

Versuche zur Theorie der Inselökologie am Beispiel experimenteller Wiesenverkleinerungen

Michael Mühlenberg

1. Einführung in die Thematik

Die Inselbiogeographie geht von dem Studium der Artenzahlen auf Inseln aus. Schon lange war durch Beobachtung bekannt, daß die Artenzahlen mit zunehmender Inselgröße ansteigen, und das gilt für die verschiedensten Organismengruppen. Dargestellt werden die Beobachtungsdaten in sog. Flächen-Arten-Kurven. (Abb. 1)

Zunächst hat man sich für die Steigung dieser Flächen-Arten-Kurve interessiert und festgestellt, sie schwankt für verschiedenste Organismen in erstaunlich engen Grenzen. Ein wesentlicher Faktor für gefundene Unterschiede in der Steigung ist der Isolationsgrad der betrachteten Inselgruppe.

Gibt es für die zahlreichen Beobachtungsdaten eine erklärende Theorie? MacARTHUR & WILSON (1967) haben versucht, die unterschiedlichen Artenzahlen auf verschieden großen und verschieden weit voneinander entfernten Inseln mit einem Gleichgewichtsmodell zu erklären: Die Artenzahl auf einer Insel stellt ein Gleichgewicht zwischen ständig neu einwandernden Arten und dem Aussterben vorhandener Arten dar. Mit den variablen Einwanderungs- und Aussterberaten können die unterschiedlichen Artenzahlen verschieden großer und vom Festland verschieden weit entfernter Inseln erklärt werden. (Abb. 2)

Die Theorie geht in ihrer ursprünglichen Form von folgenden Voraussetzungen aus:

1. Die beobachtete Artenzahl ist eine Gleichgewichtsartenzahl.
2. Auch bei bestehendem Gleichgewicht findet ein ständiger Turnover an Arten statt.

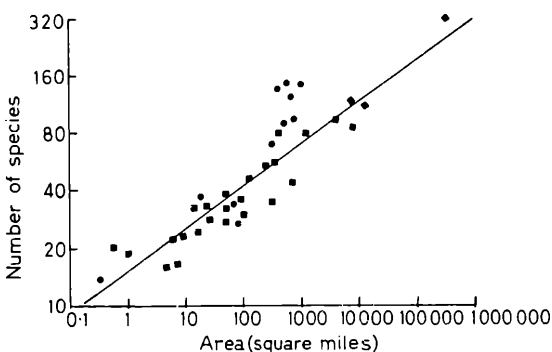


Abbildung 1

Vogelartenzahlen auf Inseln in Abhängigkeit von der Flächengröße (Landvögel des Tieflandregenwaldes auf Inseln vor Neuguinea). Die Quadrate stellen Inseln dar, die nie eine Landverbindung mit Neuguinea hatten und deren Avifauna sich vermutlich im Gleichgewicht befindet (Grundlage für die Regressionsgerade). Die schwarzen Kreise repräsentieren Landbrückeninseln, die vor ca. 10000 Jahren mit Neuguinea verbunden waren. Die großen Landbrückeninseln haben mehr Arten als man von ihrer Fläche her erwarten würde (aus GORMAN 1979).

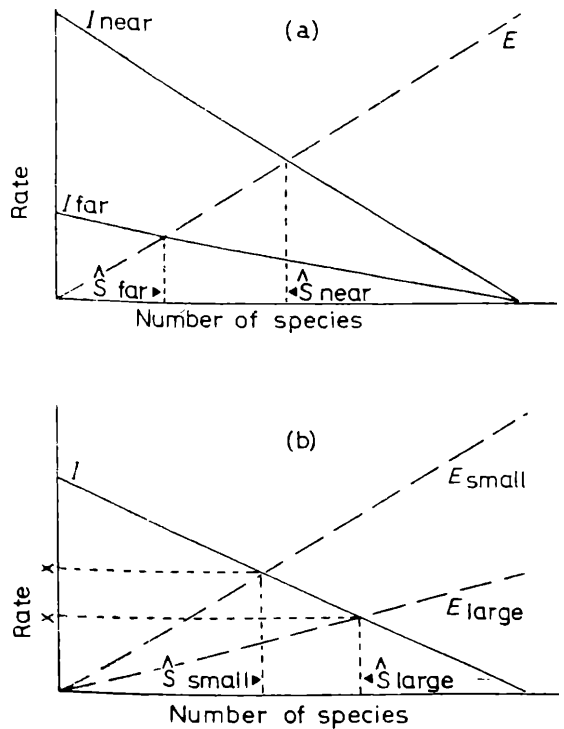


Abbildung 2

Gleichgewichtsmodell

(a) Die Einwanderungsrate (I) fällt mit wachsender Entfernung zum Herkunftsland, die Gleichgewichtsartenzahl \hat{S} ist daher auf entlegenen Inseln niedriger als auf nahen Inseln.

(b) Die Aussterberate E steigt mit kleiner werdender Inselgröße. Kleine Inseln haben daher eine kleinere Gleichgewichtsartenzahl (\hat{S}) als große. Auch ist die Rate des Turnovers von X -Arten auf kleinen Inseln größer (aus GORMANN 1979).

3. Die Einwanderungswahrscheinlichkeit einer Art auf eine Insel ist von der Entfernung dieser Insel vom Festland (Ursprungsland der einwandernden Art) abhängig: »Distanzeffekt«.

4. Die Aussterbewahrscheinlichkeit einer Art auf einer Insel ist von der Fläche dieser Insel abhängig, die wiederum die Populationsgröße bestimmt: »Flächeneffekt«.

Zu (1): Ein Gleichgewicht der Artenzahl mag bestehen auf sog. Ozeaninseln, die erdgeschichtlich nie eine Festlandverbindung hatten und die durch den Menschen nicht sehr verändert wurden. Ein Vergleich zu sog. Landbrückeninseln kann sogar Hinweise auf die Zeitdauer bis zur Einstellung einer neuen Gleichgewichtssituation liefern. Landbrückeninseln waren vor ca. 12000 Jahren mit dem Festland verbunden und sind mit dem um ca. 100 m ansteigenden Meeresspiegel nach der letzten Eiszeit vom Festland isoliert worden und existieren seit mindestens 8000 Jahren als Inseln im heutigen, geographischen Zustand. Die ursprüngliche Kontinentsfauna hat sich zur

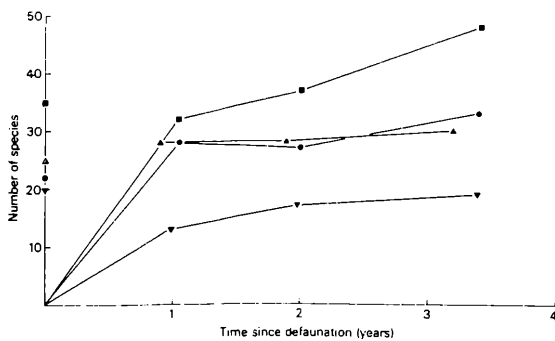


Abbildung 3

Wiederbesiedlung von 4 Mangroven-Inseln im Golf von Florida, nachdem vorher alle Arthropoden abgetötet waren. Die ursprünglichen Artenzahlen der Inseln sind auf der Ordinate gekennzeichnet (aus SIMBERLOFF 1976 a).

artenärmeren Insel fauna gewandelt. Auf größeren Inseln starben im gleichen Zeitraum weniger Arten aus als auf kleineren Inseln. (Abb. 1) *Kritik:* Trotz der guten Übereinstimmung der genannten Beobachtungen beim Vergleich Landbrückeninseln – Ozeaninseln mit der Theorie bleibt folgendes offen: 1. Hat sich das Habitat wirklich nicht verändert, besteht also eine unveränderte Gleichgewichtssituation auf den Inseln? 2. Ist die frühere Fauna auf den Landbrückeninseln wirklich der jetzigen Fauna auf dem Festland gleichzusetzen?

Bisher hat nur SIMBERLOFF (1976 a) versucht, die Gleichgewichtstheorie im Freiland experimentell zu beweisen:

Durch Defaunisierung von kleinen Mangroveninseln im Golf von Florida mit Methylbromidbehandlung konnte er zunächst belegen, daß sich wieder die gleiche Arthropoden-Artenzahl einstellt, auch wenn die Artenzusammensetzung sich ändern kann. (Abb. 3)

Zu (2): Um ein **Turnover an Arten** eindeutig zu belegen, sind Langzeituntersuchungen notwendig. Der erste Schritt waren Auswertungen von Vogelbestandsaufnahmen, die einen Vergleich größerer zeitlicher Kontrollabstände ermöglichen. Die auftretende Schwierigkeit ist die Deutung, welche Beobachtungsdaten als echte Einwanderungs- und welche als echte Ausster-

befälle zu betrachten sind, im Unterschied zu den vorübergehenden Gästen auf einer Insel. Bei Vögeln ist es allgemein üblich, die Arten nur als Brutvogelpaare in entsprechende Faunenlisten aufzunehmen. Auf 300–400 km² großen Inseln fand DIAMOND (1975) einen Turnover von 0,2–6 % der Inselvogelarten. In einem 22 ha großen Laubwald war der Vogelarten turnover jährlich 13,6 % (Beobachtungsjahre 1934–1975). Im Coburger Land haben BECK und FROBEL (1982) aus einem Zeitraum von 110 Jahren einen Anstieg des Arten-Turnovers demonstrieren können. Das Ergebnis einer Walduntersuchung (16 ha in England) über 26 Jahre läßt auf einen Turnover von 9 % der durchschnittlich vorhandenen Brutvogelartenzahl schließen, das sind z. B. bei 32 Vogelarten jedes Jahr 3 neue Einwanderer und 3 Aussterbefälle.

Rechenbeispiel:

$$T = \frac{E + J}{S_1 + S_2} = \frac{3 + 3}{32 + 32} = 0,09 = 9 \%$$

- T = Turnover
- E = Aussterbefälle
- J = Einwandererfälle
- S₁ = Artenzahl im Jahr 1
- S₂ = Artenzahl im Jahr 2

Für Arthropoden liefern die langjährigen Untersuchungen der holländischen Gruppe um DEN BOER Hinweise für einen ständig stattfindenden Artenturnover (1977).

Vom Menschen stärker beeinflusste Lebensräume scheinen ganz allgemein einen höheren Arten-Turnover zu haben als unbeeinflusste Gebiete. Das kann sich z. B. schon mit nur dreijährigen Wiesen- und Walduntersuchungen deutlich an der Artengruppe der Laufkäfer zeigen:

Der Turnover betrug im Wald 8,5 % und auf der Wiese 31 %.

Kritik: Nach wie vor bleibt es fraglich, wie ein z. B. einzeln festgestellter Brutnachweis oder Artenfang für einen Turnover zu werten ist. Die meisten Datenvergleiche über Faunenlisten erstrecken sich über jüngere Zeiträume, in denen eine Habitatveränderung der betrachteten Fläche durch den Menschen nicht ausgeschlossen werden kann. So scheinen die meisten Angaben nicht den realen Turnover einer Gleichgewichtssituation widerzuspiegeln. Der wahre Turnover wird niedriger liegen.

Hinzukommt, daß die Hauptmasse des Turnovers durch Gelegenheitsbrüter mit sehr niedriger Dichte zustande kommt.

Zu (3): Einen **Distanzeffekt** demonstrierte zunächst DIAMOND (1974) an Vogelartengemeinschaften auf Inseln bei Neuguinea. Ebenso wird er durch die Verteilung von Rüsselkäfern auf Inseln im Pazifik deutlich. (Abb. 4) Zur Darstellung errechnet man zunächst die Regressionsgerade für die Flächen-Artenkurve und bekommt von dieser Voraussagen für die Gleichgewichtsartenzahl einer bestimmten Insel. Jetzt lassen sich alle Abweichungen auf den Distanz-Faktor prüfen.

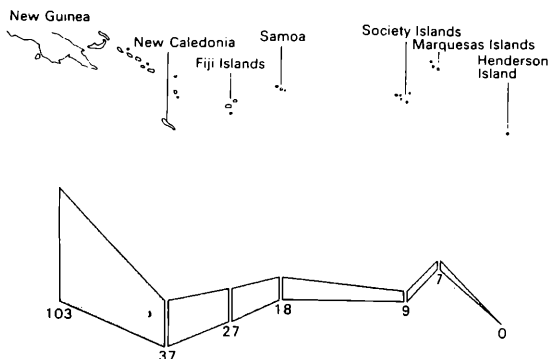


Abbildung 4

Distanzeffekt am Beispiel der Abnahme von Rüsselkäfergattungen (Cryptorhynchiden) mit zunehmender Entfernung vom Herkunftsland Neuguinea (aus COX, HEALEY & MOORE 1976).

DAVIS (1975) schuf künstliche Habitatinseln durch Anpflanzung von 9 m² großen Brennesselflächen. Die offensichtlich nach ca. 3 Jahren abgeschlossene Besiedlung durch Brennessel-spezifische Phytophagen erbrachte eindeutige Unterschiede in den ersten beiden Jahren in der Artenzahl zwischen Brennesselflächen, die zur Kolonisierungsquelle (großes Brennesselfeld) nah bzw. weiter entfernt waren. Die entlegenen Habitatinseln wurden später besiedelt als die nahen Untersuchungsflächen.

Andere Untersuchungen haben ihr Beobachtungsmaterial mit multivariablen Methoden statistisch geprüft und häufig keinen wesentlichen Distanzeffekt nachweisen können. Lassen sich diese Widersprüche erklären?

Kritik: Der Distanzeffekt wird bei unterschiedlichen Organismengruppen vor allem entsprechend der Verbreitungskapazität dieser Gruppe variieren. D. h., daß ein Distanzeffekt bei »schlechten Besiedlern« leichter nachzuweisen ist als bei »guten Besiedlern«. Als Beispiele seien Unterschiede zwischen Kleinsäugetern und Vögeln genannt, obwohl auch unter den verschiedenen Vogelarten die Verbreitungsfähigkeit sehr variieren kann.

Es ist meist schwer, den Distanzeffekt isoliert von anderen Faktoren nachzuweisen. Auch unterscheiden sich verschiedene Studien in der Größenordnung ihrer Beobachtungsdauer: Sind z. B. 500 km bei einem Autor die größte Entfernung, sind sie bei einem anderen Autor die kleinste Entfernung der vorgelegten Daten. Zu große Entfernungen sind aber für den Vergleich wieder problematisch, da die Inseln dann in unterschiedlichen Klimazonen liegen können und sicher auch Habitatunterschiede aufweisen.

Während mit dem Distanzeffekt die unterschiedliche Einwanderungsrate erklärt werden soll, bleibt eine eventuelle Abhängigkeit der Einwanderung einer Art von der Größe der zu besiedelnden Insel unberücksichtigt.

Auch ist es häufig nicht eindeutig, welches Land als Ursprungsland der Kolonisation zu betrachten ist; ist es die Entfernung einer Insel zum Festland und/oder zur nächstgelegenen Insel? Letztere wird bei entfernt gelegenen Inseln die wichtigste Rolle spielen (z. B. Archipelen).

Zu (4): Der Nachweis eines sog. »**Flächeneffekts**« auf die Artenzahl einer Insel erscheint eindeutiger zu gelingen. Allerdings genügt nicht der Beleg, daß kleine Inseln weniger Arten haben als große. Es muß nachgewiesen werden, daß tatsächlich die Fläche die Artenzahl beeinflusst, nicht aber auch Habitatunterschiede. Der Flächeneffekt beruht auf den Annahmen, daß 1. die Populationsgrößen unmittelbar von der zur Verfügung stehenden Fläche abhängen und 2. kleinere Populationen aufgrund von Zufallsprozessen wahrscheinlicher aussterben als große Populationen. Meist ist aber mit größer werdender Fläche eine Zunahme der Umwelt-Heterogenität verbunden. Ich kann dazu eigene Untersuchungen auf den Seychellen, einer abgelegenen Inselgruppe im Indischen Ozean, anführen (MÜHLENBERG et al. 1977). Es nimmt erwartungsge-

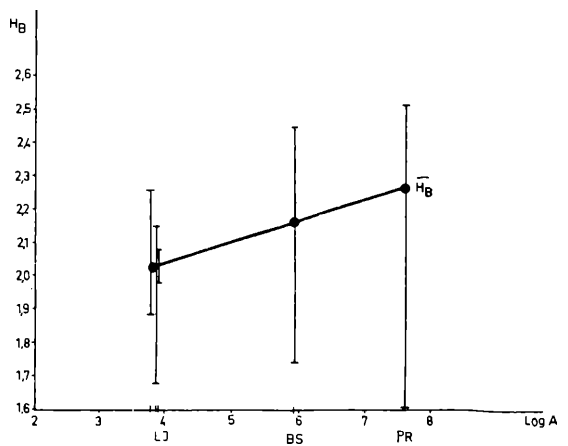


Abbildung 5

Darstellung der Beziehung zwischen dem Ressourcenspektrum und der Inselgröße auf den Seychellen. H_B ist ein aus 16 Variablen errechnetes Struktur-Diversitätsmaß, A = Inselgröße in m² LI = Gruppe sehr kleiner Inseln (Chauve-Souris, Albatross, St. Pierre), BS = Big Sister, PR = Praslin. Die vertikalen Linien zeigen den Bereich der H_B-Werte von allen Untersuchungsflächen auf der jeweiligen Insel an, H_B den Mittelwert. Es steigt sowohl das Spektrum der H_B-Werte als auch die durchschnittliche Strukturdiversität zu größeren Inseln an (aus MÜHLENBERG et al. 1977).

maß mit zunehmender Fläche die Artenzahl zu, aber ebenso nimmt die Habitatdiversität zu. (Abb. 5)

Die Habitatdiversität (H_B) wurde mit Hilfe der Shannon-Formel aus der Häufigkeitsverteilung von 16 Habitatmerkmalen (Raumstrukturmerkmale, Artenzahlen verschiedener Pflanzen-Lebensformen u. a.) innerhalb von 10 m x 25 m großen Probeflächen geschätzt. Dabei gab es eine gute Übereinstimmung zwischen H_B-Werten in vielgestaltigen, aus pflanzensoziologischer Sicht ursprünglichen Habitaten (mit endemischen Arten) und niedrigen H_B-Werten in einförmigen, vom Menschen beeinträchtigten Habitaten.

Neben der Diversität der Habitats steigt auch mit größer werdender Insel die Zahl der pflanzensoziologisch charakterisierten Habitats sowie die Pflanzenartendiversität signifikant. Damit muß auch die Zunahme des Nahrungsangebots mit größer werdender Fläche angenommen werden. Mit Lichtfallenfängen konnten wir z. B. eine signifikant höhere Artendiversität fliegender Insekten als eine mögliche Beutequelle für Netzspinnen in komplexen Habitaten gegenüber mehr einförmigen Habitaten nachweisen ($p < 0,001$, t-Test). Die Artendiversität der Netzspinnen allerdings korrelierte im Vergleich sehr viel deutlicher mit den Strukturmerkmalen der Habitats. Zumindest für die Seychellen durften wir also annehmen, daß die Habitatdiversität bei einer zeitlich begrenzten Untersuchung ein auffälligerer Faktor für die Spinnenfauna darstellt als das Nahrungsangebot:

Auch die multivariablen Analysen der Beziehungen zwischen Fläche, Klima, Pflanzen- und Tierarten ergaben relativ übereinstimmend von ABBOTT (1974) auf subantarktischen Inseln und POWER (1972) auf kalifornischen Inseln folgende Abhängigkeiten:



Pflanzenartenzahl oder Vegetationsstruktur bestimmen also wesentlich die Artenzahl einer Tiergruppe (vgl. MÜHLENBERG 1980). Ein Nachweis des Flächeneffekts auf die Artenvielfalt ergibt sich durch Vergleiche von gleichartigen Habitaten, z. B. auf den Seychellen Habitate gleicher H_B -Werte mit verschiedener Flächenausdehnung:

Auch in diesem Fall fanden wir auf den Seychellen für die Netzspinnen eine höhere Artenvielfalt der Netzspinnen in den größeren Probeflächen gleicher Struktur.

Experimentell belegte SIMBERLOFF (1976 b) zuerst den Flächeneffekt auf die Artenzahl unabhängig von der Habitatdiversität. Er reduzierte die Fläche homogener Mangroveninseln durch Zurückschneiden der Vegetation und stellte bereits nach 1–2 Jahren eine Abnahme der Artenzahl fest. (Abb. 6)

Inzwischen haben wir auf der Ökologischen Station Steigerwald von der Universität Würzburg begonnen, erstmals auch experimentell Habitatinseln zu verkleinern.

Neben der direkten Biotopzerstörung durch Menschen werden im Zuge der Zersiedlung, der aktuellen Landnutzung und des Straßenbaus fortwährend zusammenhängende Lebensräume verkleinert und zerstückelt. Es entstehen sog. »Habitatinseln«.

Inseln müssen nicht vom Wasser umspült sein: Ein ringsum von Feldern umgebenes Waldstück, eine vom Wald vollständig eingeschlossene Wiese, ein Berggipfel, ein Wassertümpel oder eine isolierte Sumpfstelle stellen ebenfalls eine inselartige Situation dar.

Eine Reihe von Untersuchungen belegen bereits, daß sich die Denkweisen und Ergeb-

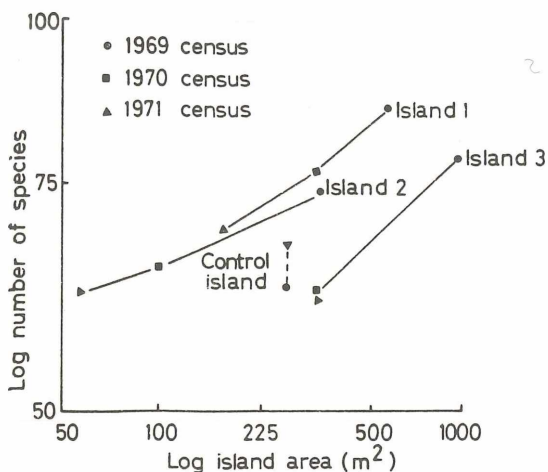


Abbildung 6

Effekt der Flächenreduzierung von Mangroveninseln auf die Artenzahl der Arthropoden.

Die beiden Inseln 1 und 2 wurden sowohl nach der Zählung von 1969 als auch nach der Zählung von 1970 verkleinert, Insel 3 wurde nur in einem Schritt verkleinert. Die Kontrollinsel wurde nicht verändert, der Wechsel in der Artenzahl wird zufälligen Fluktuationen zugeschrieben (nach SIMBERLOFF 1976 b).



Abbildung 7

2 Wiesenreststücke nach experimenteller Verkleinerung der ursprünglichen Wiesenfläche durch Umackern (Wiese HF im nordwestlichen Steigerwald bei Michelau). Die Wiesenreststücke sind etwa 10 m x 20 m groß und ringsum von Getreidefeldern umgeben.

nisse der Inseleökologie auf Habitatsinseln übertragen lassen.

Herr MADER, Bundesforschungsanstalt Bonn, demonstrierte klare Flächen-Arten-Beziehungen für Arthropoden in Waldinseln bei Bonn (1981). Arbeiten anderer Autoren verglichen verschiedene große Stadtparks im Hinblick auf ihre Arthropodenfauna oder Berggipfelhabitate im Hinblick auf ihre Säugerfauna (BROWN 1971).

Der Mangel derartiger Untersuchungen liegt in der Vergleichbarkeit der an verschiedenen Orten gelegenen Habitatsinseln. Sind die gefundenen Unterschiede in der Artenzahl tatsächlich auf die Größenunterschiede zurückzuführen ohne Beeinflussung durch unterschiedliche Habitate?

2. Eigene Untersuchungen

Um auch für Habitatsinseln eindeutig Flächeneffekte nachzuweisen, haben wir im Steigerwald selber Lebensräume manipuliert. Ausgewählt haben wir Mähwiesen innerhalb einer Agrarlandschaft, die für die künstliche Verkleinerung teilweise umgeackert und den umliegenden Feldern angeglichen wurden, während die Reststücke unverändert blieben. (Abb. 7)

Nach mehrjährigen Untersuchungen und Wiederholungen des Experiments stellen sich die Ergebnisse nicht so eindeutig dar, wie im 1. Jahr nach der Verkleinerung. Ausgewertet wurden bisher die Tiergruppen der epigäischen Spinnen und für eine Versuchsfläche auch die Gemeinschaft der Laufkäfer. Beide Tiergruppen lassen sich nach unseren Erfahrungen mit Bodenfallen standardisiert und zuverlässig vergleichbar erfassen, ohne daß das Habitat selber durch die Tiererfassung beeinträchtigt wird. Zu den Ergebnissen im einzelnen:

2.1 Artenzahlen (Abb. 8)

Im Jahr nach der Verkleinerung der Wiese ist auf der Wiesenrestfläche ein Artenrückgang zu verzeichnen, den wir nach der Theorie auch erwarten. In einem Fall allerdings, Wiese WT, wird der vermutete Artenrückgang überlagert von dem allgemeinen Trend einer Artenzunahme in der Tiererfassung. Die relativ schmale Wiese WT ist vermutlich schon im Ausgangszustand sehr vom umliegenden Feld beeinflusst, was durch den hohen Feldartenanteil der Ursprungsfauuna nahe gelegt wird.

Der Artenrückgang wird in beiden oberen Fällen (Wiese PB und HF) bereits im Folgejahr wieder mehr oder weniger durch Neubesiedlung ausgeglichen. Eine Besiedlung über angrenzende Wiesen ist im konkreten Fall zumindest möglich. Ein von der Fläche her bestimmtes Artengleichgewicht scheint für unseren Fall nicht vorzuliegen. Und dennoch: die Habitatverkleinerung führt zu einem Artenschwund, der in Wirklichkeit größer ist als durch die Artenzahl repräsentiert wird:

SPINNEN: Artenzahlen

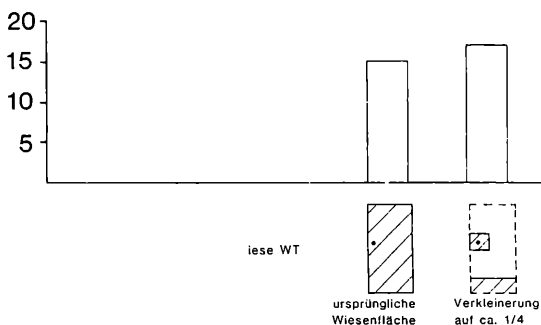
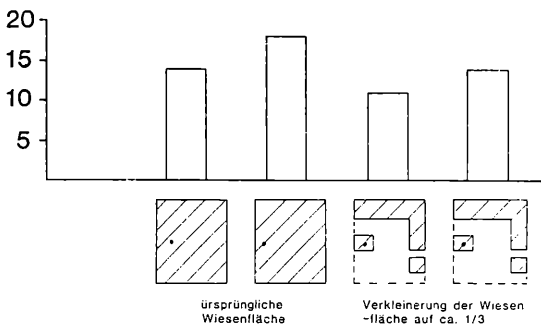
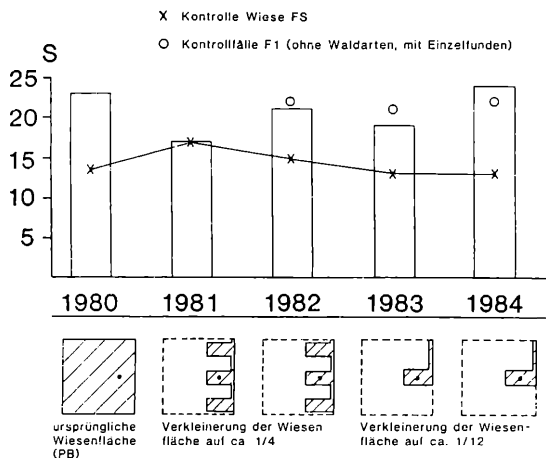


Abbildung 8

Artenzahlen der epigäischen Spinnenfauna in aufeinanderfolgenden Jahren auf Versuchswiesen im Steigerwald (Unterfranken).

Bei zwei von drei untersuchten Wiesen sinkt die Artenzahl nach Verkleinerung, wird durch Neubesiedlung in den Folgejahren aber wieder angehoben. Die Wiese FS blieb unverändert und diente als Kontrolle (mit Linie verbundene Kreuze). Verglichen wurden jeweils die Fänge einer Vegetationsperiode (April bis Ende September) für die auf Wiesen lebenden Arten. Gäste auf den Versuchsflächen, wie z. B. Waldarten, wurden nicht berücksichtigt. Die Arten wurden mit Bodenfallen erfaßt.

2.2 % verschundene Arten (Abb. 9)

Die Artenzahl enthält auch bereits die neu aufgetretenen Arten und gibt nur die Bilanz zwischen verschwundenen und neu aufgetretenen Arten an. Betrachten wir nur die verschwundenen Arten und stellen ihre Zahl als Verlustpro-

zent der ehemaligen Fauna dar, so ist das Bild wesentlich klarer: Mit Flächenverkleinerung steigt die Aussterberate deutlich an! Das entspricht der Theorie.

2.3 Individuenzahlen (Abb. 10)

Mit der Tiererfassung durch Bodenfallen lassen sich nur Aussagen über die sog. Aktivitätsdichte machen. Bei gleicher Methodik auf den glei-

chen Flächen darf man bei Jahresfangvergleichen auf Populationsdichteunterschiede schließen. In allen Fällen hat mit der Verkleinerung des Lebensraumes auch die Populationsdichte abgenommen.

Dies ist von seiten der Theorie her nicht ohne weiteres zu erwarten. Die durch das Verschwinden von Arten entstehenden Lücken können entweder durch verbliebene Arten geschlossen werden oder sogar überkompensiert werden, dafür gibt es Beispiele aus Vogelfaunenverglei-

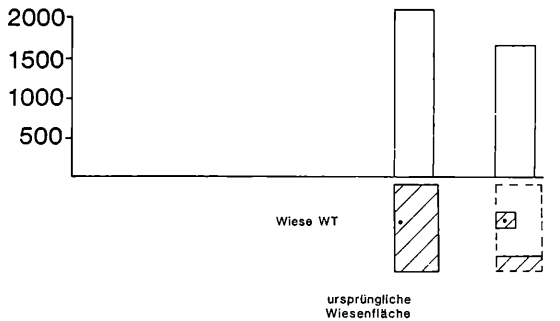
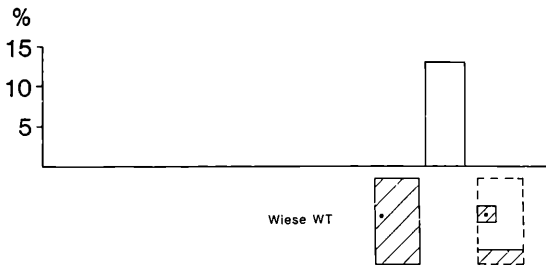
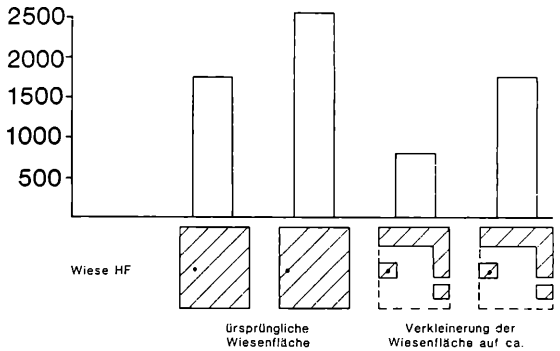
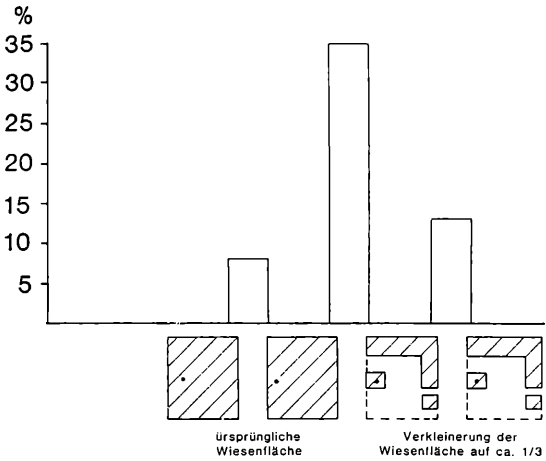
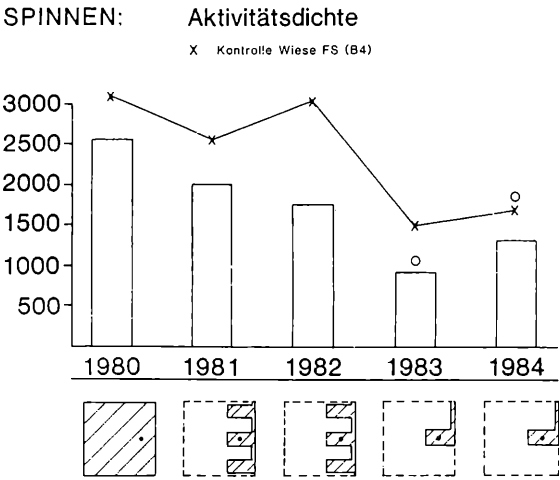
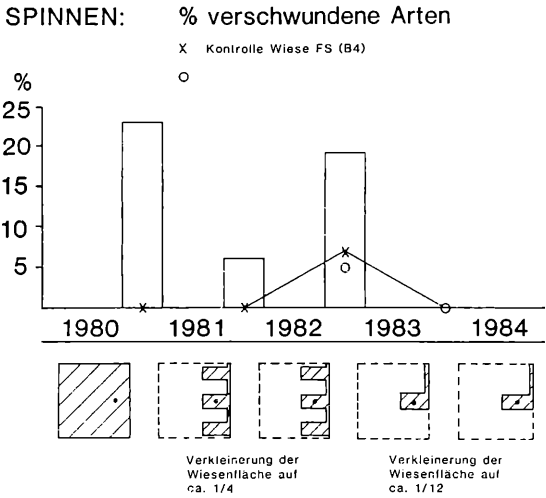


Abbildung 9
Verlustprozente der epigäischen Spinnenfauna in aufeinanderfolgenden Jahren auf Versuchswiesen im Steigerwald (Unterfranken).
Mit jeder künstlichen Habitatverkleinerung steigt der Verlustanteil an der bisherigen Fauna deutlich an. Kontrollflächen belegen, daß ohne Veränderungen ein Artenschwund zwischen 0 und 7 % vorkommt. Weitere Erläuterungen in Legende zu Abb. 8.

Abbildung 10
Veränderung der Aktivitätsdichte bei Spinnen nach Verkleinerung ihres Lebensraumes.
In der Versuchssituation darf die Aktivitätsdichte als relatives Maß für die tatsächliche Populationsdichte gewertet werden. In allen Fällen der Wiesenverkleinerung nehmen die Individuenzahlen deutlich ab. Die Zahlenangaben bedeuten gefangene Tiere pro Fallentag x 1000. Versuchflächen im Steigerwald, weitere Erläuterungen in Legende zu Abb. 3.

Tabelle 1

Starke Populationsschwankungen von Spinnen- und Laufkäferarten auf künstlich verkleinerten Versuchswiesen im Steigerwald im Vergleich aufeinanderfolgender Jahre. Eine Populationsschwankung gilt dann als »stark«, wenn eine Änderung um den Faktor 3 oder mehr eingetreten ist. Weitere Erläuterungen in Legende zu Abb. 8.

Spinnenarten:	Abnahmen	Zunahmen	Kontrolle auf Wiese FS
Linyphiidae:			
<i>Araeoncus humilis</i>		⊕	o
<i>Dicymbium brevitosum</i>		+	o
<i>Erigone atra</i>	⊖	+	o
<i>Erigone dentipalpis</i>	⊖		o
<i>Meioneta rurestris</i>	-	⊕ +	o
<i>Micrargus subaequalis</i>		+	-
<i>Oedothorax apicatus</i>	⊖		-
<i>Tiso vagans</i>		⊕	
Lycosidae:			
<i>Alopecosa cuneata</i>	⊖	+	
<i>Pardosa palustris</i>	⊖ ⊖	+	o
<i>Pardosa pullata</i>		++	+
<i>Trochosa ruricola</i>	⊖	+	o
andere Spinnenfamilien:			
<i>Pachygnatha degeeri</i>	⊖	+	o
<i>Zelotes pusillus</i>		+	
Laufkäferarten:	Abnahmen	Zunahmen	Kontrollfalle F1
<i>Amara communis</i>		+	
<i>Carabus granulatus</i>	⊖	++	o
<i>Carabus ullrichi</i>	⊖	+	o
<i>Clivina fossor</i>	-	+	+
<i>Poecilus cupreus</i>	⊖	++	o
<i>Poecilus versicolor</i>	⊖	+	o
<i>Pterostichus macer</i>		+	+
<i>Pterostichus melan., =vulg.</i>	⊖	++	o
<i>Pterostichus vernalis</i>	⊖	+	-
<i>Trechus quadristriatus</i>	⊖		

- Abnahme auf 1/3 oder noch weniger
 + Zunahme auf das Dreifache oder mehr
 o keine Zu- oder Abnahme zum gleichen Zeitraum

⊖ wenn Ab- oder Zunahme mit künstl. Verkleinerung des Lebensraumes zusammenfällt
 ⊕

chen und Eidechsgemeinschaften (Mac ARTHUR et al. 1972, CASE 1975). Eine solche Dichtekompensation haben wir bei Netzspinnen auf den Seychellen nicht gefunden und auch hier nicht in den vorgestellten Untersuchungen. Eine Dichteabnahme bedeutet aber, daß weiteres Aussterben von Arten wahrscheinlicher wird. Je nach Auftreten neuer Arten wird der Turnover auf den kleinen Flächen erhöht.

Es gibt eine Reihe von Arten, die eine über Jahre konst. gleiche, fleckenhafte Verteilung auf unseren Probeflächen aufwiesen. Arten mit solch kleinräumiger Verteilung tragen von vornherein ein hohes Risiko des lokalen Aussterbens. Ihr Anteil an der Wiesenfauna beträgt ca. 20 %.

Durch die Wiesenverkleinerungen sind bei manchen Spinnen- und Laufkäferarten erhebliche Populationsschwankungen aufgetreten. Werten wir eine sog. Populationsschwankung dann als

erheblich, wenn sich eine Veränderung um den Faktor 3 und mehr ergeben hat, dann gehen mit unseren Habitatverkleinerungen in den meisten Fällen starke Einbußen in den Populationen auch normalerweise häufiger Arten einher: (Tab. 1).

2.4 Feldartenanteil

Sowohl bei Spinnen als auch bei Laufkäfern lassen sich – auf unsere Verhältnisse (Steigerwald) bezogen – sehr klar Arten abtrennen, die Ackerflächen gegenüber Wiesen bevorzugen. Bei allen Wiesenverkleinerungen haben diese Arten auf den Wiesenrestflächen erheblich abgenommen, während sie auf dem Acker zu eudominanten Arten geworden sind. Offensichtlich wandern die sog. Feldarten von den

Wiesenrestflächen auf die Ackerflächen aus. (Abb. 11)

Bisher habe ich die Ergebnisse an Spinnen dargestellt. Grundsätzlich zu den gleichen Erkenntnissen gelangt man durch die Auswertung an Laufkäfern. (Abb.12)

SPINNEN: Feldartenanteil

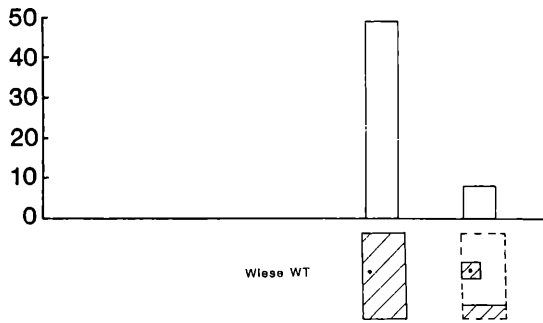
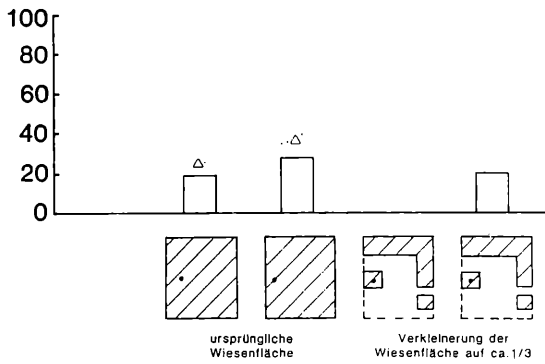
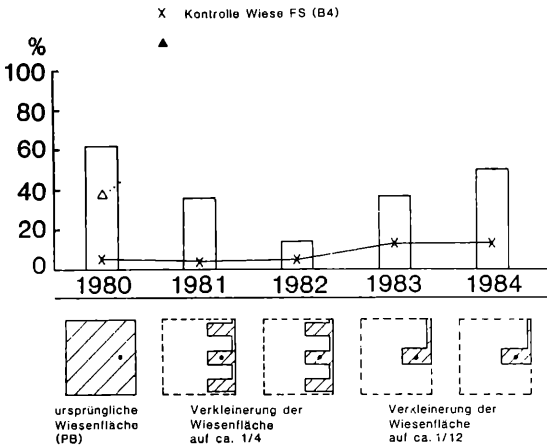


Abbildung 11
Anteil der Feldarten an der Spinnenfauna auf Wiesenrestflächen.

Angegeben ist das Verhältnis von Individuen der Feldarten zu der Gesamtzahl der Individuen von sog. Kleinspinnen (Linyphiidae) in Prozent. In unserem Untersuchungsgebiet Steigerwald bevorzugen eindeutig *Oedothorax apicatus* und *Meioneta rurestris* Ackerland vor Wiese, wie wir selbst durch Faunenvergleich gesichert haben. Die Kontrolle (ausgezogene Linie mit Kreuzen) bezieht sich auf eine unveränderte Mähwiese. Ackerfallenvergleiche (Dreiecke) beziehen sich auf den Wiesenstücken angrenzendes Ackerland. Weitere Erläuterungen in Legende zu Abb. 8.

3. Die Diskussion der Versuchsergebnisse

Unsere Wiesenverkleinerungen stimmen im kurzfristigen Ergebnis zwar mit der Theorie überein, langfristig gesehen ist die Theorie aber nicht eindeutig zur Anwendung zu bringen. Es

LAUFKÄFER: Artenzahlen

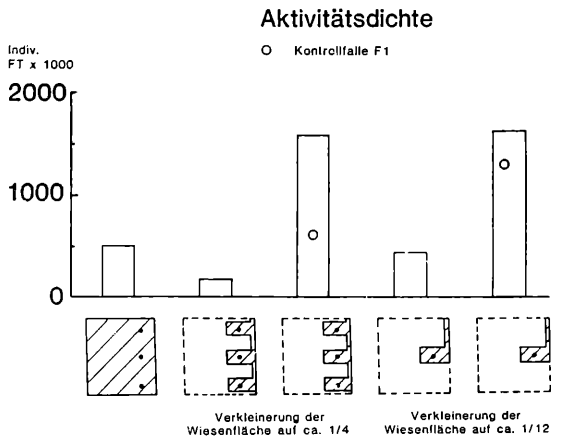
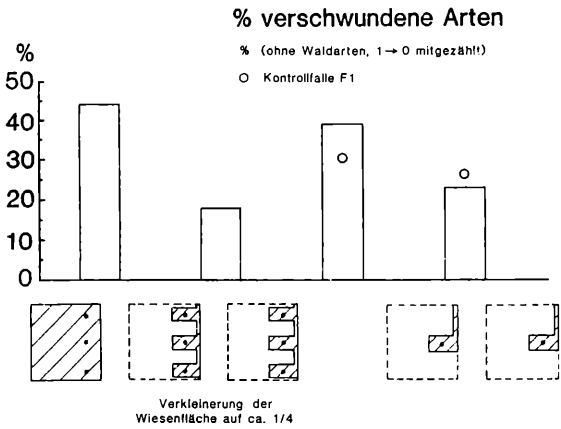
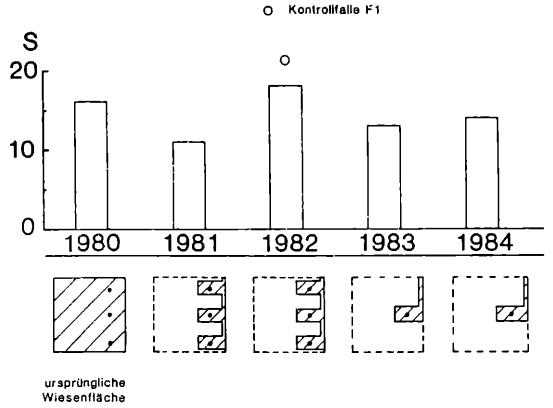


Abbildung 12
Artenzahlen, % verschwundene Arten und Aktivitätsdichte der Laufkäfer in aufeinanderfolgenden Jahren auf einer künstlich verkleinerten Versuchswiese (Wiese PB) im Steigerwald. Als Kontrolle (Kreispunkte) wurde eine ca. 25 m entfernt liegende, unveränderte Wiese verglichen. Weitere Erläuterungen in Legende zu Abb. 8, 9 und 10.

überrascht die schnelle Wiederbesiedlung, die unabhängig vom Verschwinden der Arten zu erfolgen scheint. Der auf den kleineren Flächen höhere Artenturnover unterstützt die Theorie und belegt zugleich, daß auf den kleinen Flächen keine länger gesicherten Kolonisierungen von Arten gelingen.

Aus dem Vergleich unserer Ergebnisse mit der Theorie leiten wir zwei Schlußfolgerungen ab:

1. Die Artengemeinschaften im Kulturland stehen nicht im theoretisch geforderten Gleichgewicht, d. h. in einer Ausgewogenheit zwischen Aussterben und Einwandern.

2. Unsere Erfassungsmethodik ist vorläufig nicht ausreichend, um echte Kolonisationserfolge, d. h. ansässig gewordene Populationen mit Fortpflanzungserfolg, festzustellen. Gefundene Jungtiere z. B. sind nicht sicher auf die Art bestimmbar.

Und dennoch lernen wir aus unseren Versuchen in der Kulturlandschaft:

(1) Lokales Aussterben von Populationen kommt immer wieder vor. Habitategriffe ver-

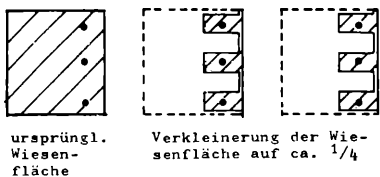
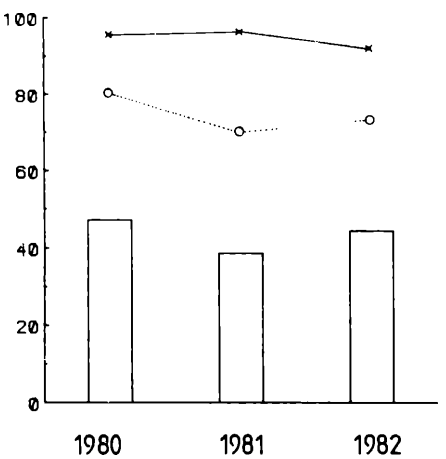
stärken diesen Prozess und wirken sich negativ auch auf die angrenzenden, belassenen Restflächen aus.

(2) Die weitverbreiteten, in bestimmten Lebensräumen regelmäßig auftretenden Arten werden durch Habitategriffe überraschend stark beeinflusst. Lebensraumverkleinerungen führen zu erheblichen Rückgängen auch der sonst häufigen Arten auf den Restflächen.

(3) Es können sich langfristig nur diejenigen Arten halten, die Habitats ständig neu besiedeln. Damit findet in der Kulturlandschaft eine Auslese von Arten statt, die an wechselhafte, nicht beständige Biotope angepaßt sind. Arten aus dauerhaften Lebensräumen und mit gewöhnlich geringer Kolonisierungsfähigkeit treten trotz ihrer guten Anpassung an ihren Lebensraum zurück. Dieser Trend betrifft bei uns einen Großteil der Waldfauna und auf Wiesen etwa 1/3 der vorhandenen Arten.

(4) Verschwinden Biotopteile aus der Landschaft, kann die Wiederbesiedlung der Restflächen nur erschwert erfolgen und es sind selbst

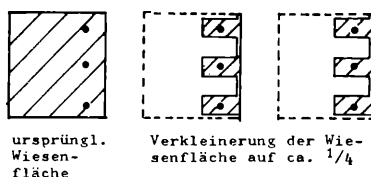
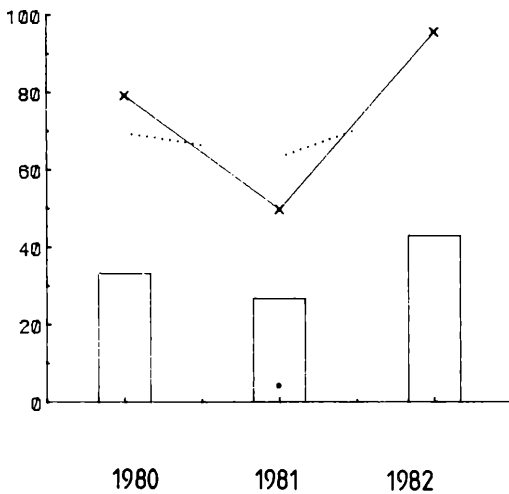
SPINNEN-Isolationseffekt?



Faunenähnlichkeit zwischen drei Fallen.

- Kw-Ähnlichkeitsindex
- o Qs-Index (Artenunterschied)
- x Iai-Index (Individuenunterschied)

LAUFKÄFER-Isolationseffekt?



Faunenähnlichkeit zwischen drei Fallen.

- Kw-Ähnlichkeitsindex
- ▲ Qs-Index (Artenunterschied)
- x Iai-Index (Individuenunterschied)

Abbildung 13

Faunenähnlichkeit der Spinnen zwischen drei Wiesenstandorten vor und nach der Isolierung durch angelegtes Ackerland.

Drei verschiedene Indizes wurden zur Beschreibung der Faunenähnlichkeit verwendet, die Säulen beruhen auf dem Ähnlichkeitsindex Kw nach Wainstein, der Arten- und Individuenzahlen berücksichtigt; Qs (Kreise) bezieht sich auf Artenspektren und Iai (Kreuze) wird wesentlich durch den Vergleich der Individuenhäufigkeiten beeinflusst (vgl. Mühlenberg 1983). In allen Fällen bedeuten niedrigere Werte geringere Ähnlichkeit. Nach der Isolierung der Standorte ist die Ähnlichkeit der Faunen geringer geworden.

Abbildung 14

Faunenähnlichkeit der Laufkäfer zwischen drei Wiesenstandorten vor und nach der Isolierung durch angelegtes Ackerland.

Niedrigere Werte bedeuten geringere Faunenähnlichkeit. Die Punkte in den Säulen (1981 und 1982) geben den Feldartenindividuenanteil an der Gesamtlaufläufärfäuna in % an. Als Feldarten haben sich in unserem Untersuchungsgebiet (Steigerwald) auf Vergleichsflächen eindeutig die beiden Arten *Poecilus cupreus* und *Bembidion obtusum* erwiesen. Weitere Erläuterungen in Legende zu Abb. 13.

Arten bedroht, die z. Z. als häufig und weit verbreitet gelten. Die geschonten Flächen, von denen man eine Wiederbesiedlung der Umgebung erhofft, müssen groß genug sein, um hohe Populationsdichten als Reservoir zu beherbergen. Für die Kleintierfauna von Mähwiesen sind Mindestgrößen von einem ha erforderlich!

(5) Fremdhabitats haben einen überraschend hohen Isolationseffekt, selbst wenn sie nur wenige Meter breit sind. Bei einer Untersuchung einer Waldinsel (MADER & MÜHLENBERG 1981), die 500 m vor einem ausgedehnten Waldgebiet in Getreidefeldern liegt, haben wir während einer ganzen Vegetationsperiode kein einziges Exemplar von *Carabus problematicus* und *Carabus violaceus* in der Waldinsel gefunden.

Beide Laufkäferarten waren im nahe gelegenen Waldgebiet häufig, erstere Art wird von NEUMANN (1971) als besiedlungsfreudig beschrieben, zweite Art bevorzugt Waldränder und kann nach MADER (1979) große Strecken zurücklegen. DEN BOER (1971) hat die Ausbreitung von *Carabus problematicus* aus einem Wald studiert, wo sich die Tiere fortpflanzen, und gefunden, daß die Ausbreitung über veränderte Habitats, wie z. B. dichte Grasstreifen, deutlich eingeschränkt ist.

Selbst auf unserer zwischen Feldern gelegenen Versuchswiese ließ sich ein Isolationseffekt durch 10 m breite Ackerstreifen zwischen Wiesenrestflächen nachweisen: (Abb. 13 und 14)

Bei zunehmender Ähnlichkeit der Wiesenrestfauna mit der umgebenden Ackerfauna verringert sich die Unterschiede wieder.

Welch großen Barriere-Effekt selbst verkehrsarme Straßen für viele Arthropoden und Klein-

säuger des Waldes haben, hat Herr MADER eindrucksvoll belegt (1981).

Ob voneinander isolierte Habitats in ihrer Fauna ähnlicher oder unterschiedlicher werden, bleibt strittig und hängt von vielen Randbedingungen ab. Diese Frage hat aber große Bedeutung für die Landschaftsplanung und ich möchte daher noch einmal darauf eingehen, ob viele kleine oder wenig große Biotope von Vorteil sind.

Nach der Theorie im ursprünglichen Sinne bieten größere Areale mehr Arten längerfristig einen sicheren Bestand. Der wichtigste Gesichtspunkt ist die geringe Aussterberate bei größeren Populationen. Neben dem eigentlichen Artenschutz ist es aber auch ein Ziel des Naturschutzes, Artenvielfalt zu erhalten oder zu erhöhen.

Theoretisch läßt sich aus der Flächen-Arten-Beziehung ableiten, daß zwei kleine Inseln zusammen mehr verschiedene Arten enthalten können als eine Insel von der Größe der beiden kleinen zusammengenommen (SIMBERLOFF und ABELE 1976).

Voraussetzungen für diese mathematischen Modellrechnungen sind gleiche Kolonisierungsfähigkeit aller Arten und daß die größere Insel weniger als 96 % der aus dem gemeinsamen Pool (Ursprungsland) verfügbaren Arten enthält. Die rechnerischen Überlegungen gehen davon aus, daß die erste kleinere Insel eine zufällige Auswahl des verfügbaren Artenpools beherbergt und auf der zweiten kleinen Insel ein Anteil Arten lebt, der von der ersten Insel verschieden ist.

Nach der Modellrechnung haben drei kleinere Gebiete zusammengenommen eine noch größere Wahrscheinlichkeit, mehr Arten aufzuweisen, als ein zusammenhängendes Gebiet mit der summierten Fläche der drei kleinen.

Basiert die Modellrechnung auf der unwahrscheinlichen Annahme der völlig gleichen Wahrscheinlichkeit für eine Kolonisation bei allen Arten des Ursprungsgebietes, so gibt es eine andere mögliche Ursache für eine erhöhte Artenzahl auf mehreren kleinen Inseln im Vergleich zu einer großen Insel: den »Randeffekt«.

Er entstammt der Beobachtung, daß im Grenzgebiet zwischen zwei Ökosystemen, z. B. im Waldrand zwischen Wald und Wiese, oft die Arten- und Individuendichte erhöht sind. LEIPOLD hat an unserer ökologischen Station dies mit ihrer Dissertation eindeutig nachgewiesen. (Abb. 15)

Man könnte daraus folgern, daß man über viele kleine, verschiedene Habitats (Habitatsinseln), durch die relative Zunahme der Grenzbereiche insgesamt die Artenvielfalt einer Landschaft steigert, gerade im Gegensatz zu der oben erwähnten Beziehung zwischen Aussterbewahrscheinlichkeit der Arten und Flächengröße. MADER ist in seiner Veröffentlichung von 1983 auf dieses Problem eingegangen und stellt fest, daß sich die hohe beobachtete Artenvielfalt nur aus Resten der angestammten Lebensgemeinschaft, aber zu einem steigenden Prozentsatz aus Pionierarten und standortfremden Zuwanderern zusammensetzt. Auch wir kön-

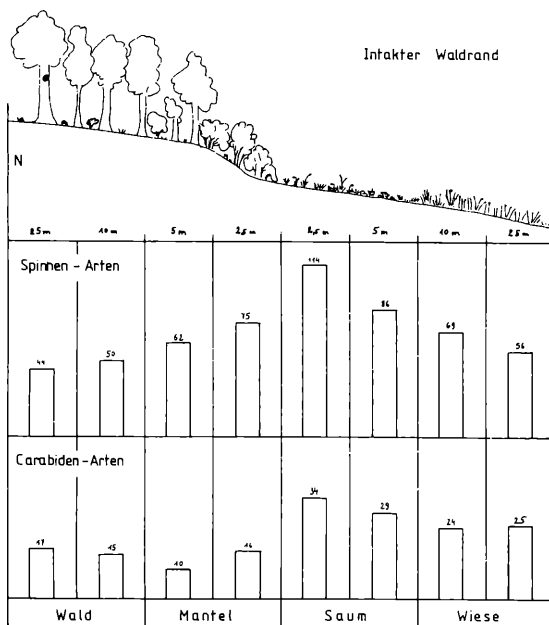


Abbildung 15

Beispiel für die erhöhten Artenzahlen im Randbereich zwischen Wald und Wiese (»Randeffekt«) im nordwestlichen Steigerwald.

Untersucht wurden die epigäischen Spinnen und Laufkäfer mit Bodenfallen im Jahr 1980 (aus LEIPOLD 1985).

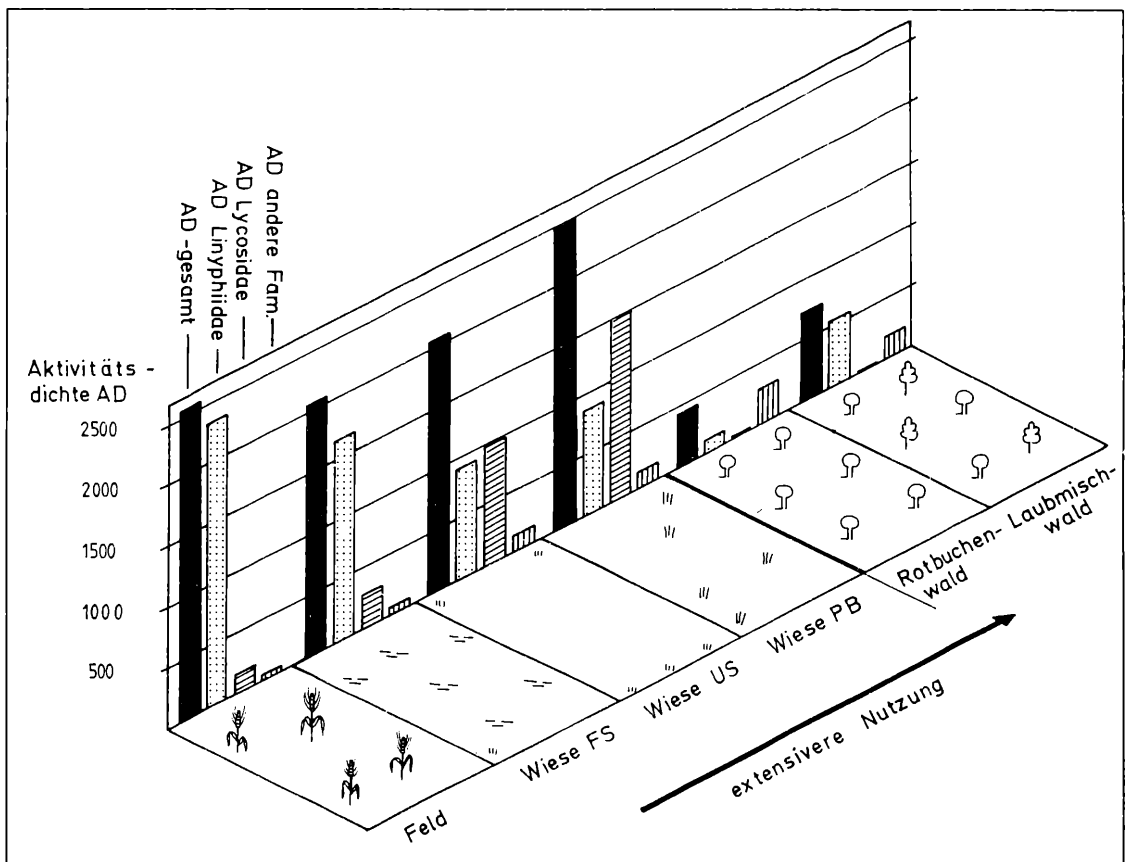


Abbildung 16

Vergleich der relativen Abundanzen (AD) der Spinnen-Familien, die in der epigäischen Fauna mit den meisten Individuen vertreten sind.

Der Häufigkeitsvergleich basiert auf der Auswertung von Jahresfängen (1980) mit Bodenfallen in Untersuchungsflächen aus dem Steigerwald.

Die Zahlenangaben zur Aktivitätsdichte sind Tierfangzahlen pro Falle pro Tag x 1000 (aus KÜHN 1982).

nen diese Ergebnisse mit unseren Daten unterstützen:

Das Artenspektrum auf der Wiesenrestfläche PB hat sich zugunsten der Kleinspinnen (Linyphiidae) verändert. Im Sinne einer Bioindikation entspricht diese Veränderung dem Trend zu anthropogen mehr belasteten Flächen (vgl. Abb. 16).

Auch rechnerisch ergibt sich eine immer größer werdende Ähnlichkeit der Faunen zwischen der Wiesenrestfläche und dem umgebenden Acker (K_w -Werte beim Spinnen-Vergleich von Wiesenstück/Acker: 1981=17,9, 1982=19,3, 1983=28,7; Laufkäfer auf PB: 1981=20,0, 1982=24,4, 1983=24,8). (Größenordnungsvergleiche: Vergleiche zwischen zwei verschiedenen Wiesen (PB/HK), K_w liegt bei 26, zwischen zwei Jahren auf einer Wiese bei 46.)

Eine andere versuchte Zusammenstellung über ökologische Eigenschaften der Arten, welche die Restflächen neu besiedeln, demonstriert ebenfalls, daß der »Rückgewinn« an neuen Arten gerade nicht die Arten beinhaltet, die vom Artenschutz her betrachtet als bedroht gelten können. (Abb. 17)

Nach FORMAN et al. (1976) ist die Vogelartenzahl einer Waldinsel zwar größer als in einer gleichgroßen Vergleichsfläche innerhalb eines großen Waldes. Dies wird durch die Zunahme von sog. »Randarten« in den Habitatinseln

erklärt. Andererseits enthält eine größere Habitatinsel mehr Vogelarten als zwei halb so große. Dies zeigt FORMAN, indem er Habitatinseln in verschiedene Größenklassen einteilt und von jeder Größenklasse kumulativ die Arten zählt, die sich durch Addition der einzelnen Habitatinseln ergeben.

Auf Hecken bezogen müssen wir die Frage, große zusammenhängende oder viele kleine und vereinzelte Hecken, differenzierter betrachten. Für die Siedlungsdichte der Vögel in Hecken hat HEUSINGER (1981) herausgefunden, daß kürzere Hecken der Altersklasse III im Gebiet von Bayreuth deutlich höhere Nesterdichten aufwiesen als lange, d. h. große Hecken.

Nach PEITZMEIER (1950) ist die Siedlungsdichte der Vögel umso höher, desto kleiner und lichter ein Wald ist. Die Artenzahl nimmt zwar mit wachsender Fläche zu, die Artendichte aber ab!

Nach unseren Ergebnissen bleiben *folgende Schlussfolgerungen und Nachteile der vielen kleinen Habitatinseln:*

Verkleinerte Lebensräume können nach einem Artenverlust wieder Artenzahlen in Höhe ihres Ausgangsstadiums erhalten, aber

(1) der Zugewinn betrifft Arten, die in der Kulturlandschaft derzeit nicht bedroht sind

	mittlere Körpergröße (mm)	mittlere Aktivitätsdichte	Vorkommen auf Mähwiesen	%-Anteil Arten mit hoher Ver- breitungsfähig- keit	%-Anteil Arten mit Vorkommen auf neu entstandener Ackerfläche
verschwundene Laufkäferarten N = 8	8,2	11,3	0,34	38	38
gebliebene Laufkäferarten N = 15	9,4	37,2	0,53	53	80
neu aufgetretene Laufkäferarten N = 2	5,1	5,0	0,31	50	100
verschwundene Spinnenarten N = 15	4,9	7,1	0,23	20	20
gebliebene Spinnenarten N = 17	3,9	163,1	0,72	35	59
neu aufgetretene Spinnenarten N = 8	2,9	3	0,40	keine Angaben gefunden	38

Abbildung 17

Merkmale der nach der Verkleinerung der Wiese PB (Steigerwald) verschwundenen, gebliebenen und neu aufgetretenen Spinnen- und Laufkäferarten.

Angaben über Körpergröße und Verbreitungsfähigkeit nach Literatur, über das Vorkommen auf Mähwiesen im Steigerwald nach einer Index-Berechnung. Die Aktivitätsdichte ergibt sich aus Fangzahl pro Fallentage multipliziert mit 1000. Weiterhin wurde berücksichtigt, in welchem Maße die betreffende Artengruppe auf der neu entstandenen Ackerfläche auftrat. N = Zahl der Arten in der jeweiligen Gruppe (aus MÜHLENBERG & WERRES 1983).

(2) der scheinbare Arten turnover ist erhöht, d. h. die Artengemeinschaft wird instabiler

(3) die Individuendichten nehmen ab und dadurch steigt die Aussterbewahrscheinlichkeit und es fällt die Chance, lokal ausgestorbene Populationen neu zu gründen.

Gerade letzteren Punkt hat DEN BOER (1977) an Laufkäfern eingehend beleuchtet und er kommt zu dem Schluß, daß der Ausgleich aussterbender Populationen durch Neugründungen in der Kulturlandschaft ständig abnimmt! Am meisten haben Arten aus sog. permanenten Habitaten, wie Waldbiotopen, zu leiden. Für die Waldarten schätzt er – auf sein holländisches Versuchsgebiet bezogen – einen 14%igen stärkeren Schwund als für die anderen Arten.

Viele der von mir vorgestellten Ergebnisse und Schlußfolgerungen haben den Mangel, daß wir über die Kolonisierungsfähigkeit unserer Arten nichts oder zu wenig wissen. In Zukunft sollen also Besiedlung und Populationsaustausch der Arten an unserer Station verstärkt untersucht werden.

4. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

Das Gleichgewichtsmodell (Artenzahl als Gleichgewicht zwischen Aussterben und Einwandern) ist die Basistheorie für die Inselökologie. Ihre Voraussetzungen treffen für Kulturlandschaften nur teilweise zu, so daß die Theorie nicht die Basis, sondern eher Anregungen für die Landschaftsplanung liefert. Eigene, experimentelle Wiesenverkleinerungen zeigen nach 5-jährigem Studium, daß der Artenturn-

over die wichtigste Erkenntnis darstellt, wir uns also mit dem lokalen Aussterben und der Kolonisierung der Arten zu beschäftigen haben. Lebensraumverkleinerungen erhöhen den Arten turnover und verringern in der Kulturlandschaft in den meisten Fällen die Individuendichte, wodurch die Aussterbewahrscheinlichkeit einer Art steigt. Vordringliches Ziel in der Landschaftsplanung sollte es sein, die Wiederbesiedlung für die Arten zu erleichtern, damit die lokal aussterbenden Populationen immer wieder ersetzt werden können. Konkrete Maßnahmen wären Häufungen gleicher Biotope mit geringen Distanzen und Vernetzungen von Lebensräumen durch Korridore oder entsprechende linienförmige Strukturen.

Summary

The equilibrium model (number of species as a balance between extinction and immigration) underlies the theory of island ecology. Its suppositions apply only partially for cultural landscapes; thus this theory cannot offer a base, but rather suggestions for landscape planning. Our own experimental reductions of the size of meadows after a five-year-study point to the turnover of species as the most important phenomenon, we are thus having to deal with the local extinction and colonization of species. Deminishing of the habitat size increases the species turnover and in most cases decreases the abundance of species, thus increasing the probability of extinction for a given species. It should be the predominant aim of landscape planning to

make recolonization easier for the species so that the locally decreasing populations or those going extinct can always be refilled or replaced. Concrete measures would include the clustering of similar habitats within short distances and the interconnection of habitats via corridors or corresponding linear structural designs.

5. Literaturverzeichnis

ABBOTT, J. (1974):

Numbers of plant, insect and land bird species on nineteen remote islands in the Southern Hemisphere. – *Biol. J. Linn. Soc.* 6, 143–152.

BECK, P. und FROBEL, K. (1982):

Langfristige Änderungen des Vogelartenbestandes im Landkreis Coburg (Nordbayern). – *Ökol. Vögel* 4, 67–79.

BROWN, J. H. (1971):

Mammals on mountaintops: Nonequilibrium insular biogeography. – *Am. nat.* 105, 467–478.

CASE, T. J. (1975):

Species Numbers, Density Compensation, and Colonizing Ability of Lizards on Islands in the Gulf of California. – *Ecology* 56, 3–18.

COX, C. B., HEALEY, J. N. & MOORE, P. D. (1976):

Biogeography. An ecological and evolutionary approach. – Oxford, Blackwell Scientific Publications, 194 S.

DAVIS, B. N. K. (1975):

The colonization of isolated patches of Nettles (*Urtica dioica* L.) by Insects. – *J. App. Ecol.* 12, 1–14.

DEN BOER, P. J. (ed.) (1971):

Dispersal and dispersal power of Carabid beetles. – *Misc. Papers* 8, Landbouwhogeschool, Wageningen, The Netherlands.

– (1977):

Dispersal power and survival. – *Miscell. Papers*, L. H. Wageningen 14, 190 S.

DIAMOND, J. M. (1974):

Colonization of exploded volcanic islands by birds: the Supertramp strategy. – *Science* 184, 803–806.

– (1975):

The island dilemma: Lessons of modern biogeography studies for the design of natural reserves. – *Biol. Conserv.* 7, 129–146.

FORMAN, R. T. T., GALLI, A. E. and LECK, C. F. (1976):

Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. – *Oecologia* 26, 1–8.

GORMAN, M. L. (1979):

Outline Studies in Ecology. – *Island Ecology*. Chapman and Hall, London, 79 S.

HEUSINGER, G. (1981):

Untersuchungen zum Brutvogelbestand verschiedener Heckengebiete; In: ZWÖLFER, H., BAUER, G. & HEUSINGER, G. Ökologische Funktionsanalyse von Feldhecken – Tierökologische Untersuchungen über Struktur und Funktion biozönotischer Komplexe. Schlußbericht des Lehrstuhls Tierökologie (Universität Bayreuth) an das Bayerische Landesamt für Umweltschutz in München. Veröffentlicht unter dem Titel: Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken; In: Beiheft zu den Berichten der ANL 3, Teil 2.

LEIPOLD, D. (1985):

Gibt es im Grenzbereich Waldrand einen Randeffect und welches sind seine möglichen Ursachen? – Dissertation Universität Würzburg.

MacARTHUR, R. H. und WILSON, O. E. (1967):

The theory of island biogeography. – Princeton N. Y.: Princeton Univ. Press. 203 S.

MacARTHUR, R. H., DIAMOND, J. M., KARR, J. R. (1972):

Density compensation in island faunas. – *Ecology* 53, 330–342.

MADER, H. J. (1979):

Die Isolationswirkung von Verkehrsstraßen auf Tierpopulationen untersucht am Beispiel von Arthropoden und Kleinsäugetern der Waldbiozönose. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz (BFANL)* 19, 126 S.

– (1981):

Der Konflikt Straße – Tierwelt aus ökologischer Sicht. Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg*, Heft 22, 99 S.

– (1981):

Untersuchungen zum Einfluß der Flächengröße von Inselbiotopen auf deren Funktion als Trittstein oder Refugium. *Natur und Landschaft* 56, S. 235.

– (1983):

Warum haben kleine Inselbiotope hohe Artenzahlen? – *Natur und Landschaft* 58, Nr. 10, S. 367–370.

MADER, H. J. und MÜHLENBERG, M. (1981):

Artenzusammensetzung und Ressourcenangebot einer kleinflächigen Habitatinsel, untersucht am Beispiel der Carabidenfauna. *Pedobiologia* 21, 46–59.

MÜHLENBERG, M., LEIPOLD, D., MADER, H.-J. und STEINHAEUER, B. (1977):

Island Ecology of Arthropods. I. Diversity, Niches and Resources on Some Seychelles Islands. – *Oecologia (Berl.)* 29, 117–134.

MÜHLENBERG, M. (1980):

Kann man mit Hilfe von Vegetationsstruktur-Messungen Veränderungen von Tiergemeinschaften bestimmen? – Ber. Jnt. Symp. Vegkde. 309–327.

– – (1983):

Bewertung von Kenngrößen zur Beschreibung von Artengemeinschaften. Fachbeitrag im Rahmen der Modellstudie »Zoologischer Artenschutz in Bayern«. – Neuschleichach – Fabrik-schleichach/Steigerwald. 72 S.

MÜHLENBERG, M. und WERRES, W. (1983):

Lebensraumverkleinerung und ihre Folgen für einzelne Tiergemeinschaften. Experimentelle Untersuchung auf einer Wiesenfläche. – Natur und Landschaft (Stuttgart) 58: 43–58.

NEUMANN, U. (1971):

Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae-Coleoptera, Diplopoda und Isopoda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlereviere. – Pedobiologia 11, 193–226.

PEITZMEIER, J. (1950):

Untersuchungen über die Siedlungsdichte der Vogelwelt in kleinen Gehölzen in Westfalen. – Natur und Heimat 10, 30–37.

POWER, D. M. (1972):

Numbers of bird species on the California islands. – Evolution 26, 451–463.

SIMBERLOFF, D. S. (1976 a):

Species turnover and equilibrium island biogeography. – Science 194, 572–578.

– – (1976 b):

Experimental zoogeography of islands: Effects of island size. – Ecology 57, 629–648.

SIMBERLOFF, D. S. & ABELE, L. G. (1976):

Island biogeography theory and conservation practice. – Science 191, 285–586.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. M. Mühlenberg
Ökologische Station
der Universität Würzburg
OT. Fabrik-schleichach
D-8602 Rauhenebrach

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [7_1984](#)

Autor(en)/Author(s): Mühlenberg Michael

Artikel/Article: [Versuche zur Theorie der Inselökologie am Beispiel experimenteller Wiesenverkleinerungen 25-38](#)