

Die Habitat-Heterogenität-Hypothese getestet an einem Sukzessionsgradienten des Grünlands

S. Kesting und J. Isselstein

Department für Nutzpflanzenwissenschaften, Universität Göttingen

Einleitung

Unter dem Begriff Habitat-Heterogenität-Hypothese läßt sich eine weit geführte ökologische Diskussion zusammenfassen, die den Zusammenhang von Habitatheterogenität und (Arten-) Diversität behandelt. Die Diskussion reicht zurück bis in die Mitte des vergangenen Jahrhunderts (z. B. SIMPSON 1949, MACARTHUR & WILSON 1967). Unter dem Namen Mosaikkonzept erfolgte später eine Bearbeitung des Themas für die Agrarkulturlandschaft (DUELLI 1992, 1997). Die Grundannahme ist, daß strukturreiche Habitate ein größeres Angebot an verschiedenen ökologischen Nischen und dadurch eine höhere Vielfalt an Organismen (Arten-Diversität) aufweisen. Untersucht wurde die Gültigkeit dieser Hypothese für einen Sukzessionsgradienten extensiven Grünlands. Es wird angenommen, daß die Verbuschung, als Anzeichen der Sukzession, zunächst zu einer höheren Habitatheterogenität und damit auch zu einer höheren Arten-Diversität führt. Praktische Bedeutung bekommen diese Überlegungen für die Landschaftspflege, wenn unter Abschätzung von Nutzen und Kosten eine Maximierung der Biodiversität angestrebt wird.

Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in einer abwechslungsreichen Muschelkalk-Hügellandschaft im Nordosten der Stadt Göttingen (Niedersachsen). Es umfaßt eine Fläche von etwa 250 ha. Bei dem Grünland handelt es sich um ertragsarme, extensiv genutzte Wiesen und Weiden. Teilweise erfolgt nur noch eine Mindestnutzung (zweijähriges Mulchen) oder die Flächen sind bereits aus der Nutzung herausgenommen worden.

Mit einem geschichteten systematischen Probenesign wurden 30 Untersuchungsflächen (plot = 100 m²) so ausgewählt, daß eine möglichst weite Amplitude eines Verbuschungsgradienten abgedeckt wird. Die Flächen lassen sich jeweils einem der folgenden Biotoptypen (nach DRACHENFELS 2004) zuordnen: Kalk-Magerrasen, mesophiles Grünland, halbruderales Gras- und Staudenfluren, mesophiles Gebüsch, Pionier-/Sukzessionswald.

Für die Quantifizierung des Verbuschungsgrades wird ein Verbuschungsindex eingeführt. Er setzt sich zusammen aus der Bedeckung und der Höhe der Strauchschicht und berechnet sich wie folgt:

$$\text{Verbuschungsindex} = \log (\text{Höhe} * \text{Bedeckung})$$

Als Diversitätsmaß wurde die Anzahl der Gefäßpflanzenarten gewählt. Pro Versuchsfläche wurde in zehn, nach einem Zufallsmuster angeordneten Quadratmeterflächen (subplots), die Artenzahl erhoben. Die Auswertung der Daten erfolgte durch Regressionsanalyse. Außerdem wurde eine hierarchische Analyse der Arten-Diversität durchgeführt. Dieser lag das additive Modell der Diversität zugrunde (MACARTHUR ET AL. 1966, LEVINS 1968, LANDE 1996). Das bedeutet, daß die Gesamtdiversität (γ) als die Summe einzelner Diversitätskomponenten (α , β_1 , β_2 , ...) aufgefaßt wird.

Ergebnisse und Diskussion

Das Ergebnis der Regressionsanalyse ist in Abbildung 1 dargestellt. Zwischen der Artenzahl je plot und dem Verbuschungsgrad ist kein linearer Zusammenhang festzustellen ($R^2 = 0.33$, n.s.). Wie das Ergebnis der nichtparametrischen Loess-Regression jedoch zeigt, kann ein nichtlinearer Zusammenhang mit einem Maximum der Artenzahl bei mittlerem Verbuschungsgrad angenommen werden.

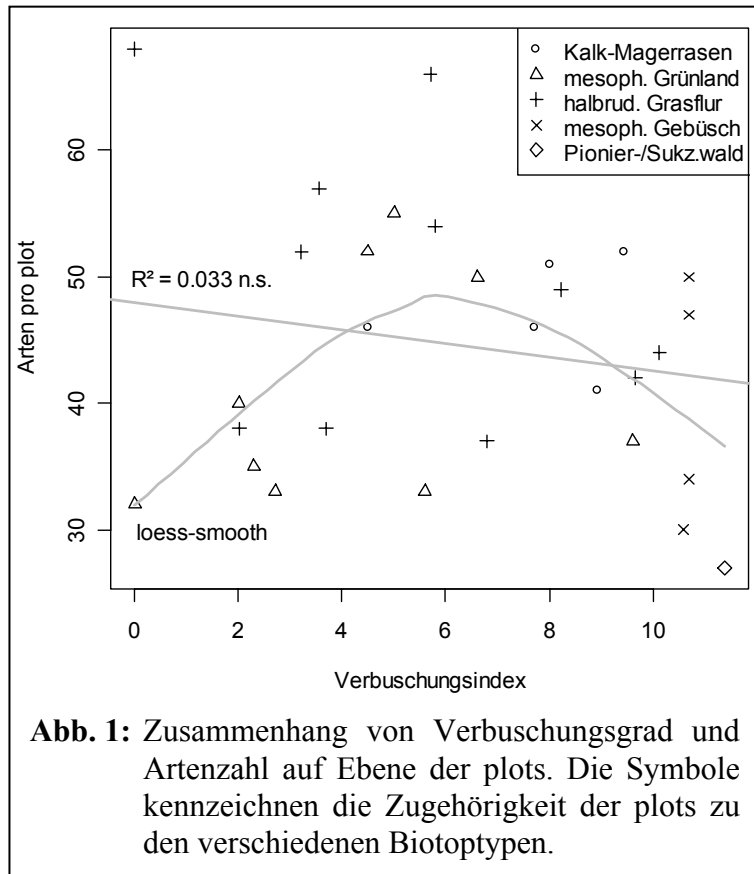


Abbildung 2 zeigt die Verteilung der Diversitätskomponenten für die verschiedenen Biotoptypen (links) sowie für verschiedene Stufen der Verbuschung (rechts). Die plots wurden dazu nach aufsteigendem Verbuschungsindex sortiert und in Klassen mit jeweils fünf plots eingeteilt. Die höchste α -Diversität (auf Ebene der subplots) wird in den Verbuschungsklassen 4 und 5 erreicht. Dies entspricht einem Verbuschungsindex von 6.6 – 8.9 bzw. 8.9 – 10.1. Ein Verbuschungsindex von 8 würde sich beispielsweise bei einer Strauchbedeckung von 25 % und einer Strauchhöhe von 120 cm ergeben. Hinsichtlich der Biotoptypen fällt eine geringe α -Diversität bei den Biotoptypen mesophiles Gebüsch und Pionier-/Sukzessionswald auf. Die höchste β_1 -Diversität (auf Ebene der plots) sowie die höchste β_2 -Diversität (auf Ebene des Biotoptyps bzw. der Verbuschungsklasse) werden in dem Biotoptyp halbruderale Gras- und Staudenflur bzw. in der Verbuschungsklasse 3 erreicht. Zu beachten ist, daß die Werte der β_2 -Diversität für die Biotoptypen (Abbildung 2, links) nicht miteinander vergleichbar sind, da hier keine gleichmäßige Klassenbesetzung vorliegt.

Das Ergebnis der hierarchischen Analyse deckt sich weitgehend mit dem der Regressionsanalyse. Die höchsten Diversitätswerte werden bei einem mittleren Verbuschungsgrad festgestellt. Darüber hinaus zeigt sie eine gewisse Skalenabhängigkeit in den unterschiedlichen Ergebnissen für die α - und β -Diversität. Während die Diversität auf Ebene der subplots (1 m²) bis zu der Verbuschungsklasse 5 ansteigt, nimmt die β -Diversität ab Verbuschungsklasse 4 bereits wieder ab. Dieser Effekt ist jedoch nur schwach ausgeprägt.

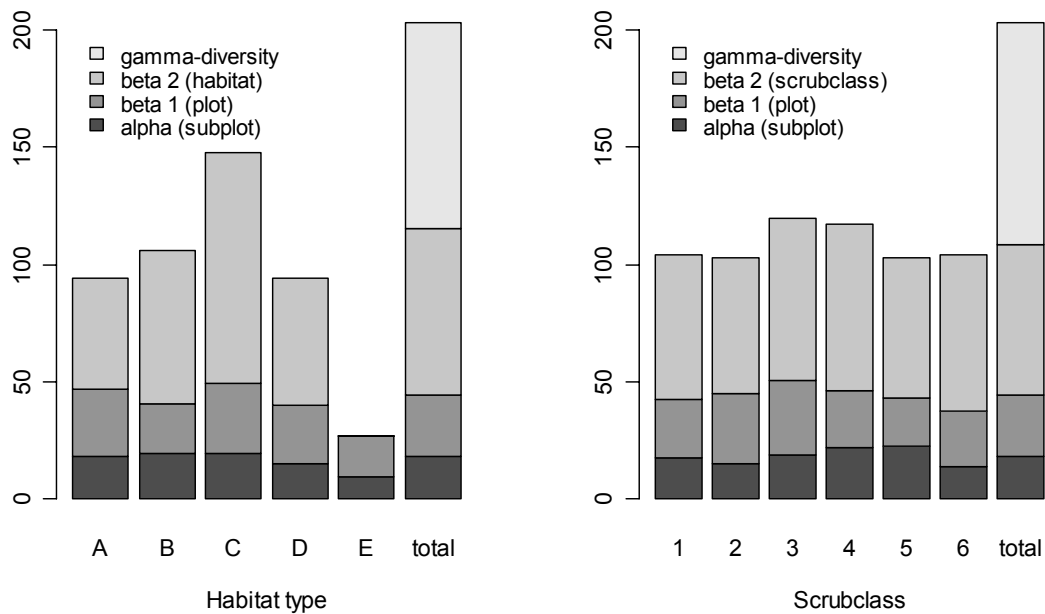


Abb 2: Komponenten der Pflanzenarten-Diversität berechnet nach dem additiven Modell. links: Einteilung nach dem Biotoptyp (A: Kalk-Magerrasen, B: mesophiles Grünland, C: halbruderale Gras- und Staudenfluren, D: mesophiles Gebüsch, E: Pionier-/Sukzessionswald), rechts: Einteilung nach dem Verbuschungsgrad (fünf plots pro Klasse, geordnet nach aufsteigendem Verbuschungsindex).

Das Ergebnis entspricht, zumindest für die Anfangsstadien der Sukzession, den Erwartungen der Habitat-Heterogenität-Hypothese. Ältere Untersuchungen an Ackerbrachen fanden einen ähnlichen Zusammenhang mit maximaler Diversität bei mittlerem Sukzessionsstadium (z. B. WHITTAKER 1972, BAZZAZ 1975). Als Ursache dafür ist v. a. das gleichzeitige Vorkommen von unterschiedlich lichtbedürftigen Arten anzunehmen. Die Abnahme der Diversität im weiteren Verlauf der Sukzession muß auch keinen Widerspruch zur Habitat-Heterogenität-Hypothese bedeuten. Hier müßte geprüft werden, inwiefern eine weiterführende Sukzession die Habitatheterogenität konkret beeinflußt. Da im Ergebnis der Sukzession (Waldstadium) wieder ein homogenes Habitat erwartet werden kann, stellt die Sukzession hier kein Maß der Habitatheterogenität mehr dar. Diskutiert wird auch ein negativer Effekt auf die Biodiversität, der durch Habitatfragmentation verursacht wird (SAUNDERS et al. 1991). Durch Fragmentation können Barrieren für den genetischen Austausch zwischen den Populationen sowie für die Ausbreitung der Sippen entstehen. Bezogen auf die Gefäßpflanzen sollte dieser Effekt auf Ebene der plots und subplots (bis 100 m²) noch nicht zum tragen kommen. Beim Vergleich der Biotoptypen sowie dem Vergleich verschiedener Verbuschungsklassen gewinnt die Habitatfragmentation an Bedeutung. Dieser Einfluß könnte durch ein räumliches Modell, welches die für die Populationsdynamik wichtigen Landschaftsstrukturen berücksichtigt, ermittelt werden.

Generell wird die Habitat-Heterogenität-Hypothese in der Literatur überwiegend bestätigt. Eine Übersicht zu Arbeiten, die die faunistische Diversität im Kontext der Habitatheterogenität behandeln, findet sich bei TEWS et al. (2004).

Zusammenfassung

Die Habitat-Heterogenität-Hypothese wird durch die Untersuchung eines Sukzessionsgradienten im Grünland bestätigt. Die durch die Verbuschung gesteigerte Habitatheterogenität vermag sowohl die Gesamtdiversität der Landschaft (γ -Diversität) als auch die Diversität auf niedrigerem Skalenniveau (β -Diversität) zu erhöhen. Dieser positive Effekt der Sukzession auf die Arten-Diversität ist bis zu einem mittleren Verbuschungsgrad zu beobachten.

Literatur

- BAZZAZ, F.A. (1975): Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- DRACHENFELS, O.V. (2004): Kartierschlüssel für Biotoptypen in Niedersachsen. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen*. A/4: 1-240.
- DUELLI, P. (1992): Mosaikkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 21: 379-383.
- DUELLI, P. (1997): Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 62: 81-91.
- LANDE, R. (1996): Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76 (1):5-13.
- LEVINS, R. (1968): *Evolution in changing environments, some theoretical explorations*. Princeton Univ. Press.
- MACARTHUR, R.H., RECHER, H. und CODY, M. (1966): On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100: 319-332.
- MACARTHUR, R.H. und WILSON, E.O. (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. und MARGULES, C.R. (1991): Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32.
- SIMPSON, E.H. (1949): Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- TEWS, J. et al. (2004): Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.