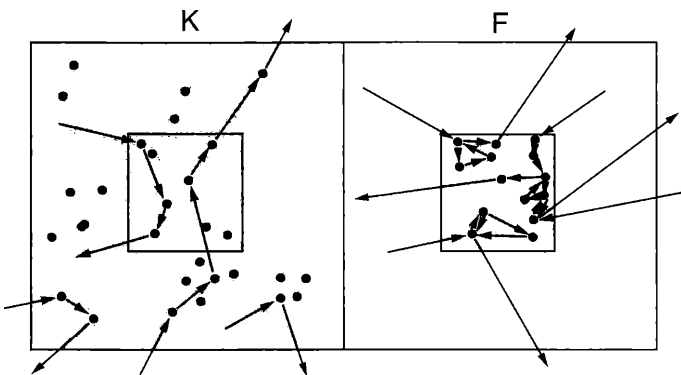


Abbildung 6

Blütenbesuchsmuster von acht Individuen des Schachbrettfalters (*Melanargia galathea*). Jeder Punkt stellt lagerichtig die Position eines blühenden Heil-Ziests (*Betonica officinalis*) dar. Rechts sind die Blütenbesuchsmuster im einem mittelgrossen Fragment dargestellt, links in der entsprechenden Kontrollfläche.

Bei allen sechs Schneckenarten waren die Populationen, die zwischen zwei Sommern ausstarben, kleiner als die Populationen, die die gleiche Periode überlebten. Der Modellversuch bestätigt die Hypothese, dass kleinere Populationen einem grösseren Aussterberisiko ausgesetzt sind als grosse Populationen.

5.3 Veränderungen der Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Bestäubern

Die Bestäubung von Pflanzen durch Tiere ist eine mutualistische Beziehung. In unseren Breitengraden bieten die meisten tierbestäubten Blüten Nektar oder Pollen oder beides als Belohnung für ihre Besucher an. Der Pollen und Nektar von Pflanzen mit einfach strukturierten Blüten ist für verschiedene Insektenarten zugänglich. Es gibt aber viele Pflanzenarten mit komplex strukturierten Blüten, aus denen der Nektar nur mit Hilfe von langen Saugrüsseln entnommen werden kann. Pflanzen mit hochspezialisierten Blütenstrukturen werden oft nur von wenigen Insektenarten bestäubt: In diesen Fällen besteht ein obligatorischer Mutualismus zwischen Blütenpflanze und Bestäuber.

Wie wirkt sich Lebensraumfragmentierung auf die Wechselwirkung zwischen Blütenpflanzen und deren Bestäuber aus? Im Modellversuch wurde am Beispiel des Heil-Ziests (*Betonica officinalis*) der

Einfluss der bestäubenden Insekten auf die genetische Vielfalt von Blütenpflanzen untersucht (WIRTH 1998). Bei Beginn des Modellversuches unterschieden sich Fragmente und Kontrollflächen nicht in der Anzahl der Blütenstände von *B. officinalis* (RUSTERHOLZ, unveröffentlichte Daten). Mit der fortdauernden Fragmentierung veränderten jedoch die Pflanzen ihre Fortpflanzungsstrategie. Die sexuelle Vermehrung wurde dem klonalen Wachstum bevorzugt. *B. officinalis* begann in den Fragmenten mehr Blüten zu bilden. Trotz des erhöhten Blüten- und Nektarangebotes der Fragmente wurden diese aber weniger von bestäubenden Insekten besucht als die Kontrollflächen. Auch die Zusammensetzung der Bestäuber veränderte sich, indem die Fragmente von weniger Wespen, Schwebfliegen und Tagfalter besucht wurden als die gleich grossen Kontrollflächen. Die Fragmentierung beeinflusste zudem das Bewegungsmuster von einzelnen Bestäubern. Abbildung 6 zeigt die Bewegungsmuster von acht Schachbrettfaltern (*Melanargia galathea*). Im unzerschnittenen Kontrollgebiet besuchten die Falter jede zweite oder dritte Heil-Ziest-Blüte. Dabei wird Pollen auf die übernächsten oder noch weiter entfernten Blüten übertragen. In den Fragmenten hingegen besuchten die Falter auf engstem Raum wiederholt benachbarte Blüten. Einzelne Blüten erhalten so vorwiegend Pollen von Nachbarpflanzen und oft sogar eigene Pollenkörner. Die Selbstbefruchtungsrate

nahm in den ersten drei Jahren des Experimentes in den Fragmenten von 3 auf 20% zu. Dies hat Konsequenzen für die Fortpflanzung der Individuen und die genetische Vielfalt der Populationen. In den Fragmenten nahm die genetische Variabilität ab und erste Anzeichen von negativen Inzuchteffekten wurden sichtbar: Pflanzen in den Fragmenten produzierten weniger und kleinere Samen als Pflanzen in den Kontrollflächen. Dieses Beispiel zeigt, wie das Bewegungsmuster von Bestäubern, das durch die Fragmentierung verändert wird, die genetische Struktur und Vielfalt von Pflanzenpopulationen beeinflussen und so zum Aussterben einzelner Arten beitragen kann.

5.4 Veränderung der Wechselwirkungen zwischen Gräsern und Erststickungsschimmeln

Der Erreger des Erststickungsschimmels, *Epichloë* sp., ist ein Verwandter des Mutterkorn-Pilzes und wächst als sogenannter Endophyt in verschiedenen Grasarten. Ausserlich nicht sichtbar produziert *Epichloë* in der Wirtspflanze Antibiotika, die für gewisse Frassfeinde (Herbivoren) und andere Pilze giftig sind. Dadurch werden die befallenen Grashalme vor anderen Infektionen und Parasiten geschützt. Der Erststickungsschimmel wirkt als Symbiont, der die Wirtspflanze besser gedeihen lässt als nicht infizierte Pflanzen. Der Pilz kann jedoch seine verborgene endophytische Lebensweise aufgeben, indem er die Blattscheiden und Blütenanlagen des Wirtes mit einem dichten, weissen „Stroma“ überzieht (BOLLER 1996). In dieser kolbenähnlichen Struktur bildet der Pilz Sporen. Auf diese Weise sorgt *Epichloë* nicht nur für die eigene Verbreitung, sondern blockiert auch die Blütenbildung der Wirtspflanze und verhindert deren sexuelle Fortpflanzung. Die Wirtgräser sind im allgemeinen mehrjährig und können sich auch vegetativ vermehren, zum Beispiel durch unterirdische Ausläufer. Für den Pilz bedeutet dies einen Vorteil, da sich nun die Wirtspflanze als genetische „Monokultur“ vermehrt, anstatt sich durch sexuelle Fortpflanzung genetisch zu differenzieren.

Im Modellversuch wurde der Einfluss der Lebensraumfragmentierung auf die Wechselwirkungen zwischen der Wirtspflanze *Bromus erectus*, der Aufrechten Trespe, und dem Pilz *Epichloë bromicola* untersucht. *B. erectus* ist eine dominante Grasart in den untersuchten Magerrasen. Die Untersuchungen zeigten, dass der Erststickungsschimmel in der Pflanze zwischen einer symbiontischen und einer pathogenen Lebensweise hin- und herpendelt, und dass diese Erscheinungsformen durch Veränderungen der Umwelt, wie sie durch Lebensraumfragmentierung entstehen, stark beeinflusst werden können.

Als Endophyt ist der Erststickungsschimmel nicht sichtbar. Mit Hilfe einer molekulargenetischen Technik (Mikrosatelliten-Verfahren) ist der Pilz aber einwandfrei nachweisbar (GROPPE & BOLLER 1997). So konnte der Anteil der infizierten Halme in den Fragmenten und Kontrollflächen ermittelt werden. Demographische Erhebungen, welche in den ersten drei Jahren des Modellversuches durchgeführt wurden, zeigten einen signifikanten

Einfluss der Fragmentierung auf den Anteil blühender Bromus-Pflanzen (GROPPE et al., 2001). Sie reagieren auf diese Umweltveränderung mit einer vermehrten Bildung von Blüten, d.h. sie bevorzugen die sexuelle Reproduktion. Gleichzeitig beginnt aber der Erststickungsschimmel die Gräser zu sterilisieren: Die sexuelle Fortpflanzung des Grases wird vom Pilz verhindert. Die Gräser können keine Samen mehr bilden und sich nur noch vegetativ vermehren. Bei einem wiederholten Ausfall der sexuellen Fortpflanzung wird die genetische Vielfalt der Pflanzenpopulation reduziert.

6. Schlussfolgerungen

Die aufgeführten Beispiele belegen die Wichtigkeit der Modellversuche. Zahlreiche fragmentierungsbedingte Veränderungen in ökologischen Prozessen konnten dank Versuchen mit kontrollierten Bedingungen nachgewiesen und quantifiziert werden. So zeigten Modellversuche, wie Fragmentierung fein abgestimmte Wechselwirkungen zwischen den Organismen verändern oder sogar unterbrechen kann. Gesamthaft gesehen dürften die Modellversuche wesentlich zum momentanen Kenntnisstand über Lebensraumfragmentierung beitragen. Es wäre aber falsch, sich nur auf Ergebnisse von Modellversuchen zu beziehen. Modellversuche haben auch Grenzen und Nachteile: Sie sind sehr arbeitsaufwendig, und es dürfte nur wenige Institutionen geben, die ein derartiges Experiment längerfristig (>20 Jahre) finanziell unterstützen. Auch stellen sich Fragen über die räumliche Skala der Fragmentierung und Relevanz auf der Landschaftsebene. Nicht alle im Modellversuch erfassten Veränderungen in ökologischen Prozessen lassen sich automatisch auf die real fragmentierte Landschaft übertragen. Aus Modellversuchen können aber oft Arbeitshypothesen abgeleitet werden, die sich an echten Fragmenten überprüfen lassen.

Anmerkung:

Der im Abschnitt 5 vorgestellte Modellversuch war ein Teilprojekt zum „Integrierten Projekt Biodiversität“ im Rahmen des Schwerpunktprogramms Umwelt (SPPU) des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt 5001-44620). Ich danke A. Studer-Thiersch und S. Zschokke für die Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- ABENSPERG-TRAUN, M. & G.T. SMITH (1999): How small is too small for small animals? Four terrestrial arthropod species in different-sized remnant woodlands in agricultural Western Australia. *Biodiversity and Conserv.* 8: 709-726.
- BAUR, B. & A. ERHARDT (1995): Habitat fragmentation and habitat alteration: principle threats to many animal and plant species. - *Gaia* 4: 221-226.

- BAUR, B.; J. JOSHI, B. SCHMID, A. HÄNGGI, D. BORCARD, J. STARY, A. PEDROLI-CHRISTEN, G.H. THOMMEN, H. LUKA, H.-P. RUSTERHOLZ, P. OGGIER, S. LEDERGERBER & A. ERHARDT (1996):
Variation in species richness of plants and diverse groups of invertebrates in three calcareous grasslands of the Swiss Jura mountains. - *Rev. suisse Zool.* 103: 801-833.
- BIERREGAARD, R.O.; T.E. LOVEJOY, V. KAPO, A.A. SANTOS & R.W. HUTCHINGS (1992):
The biological dynamics of tropical forest fragments. A prospective comparison of fragments and continuous forest. - *Bioscience* 42: 859-866.
- BOLLER, T. (1996):
Pflanzenkrankheiten als Promotoren der Pflanzenvielfalt. - *Uni Nova* 75: 16-20.
- BRUNA, E.M. (1999):
Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- DAVIES, K.F. & C.R. MARGULES (1998):
Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. - *J. Anim. Ecol.* 67: 460-471.
- DIAMOND, J.M. (1975):
The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. - *Biol. Conserv.* 7: 129-146.
- DIAMOND, J.M. & R.M. MAY (1976):
Island biogeography and the design of nature reserves. - In: MAY, R.M. (ed.): *Theoretical ecology. Principles and applications.* Blackwell Sciences Publications, Oxford: 163-186.
- DIDHAM, R.K. (1997):
An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. - In: WATT, A.D.; STORK, N.E. & HUNTER, M.D. (eds): *Forests and insects.* Chapman & Hall, London: 303-320.
- DIDHAM, R.K. (1998):
Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. - *Oecologia* 116: 397-406.
- DIDHAM, R.K.; J. GHAZOUL, N.E. STORK & A. DAVIS (1996):
Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol. Evol.* 11: 255-260.
- DIDHAM, R.K.; J.H. LAWTON, P.M. HAMMOND & P. EGGLETON (1998a):
Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353: 437-451.
- DIDHAM, R.K.; P.M. HAMMOND, J.H. LAWTON, P. EGGLETON & N.E. STORK (1998b):
Beetle species responses to tropical forest fragmentation. - *Ecol. Monogr.* 68: 295-323.
- DOAK, D.F.; P.C. MARINO & P.M. KAREIVA (1992):
Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. - *Theoret. Pop. Biol.* 41: 315-336.
- DUELLI, P. (Hrsg.) (1994):
Rote Listen der gefährdeten Tierarten in der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern: 97 S.
- GROPPE, K. & T. BOLLER (1997):
PCR-assay based on a microsatellite-containing locus for detection and quantification of *Epichloë* endophytes in grass tissue. - *Appl. Environ. Microbiol.* 63: 1543-1550.
- GROPPE, K.; T. STEINGER, B. SCHMID, B. BAUR & T. BOLLER (2001):
Effects of habitat fragmentation on choke disease (*Epichloë bromicola*) in the grass *Bromus erectus*. - *J. Ecol.*: in press.
- HAMILTON, M.B. (1999):
Tropical tree gene flow and seed dispersal. - *Nature* 401: 129-130.
- HÄNGGI, A. & B. BAUR (1998):
The effect of forest edge on ground-living arthropods in a remnant of unfertilized calcareous grassland in the Swiss Jura mountains. - *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 71: 343-353.
- HOLT, R.D.; G.R. ROBINSON & M.S. GAINES (1995):
Vegetation dynamics in an experimentally fragmented landscape. - *Ecology* 76: 1610-1624.
- KERNEY, M.P.; R.A.D. CAMERON & J.H. JUNG-BLUTH (1983):
Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. - Paul Parey, Hamburg: 384 S.
- KLEIN, B.C. (1989):
Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- KRUESS, A. & T. TSCHARNTKE (1994):
Habitat fragmentation, species loss, and biological control. - *Science* 264: 1581-1584.
- LANDOLT, E. (1991):
Rote Liste. Gefährdung der Farn- und Blütenpflanzen in der Schweiz. - Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern: 185 S.
- LAURANCE, W.F. (1991):
Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. - *Biol. Conserv.* 57: 205-219.
- LAURANCE, W.F. & R.O. Jr. BIERREGAARD (eds) (1997):
Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. - Univ. Chicago Press, Chicago.
- LAURANCE, W.F.; L.V. FERREIRA, J.M. RANKIN-DE MERONA & S.G. LAURANCE (1998):
Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. - *Ecology* 79: 2032-2040.

- LAURANCE, W.F.; S.G. LAURANCE, L.V. FERREIRA, J.M. RANKIN-DE MERONA, C. GASCON & T.E. LOVEJOY (1997):
Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117-1118.
- LAURANCE, W.F. & YENSEN, E. (1991):
Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. - *Biol. Conserv.* 55: 77-92.
- LOVEJOY, T.E.; R.O. Jr. BIERREGAARD, A.B. RYLANDS, J.R. MALCOLM, C.E. QUINTELA, L.H. HARPER, K.S. Jr. BROWN, A.H. POWELL, G.V.N. POWELL, H.O.R. SCHUBART & M.B. HAYS (1986):
Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. - In: SOULÉ, M.E. (ed.): *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland: 257-285.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967):
The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press.
- MARGULES, C.R. (1992):
The Wog Wog habitat fragmentation experiment. - *Environm. Conserv.* 19: 316-325.
- MARGULES, C.R.; G.A. MILKOVITS & G.T. SMITH (1994):
Contrasting effects of habitat fragmentation on the scorpion *Cercophonium squama* and an amphipod. - *Ecology* 75: 2033-2042.
- MATTHIES, D.; B. SCHMID & P. SCHMID-HEMPEL (1995):
The importance of population processes for the maintenance of biological diversity. - *Gaia* 4: 199-209.
- MEFFE, G.K. & C.R. CARROLL (1994):
Principles of conservation biology. - Sinauer Associates, Sunderland: 600 pages.
- NIEMELÄ, J. & B. BAUR (1998):
Threatened species in a vanishing habitat: plants and invertebrates in calcareous grasslands in the Swiss Jura mountains. - *Biodiversity and Conserv.* 7: 1407-1416.
- OGGIER, P. (1999):
Effects of habitat fragmentation on the population dynamics of land snail species. - *Diss. Univ. Basel*: 110 S.
- PRIMACK, R.B. (1995):
Naturschutzbiologie. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg: 713 S.
- ROBINSON, G.R.; R.D. HOLT, M.S. GAINES, S.P. HAMBURG, M.L. JOHNSON, H.S. FITCH & E.A. MARTINKO (1992):
Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. - *Science* 257: 524-526.
- SAUNDERS, D.A.; R.J. HOBBS & C.R. MARGULES (1991):
Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. - *Conservation Biol.* 5: 18-32.
- SIMBERLOFF, D. (1974):
Equilibrium theory of island biogeography and ecology. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 161-182.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & T. TSCHARNTKE (1997):
Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. - *Oecologia* 109: 294-302.
- THOMAS, C.D. (1989):
Predator-herbivore interactions and the escape of isolated plants from phytophagous insects. - *Oikos* 55: 291-298.
- TSCHARNTKE, T. (1998):
Populationsdynamik in der Agrarlandschaft: Wechselwirkungen zwischen Lebensraum-Inseln. - *Schr.-R. f. Landschaftspf. u. Natursch.* 56: 121-146.
- WIENS, J.A. (1989):
Spatial scaling in ecology. - *Funct. Ecol.* 3: 385-397.
- WIRTH, T. (1998):
Molecular genetics and its significance for conservation biology. - *Diss. Univ. Basel*: 126 S.
- WIRTH, T.; P. OGGIER & B. BAUR (1999):
Effect of road width on dispersal and genetic population structure in the land snail *Helicella itala*. - *Z. Ökologie u. Naturschutz* 8: 23-29.
- ZSCHOKKE, S.; C. DOLT, H.-P. RUSTERHOLZ, P. OGGIER, B. BRASCHLER, G.H. THOMMEN, E. LÜDIN, A. ERHARDT & B. BAUR (2000):
Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. - *Oecologia* 125: 559-572.
- Der nachfolgende Artikel, der nach dem Einreichen der vorliegenden Arbeit erschienen ist, präsentiert eine Zusammenstellung der wichtigsten Modellversuche über Lebensraumfragmentierung:
- DEBINSKI, D.M. & R.D. HOLT (2000):
A survey and overview of habitat fragmentation experiments. - *Coserv. Biol.* 14: 342-355

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Bruno Baur
Institut für Natur-, Landschafts- und Umweltschutz
Universität Basel
St. Johanns-Vorstadt 10
CH-4056 Basel
email: bruno.baur@unibas.ch

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [2_2000](#)

Autor(en)/Author(s): Baur Bruno

Artikel/Article: [Modellversuche über Lebensraumfragmentierung: Reaktionen von Pflanzen und wirbellosen Tieren 99-107](#)