

## Mosaikkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft

Peter Duelli

### Synopsis

**Mosaic concept and island biogeography in a cultural landscape.** The equilibrium theory of island biogeography has become a conceptual pillar of conservation biology. However, empirical data on species diversity in agricultural and seminatural areas and in fragmented forests often do not match the expectations of island biogeography. The mosaic concept is an alternative approach to explain species numbers in habitat patches of cultural landscapes.

It is based on the assumptions that species numbers increase with habitat diversity (number of habitat types per unit area) and with habitat heterogeneity (number of mosaic patches per unit area). In metacommunities (communities of metapopulations) of cultural landscapes, where habitat suitability rather than immigration is the limiting factor for most species, fragmentation may increase survival time for a majority of species. Metapopulation dynamics allow for temporary local extinctions, which enables other, less competitive species to occupy vacant habitats. Furthermore, a mosaic landscape offers a variety of ecotone structures between habitat patches, which are inhabited by ecotone specialists. Habitat diversity and heterogeneity also favor species which depend on habitat changes during development, for hibernation, or even for their daily activities.

*mosaic concept, island biogeography, agricultural areas, biodiversity*

### 1. Einleitung

Die heute im Natur- und Landschaftsschutz gängige Forderung nach einem Biotopverbund leitet sich konzeptionell von der Inseltheorie ab (JEDICKE 1990). Das Kernstück der Inseltheorie ist die Gleichgewichtshypothese von MACARTHUR und WILSON (1967). Sie besagt, daß auf einer Insel mit bestimmter Fläche und einem bestimmten Abstand zum Festland die Zahl der dort lebenden Arten das Resultat eines Gleichgewichtes zwischen Einwanderungsrate und Aussterberate ist. Je kleiner die Fläche der Insel ist, desto höher ist die Aussterberate. Damit verschiebt sich das Gleichgewicht zu einer kleineren Artenzahl. Mit zunehmendem Abstand zum Kontinent (als Quelle neuer Arten) sinkt die Artenzahl auf der Insel. Hat es nun zwischen unserer Insel und dem Festland noch ein kleines Inselchen, verändert das die Situation stark: auch wenn das Inselchen selbst nur von wenigen Arten dauernd bewohnt wird, kann es als Trittstein für viele Arten dienen, für die der Weg vom Festland auf die entfernte Insel zu groß wäre. Jeder Trittstein erhöht die Artenzahl auf der entfernten Insel.

Es war naheliegend, die Inseltheorie im Interesse der Naturschutzpolitik auch auf die Kulturlandschaft zu übertragen (z. B. SIMBERLOFF & ABELE 1976). Viele ursprünglich weit verbreitete natürliche und naturnahe Biotoptypen sind heute auf kleine Restflächen zusammengeschrumpt und bilden nur noch kleine Inselchen in einem Meer von Intensivkulturen, Industriearealen, Siedlungen und Verkehrsträgern. Bei Hochmooren zum Beispiel ist es einleuchtend, daß größere Ausdehnung und Nähe zum nächsten Hochmoor die Überlebenschancen von Hochmoorspezialisten erhöhen. In der modernen Kulturlandschaft kommt vielfach dazu, daß wir weniger von Inseln und Kontinenten sprechen können, sondern vielmehr von einem Archipel, einer mehr oder weniger lockeren Ansammlung von Inseln, die gegenseitig auch als Trittsteine für temporäre Besiedlung dienen.

Es hat sich aber bald gezeigt, daß die Voraussagen der Inseltheorie in der Kulturlandschaft oft nicht zutreffen. Die Artenzahl von Käfern und Spinnen ist in großen Waldpartien pro Gesamtfläche kleiner als in mehreren kleinen (MADER 1981, 1983). Große Heideflächen beherbergen weniger Arthropodenarten als mehrere kleine (WEBB & HOPKINS 1984). Ist die Inseltheorie also falsch? Keineswegs! Die Frage ist nur, ob es hier sinnvoll ist, die Inseltheorie anzuwenden. Echte Inseln stellen die untersuchten Feldgehölze nur für extreme Waldspezialisten dar, die Heideflächen nur für reine Heidespezialisten, für die die Umgebung so lebensfeindlich ist,

daß auch ein kurzfristiges Überleben dort nicht möglich ist. Um das Kriterium einer echten Insel im Sinne der Gleichgewichtshypothese zu erfüllen, müssen Einwanderungen ein seltenes Ereignis sein, sicherlich weniger als ein fortpflanzungsfähiges Propagul pro Generationszeit.

Im Naturschutz stehen aber oft gerade diese stenöken, wenig mobilen Arten im Zentrum der Aufmerksamkeit, die anderen werden etwas abschätzig als Ubiquisten oder "Allerweltsarten" bezeichnet. Bewerten wir natürliche oder naturnahe Lebensräume innerhalb der Kulturlandschaft nach den Kriterien der Inseltheorie, müssen wir uns also darüber im klaren sein, daß sich diese Bewertung auf eine Minderheit der vorkommenden Arten bezieht, immerhin auf die für den Artenschutz interessantesten. In der biologischen Schädlingsbekämpfung zum Beispiel sind wir aber vor allem interessiert an häufigen Arten, sowie an einer Vielzahl von potentiellen Nützlingsarten, die zudem oft die Habitate wechseln. Hier ist die Inseltheorie nicht anwendbar. Auch in den Kulturen, vor allem in den Fruchtfolgeflächen, läßt sich leicht zeigen, daß die Anwendung der Inseltheorie nicht sinnvoll ist. Die Artenzahl an Insekten und Spinnen ist in einem großen Maisfeld kleiner als in einem kleinen. Je vielfältiger die Umgebung eines Maisfeldes ist, desto artenreicher ist die Fauna dieses Maisfeldes (DUELLI & al. 1989). Die theoretischen Grundlagen, die diese Beobachtungen zu erklären versuchen, lassen sich unter dem Begriff des Mosaikkonzeptes zusammenfassen.

Vor kurzem erschien ein Buch von REMMERT (1991) mit dem Titel: "The mosaic-cycle concept of ecosystems." Das tönt sehr ähnlich, behandelt aber ein anderes Thema. Das Mosaikzyklus-Konzept ist eine Alternative zum Paradigma des Klimaxstadiums, befaßt sich also mit Sukzessionsabläufen über längere Zeiträume. Das hier vorgestellte Mosaikkonzept ist eine pragmatische Alternative zur Inseltheorie. Es soll die in den Lebensräumen der Kulturlandschaft empirisch festgestellten Artenzahlen vor allem für die Arthropodenfauna besser erklären.

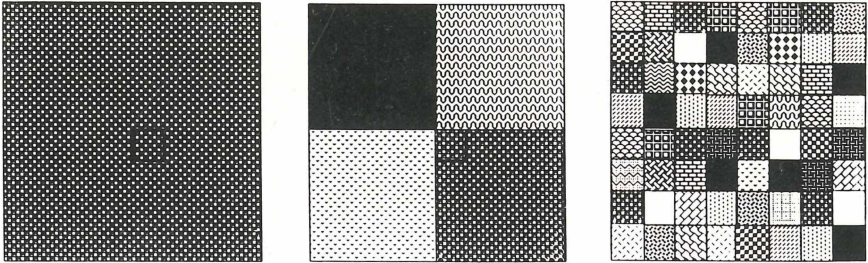
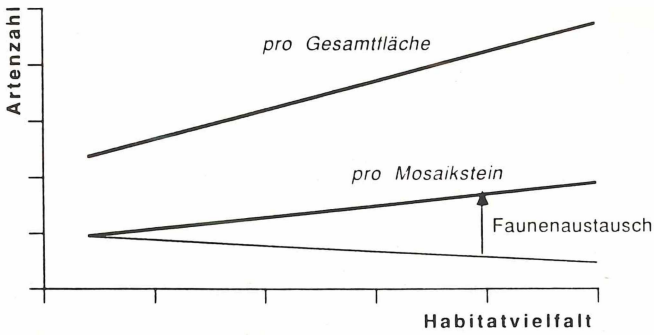
## **2. Das Mosaikkonzept**

Die entscheidenden Faktoren im Mosaikkonzept sind die **Habitatvielfalt** (Anzahl verschiedener Habitattypen pro Flächeneinheit), die **Habitatheterogenität** (Mosaiksteingröße, Anzahl Mosaiksteine pro Flächeneinheit) und das Ausmaß des **genetischen Austausches** zwischen den Mosaiksteinen, also das räumlich und zeitlich wechselvolle Zusammenspiel von Isolation und Faunenaustausch innerhalb einer "Meta-Lebensgemeinschaft".

### **2.1 Habitatvielfalt**

Je mehr verschiedene Lebensräume in einer Modellandschaft, z. B. auf einem Quadratkilometer Fläche, vorkommen, desto größer ist die Artenzahl an Pflanzen und Tieren, da jeder der Lebensräume eine charakteristische Fauna und Flora beherbergt (Abb. 1).

Pro Mosaikstein ist die Zunahme der Artenzahl mit zunehmender Habitatvielfalt die Folge des Faunenaustausches, vor allem zwischen benachbarten, aber auch mit entfernten Biotoptypen. Wohl enthält ein großer Magerrasen mehr stenöke Magerrasenarten als ein kleiner, aber durch die Flächenvergrößerung des Magerrasens werden weniger Arten gewonnen als durch die Nachbarschaft zusätzlicher Biotoptypen mit eigener Arten-garnitur. Für alle Tierarten, die im Laufe ihrer Entwicklung auf verschiedene Lebensräume angewiesen sind (Larvalstadien, Reifungsfraß, Überwinterung etc.), steigt die Überlebenswahrscheinlichkeit mit der Habitatvielfalt einer Landschaft.



**Abb. 1:** Zunahme der Artenzahl mit steigender Anzahl verschiedener Habitattypen pro Flächeneinheit. Bei der Funktion "pro Mosaikstein" werden kleine, flächengleiche Quadrate desselben Biotoptyps miteinander verglichen, bei denen die Habitatvielfalt der Umgebung variiert.

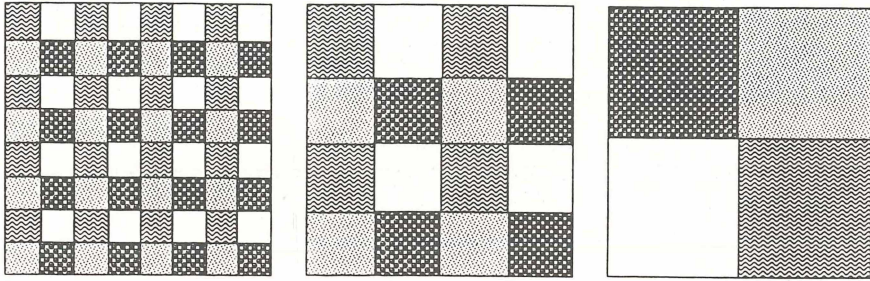
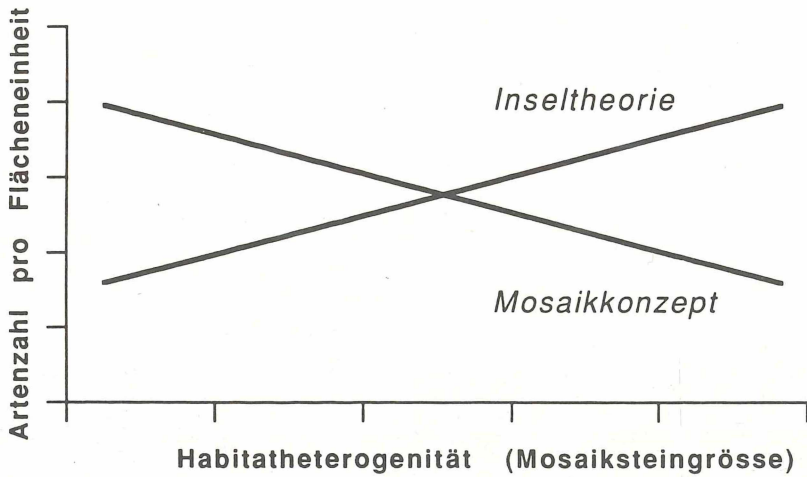
## 2.2 Habitatheterogenität

Vergößern wir die Fläche eines Biotoptyps (Mosaiksteines) bei gleichbleibender Habitatvielfalt der Umgebung (Abb. 2), sollte nach der Inseltheorie die Artenzahl steigen. Nach dem Mosaikkonzept sinkt aber die Gesamtartenzahl auf dem Quadratkilometer, unter anderem weil der Randbereich, d. h. die Ökotonfläche abnimmt. Viele Arten sind auf die Grenzbereiche zwischen Biotopstrukturen spezialisiert. Sie wechseln im Tagesablauf kleinräumig zwischen zwei benachbarten Habitaten, zum Beispiel zwischen Schutz und Besonnung (Eidechsen), Nachtquartier und Eiablageplatz (Maiszünsler), Futterquelle und Nest (Waldameisen). Zur Zeit liegen noch keine quantitativen Angaben darüber vor, welcher prozentuale Anteil der Fauna in der Kulturlandschaft auf Ökotonstrukturen angewiesen ist.

Theoretische Modelle und empirische Daten haben gezeigt, daß pro Gesamtfläche mehr Arten überleben, wenn die Mosaiksteine des gleichen Habitattypes etwas getrennt, aber nicht total voneinander isoliert sind (QUINN & HASTINGS 1987, ROBINSON & QUINN 1988). Durch die Fragmentierung wird verhindert, daß dominante Arten die restlichen überall gleichermaßen vertreiben (SHORROCKS 1991). Die Dominanzstrukturen sind aufgrund unterschiedlicher Besiedlungsgeschichten oft in jeder Partiafläche wieder etwas anders, was insgesamt einer größeren Zahl von Arten ein längerfristiges Überleben erlaubt (CASWELL & COHEN 1991).

## 2.3 Isolation und genetischer Austausch

Eine Fragmentierung oder Verinselung kann sich nur dann positiv auf die Gesamtartenzahl einer Region auswirken, wenn Populationen hie und da lokal aussterben, aber jeweils vor dem lokalen Aussterben Propagulen durch Faunenaustausch in umliegende geeignete Habitate gelangen können. Die Fragmentation darf also keine totale Isolation bewirken. Als Richtgröße können wir annehmen, daß ein Genaustausch von 1% der lokalen Population pro Generationszeit ausreicht, um lokal ausgestorbene Populationen wieder zu ersetzen. Bei dieser Betrachtungsweise erscheint die oft angeprangerte Isolationswirkung durch Feld- und Waldwege etwas überbewertet (MADER & al. 1988). Betrachtet man Gesamtartenzahlen einer Fläche von zum Beispiel einem Quadratkilometer, ist nach dem Mosaikkonzept durch partielle Trennwirkungen langfristig sogar eine Steigerung der Artenzahl zu erwarten.



**Abb. 2:** Abhängigkeit der Artenzahl von der Mosaiksteingröße bei gleichbleibender Habitatvielfalt (vier nachbarschaftsgleiche Biotypen). Bei der Inseltheorie steigt die Artenzahl mit der Mosaiksteinfläche, beim Mosaikkonzept mit der Anzahl Mosaiksteine und der Länge der Grenzlinien.

Ein entscheidender Punkt bei der Mosaikhypothese ist also das Ausmaß des Genaustausches bei den verschiedenen Tierarten, sowie die Größe der regionalen Metapopulationen (WILCOX 1981). Beides sind Faktoren, die in einem Modell quantitativ sehr schwer darzustellen sind (DEN BOER 1986, GILPIN & HANSKI 1991). Einerseits haben wir den Effekt der Förderung der Artenvielfalt durch Habitatvielfalt und Habitatheterogenität, andererseits gesteigertes Aussterben durch Isolation und kleiner werdende Populationen.

Als exemplarisch kann das Resultat einer Arbeit von VAN DORP & OPDAM (1987) gelten, die den Einfluß der Fragmentation und Isolation von Waldbeständen auf die Vogelfauna untersuchten: Nur für Spezialisten des Waldesinneren spielte Fragmentation eine Rolle, für die Waldvögel insgesamt ergab sich kein signifikanter Effekt, da viele Waldrandspezialisten von der Fragmentation profitieren. Wenn wir die Interpretation der Inseltheorie aber auf gewisse Habitatspezialisten oder gar auf einzelne Arten beschränken, wird sie trivial. Die Gleichgewichtshypothese bezieht sich auf das ganze Artenspektrum einer Insel. Gerade bei Vögeln erklärt sich die Abwesenheit gewisser Arten in kleinen Habitatinseln besser durch die Territorialität als durch Isolation (VAN NOORDEN, in OPDAM 1991).

Schon in den Fünfzigerjahren untersuchten HUFFAKER & al. (1958) an Modellbeispielen im Labor mit nur drei trophischen Stufen (Orangen, Spinnmilben und Raubmilben) das Zusammenspiel von Isolation und Populationsbewegungen auf das langfristige Überleben von Räuber und Beute. Sind alle mit Spinnmilben und Raubmilben versehenen Orangen voneinander isoliert (Labortisch mit Öl bestrichen), sterben Räuber und Beute rasch aus. Mit schwachem Luftzug (Ventilator) überleben die Spinnmilben, da sie sich mit Flugfäden auf leergefressene "Inseln" retten können. Die nicht flugfähigen Räuber sterben aus, da der Anflug von Spinnmil-

ben nicht ausreicht. Bei fehlender Isolation zwischen den Orangen ("totale Vernetzung") sterben Räuber und Beute aus, da die Raubmilben alle Spinnmilben erreichen, auffressen und dann selbst verhungern. Nur mit ausgeklügelter, variabler Isolation, im Versuch mit dünnen Holzbrücken zwischen den Orangen bewerkstelligt, wurde ein längerfristiges Überleben beider Arten möglich. Von isolierten Orangen aus (Refugien) besiedelten die Spinnmilben durch die Luft Orangen, die vorher über Holzbrücken durch Raubmilben erreicht und leergefressen worden waren. Je vielfältiger und damit "naturnäher" die Abstufung des Isolationsgrades war, desto länger überlebten die beiden Arten.

Man kann sich für unsere Kulturlandschaft leicht vorstellen, daß für jede Tierart und jede Interaktion zwischen Tierarten wieder andere Größen von Isolation und gelegentlichen Brücken zwischen den Teilpopulationen das Richtige sind für längerfristiges Überleben. Mit dem quantitativen Erfassen der realen räumlichen Populationsbewegungen und der räumlichen Dimensionen des Genaustausches steht die Forschung heute erst am Anfang. Es geht zurzeit darum, über das Erkenntnisstadium von theoretischen Modellen und "exemplarischen" Einzelbeispielen aus Naturschutz, Land- und Forstwirtschaft hinauszukommen, um ein etwas gesamtheitlicheres Bild der (Über-) Lebensgemeinschaften in der Kulturlandschaft zu erhalten.

## Literatur

- CASWELL, H. & J. E. COHEN, 1991: Disturbance, interspecific interaction and diversity in metapopulations. - In: GILPIN, M. & I. HANSKI (eds.): *Metapopulation Dynamics*. Academic Press San Diego: 193-218.
- DEN BOER, P. J., 1986: Environmental heterogeneity and the survival of natural populations. - In: H. H. W. VELTHUIS (ed.): *Proc. 3rd Europ. Congress of Entomology*: 349-356.
- DUELLI, P., STUDER, M. & I. MARCHAND, 1990: The influence of the surroundings on arthropod diversity in maize fields. - *Acta phytopath. & entomol. Hungarica* 24 (1-2): 73-76.
- GILPIN, M. & I. HANSKI, 1991: *Metapopulation Dynamics: Empirical and theoretical investigations*. - Academic Press, San Diego: 336 S.
- HUFFAKER, C. B., 1958: Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. - *Hilgardia* 27: 343-383.
- JEDICKE, E., 1990: *Biotopverbund*. - Verlag E. Ulmer Stuttgart: 254 S.
- MACARTHUR, R. H., E. O. WILSON, 1976: *The theory of island biogeography*. - Princeton University Press, Princeton, New York: 203 S.
- MADER, H.-J., 1981: Untersuchungen zum Einfluß der Flächengröße von Inselbiotopen auf deren Funktion als Trittstein oder Refugium. - *Natur und Landschaft* 56 (7/8): 235-242.
- MADER, H.-J., 1983: Warum haben kleine Inselbiotope große Artenzahlen? - *Natur und Landschaft* 58 (10): 367-370.
- MADER, H.-J., SCHELL, C. & P. KORNACKER, 1988: Feldwege - Lebensraum und Barriere. - *Natur und Landschaft* 63 (6): 251-256.
- OPDAM, P., 1991: Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. - *Landscape Ecology* 5 (2): 93-106.
- QUINN, J. F. & A. HASTINGS, 1987: Extinction in subdivided habitats. - *Conservation Biology* 1,(3): 198-208.
- REMMERT, H. (ed.), 1991: *The mosaic-cycle concept of ecosystems*. - *Ecological Studies* 85, Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 168 S.
- ROBINSON, G. R. & J. F. QUINN, 1988: Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. - *Oecologia* 76: 71-82.
- SHORROKS, B., 1991: Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. - *Biol. J. of the Linnean Soc.* 43: 211-220.
- SIMBERLOFF, D. S. & L. G. ABELE, 1976: Island biography theory and conservation practice. - *Science* 191: 285-286.
- VAN DORP, D. & P. F. M. OPDAM, 1987: Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. - *Landscape Ecology* 1: 59-73.
- WEBB, N. R. & P. J. HOPKINS, 1984: Invertebrate diversity on fragmented *Calluna* heathland. *J. Appl. Ecol.* 21: 921-933.
- WILCOX, B. A., 1986: Extinction models and conservation. - *TREE* 1: 46-48.

## **Adresse**

PD Dr. Peter Duelli

Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL)

CH - 8903 Birmensdorf

Schweiz

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [21\\_1992](#)

Autor(en)/Author(s): Duelli Peter

Artikel/Article: [Mosaikkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft  
379-384](#)