Besiedlungsdynamik von Hemipteren-Gemeinschaften an regenerierten Waldrändern

Roland Achtziger

Synopsis

Colonization Dynamics of Hemipteran Communities at restored Forest Margins

Data about the colonization dynamics of Hemipteran communities at restored forest margins are presented. Restoration management at tall, poor developed forest margins included the planting of shrubs and trees (forest mantles) at the former forest edge. Colonization dynamics of Hemipteran communities (Heteroptera, Auchenorrhyncha, Aphidoidea, Psylloidea) were studied on blackthorn shrubs (Prunus spinosa) of planted forest mantles during the first seven years following plantation in comparison to communities at middle-aged and old forest mantles and hedges in a study region near Feuchtwangen (Middle Franconia, Bavaria).

Hemipteran species accumulation curves were linear between the second and the sixth year at most sites. Local colonization dynamics and community build-up was mainly determined by the structural development of the planted shrub mantle, measured as mean height of shrubs: Forest margins with larger shrubs and hence higher supply of resources, resource types and microhabitats had higher Hemipteran species numbers than those with a poorly developed shrub layer, even at sites with the same age. Spatial isolation of the restored sites, measured as distance to nearest hedges or forest mantles, played no role for the colonization. Comparisons of species numbers at young forest mantles with species richness at middle-aged and old forest margins of the region suggest an asymptotical course of the species accumulation curve. After five years of colonization, some restored sites with high shrubs reached the same species number values as old forest margins with the lowest species numbers. On average, similar species numbers can be expected after 15 years of colonization. Results of an ordination of communities at restored and old forest margins show that similarity with established communities increases during colonization and community build-up. In summary, the restoration of poor-structured forest margins by planting mantles can accelarate insect species accumulation and the establishment of forest margin communities.

Besiedlungsdynamik, Sukzession, Hemiptera, Artengemeinschaft, Waldrand, Restaurationsökologie, Naturschutz, Erfolgskontrolle

colonization dynamics, succession, Hemiptera, community, forest margin, restoration ecology, nature conservation, efficiency control

1 Einleitung

Artengemeinschaften, die biotischen Komponenten von Ökosystemen, unterliegen einer ständigen Dynamik (HENGEVELD 1994). In räumlicher Hinsicht drückt sich diese etwa in den Immigrations-, Emigrations- und Extinktionsprozessen innerhalb von Metapopulationssystemen aus (GILPIN & HANSKI 1991), in zeitlicher Hinsicht z.B. durch die Veränderungen der Gemeinschaftsstrukturen im Laufe der Sukzession (GRAY & al. 1987). Besonders hohe Dynamik ist in der Anfangsphase der Sukzession, etwa bei der Besiedlung neu entstandener Biotope und des damit verbundenen Aufbaus von lokalen Artengemeinschaften zu beobachten (vgl. BROWN & SOUTHWOOD 1987, BROWN 1991). Am Beispiel solcher Besiedlungsprozesse können zum einen die Organisationsmuster von Artengemeinschaften analysiert und zum anderen angewandte Fragen der Renaturierungsökologie von Ökosystemen und Lebensgemeinschaften geklärt werden.

Im folgenden Beitrag wird die Besiedlungsdynamik von Insekten-Gemeinschaften an Gehölzpflanzungen am Beispiel der Hemipteren (Schnabelkerfe, Heteroptera: Wanzen; Auchenorrhyncha: Zikaden; Aphidoidea: Blattläuse und Psylloidea: Blattflöhe) vorgestellt. Die präsentierten Ergebnisse entstanden im Rahmen des E&E-Vorhabens »Aufbau reichgegliederter Waldränder«, das durch die Pflanzung von Waldmantelgehölzen und die Anlage von Krautsäumen eine naturschutzfachliche Regenerierung struktur- und artenarmer Waldränder zum Ziel hatte (KÖGEL et al. 1993, ACHTZIGER & RICHERT 1997). Die Insektengruppe der Hemipteren weist eine Vielzahl an unterschiedlichen ökologischen Typen, Ernährungsweisen, Nahrungspflanzenbindungen und Überlebensstrategien auf (BROWN & SOUTHWOOD 1983, DOLLING 1991). Neben räuberischen und entomo-

phytophagen Wanzenarten kommen phytophage, an verschiedenen Pflanzengeweben saugende Wanzen-, Zikaden-, Blattlaus- und Blattfloharten vor (Phloem-, Xylem-, Mesophyllzellen-, Früchte-, Knospen- und Triebesauger) (s. ACHTZIGER 1997). Die Hemipteren-Gemeinschaft stellt damit einen repräsentativen Ausschnitt aus der artenreichen Insektenzoozönose von Waldmänteln und deren Biodiversität dar. So wurden im Rahmen tierökologischer Untersuchungen an Hecken und Waldmänteln an den drei Hauptgehölzarten Schlehe (Prunus spinosa L.), Wildrose (Rosa spec.) und Weißdorn (Crataegus spec.) insgesamt 82, enger mit diesen Pflanzenarten assoziierte Hemipteren-Arten festgestellt (ZWÖLFER & al. 1984, ACHTZIGER 1991, 1995).

In diesem Beitrag steht die Besiedlung von angepflanzten Schlehensträuchern durch Hemipteren im Mittelpunkt. Dabei werden folgende Fragestellungen bzw. Hypothesen behandelt:

(1) Wie erfolgt die Besiedlung der angepflanzten Sträucher an den einzelnen Standorten und über alle Standorte mit der Zeit (linearer, logarithmischer, asymptotischer Verlauf der Artenkurve)?

(2) Durch welche Faktoren wird die Besiedlung der Gehölze bestimmt? Nach der Strukturdiversitäts-Hypothese sollte sich ein größeres Angebot an Strukturen (Überwinterungs-, Versteck- und Eiablageplätze, besiedelbare Oberfläche) und Ressourcen (Fraßnischen) positiv auf die Artenzahl auswirken (z.B. LAWTON 1986). Nach der Isolations-Hypothese sollte sich die zunehmende Entfernung von möglichen Rekrutierungsbiotopen negativ auf die Artenvielfalt auswirken.

(3) Gleichen sich die Artengemeinschaften an angepflanzten Waldmänteln den etablierten Gemeinschaften an alten, vorhandenen Waldmänteln der Region bzgl. Artenzahl und Artenzusammensetzung an?

2 Grundlagen, Untersuchungsgebiete und Methoden

2.1 Das Projekt »Aufbau reichgegliederter Waldränder«

In der nutzungsorientierten Agrarlandschaft stellen Waldränder meist linienhaft-schmal ausgeprägte, artenarme Übergänge vom forstlich genutzten Waldbestand zum landwirtschaftlich genutzten Offenland dar. Dagegen bilden naturschutzfachlich wertvolle, d.h. flächenhaft ausgebildete und reich strukturierte Waldrandbereiche mit Baum- und Strauchmänteln sowie arten- und blütenreichen Krautsäumen in den meisten Regionen die Ausnahme. Im Rahmen des E&E-Vorhabens »Aufbau reichgegliederter Waldränder«, das vom Bundesamt für Naturschutz mit Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit gefördert wurde, wurden in den Jahren 1990, 1991 und 1992 Maßnahmen zur ökologischen Regenerierung von strukturarmen Waldrändern an ausgewählten Standorten beispielhaft erprobt (ACHTZIGER & RICHERT 1997). Die Maßnahmen beinhalteten insbesondere die Pflanzung von Baum- und Strauchmänteln sowie die Anlage von artenreichen Krautsaumbereichen (KÖGEL et al. 1992). Im Rahmen der wissenschaftlichen Begleituntersuchungen wurden durch die Lehrstühle Biogeographie und Tierökologie der Universität Bayreuth die strukturelle Entwicklung der Waldmantelpflanzungen, die Vegetationsentwicklung sowie die Sukzessionsdynamik ausgewählter Tiergruppen untersucht (ACHTZIGER & al. 1996, Projektendbericht an das Bundesamt für Naturschutz, Bonn). Die tierökologischen Untersuchungen hatten neben der Dokumentation der Sukzessionsdynamik eine naturschutzfachliche Erfolgskontrolle der durchgeführten Gestaltungsmaßnahmen zum Ziel. Zu diesem Zweck wurden alte, strukturreiche Waldmäntel der Region als Vergleichsgrundlage in die Untersuchungen einbezogen.

2.2 Untersuchungsstandorte

Die Regenerierungsmaßnahmen erfolgten an insgesamt 12 sehr strukturarm und schmal ausgeprägten Waldrändern (meist Kiefern- und Fichtenforste) östlich der Stadt Feuchtwangen in Mittelfranken (Bayern). Die folgenden Ergebnisse beziehen sich auf 8 Projektwaldränder (abgekürzt A-H), an denen Waldmäntel mit einem hohen Schlehenanteil gepflanzt wurden. Als Vergleichsstandorte wurden ein junger (ca. 12 Jahre), ein mittelalter Waldmantel (ca. 25 Jahre) und eine jüngere Heckenanpflanzung (ca. 12 Jahre) sowie zwei alte Hecken und 11 alte Waldmäntel (über 40 Jahre) in der Projektregion herangezogen.

2.3 Untersuchungsmethoden und Datenanalyse

Die Erfassung der Hemipteren-Artengemeinschaften erfolgte sowohl an den renaturierten Projektwaldrändern als auch an den Vergleichstandorten mittels Klopfproben an mehreren Terminen im Jahr, wobei pro Termin und Standort an den Straucharten Schlehe, Weißdorn und Wildrose jeweils 10 Positionen (größere Äste) beprobt wurden (s. ACHTZIGER 1995). Im Jahr der Pflanzung (erstes Besiedlungsjahr) konnten noch keine Klopfproben genommen werden, hier erfolgte nur eine optische Kontrolle. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden in den Analysen daher nur Daten ab dem zweiten Jahr verwendet. Der Aufbau der Hemipteren-Gemeinschaften an den Waldmantelpflanzungen der Projektwaldränder wurde im

Zeitraum von 1990 bis 1996 an ausgewählten Standorten lückenlos verfolgt. Je nach dem Jahr der Anpflanzung (1990, 1991 oder 1992) liegen somit Daten über einen Zeitraum von maximal sieben Jahren vor.

Die Auswertung der Daten erfolgte mittels üblicher statistischer Verfahren (s. SACHS 1984); die Berechnungen wurden mit den Statistikpaketen SIGMASTAT (FOX & al. 1995) und SPSSPC (NORUSIS 1990) durchgeführt. Die MDS-Ordinierung (MDS = multidimensional scaling, vgl. LUDWIG & REYNOLDS 1988, ACHTZIGER 1995) erfolgte mit dem Programm NTSYS (ROHLF 1988) auf der Basis von Wainstein-Indizes (vgl. MÜHLENBERG 1993).

Als Maß für die Ausbildung der Waldmantelstruktur an den einzelnen Projektwaldrändern wurde die mittlere Wuchshöhe (arithmetisches Mittel) verwendet, die auf der Höhenmessung von jeweils 10 gepflanzten Strauchindividuen pro Standort und Jahr basiert. Die Höhenmessungen erfolgten jeweils nach Abschluß der Vegetationsperiode im Herbst.

Als Maß für die Isolation der neu gepflanzten Gehölzstrukturen wurde die Entfernung (Luftlinie in m) zum nächsten potentiellen Rekrutierungsbiotop (Waldmantel oder Hecke mit Schlehen) gemessen.

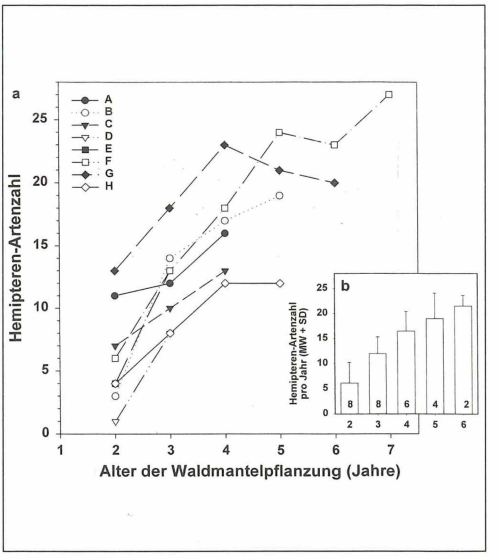

Abb. 1
(a) Verlauf der Hemipteren-Artenzahlen an den untersuchten Waldmantelpflanzungen A bis H während der Besiedlung (Schlehe), (b) Entwicklung der mittleren Hemipteren-Artenzahlen an Waldmantelpflanzungen im Laufe der Besiedlung.

Fig. 1
(a) Hemipteran species richness curves at four planted forest margin sites A to H during colonization (blackthorn), (b) mean Hemipteran species numbers at planted forest mantles through time of colonization.

3 Ergebnisse

3.1 Entwicklung der Artenzahlen an gepflanzten Waldmantelsträuchern

Die angepflanzten Schlehenmäntel der verschiedenen Standorte wurden rasch durch Hemipteren besiedelt. Nach geringen Artenzahlen im Jahr der Anpflanzung (optische Kontrolle) stiegen die Artenzahlen ab dem zweiten Besiedlungsjahr an allen Standorten rasch an (Abb. 1a). Über alle Standorte betrachtet ergibt sich in den ersten sieben Jahren der Besiedlung ein linearer Anstieg der Artenzahlen mit der Zeit (Abb. 1b), wobei das leichte Abflachen der Artenkurve im sechsten Jahr aufgrund der geringen Stichprobengröße ($n = 2$) statistisch nicht absicherbar ist. Der Aufbau der Hemipteren-Gemeinschaften variierte allerdings zwischen den einzelnen Waldmantelpflanzungen zum Teil erheblich: Trotz ähnlicher Artenzahlen im zweiten Jahr wies z.B. Waldrand F nach fünf Jahren doppelt soviele Arten auf wie Waldrand H (Abb. 1a).

3.2 Bestimmende Faktoren für die Besiedlungsdynamik

3.2.1 Alter und Struktur der Waldmantelpflanzung (Strukturdiversitäts-Hypothese)

Über alle Standorte und Untersuchungsjahre betrachtet war eine lineare Abhängigkeit der Hemipteren-Artenzahl von der mittleren Gehölzhöhe als Maß für den Struktur- und Ressourcenreichtum an einem Standort festzustellen (Abb. 2a, b): Entsprechend der Strukturdiversitäts-Hypothese waren demnach höhere, strukturell besser ausgebildete Pflanzungen artenreicher als strukturell weniger gut entwickelte Pflanzungen. Dieses Ergebnis entspricht durchaus den Erwartungen, da das Höhenwachstum der gepflanzten Schlehensträucher proportional zum Alter zunahm (lineare Beziehung, Abb. 2c), so daß die Beziehung in Abb. 2a die bereits in Abb. 1b dargestellte Altersabhängigkeit der Artenzunahme widerspiegelt. Dabei variierte das Wachstum der Anpflanzungen zwischen den einzelnen Standorten in Abhängigkeit von den standörtlichen Bedingungen, insbesondere der Bodenfeuchte: An bodenfrischen Standorten (z.B. B, F und G) trat der Kronenschluß der Gehölze bereits nach drei bis vier Jahren ein, während an trockenen Waldrandstandorten (z.B. Standort H) infolge des reduzierten Wachstums selbst nach fünf Jahren noch kein Zusammenwachsen der Sträucher zu erkennen war.

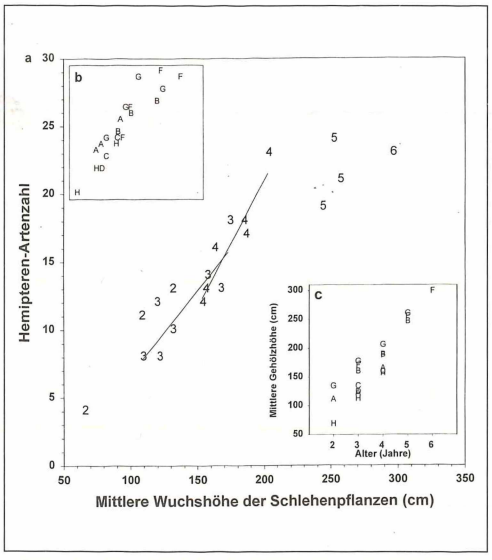

Abb. 2
(a) Beziehung zwischen Hemipteren-Artenzahl und mittlerer Gehölzhöhe pro Standort an Schlehe; Ziffern = Alter der Waldmantelpflanzung, durchgezogene Linien: Regression pro Altersgruppe (3 Jahre: r = 0.86, p < 0.05, n = 7; 4 Jahre: r = 0.95, p < 0.01, n = 6, (b) gleiche Beziehung wie in (a) mit Angabe der Standorte (Buchstaben).

Fig. 2
Relationship between Hemipteran species richness and mean height of shrubs at a site; numbers indicate the age of the site; lines: regressions for each age class (3 years: r = 0.86, p < 0.05, n = 7; 4 years: r = 0.95, p < 0.01, n = 6); (b) same relationship as in (a) with site labels (letters).

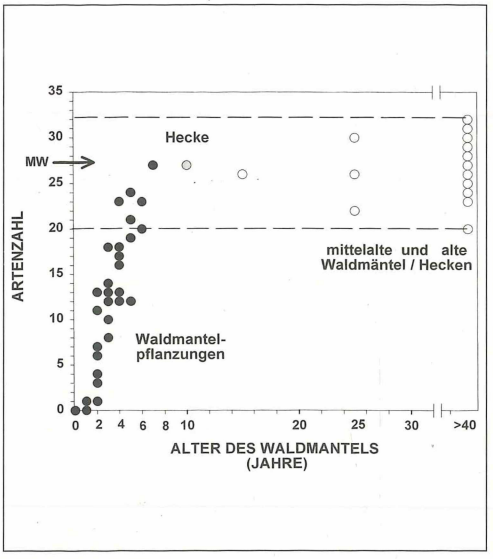

Abb. 3
Entwicklung der Hemipteren-Artenzahlen an Schlehe in Abhängigkeit vom Alter des Waldmantels; dunkle Punkte: an renaturierten Projektwaldrändern, grauer Kreis: Heckenanpflanzung, helle Punkte: an mittelalten und über 40 Jahre alten Waldrändern und Hecken; MW = Mittelwert der Artenzahlen an mittelalten und alten Standorten.

Fig. 3
Number of Hemipteran species numbers on blackthorn plotted with the age of the site; open circles: restored forest margins, grey circle: planted hedgerow, filled circles: middle-aged and more than 40 year old forest margins and hedges, MW = mean of species numbers at middle-aged and old sites.

Dennoch hat die Strukturvielfalt (mittlere Gehölzhöhe) einen direkten Einfluß auf die lokale Artenzahl: Die positive Artenzahl-Gehölzhöhen-Beziehung findet man auch unabhängig vom Alter, d.h. in Gruppen gleichalter Standorte (Regressionslinien in Abb. 1a): Trotz gleicher Besiedlungszeit wiesen bei den drei- und vierjährigen Standorten die weniger gut entwickelten Waldmäntel (geringere Gehölzhöhen) geringere Artenzahlen auf als strukturell besser entwickelte Pflanzungen (größere Gehölzhöhen). Bei den zweijährigen Standorten deutet sich dieser Trend an, ist jedoch aufgrund der geringen Stichprobenzahl (n = 3) nicht abzusichern (Abb. 2a). Das unterschiedliche Wachstum der Sträucher erklärt damit auch die unterschiedliche Entwicklung der Artenzahlen an den einzelnen Standorten (Abb. 1a). Auf lokaler Ebene ist die strukturelle Ausbildung des Waldmantels und damit das Angebot an Ressourcen und Nischen für den Aufbau der Hemipteren-Gemeinschaften damit von großer Bedeutung. Weitergehende statistische Analysen zur Trennung der Einzeleffekte der Besiedlungszeit (Alter per se) und des Strukturangebots (Gehölzhöhe), z.B. in Form einer Kovarianzanalyse mit der Gehölzhöhe als Kovariable und dem Alter als Faktor, sind aufgrund verbundener Stichproben (Beprobung gleicher Standorte in verschiedenen Jahren, Abb. 2b) und der heterogenen Datenverteilung über die Altersklassen nicht möglich.

3.2.2 Entfernung zu möglichen Ausgangsbiotopen der Besiedlung (Isolations-Hypothese)

Die Isolation der Anpflanzungen, d.h. die Entfernung zu potentiellen Rekrutierungsbiotopen wie vorhandenen Waldmantel- oder Heckenstrukturen schwankte zwischen 30m und 700m. Bei einem Vergleich der Artenzahlen an den unterschiedlich isolierten Stand-

orten zeigte sich kein negativer Effekt der Isolation auf die Besiedlung der Waldmantelpflanzungen durch Hemipteren (Korrelationen zwischen Entfernung in m und der Artenzahl: drei Jahre alte Standorte: $r_s = 0.50$, $p = 0.22$, $n = 7$; vier Jahre alte Standorte: $r_s = 0.54$, $p = 0.30$, $n = 6$). In der Projektregion ist die Isolation kein bestimmender Faktor für die Besiedlungsdynamik.

3.3 Aufbau der Artengemeinschaften im Vergleich zu alten vorhandenen Waldrändern

3.3.1 Vergleich der Artenzahlen

In Abb. 3 sind die Hemipteren-Artenzahlen an den Projektwaldrändern und den Vergleichsstandorten in Abhängigkeit vom Alter dargestellt. Über alle Standorte betrachtet deutet sich ein asymptotischer Verlauf des Artenzuwachses im Laufe der Besiedlung an. Es zeigt sich, daß manche Standorte bereits im fünften Besiedlungsjahr in den Bereich der Artenzahlen alter Vergleichswaldränder gelangten (durch Strichlinien markierter Bereich in Abb. 3). In günstigen Fällen, d.h. an strukturell rasch entwickelten Waldrändern (vgl. 3.2.1), konnten bereits nach sieben Jahren ähnliche Artenzahlen erreicht werden, wie sie im Mittel an alten, vorhandenen Waldrändern festgestellt werden (an Schlehe 27 Arten, markiert durch Pfeil in Abb. 3); auf alle untersuchten Pflanzungen bezogen wird dieser Artenzahlen-Mittelwert allerdings erst nach etwa 15 Jahren erreicht. Die artenreichen Pflanzungen erreichten nach sieben Jahren jedoch noch nicht den Artenreichtum der artenreichsten Vergleichswaldmäntel der Region (obere Strichlinie in Abb. 3); sie sind etwa so artenreich wie zehnjährige Heckenpflanzungen oder mittelalte Waldränder (Abb. 3).

3.3.2 Vergleich der Artenzusammensetzung

Hinsichtlich der qualitativen Zusammensetzung der Artenpools an den neu angelegten Waldmänteln und an den bestehenden Waldrändern ist im Laufe der Besiedlungszeit eine zunehmende Übereinstimmung zu erkennen. So konnten nach sieben Besiedlungsjahren in den Schlehenpflanzungen 70% der Arten nachgewiesen werden, die an den alten Vergleichsstandorten festgestellt wurden (ACHTZIGER & al. 1996, Projektendbericht an das Bundesamt für Naturschutz, Bonn). Nur wenige Arten wurden als Einzelindividuen ausschließlich an den neu angelegten Waldmänteln nachgewiesen.

Wie bei der Entwicklung der Artenzahlen an den einzelnen Standorten bereits dargelegt (Abb. 1a), erfolgte der Aufbau der Artengemeinschaften an den einzelnen Standorten unterschiedlich. Um die zeitliche Entwicklung der lokalen Artengemeinschaften an den Waldmantelpflanzungen im Vergleich zu den etablierten Gemeinschaften der alten Waldmäntel darzustellen, wurde eine MDS-Ordinierung für die Wanzen- und Zikadengemeinschaften durchgeführt (vgl. 2.3). Die Daten für Blattflöhe und Blattläuse wurden nicht einbezogen, da diese das Bild aufgrund hoher Populationsschwankungen stark verzerrt hätten. Die Ergebnisse der MDS-Ordinierung sind in Abb. 4 aufgetragen, wobei die zeitliche Entwicklung der Artengemeinschaften der Waldmantelpflanzungen durch Verbindungslinien angedeutet ist. In dem Ähnlichkeitsdiagramm liegen Standorte mit ähnlicher Gemeinschaftsstruktur eng beieinander; unähnliche Artengemeinschaften kommen dagegen weit voneinander entfernt zu liegen.

Die Artengemeinschaften der Vergleichsstandorte wiesen untereinander eine relativ hohe Ähnlichkeit bzgl. der Gemeinschaftsstruktur auf, wobei die Ge-

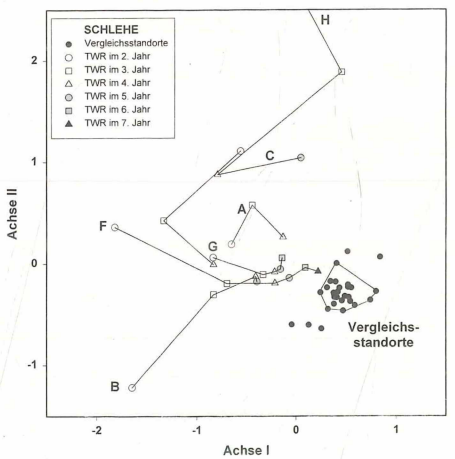

Abb. 4

Ergebnisse einer MDS-Ordinierung der Wanzen- und Zikadengemeinschaften an Schlehe an renaturierten Waldrändern (Testwaldrand, Buchstaben) und an alten Vergleichswaldmänteln (mit Linie verbunden) und Hecken (freistehende Punkte); die zeitliche Entwicklung an den renaturierten Waldrändern ist jeweils ab dem zweiten Besiedlungsjahr durch Verbindungsstriche angedeutet.

Fig. 4

Results of a MDS-ordination of Heteroptera and Auchenorrhyncha communities on blackthorn at restored forest margins (Testwaldrand, letters) and at old forest sites (connected with lines) and hedges (without lines) from the second year on; subsequent communities at restored sites are connected with lines.

meinschaften der Waldmäntel (in Abb. 4 durch Verbindungslinien zusammengefaßt) und die der Hecken (frei stehende Punkte) nochmals differenziert werden. Unter Einbeziehung der bereits dargestellten Ergebnisse können bei der Besiedlung der Schlehenpflanzen an Waldrändern durch Hemipteren zusammenfassend folgende Phasen unterschieden werden:

▶ 1. und 2. Besiedlungsjahr: Die Artengemeinschaften sind noch sehr artenarm, sie ähneln sich daher untereinander kaum (Abb. 4). Sie bestehen hauptsächlich aus Arten, die die Kraut- und die Gehölzschicht gleichermaßen besiedeln und zum Großteil bereits vorher am jeweiligen Standort vorhanden waren.

▶ 3. und 4. Besiedlungsjahr: Aufgrund der aktiven Besiedlung insbesondere durch weit verbreitete gehölzbesiedelnde Arten etabliert sich eine typische Erstbesiedlerfauna aus Schlehenbesiedlern und polyphagen Gehölzbesiedlern. Dadurch nähern sich die Artengemeinschaften der Waldmantelpflanzungen bzgl. ihrer Zusammensetzung zunehmend untereinander an (Abb. 4). Gleichzeitig nimmt der Anteil der Kraut- und Gehölzbesiedler ab.

▶ Ab dem 4. Besiedlungsjahr (nach dem Kronenschluß der Sträucher): Durch die zunehmende Dominanz der Gehölzbesiedler kommt es – in Abhängigkeit von der strukturellen Entwicklung der Gehölze – sowohl hinsichtlich der Artenzahl (vgl. Abb. 3) als auch bzgl. der qualitativen und quantitativen Artenzusammensetzung (Abb. 4) zu einer allmählichen Annäherung an die etablierten Gemeinschaften der alten Vergleichswaldmäntel und -hecken. In dieser Phase stellen sich auch ökologisch anspruchsvollere Waldrandarten an den Pflanzungen ein.

Wie das Beispiel des strukturell rasch entwickelten Projektwaldrands F zeigt, kann in günstigen Fällen bereits nach sieben Jahren eine Angleichung an die etablierten Artengemeinschaften erreicht werden. Erfolgt die strukturelle Waldmantelausbildung dagegen verzögert (z.B. am Waldrand H) oder liegen andere standörtliche Besonderheiten vor (z.B. nordexponierte Lage wie am Waldrand A), dann sind auch nach fünf Jahren noch erhebliche Unterschiede zu etablierten Vergleichsgemeinschaften zu finden. In diesen Fällen dürfte der Besiedlungsprozeß deutlich längere Zeiträume (ein bis zwei Jahrzehnte) in Anspruch nehmen.

4 Diskussion der Ergebnisse

Die vorgestellten Untersuchungen zur Besiedlungsdynamik von neu geschaffenen Gehölzbiotopen durch Hemipteren zeigten in den ersten sieben Jahren einen raschen Aufbau der Artengemeinschaften an den gepflanzten Schlehensträuchern. Ausgehend von sehr geringen Artenzahlen im ersten Besiedlungsjahr erfolgte über alle Standorte betrachtet eine nahezu lineare Artenzunahme (Kap. 3.1, Abb. 1). Ähnliche Besiedlungsmuster finden sich auch auf den parallel untersuchten Gehölzen Wildrose (Rosa spp.) und Weißdorn (Crataegus spp.) (ACHTZIGER & al. 1996, Projektendbericht an das Bundesamt für Naturschutz, Bonn).

Entsprechend der Strukturdiversitäts-Hypothese wird die Besiedlungsgeschwindigkeit im wesentlichen durch die physisch-strukturelle Entwicklung der Gehölze bestimmt (Kap. 3.2.1, Abb. 2). Wie Untersuchungen zur Pflanzenarchitektur und zur strukturellen Entwicklung von angepflanzten Gehölzen ergaben (ACHTZIGER 1995, 1997), kann die Gehölzhöhe als Maß für das den Insekten zur Verfügung stehende Struktur- und Nahrungsangebot (Versteck-, Eiablage- und Fraßmöglichkeiten) und die besiedelbare Oberfläche (Blattwerk) angesehen werden. Dadurch ist zu erklären, daß sich an Standorten mit schnellem Wachstum der Pflanzen nach einer bestimmten Zeit wesentlich mehr Arten etablieren können als an gleichalten, strukturell weniger gut ausgebildeten Waldmänteln (vgl. Kap.3.2, Abb. 2). Aufgrund der Interkorrelation zwischen Alter und Wachstum (Kap. 3.2.1) kann der Einfluß der reinen Besiedlungszeit (Alter per se) auf die Artenzahlentwicklung unabhängig von der Gehölzhöhe nur schwer abgeschätzt werden (vgl. HURD & FAGAN 1992). Die hier vorgestellten Daten erlauben aufgrund der vorhandenen Datenstruktur keine weitere statistische Analyse (Kap. 3.2.1).

Positive Beziehungen zwischen Artenreichtum und bestimmten Struktur- und Größenparametern der besiedelten Vegetation konnten auch in anderen Pflanzen-Insekten-Systemen nachgewiesen werden (z.B. FOWLER 1985, LAWTON 1983, 1986; REAVEY & GASTON 1991). Untersuchungen an Hecken unterschiedlicher struktureller Ausprägung (Breite, Gehölzartenzusammensetzung) bestätigen ebenfalls die hier gefundenen positiven Beziehungen zwischen dem Artenreichtum von gehölzbesiedelnden Insekten und der Gehölzbiotopsstruktur: So steigt die Artenzahl an Wanzen und Zikaden mit der Heckenbreite sowie mit der Heckenbewertungszahl nach ZWÖLFER & al. (1984) an, einem Index, in den neben der Heckendichte eines Gebiets auch die Altersstruktur und die Artenzusammensetzung des Gehölzkörpers eingehen (ACHTZIGER 1995).

Negative Effekte der Isolation der neu geschaffenen Biotope auf die Besiedlungsgeschwindigkeit waren in der untersuchten Region nicht feststellbar (Kap. 3.2.2). Distanzen von maximal 700m Entfernung zwischen möglichen Ursprungsbiotopen und neugeschaffenen Anpflanzungen stellen für die Mehrzahl der untersuchten Arten offenbar keine unüberbrückbare Distanz dar. Durch ihre Flugfähigkeit sind die meisten gehölzbesiedelnden Hemipteren-Arten

sowohl zu Kurzflügen innerhalb des Biotops als auch zu längeren Distanzflügen befähigt (vgl. SOUTHWOOD 1960, WALOFF 1973). In stark ausgeräumten Landschaften mit sehr wenigen potentiellen Ursprungsbiotopen wie Waldmänteln, Hecken oder Feldgehölzen spielt die Isolation sicherlich eine größere Rolle. Dafür spricht zumindest die verzögerte Besiedlung von gepflanzten Hecken in heckenarmen Gebieten Nordbayerns (ACHTZIGER 1995).

In der Auftragung der Artenzahlen von Neuanpflanzungen und mittelalten bis alten Waldmantel- und Heckenbiotopen in Abhängigkeit von der Zeit deutet sich für die Besiedlung von Gehölzbiotopen durch Hemipteren ein insgesamt asympotischer Verlauf an (Kap. 3.3.1., Abb. 3). Nach diesem Modell müßte die Artenzahl in den Pflanzungen in wenigen Jahren ein Maximum erreichen. Eine leichte Verringerung der Artenzunahme und damit ein Abknicken der Artenkurven zeichnet sich an manchen Standorten bereits nach fünf bis sechs Jahren ab (Abb. 1a). Ein Einpegeln der Artenzahlen im Bereich der Werte etablierter Artengemeinschaften der Region kann zu diesem Zeitpunkt zwar noch nicht abgesichert werden, wird jedoch durch die Ergebnisse an Rose und Weißdorn bestätigt. Der asymptotische Verlauf der Artenakkumulation entspricht den aus der Sukzessionsforschung bekannten Ergebnissen (z.B. BROWN & SOUTHWOOD 1987).

Da Konkurrenz zwischen den Arten in dem untersuchten System von untergeordneter Bedeutung für die lokale Artenzahl ist (ACHTZIGER 1995), ist der Verlauf der Artenakkumulation in Form einer Sättigungskurve nicht als Artensättigung der lokalen Artengemeinschaften aufgrund interspezifischer Konkurrenz zu interpretieren. Bis auf wenige Ausnahmen waren die besiedelnden Arten auch an den zum Vergleich untersuchten alten Waldrändern der Region vorhanden (Kap. 3.3.2), die Besiedlung vollzog sich also im Rahmen des vorhandenen Artenpools. Daher ist zu vermuten, daß die Artenbegrenzung im vorliegenden Falle wahrscheinlich auf die Erschöpfung des regionalen Artenpools an möglichen Besiedlern zurückgeht (vgl. CORNELL & LAWTON 1992) und daß Veränderungen des regionalen Artenpools durch biogeographische Prozesse, z.B. großräumige Arealerweiterungen von Arten, die lokale Artenzahl ebenfalls beeinflussen können (vgl. RICKLEFS & SCHLUTER 1993, ACHTZIGER 1995). Der Einfluß dieser übergeordneten Faktoren ist jedoch im vorliegenden Fall gegenüber den lokalen diversitätsbestimmenden Faktoren (Strukturdiversität) zu vernachlässigen.

In Abhängigkeit von den strukturellen Entwicklung des Waldmantels näherten sich die Besiedler-Artengemeinschaften bzgl. wichtiger Gemeinschaftsstrukturparameter (Artenzahl, Artenzusammensetzung) den Gemeinschaften alter Waldmäntel an. Dies ist im wesentlichen auf die Etablierung von weit verbreiteten gehölzbesiedelnden Hemipteren-Arten zurückzuführen, für die sich die ökologischen Bedingungen im Laufe der Strauchmantelentwicklung zunehmend verbessern, während sie sich für die anfangs vorherrschenden Arten der Kraut- und Strauchschicht zunehmend verschlechtern. Analog zu Sukzessionsabläufen können die Veränderungen der Artenzusammensetzungen im Laufe der Besiedlung von Gehölzen mit der Verschiebung der ökologischen Habitatparameter erklärt werden (vgl. BROWN & SOUTHWOOD 1987).

Unter günstigen Voraussetzungen (schnelles Wachstum der Gehölze, rascher Kronenschluß) können bereits nach sieben Jahren relativ hohe Übereinstimmungen zwischen jungen und etablierten Gemeinschaften bzgl. Artenzahl und Gemeinschaftsstruktur erreicht werden (Kap. 3.3). Im Rahmen der dargestellten Untersuchungen stellen diese Fälle jedoch die Ausnahme dar (Abb. 1, 4); an den meisten Anpflanzungen waren nach dieser Zeit noch deutliche Unterschiede zu den etablierten Gemeinschaften vorhanden.

Aus der Sicht der naturschutzfachlichen Erfolgskontrolle der durchgeführten Renaturierungsmaßnahmen an Waldrändern sind die Ergebnisse folgendermaßen zu interpretieren: Die rasche Besiedlung der Neuanpflanzungen sowie die – zumindest unter günstigen Bedingungen – weitgehende Angleichung der jungen Artengemeinschaften an typische Waldrandgemeinschaften sind sicherlich als Erfolg der Pflanzmaßnahmen zu werten. Da das Wachstum und die Entwicklung der Sträucher in Anpflanzungen aufgrund höherer Nährstoffversorgung (ehemalige landwirtschaftlich genutzte Flächen) sowie der besseren Aufwuchsbedingungen (Pflanzung von vorgezogenem Material, Schutz vor Verbiß durch Zäunungen, s. KÖGEL & al. 1993) insgesamt rascher vonstatten ging als unter natürlichen Bedingungen (s. ACHTZIGER & RICHERT 1997), erfolgt der Aufbau der Artengemeinschaften in den Pflanzungen ebenfalls schneller als unter Bedingungen der natürlichen Sukzession. Durch gezielte Pflanzungen kann somit die Ausbildung von Waldmantel-Biozönosen gegenüber der natürlichen Sukzession deutlich beschleunigt werden.

Wie die auch nach sieben Besiedlungsjahren zwischen Neuanpflanzungen und alten Waldmänteln vorhandenen Unterschiede bzgl. Artenreichtum (Abb. 3) und Artenzusammensetzung (Abb. 4) andeuten, kann die Etablierung waldrandtypischer Artengemeinschaften auch in Waldmantelpflanzungen Zeiträume von Jahrzehnten in Anspruch nehmen. Daraus ist für den Naturschutz an Waldrändern zu folgern, daß alte, struktur- und artenreiche Waldränder und ihre Lebensgemeinschaften durch Anpflanzungen allenfalls längerfristig ersetzt werden können. Waldmantelpflanzungen können somit keinen kurzfristi-

gen Ersatz für den Verlust alter, arten- und strukturreicher Waldränder darstellen; vielmehr muß der Erhalt bestehender, historisch gewachsener strukturreicher Waldrandbereiche absolute Priorität besitzen.

Danksagung

Das E&E-Projekt »Aufbau reichgegliederter Waldränder« wurde vom Bundesamt für Naturschutz mit Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit (BMUNR) gefördert. Dem Landschaftspflegeverband Mittelfranken e.V. sei für die gute Zusammenarbeit während der wissenschaftlichen Begleituntersuchungen gedankt. Die Anmerkungen zweier anonymer Gutachter trugen wesentlich zur Verbesserung des Manuskriptes bei.

Literatur

ACHTZIGER, R., 1991: Zur Wanzen- und Zikadenfauna von Saumbiotopen – eine ökologisch-faunistische Analyse als Grundlage für eine naturschutzfachliche Bewertung. – Berichte ANL (Laufen/Salzach) 15: 37–68.

ACHTZIGER, R., 1995: Die Struktur von Insektengemeinschaften an Gehölzen: Die Hemipteren-Fauna als Beispiel für die Biodiversität von Hecken und Waldrandökosystemen. – Bayreuther Forum Ökologie (bfö) 20: 216S.

ACHTZIGER, R., 1997: Organization patterns in a tritrophic plant-insect system: Hemipteran communities in hedges and forest margins. – In: K. DETTNER, G. BAUER & W. VÖLKL (ed) Vertical food web interactions – evolutionary patterns and driving forces, Springer, Heidelberg, Ecological Studies 130: 277–297.

ACHTZIGER, R., T. BLICK, A. GEYER & E. RICHERT, 1996: Aufbau reichgeliederter WAldränder. – Projektendbereicht zum E&E-Vorhaben »Aufbau reichgegliederter Waldränder« an das Bundesamt für Naturschutz, Bonn (unveröff.).

ACHTZIGER, R. & E. RICHERT, 1997: Aufbau reichgegliederter Waldränder – Überlegungen zu Schutz und Entwicklung. – In: Materialien der Ökologischen Bildungsstätte Oberfranken (ed) Naturschutzforschung in Franken II. – Naturschutzzentrum Wasserschloß Mitwitz. Materialien 1/97: 47–50.

BROWN, V. K., 1991: The effects of habitat structure during succession in terrestrial communities. – In: S. S. BELL, E. D. MCCOY & H. R. MUSHINSKY (ed.), Habitat structure – the arrangement of objects in space. – Chapman & Hall, London: 141–167.

BROWN, V. K. & T. R. E. SOUTHWOOD, 1983: Trophic diversity. niche breadth and generation times in exopterygote insects in a secondary succession. – Oecologia 56: 220–225.

BROWN, V. K. & T. R. E. SOUTHWOOD, 1987: Secondary succession: Patterns and strategies. – In: A. J. GRAY, M. J. CRAWLEY, P. J. EDWARDS (ed) Colonization, succession and stability. – Blackwell, Oxford: 315–337.

CORNELL, H. V. & J. H. LAWTON, 1992: Species interactions, local and regional processes, and the limits of ecological communities: A theoretical perspective. – J. Anim. Ecol. 61: 1–12.

DOLLING, W. R., 1991: The Hemiptera. – Oxford University Press, Oxford: 274S.

FOWLER, S. V., 1985: Differences in species richness and faunal composition of birch seedlings, saplings and trees: The importance of plant architecture. – Ecological Entomology 10: 159–169.

FOX, E., K. SHOTTON & C. ULRICH (1995): SIGMASTAT – User's Manual.

GILPIN, M. E. & I. HANSKI, 1991: Metapopulation dynamics. – Academic Press, London.

GRAY, A. J., M. J. CRAWLEY, P. J. EDWARDS (ed), 1987: Colonization, succession and stability. – Blackwell, Oxford.

HENGEVELD, R., 1994: Biogeographical ecology. – J. Biogeogr. 21: 341–351.

HURD, L. E. & W. F. FAGAN, 1992: Cursorial spiders and succession: age or habitat structure? – Oecologia 92: 215–221.

KÖGEL, K., R. ACHTZIGER, T. BLICK, A. GEYER, A. REIF & E. RICHERT, 1993: Aufbau reichgegliederter Waldränder – ein E&E-Vorhaben. – Natur und Landschaft 68(7/8): 386–394.

LAWTON, J. H., 1983: Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. – Ann. Rev. Entomol. 28: 23–39.

LAWTON, J. H., 1986: Surface availability and insect community structure: the effects of architecture and fractal dimensions of plants. – In: JUNIPER, B.D. & T.R.E. SOUTHWOOD (ed) Insects and the plant surface. – Edward Arnold, London: 317–331.

LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS, 1988: Statistical ecology, A primer on methods and computing. – New York: 337 S.

MÜHLENBERG, M., 1993: Freilandökologie. – Quelle & Meyer, Heidelberg, 431S.

NORUSIS, M. F., 1990: SPSSPC+. – Chicago.

REAVEY, D. & K. J. GASTON, 1991: The importance of leaf structure in oviposition by leaf-mining microlepidoptera. – OIKOS 61: 19–28.

RICKLEFS, R. E. & D. SCHLUTER (ed), 1993: Species diversity in ecological and communities – historical and geographical perspectives. – University Press of Chicago, Chicago: 414S.

ROHLF, F. J., 1988: NTSYS-PC. – Exeter Publishing Ltd., New York.
SACHS, L., 1986: Angewandte Statistik. – Springer Verlag, Berlin, 6. Aufl., 552S.
SOUTHWOOD, T. R. E., 1960: The flight activity of Heteroptera. – Trans. R. ent. Soc. London 112: 173–220.
WALOFF, N., 1973: Dispersal by flight of leafhoppers (Auchenorrhyncha). – J. Apll. Ecol. 10: 705–730.
ZWÖLFER, H., G. BAUER, G. HEUSINGER, 1984: Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. – Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL) (Beiheft 3, Teil 2) (Laufen/Salzach), 155 S.

Adresse

Dr. Roland Achtziger
Technische Universität Bergakademie Freiberg
Interdisziplinäres Ökologisches Zentrum (IÖZ)
AG Biologie
Leipziger Straße 29
D-09599 Freiberg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 28_1997

Autor(en)/Author(s): Achtziger Roland

Artikel/Article: Besiedlungsdynamik von Hemipteren-Gemeinschaften an regenerierten Waldrändern 281-289