

## **Ergänzungen zum Bristol-Band 48 von Helen Müri 2015: Die kleine Wildnis. Einblicke in die Lebensgemeinschaft der kleinen Raubsäuger und ihrer Beutetiere in Mitteleuropa.**

### **Inhalt**

DIE HAUPTDARSTELLER ALS KNOTEN IM LEBENSNETZ .....	- 3 -
Biomassenvergleich .....	- 3 -
Einige besondere Schwierigkeiten der Wieselforschung .....	- 4 -
Höhenverbreitung einiger Kleinkarnivoren und ihrer Beutetiere .....	- 5 -
ZUSAMMENLEBEN IN DER POPUALTION.....	- 6 -
Minimalgrösse von überlebensfähigen Populationen (minimum viable population).....	- 6 -
Sozialverhalten und Raumorganisation .....	- 10 -
Metapopulation und Quellen-Senken-Struktur (Source-Sink-Struktur) .....	- 10 -
Lebenslaufstrategien und Populationsentwicklung .....	- 15 -
Abwanderung (dispersal) oder Verbleiben im Herkunftsgebiet (Philopatry)? .....	- 17 -
DAS OPTIMALE VERHALTEN .....	- 18 -
Optimales Verhalten und Anpassung an die Umwelt.....	- 18 -
Energiebudget.....	- 19 -
Der optimale Nahrungserwerb (Optimal Foraging) .....	- 20 -
EIN VIELFÄLTIGES BEZIEHUNGSNETZ .....	- 22 -
Die wichtigsten Beziehungstypen: .....	- 22 -
Komplexe Systeme und die Grenzen der Forschung .....	- 22 -
Übertragbarkeit von Forschungsergebnissen zur Räuber-Beute-Beziehung.....	- 24 -
Komplexe Ergebnisse eines Feldexperimentes zu Prädation und Konkurrenz .....	- 25 -
Viele Hypothesen zu Zyklen und unregelmässiger Bestandesschwankungen .....	- 26 -
Veränderte Situation in Mitteleuropa? .....	- 27 -
Wissenschaftliche Untersuchungen der Synchronität und die Rolle von Moran-Effekt und Abwanderung .....	- 28 -
Gegenseitige (koevolutive) Anpassungen zwischen Räubern und ihrer Beute .....	- 29 -
Konkurrenz als Kampf oder als Wettbewerb? .....	- 30 -

Lebensraumveränderung – Nahrungsnetz - Konkurrenz .....	- 30 -
VERSCHLUNGENE PFADE DURCH DEN EINFLUSSDSCHUNDEL .....	- 32 -
Wichtige Variable in einer Lebensgemeinschaft .....	- 32 -
Die Zahl der Variablen in einer Kleinsäugergesellschaft – ein Rechenbeispiel .....	- 33 -
Annäherung an ein besseres Verständnis von Variablenrollen und Rückkoppelungen durch die Analyse eines Ausschnitts der Lebensgemeinschaft ...	- 33 -
DAS GROSSE ZUSAMMENSPIEL .....	- 35 -
Die „Community“ – ein schwer übersetzbarer Begriff .....	- 35 -
Die Metacommunity in der neueren Wissenschaft .....	- 37 -
Die vier „Leibold-Perspektiven“ .....	- 38 -
Dynamik in der Kleinsäugergesellschaft und ihre Ursachen .....	- 40 -
Mechanismen der Stabilitätserhaltung .....	- 40 -
EXISTENZGRUNDLAGE LANDSCHAFT .....	- 42 -
Ökologische Nische und Habitat .....	- 42 -
Wichtige Pfeiler der Anpassungsfähigkeit .....	- 43 -
Landschaftsökologie und Makroökologie .....	- 43 -
VIELFALT IN ALLEN BEREICHEN .....	- 44 -
Was ist Biodiversität .....	- 44 -
Einige wichtige Aspekte der Koexistenz .....	- 45 -

Die Wünsche verschiedener Leserschichten unterscheiden sich stark, insbesondere wenn sich ein Buch sowohl an interessierte Laien als auch an Fachleute richtet. Die einen wollen im Lesefluss nicht zu sehr durch viele Details abgelenkt werden. Andere möchten genauer nachvollziehen können, wie die beschriebenen Vorgänge untersucht wurden und auf welchen wissenschaftlichen Konzepten sie basieren. Sie interessieren sich vielleicht dafür, auf welchen Annahmen die Schätzung der Biomasse beruht, wie genau die immer wieder zitierten skandinavischen Experimente angelegt waren oder auf welchen wissenschaftlichen Theorien die Aussagen zur Community-Forschung basieren. Um auch den Ansprüchen von besonders interessierten Personen, insbesondere aus dem Wissenschaftsbereich, gerecht zu werden, sollen nachfolgend einige ausgewählte Themen des Buches etwas vertieft werden.

## **DIE HAUPTDARSTELLER ALS KNOTEN IM LEBENSNETZ**

### **Biomassenvergleich**

Als Biomasse bezeichnet man die Gesamtmasse der Individuen einer Art in einem bestimmten Gebiet. Die Biomasse einiger relevanter Arten kann aufgrund folgender Annahmen geschätzt werden: Auf einer Hektare können mehrere hundert Schermaus-Individuen leben (Michelat und Giraudoux, 2006<sup>1</sup>). Als Durchschnittsgewicht wird von 150 (80 bis 320) Gramm ausgegangen. Dies ergibt bei 50 Schermäusen pro Hektare eine Biomasse von 7,5, bei 500 Tieren pro Hektare 75 kg. Zum Vergleich: Die Biomasse von Rehen (Annahme Durchschnittsgewicht 25 kg) bei mittlerer bis sehr hoher Dichte (10 bis 30 Individuen pro km<sup>2</sup> bzw. 100 ha bzw. 0,1- 0,3 pro ha) beträgt 2,5 bis 7,5 kg pro Hektare. Die Wühlmausbiomasse liegt also bei sehr hohen Beständen (500 Individuen pro Hektare) etwa 10 mal höher als bei hohen Rehbeständen (30 Individuen pro Quadratkilometer bzw. 0,3 Individuen pro Hektare). Noch extremer fällt der Biomassenvergleich zwischen den Beutetieren und ihren Feinden aus, wobei zu beachten ist, dass die Dichte der Karnivoren ebenfalls stark variieren kann: Nehmen wir an, auf einem Quadratkilometer des Offenlandes leben 2 Iltisse und 1 Fuchs, 8 Hermeline und 4 Mauswiesel. Das ergibt eine Biomasse von etwa 2 kg für Iltisse (Annahme Durchschnittsgewicht 1 kg pro Individuum), 6 kg für den Fuchs (Annahme Durchschnittsgewicht 6 kg pro Individuum), und 2 kg für die 8 Hermeline (Durchschnittsgewicht Hermelin ca. 200 Gramm) und 4 Mauswiesel (Durchschnittsgewicht Mauswiesel ca. 100 Gramm), also gesamthaft für die kleineren Wühlmausfeinde 10 kg pro Quadratkilometer bzw. 100 g pro Hektare. Selbst bei einer geringen Schermausdichte von 50 Individuen pro Hektare ist deren Biomasse von 7,5 kg bzw. 7500 g pro Hektare 75mal so gross wie die Kleinkarnivorendichte.

---

<sup>1</sup> Michelat D.; Giraudoux, P., 2006: Synchrony between small mammal population dynamics in marshes and adjacent grassland in a landscape of the Jura plateau, France: a ten year investigation. *Acta Theriologica* 51(2): 155-162.

## **Einige besondere Schwierigkeiten der Wieselforschung**

In vielen wissenschaftlichen Arbeiten über kleinere Säugerarten geht es weniger um biologisches Verständnis als um die Bekämpfung der sogenannten Schädlinge. Seit Jahrzehnten befassen sich viele Forscher mit Untersuchungen, die darauf abzielen, die Mausschäden zu vermeiden oder zu reduzieren. Auch bei den Kleinraubtieren sind viele neuere Forschungen auf die Reduktion von Problemarten („pest animals“) ausgerichtet. So stammt ein grosser Teil der Wieselforschung aus Neuseeland, wo diese Tiere – wie fast alle Säuger – in der ursprünglichen Fauna fehlten, ausgesetzt wurden und grossen Schaden an der einheimischen Vogelfauna anrichten. Da die neueren Forschungsergebnisse über die Wiesel zum grössten Teil nicht aus Mitteleuropa, sondern aus Skandinavien und Neuseeland, stammen, ist Vorsicht bei einer Übertragung auf Mitteleuropa geboten. Die Lebensgemeinschaften in Mitteleuropa sind anders zusammengesetzt.

Insgesamt sind die wissenschaftlichen Erkenntnisse über die Wühlmäuse sowie über die einheimischen Wieselarten mindestens so reichhaltig, wie diejenigen über manche seltene Vogelarten. Tatsächlich ist der Wissensberg beträchtlich. Ein Beispiel: Carolyn King, die „grand old lady“ der Wieselforschung in Neuseeland, listet in ihrer Bibliographie der Wieselforschung (Stand 2007) fast 1300 Titel auf<sup>2</sup>. Angesichts dieser Wissensfülle und einer doch eher spärlichen Beachtung der kleineren Säuger im praktischen Naturschutz stellt sich die Frage, ob die Ergebnisse der Forschung in genügendem Mass aus den Fachbibliotheken hinaus gelangen und ob die Kommunikation zwischen Forschung und Praxis angemessen funktioniert. Vor allem aber besteht ein Problem darin, dass oft Detailfragen in den Vordergrund gestellt werden. Es wird selten danach gefragt, in welchem Zusammenhang mit der gesamten Lebensgemeinschaft diese Arten stehen. Dies ist aber notwendig, wenn wir die Lebensgemeinschaft als System verstehen wollen, wobei es oft eher darum geht, möglichst viele Aspekte eines Zusammenhangs zusammen zu tragen, als einzelne davon möglichst Komma-stellen-genau quantitativ zu bestimmen.

Die meisten Untersuchungen basieren auf Daten, welche indirekt (vor allem Schneespuren) oder mithilfe von verschiedenen Fangmethoden erhoben wurden, denn Wiesel sind schwer zu beobachten. Diese Methoden können mit problematischen Fehlern behaftet sein. Mit Schneespuren erforscht man immer nur die Wintersituation der Tiere. Schneespuren von Hermelin und Mauswieseln lassen sich zudem nur anhand der Grösse unterscheiden. Da sich beispielsweise die Grösse kleiner Hermelinweibchen mit derjenigen von grossen Mauswieselmännchen überschneidet, ist die Artbestimmung schwierig. In Tieflandgebieten, in welchen eher selten Schnee liegt, dessen Qualität – und damit die sich darin abzeichnenden Spuren – sich aufgrund von Temperaturen und Schneehöhe stark unterscheidet, ist die Grösse der Spuren manchmal ein unzuverlässiges Erkennungszeichen. Die Schneeverhältnisse sind wohl in Skandinavien konstanter und zuverlässiger. Daher ist es verständlich, dass die skandinavischen Forscher öfter mit Schneespurenenerhebungen arbeiten. Dort

---

<sup>2</sup> <http://sci.waikato.ac.nz/about-us/people/cmking>, 23.5.2012.

scheint es unter gewissen Umständen sogar möglich zu sein, Individuen zu unterscheiden, wodurch zusätzliche Forschungsfragen bearbeitet werden können (Zub et al., 2008<sup>3</sup>).

Bei allen Methoden, für die der Fang von Wieseln nötig ist, also bei Tot- und Lebendfang sowie bei der Telemetrie, stellt sich das zusätzliche Problem, dass Weibchen sehr viel seltener gefangen werden als Männchen (Zub et al., 2008<sup>4</sup>). Gerade bei der Telemetrie-gestützten Untersuchung von Wiesel-Raumverhalten ist es besonders problematisch, wenn viel mehr Daten von Männchen stammen als von Weibchen, da das Raumverhalten von Wieselweibchen vor allem während der Fortpflanzungszeit sich wesentlich von demjenigen der Wieselmännchen unterscheidet. Ein weiteres Problem von Telemetrie-Untersuchungen bei Wieseln besteht darin, dass die kleinen Sender meist nur während kurzer Zeit (wenige Wochen) Daten liefern, was die Berechnung eines Halbjahres- oder Jahres-Home-Ranges unzuverlässig macht, insbesondere wenn Daten aus unterschiedlichen Jahreszeiten miteinander verglichen werden. So kann beispielsweise ein Männchen in einem Gebiet mit mehreren Weibchen durchaus während kurzer Zeit auf kleinem Raum leben, während es kurz danach auf der Suche nach weiteren Weibchen sehr grosse Distanzen zurücklegt.

Trotz dieser methodischen Schwierigkeiten sind unsere Kenntnisse über die beiden Wieselarten beträchtlich. Und mit der nötigen Differenzierung bezüglich Verlässlichkeit und Herkunft der Daten betrachtet, lassen sie wesentliche Schlüsse oder zumindest Hypothesen auch für die Wieselpopulationen in Mitteleuropa zu.

### **Höhenverbreitung einiger Kleinkarnivoren und ihrer Beutetiere**

In Mitteleuropa sind neben dem Fuchs sechs kleinere einheimische Arten der Marderfamilie zuhause. Baumarder, Steinmarder, Iltis, Hermelin und Mauswiesel kommen noch in fast allen Regionen vor, während beim Europäischen Nerz nur noch Restvorkommen in einzelnen Regionen festgestellt werden können. Bei den grösseren Arten ist der Dachs überall verbreitet, während der Fischotter in einzelnen Regionen fehlt. Die Faunenfremdlinge Mink (kanadischer Nerz), Waschbär und Marderhund verbreiten sich mehr und mehr. Im Voralpenraum können noch alle Mustelidenarten erwartet werden, kaum aber der Faunenfremdlinge Marderhund, welcher Höhenlagen über 700 m meidet (Hausser, 1995<sup>5</sup>). Der Iltis ist allerdings in höher gelegenen Wäldern (über 1300 m ü. M.) kaum mehr vertreten. Er gelangt wohl auch selten über die meist höher gelegenen Pässe (viele Alpenpässe liegen auf 2000 bis 2500 m ü. M.). Möglicherweise sind selbst tiefer gelegene Alpentäler, welche nur durch hohe Pässe erreichbar sind, für den Iltis schwer zu besiedeln. Über der Waldgrenze sind nebst dem Fuchs nur noch Steinmarder, Hermelin und Mauswiesel sowie allenfalls Grossraubtiere zu erwarten.

---

<sup>3</sup> Zub, K.; Sönnichsen, L.; Szafranska, P.A., 2008: Habitat requirements of weasels *Mustela nivalis* constrain their impact on prey population in complex ecosystems of the temperate zone. *Oecologia* 157: 571-582.

<sup>4</sup> Zub, K.; Sönnichsen, L.; Szafranska, P.A., 2008: Habitat requirements of weasels *Mustela nivalis* constrain their impact on prey population in complex ecosystems of the temperate zone. *Oecologia* 157: 571-582.

<sup>5</sup> Hausser, J., 1995: *Die Säugetiere der Schweiz*. Birkhäuser Verlag, Basel, 501 Seiten.

#### Höhenverbreitung einiger Arten:

- Baumrarder: bis Waldgrenze
- Steinrarder: oft bis über 2000 m ü. M.
- Iltis: meist nur bis 1300 m, in Graubünden bis 1600 m ü. M. und höher
- Hermelin: bis 2500 oder sogar 3000 m ü. M., in Graubünden bis 3000 m.
- Mauswiesel: seltener über 2000 m ü. M., aber ausnahmsweise bis 2800 m ü. M. (Müller et al., 2010<sup>6</sup>)
- Fischotter: ursprünglich ganzer Alpenraum
- Marderhund: bis 700 m ü. M.
- Erdmaus: nur bis 1800 m
- Waldmäuse (Gelbhalsmaus, Waldmaus und Alpenwaldmaus): bis ca. 2000 m ü. M.
- Schermaus: nur in gewissen Regionen bis 2000 m ü. M.
- Rötelmaus und die Kleinwühlmaus: bis ca. 2200 m ü. M.
- Feldmaus: vereinzelt bis 2600 m ü. M., die Bestände nehmen jedoch ab etwa 2000 m ü. M. deutlich ab.
- Schneemaus: bis 3000 m ü. M., ihre Vorkommen gehen erst ab 2500 m Höhe etwas zurück.

## ZUSAMMENLEBEN IN DER POPULATION

### Minimalgrösse von überlebensfähigen Populationen (minimum viable population)

Es gibt sehr viele wissenschaftliche Untersuchungen darüber, wie gross eine überlebensfähige Population mindestens sein muss (minimum viable population). Immer wieder hat die Wissenschaft nach einer einfachen Formel gesucht, welche für alle oder möglichst viele Tierarten Geltung haben könnte. Doch schon früh wurde erkannt, dass das Problem zu komplex ist, um einen solchen Wert festzulegen (Gilpin und Soulé, 1986<sup>7</sup>). Als überlebensfähig bezeichnet man in der Wissenschaft in der Regel eine Population, welche mit grösster Wahrscheinlichkeit (oft geht man von 95 % Wahrscheinlichkeit aus) während langer Zeit (z.B. mindestens ein Jahrhundert) oder über viele Generationen besteht (Gilpin und Soulé, 1986<sup>8</sup>). Ausschlaggebend für das langfristige Überleben einer Population ist, dass:

- sie auch in problematischen Zeiten (z.B. bei grossem Nahrungsmangel) nicht ausstirbt,
- Inzucht oder Krankheiten sich nicht in der ganzen Population ausbreiten können,
- das Geschlechterverhältnis nicht aufgrund von Zufallsprozessen allzu einseitig ausfallen kann,

---

<sup>6</sup> Müller, J. P.; Jenny, H.; Lutz, M.; Mühlethaler E.; Briner, T., 2010: *Die Säugetiere Graubündens. Eine Übersicht.* Stiftung Sammlung Bündner Naturmuseum und Stiftung Desertina, Chur, 2010, 183 Seiten. (Quelle für alle Bündner Daten).

<sup>7</sup> Gilpin, M.E.; Soulé, M.E., 1986: *Minimum viable populations: processes of species extinction.* In Soulé, M.E. (ed): *Conservation biology: The Science of Scarcity and Diversity.* Sunderland Sinauer und Associates, p. 19-34

<sup>8</sup> Gilpin, M.E.; Soulé, M.E., 1986: *Minimum viable populations: processes of species extinction.* In Soulé, M.E. (ed): *Conservation biology: The Science of Scarcity and Diversity.* Sunderland Sinauer und Associates, p. 19-34

- die genetische Vielfalt innerhalb der Population nicht gefährlich schrumpft.

Wie Gilpin und Soulé (1986<sup>9</sup>) darlegen, basierten die ersten Arbeiten zum Thema „minimum viable population“, insbesondere die bekannte Untersuchung von Mac Arthur und Wilson (1967<sup>10</sup>), auf demographischen Annäherungen. Später kamen Ergebnisse aufgrund von genetischen Analysen dazu. Traill et al. (2007<sup>11</sup>) haben eine sogenannte Metaanalyse durchgeführt und darin die in den vergangenen 30 Jahren publizierten Forschungsarbeiten zum Thema „minimum viable population“ unter die Lupe genommen. 141 Arbeiten mit 212 Tierarten wurden analysiert. Die wichtigsten Schlussfolgerungen aus dieser Zusammenschau sind:

- Die Minimalgrösse für überlebensfähige Populationen kann, auch für einzelne Artengruppen, nicht in einer einheitlichen Zahl festgelegt werden. Sie hängt von verschiedenen Umständen, insbesondere auch von der konkreten Lebensraumsituation ab.
- Es sind Tausende von Individuen nötig, um eine isolierte Population langfristig am Leben zu erhalten. Bei den untersuchten 95 Säugetierpopulationen lag diese Grösse zwischen 2'261 und 5'095 Individuen. Diese Grössenordnung liegt nach Traill et al. (2007<sup>12</sup>) im Rahmen des Wertes für alle Artengruppen (3'577-5'129) und stimmt überein mit der Grösse von 4'500 Individuen, welche Frankham (1995<sup>13</sup>) aufgrund genetischer Daten bestimmte.
- Es ist zu unterscheiden zwischen der minimal überlebensfähigen Population und dem Aussterberisiko für eine Art, da diese beiden Grössen nicht immer übereinstimmen (Traill et al., 2007<sup>14</sup>).

### Minimalgrössen für Metapopulationen

Für Arten, die in Metapopulationen leben, ist es besonders schwierig, einen Minimalwert zu finden. Hanski und seine Kollegen (1996<sup>15</sup>) haben die entsprechenden Begriffe definiert: „Wir definieren die minimale überlebensfähige Metapopulationsgrösse (MVM) als minimale Anzahl interagierender Lokalpopulationen, welche für das Langzeitüberleben einer Metapopulation nötig ist, in welcher sich lokales Aussterben und Rekolonialisierung die Waage halten.“

---

<sup>9</sup> Gilpin, M.E.; Soulé, M.E., 1986: *Minimum viable populations: processes of species extinction*. In Soulé, M.E. (ed): *Conservation biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland Sinauer und Associates, p. 19-34

<sup>10</sup> MacArthur, R.H.; Wilson, E.O., 1967: *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1967

<sup>11</sup> Traill, L.W.; Bradshaw, W.; Corey, J.A.; Brook, B.W., 2007: *Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates*. *Biological conservation* 139: 159-166.

<sup>12</sup> Traill, L.W.; Bradshaw, W.; Corey, J.A.; Brook, B.W., 2007: *Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates*. *Biological conservation* 139: 159-166.

<sup>13</sup> Frankham, R., 1995: *Effective population-size adult-population size ratios in wildlife – a review*. *Genetical Research* 66, 95-107.

<sup>14</sup> Traill, L.W.; Bradshaw, W.; Corey, J.A.; Brook, B.W., 2007: *Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates*. *Biological conservation* 139: 159-166.

<sup>15</sup> Hanski, I.; Moilanen A.; Gyllenberg, M., 1996; *Minimum viable metapopulation size*. *The American Naturalist* vol 147, No 4: 527-541.

Der minimale Bedarf an geeigneten Habitaten (minimal amount of suitable habitat, MASH) wird definiert als minimale Dichte (oder Anzahl) von geeigneten Habitatpatches, welche für das Überleben der Metapopulation notwendig ist.“ Eine Minimalzahl geben diese Autoren aufgrund von Modellrechnungen an: Als Faustregel kann man davon ausgehen, dass 20 gut miteinander verbundene Habitatpatches, in welchen jederzeit 10 Lokalpopulationen leben, das Minimum für eine funktionierende Metapopulation darstellen. Unter realen Bedingungen mag dieses Minimum allerdings höher liegen. Eine weitere Faustregel besagt, dass die Patches etwa 30 % der Fläche bedecken sollten (Andren, 1994<sup>16</sup>) – eine Forderung, welche beispielsweise in den meisten Gebieten des Schweizer Mittellandes für Mauswiesel nicht mehr erfüllt werden kann, denn man muss davon ausgehen, dass dort die Gesamtfläche der geeigneten Habitate (vor allem extensiv genutzte Wiesen) vielerorts weniger als 15 % beträgt. Manchmal ist ein Patch an einen Ort klar begrenzt und lässt sich von der Umgebung eindeutig unterscheiden, z.B. wo eine wühlmausreiche Wiesen im Wieselpatch an einem Ackerbaugebiet endet. In anderen Fällen ist die Grenze nicht eindeutig zu bestimmen (Chase und Bengtsson, 2010<sup>17</sup>; Thomas und Kunin, 1999<sup>18</sup>). Vielleicht wird eine an den Patch angrenzende intensiv genutzte Wiese oder ein schmaler Streifen einer Waldrandwiese im einen Jahr von einem Hermelin in sein Heimatgebiet einbezogen, im Folgejahr aber nicht mehr. Wichtig ist daher neben der qualitativ hochwertigen Patchfläche auch deren Umgebung (Wissenschaftler bezeichnen sie als Matrix).

### **Zufallsdrift und schwankende Individuenzahlen in kleinen Populationen**

Wie dramatisch sich der Zufall (Zufallsdrift) in sehr kleinen Populationen auswirken kann, sollen folgende hypothetische Rechnereien mit einigen immerhin plausiblen Annahmen zeigen. Nehmen wir an, eine Hermelin-Population habe nur knapp 50 geschlechtsreife Individuen. Nehmen wir weiter an, die 20 bis 30 Weibchen dieser Kleinstpopulation haben in einem eher schlechten Jahr je einen Wurf mit durchschnittlich nur 4 Jungen. Insgesamt kommen also in dieser plausiblen, aber nicht realen Population im Jahr XY etwa 100 Jungtiere zur Welt. Wenn bei dieser relativ kurzlebigen Art im hypothetisch schlechten Jahr nur etwa 10 bis 20 % der Jungtiere das geschlechtsfähige Alter erreichen, sind das insgesamt in der Population 10 bis 20 Individuen. Da kann der Zufall dazu führen, dass vielleicht nur 2 oder 3 der überlebenden Jungtiere weiblich sind. Dass eine solche Population stark in sich zusammenfallen kann, versteht sich leicht. Wenn dann noch eine Krankheit dazu kommt und die wenigen Weibchen selbst sterben oder ihre Jungen verlieren, stirbt die Population aus. Wenn die kleine Ursprungspopulation in mehrere kleinere Lokalpopulationen aufgeteilt ist, erhöht sich die Gefahr, dass einige Lokalpopulationen ganz erlöschen.

---

<sup>16</sup> Andren, H., 1994: *Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. OIKOS 71: 355-366.*

<sup>17</sup> Chase, J. M.; Bengtsson, J., 2010: *Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: Community Ecology. Processes, Models, and Applications. Oxford University Press, Oxford New York, 2010. 247 pages. Chapter 5. P. 57-68.*

<sup>18</sup> Thomas, C.D.; Kunin, W.E., 1999: *The spatial structure of populations. Essay review. Journal of Animal Ecology, 68: 647-657.*



Im Sinne einer Faustregel gehen einige Naturschutzleute davon aus, dass Kleinstpopulationen mit weniger als 50 sich fortpflanzenden Individuen hochgradig gefährdet sind. Doch der Umkehrschluss - dass über 50 Individuen für das Überleben der Population genügen würden – ist auf keinen Fall haltbar, denn eine völlig isolierte, minimale überlebensfähige Population muss mehrere tausend Individuen umfassen (vgl. oben). In der Praxis findet man allerdings oft relativ kleine, von Verkehrsträgern und Siedlungen weitgehend begrenzte Populationsräume, welche noch minimal – z.B. durch Wildtierkorridore – miteinander verbunden sind und nur wenigen Individuen der Säugetierarten mit grossem Raumanspruch Platz bieten. Für darin lebende teilsolierte Populationen ist eine Annäherung oder gar Unterschreitung der 50-Individuen-Grenze als sehr problematisches Warnsignal zu verstehen, bei welchem sofort Gegenmassnahmen zu ergreifen sind.

Besonders problematisch sind sehr kleine Populationen bei Arten, deren Bestände sich natürlicherweise stark verändern, wie etwa bei Mauswieseln oder Hermelinen. Nach den Untersuchungen von King (1990<sup>19</sup>) kann eine Mauswieselpopulation an einem bestimmten Standort zwischen verschiedenen Jahren im Extremfall um den Faktor 50 schwanken. Da kann eine zunächst noch akzeptable Populationsgrösse leicht unter jede Risikogrenze fallen.

### **Mechanismen zur Erholung reduzierter Populationen**

Einige Tierarten haben Mechanismen entwickelt, welche extreme Verluste in recht kurzer Zeit ausgleichen können, zum Beispiel:

- Rasche Generationenfolge (hohe Turnover-Rate): Schermäuse (*Arvicola terrestris* und *A. sherman*) werden in der Regel knapp ein halbes Jahr alt, können aber schon im ersten Lebensjahr Junge aufziehen und dies 2-5 mal pro Jahr (MacDonald und Barrett, 1993<sup>20</sup>). Bei der Feldmaus (*Microtus arvalis*) sind diese Mittelwerte noch beeindruckender: Sie hat bei Geburt eine Lebenserwartung von 7,5 Monaten, die Weibchen sind schon mit etwa einem Monat geschlechtsreif und 2-7 Würfe pro Jahr mit 4-6 Jungen, in Gefangenschaft bis 9, sind möglich. Unter diesen Bedingungen wundert es nicht, dass die Dichte der Wühlmäuse sogar innerhalb eines Jahres stark schwanken kann. Bei der Rötelmaus wird immerhin ein maximales Lebensalter von 1,5 Jahren im Freileben angegeben. Auch bei dieser im Wald lebenden Wühlmausart wurden – allerdings im Labor – bis 8 Würfe pro Jahr festgestellt. Erstaunlicherweise kann die Geschlechtsreife der Rötelmäuse offenbar durch die Anwesenheit erwachsener Weibchen unterdrückt werden, was auf einen arteigenen Regulationsmechanismus hinweist. Tatsächlich steigen in mitteleuropäischen Verhältnissen die Rötelmausbestände nicht zu so grossen Dichten an wie bei den anderen Wühlmäusen, während in Skandinavien auch bei Rötelmäusen zyklische Bestandesentwicklungen festgestellt wurden.
- Säuglingsbegattung bei Hermelinen: Ein einziges abwanderndes Hermelinweibchen, welches einen neuen, mäuserreichen und bisher von Hermelinen nicht besiedelten Le-

---

<sup>19</sup> King, C.M., 1990: *The natural history of weasels*. Comstockpublishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York, 253 pages.

<sup>20</sup> MacDonald D.; Barrett, P., 1993: *Mammals of Britain and Europe*. Harper Collins Publishers, London, 312 pages.

bensraumteil (Patch) entdeckt und dank Säuglingsbegattung bereits trächtig ist, kann innerhalb von wenigen Jahren die Stammutter einer grösseren Lokalpopulation werden.

### **Sozialverhalten und Raumorganisation**

Früher wurden Tiere oft stark vereinfacht in Einzelgänger oder Gruppentiere eingeteilt. Diese Unterscheidung genügt der zoologischen Realität der Säugetiere keinesfalls. Insbesondere wird dabei vernachlässigt, dass alle Säugetierweibchen zeitweise in intensiven sozialen Beziehungen mit ihrem Nachwuchs leben, also die Mutterfamilie ihre Lebensart adäquater bezeichnet als der Begriff Einzelgänger. Zu beachten ist, dass auch Individuen, welche nicht in der Gruppe zu leben scheinen, beispielsweise als Nachbarinnen in engem Kontakt stehen, sich persönlich kennen und eine längere gemeinsame Geschichte zum Beispiel als nahe Verwandte haben können.

Bei einigen Arten leben die Männchen ganz anders als die Mutterfamilien. Ihr Verhalten ist während der Fortpflanzungsphase vor allem darauf ausgerichtet, viele Weibchen zu begatten. Bei manchen Arten beansprucht das Männchen einen grösseren Aktionsraum, der die Heimgebiete mehrerer „seiner“ Weibchen überdeckt. Diese Männchengebiete können sogar als Territorien gegen gleichgeschlechtige Artgenossen verteidigt werden, wie dies beispielsweise Rehböcke tun. Bei anderen Arten wie beispielsweise den Hermelinen streift das Männchen mindestens zur Fortpflanzungszeit weiträumig umher auf der Suche nach fortpflanzungsbereiten Weibchen. Da kann der gesamte von ihm durchstreifte Aktionsraum sehr gross sein. Wichtig ist auch der genauere Blick auf die Beziehungen zwischen dem Tier und dem von ihm genutzten Raum. Da ist zu unterscheiden zwischen Heimgebieten (Home-Ranges), welche das Tier kennt und von denen es gewissermassen eine Karte im Kopf trägt (Powell and Mitchell, 2012<sup>21</sup>), Territorien, welche gegen Art- oder Geschlechtsgenossen verteidigt werden, und Aktionsräumen, in welchen einige Teile vielleicht nur einmal im Leben eines Tieres durchstreift werden. Werden Flächengrössen der von verschiedenen Tierarten oder beiden Geschlechtern beanspruchten Räume verglichen, ist zu beachten, um welchen Typ der Heim- oder Aktionsgebiete und um welchen Zeitabschnitt der Nutzung es sich handelt.

Sozial- und Raumverhalten stehen in einem sehr engen Zusammenhang. Ob die Tiere individuelle, Gruppen-Heimgebiete oder Territorien nutzen oder in einer Kolonie zusammen leben, hängt ganz wesentlich vom arttypischen Sozialverhalten der Individuen und seiner Toleranz gegenüber Artgenossen ab.

### **Metapopulation und Quellen-Senken-Struktur (Source-Sink-Struktur)**

Wie sich die Tiere einer Art im Raum verteilen, beschäftigt die Forschung seit langem. Verschiedenste Modelle wurden angewendet, um die unterschiedlichen Raummuster bei verschiedenen Arten darzustellen. Doch eins sei vorweggenommen: Die Realität der räum-

---

<sup>21</sup> Powell, R. A.; Mitchell, M.S. 2012: What is a home range? *Journal of mammalogy*, 93(4): 948-958.

lich/zeitlichen Dynamik in den konkreten Tierpopulationen ist immer weit komplexer als in den Modellen (Crone et al., 2001<sup>22</sup>).

Wissenschaftlich gut untersucht sind vor allem Metapopulationsstruktur und Source-Sink-Struktur, welche auch für die kleineren Säuger von grosser Bedeutung sind. Diese Strukturtypen können sowohl bei Tieren vorkommen, welche einzeln oder in Mutterfamilien leben, als auch bei in Gruppen lebenden Arten. Welches Muster wir bei einer Tierart erkennen, hängt manchmal von der betrachteten Raumgrösse ab (Thomas und Kunin, 1999<sup>23</sup>), also davon, ob wir gewissermassen durch ein Weitwinkelobjektiv schauen oder durch das Mikroskop. Bei manchen Populationen (z.B. bei Feldmäusen, *Microtus arvalis*) zeigt sich erst bei sehr grossräumiger Betrachtung eine Metapopulationsstruktur, während wir kleinräumig eher eine Grosskolonie oder ein anderes Muster erkennen.

### **Aussterben und Wiederbesiedelung in Metapopulationen**

Durch die Aufteilung in eine Metapopulation wird den Tieren ein Leben in einer heterogenen Umwelt ermöglicht, in der die für sie geeigneten Gebiete (Patches) in eine ihnen eher feindliche Umgebung, die sogenannte Matrix, eingebettet sind (Cassini, 2013<sup>24</sup>). Charakteristisch für die hier betrachteten Metapopulationen ist es, dass grössere oder kleinere Teil- oder Lokalpopulationen auf mehr oder weniger deutlich begrenzten Flächen mit guter Habitatqualität (Patches) leben, während die anschliessenden Gebiete (Matrix) der jeweiligen Art nicht als Lebensraum genügen, aber im besten Fall noch durchquert werden können. Ein Patch (Habitatfleck) wird als Gebiet definiert, welches sich in seiner ganzen Natur und Erscheinung von der Nachbarschaft unterscheidet (Cassini, 2013<sup>25</sup>). Die Lokalpopulationen stehen durch Abwanderung (Dispersal) in ständigem Austausch. Lokalpopulationen können auch natürlicherweise erlöschen, beispielsweise wenn die Nahrung sehr knapp ist oder wenn eine Krankheit die Tiere dahinrafft. Doch sobald die Bedingungen besser sind (z.B. Zunahme der Wühlmausdichte im Falle der Wiesel) können solche Patches wieder besiedelt werden. Abwanderung kommt im Raumordnungssystem dieser ursprünglich als Metapopulation lebenden Arten häufig vor, auch über weite Distanzen und durch vorwiegend ungünstige Gebiete (z.B. Wald für Offenlandarten wie die Feldmaus). So kann langfristig betrachtet gerade durch die Mobilität und Dynamik in der Metapopulation eine Stabilität erreicht werden, in welcher sich Erlöschen und Neugründung von Lokalpopulationen die Waage halten. Diese Art der Raumorganisation findet sich bei Tierarten, welche Lebensraumtypen bevorzugen, die seit Jahrtausenden inselartig im Raum verteilt sind. Die Arten haben im Verlauf der Evolution besondere Mechanismen entwickelt, um sich an diese Raumverteilung anzupassen: Häufige

---

<sup>22</sup> Crone, E.E.; Doak, D.; Pokki, J., 2001: Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. *Ecology* 82(3): 831-843.

<sup>23</sup> Thomas, C.D.; Kunin, W.E. 1999: The spatial structure of populations. Essay review. *Journal of Animal Ecology*, 68: 647-657.

<sup>24</sup> Cassini, M.H., 2013: *Distribution Ecology. From Individual Habitat Use to Species Biogeographical Range*. Springer Science and Business Media, New York, 217 pages.

<sup>25</sup> Cassini, M.H., 2013: *Distribution Ecology. From Individual Habitat Use to Species Biogeographical Range*. Springer Science and Business Media, New York, 217 pages.

und zum Teil weite Abwanderungsmöglichkeiten, rasche und grosse Fortpflanzungspotenziale bzw. rasche Generationenfolge (hohe Turnover-Raten) sind dabei besonders wichtig.

### **Durch anthropogene Einflüsse aufgezwungene Metapopulationssituation**

Einigen Tierarten, welche ursprünglich keine Metapopulationsstruktur aufweisen, wurde in den letzten Jahrzehnten durch Lebensraumfragmentierung ein Leben in räumlich getrennten Lokalpopulationen aufgezwungen. Einst zusammenhängende Lebensräume – in Mitteleuropa vor allem Wälder – werden oft durch Siedlungen, Verkehrsträger und Flussverbauungen fragmentiert. Da dies kein langfristiger evolutiver Prozess war, fehlen diesen Arten die entsprechenden Anpassungen.

### **Eine Source-Sink-Struktur im zusammenhängenden Wald**

Quellen-Senken-Modelle haben die Forscher – gewissermassen als „Sonderfall“ der Metapopulation - entwickelt, um die Dynamik in Habitatpatches mit unterschiedlicher Qualität zu verdeutlichen (Hoopes und Harrison, 1998<sup>26</sup>). Viele unserer Waldarten wurden an die einst grossräumig und zusammenhängend vorhandenen Wälder angepasst. Charakteristisch ist für Waldarten mit Quellen-Senken-Struktur, dass sie flächendeckend im Raum verteilt sind, da es nur vereinzelt total ungeeignete Gebiete (also keine lebensfeindliche Matrix) gibt. Doch die Habitatqualität ist nicht überall gleich gut. Je nach Bedürfnissen einer Tierart ist bald dieser Waldtyp, bald jenes Sukzessionsstadium besonders günstig. So ergeben sich an gewissen Orten sehr günstige Lebensraumausschnitte, sogenannte Quellen-Lebensräume („sources“). Hier kann ein Jungtierüberschuss entstehen. Wenn diese Tiere erwachsen werden, wandert ein Teil von ihnen in benachbarte Gebiete ab (sogenannte Senken, „Sink“), wo es eine weniger günstige Situation aber eine geringere Tierdichte gibt. In manchen dieser Senken kommt die Tierart nur dank immer neuen Einwanderern permanent vor. Bei typischen Source-Sink-Arten wandert nur ein Teil der Jungtiere ab und meist führen ihre Wege nur gerade in die Nachbarschaft, bis zur nächsten „Senke“, und selten über grössere Strecken mit lebensfeindlichem Gebiet. Diese Arten sind in der Regel weniger stark auf rasches Populationswachstum ausgerichtet. Oft werden die Individuen älter und haben kleinere Würfe als typische Metapopulationsarten. Bis sich da an einem neuen Ort eine Lokalpopulation entwickelt, kann es lange dauern.

### **Metapopulationstheorie in der Fachliteratur**

Die Beispiele aus der Lebensgemeinschaft der kleineren Säuger können in einen etwas grösseren theoretischen Rahmen gestellt werden. Dieser stammt manchmal von ganz anderen Artengruppen, denn besonders häufig haben Wissenschaftsteams sich mit der Metapopulationsstruktur von Wirbellosen und Fischen befasst.

---

<sup>26</sup> Hoopes, M.F.; Harrison, S., 1998: *Metapopulation, source-sink-, and disturbances dynamics.* In Sutherland, W.J. (ed.): *Conservation Science and Action.* Blackwell science LTd, Oxford

Daraus ergab sich vor allem in den letzten zwei Jahrzehnten eine umfassend Populations- bzw. Metapopulationstheorie. Die Fachrichtung geht auf MacArthurs Inseltheorie (MacArthur und Wilson, 1963<sup>27</sup>) zurück. Diese herausragenden Forscher fanden auf den Galapagosinseln unterschiedliche Artengemeinschaften, wobei die Verbreitung einer Art über die verschiedenen Inseln von der Grösse der Insel und von deren Abstand zu Nachbarinseln abhing. Nachfolgende Forschergenerationen haben diese Grundaussagen auf die Situation an natürlicherweise (z.B. Seen oder Landhabitats, die durch Felsen, andere Vegetationstypen etc. begrenzt werden) und künstlich durch menschliche Infrastrukturen (Siedlungen, Verkehrsträger) isolierte „Lebensrauminself“ übertragen. Dabei werden die Lebensrauminself als Patches, die dazwischenliegenden, als Lebensraum für die betreffende Art wenig taugliche und zum Teil nur beschränkt passierbare Gebiete als Matrix bezeichnet. Zu beachten ist allerdings, dass bei der Inseltheorie die Verbindung zwischen Inseln und Festland (mainland) entscheidend ist, während bei der Metapopulationstheorie eher die Verbindungen zwischen den Patches im Vordergrund des Interesses stehen (Bengtsson, 2010)<sup>28</sup>.

Leider werden wichtige Begriffe auch in der Fachliteratur nicht immer einheitlich verwendet, so dass manchmal Metapopulation und Source-Sink-Population als zwei Typen verstanden werden, während in anderen Arbeiten der Begriff Metapopulation eher als Überbegriff verwendet wird. Für die hier beschriebenen Arten erscheint die oben aufgeführte Unterteilung in „echte oder ursprüngliche“ Metapopulationen mit natürlichem Aussterben und Wiederbesiedeln, künstlich durch Fragmentierung aufgezwungene Metapopulationen und flächendeckend verbreitete Source-Sink-Populationen, bei welchen Lokalpopulationen kaum aussterben, sinnvoll.

Wie unter anderem wissenschaftliche Untersuchungen an leichter zu erforschenden Daphnia-Arten (eine Gattung kleinster Krebstiere) zeigten, unterscheiden sich Patchdynamische und Quellen-Senken-Modelle im Bereich Kolonialisierungsfähigkeit und Konkurrenz (Hugueny et al., 2007<sup>29</sup>; Chase und Bengtsson, 2010<sup>30</sup>). Daher lässt sich eine Art nicht leicht in ein ihr ursprünglich fremdes Muster pressen, wie es die Fragmentierung der Landschaft durch Verkehr und Siedlungsgürtel in der heutigen Landschaft mancher Art abverlangt. Darauf wiesen Harrison und Taylor (1997<sup>31</sup>) hin. Die Fachleute von Worldwide Science (2013<sup>32</sup>) stellen deutlich fest, dass eine künstlich erzeugte Metapopulation oft nicht als echte

---

<sup>27</sup> MacArthur, R.H.; Wilson, E.O., 1963: *An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography*. *Evolution*. 17, Nr. 4, Dezember: 373–387

<sup>28</sup> Bengtsson, J., 2010: *Applied (meta)community ecology. Diversity and ecosystem services at the intersection of local and regional processes*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 2010. 247 pages. Chapter 9. P. 115-130.

<sup>29</sup> Hugueny, B.; Cornell, H.V.; Harrison, S., 2007: *Metacommunity models predict the local-regional richness relationship in a natural system*. *Ecology*, 88, 1696-1706.

<sup>30</sup> Chase, J. M.; Bengtsson, J., 2010: *Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 2010. 247 pages. Chapter 5. P. 57-68.

<sup>31</sup> Harrison, S.; Taylor, A.D., 1997: *Empirical evidence for metapopulation dynamics*. In Hanski, I.A.; Gilpin, M.E. (eds.): *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego, California: 27-42

<sup>32</sup> Worldwidescience, 2013: *Metapopulation Models. Strategic Environmental Research and Development Program (SERDP) Ecological Modeling*. [www.esd.ornl.gov/.../EcoModels/metapop.html](http://www.esd.ornl.gov/.../EcoModels/metapop.html), 14.8.2013.

Metapopulation funktioniert und daher eher als Set von nicht interagierenden isolierten Populationen zu bezeichnen wäre. Hoopes und Harrison (1998<sup>33</sup>) charakterisieren die Quellen-Senken-Dynamik im Hinblick auf die häufigen Modellrechnungen wie folgt: „Source-Sink Modelle überprüfen die Dynamik von Populationen in Habitatpatches unterschiedlicher Qualität. Sie sind ein Bestandteil des Metapopulationskonzeptes, in welchem die Habitatpatches nicht identisch sind [wie in den ersten Modellen der Metapopulationsliteratur] sondern sich in ihrer Tragfähigkeit für Populationen und Organismen unterscheiden.“

In der Fachliteratur wird manchmal zwischen vier Haupttypen von Metapopulationen unterschieden (Harrison, 1991<sup>34</sup>):

1. Klassische Metapopulationen, bei welchen Lokalpopulationen aussterben können, und in welchen dieses Aussterben durch Wiederbesiedlung (Rekolonialisierung) ausgeglichen wird (Levins, 1969<sup>35</sup>)
2. Festland-Insel-Metapopulationen, in welchen ein grosser oder qualitativ hochwertiger Lebensraum von einer grösseren Zahl von kleinen Habitaten mit grösserem Aussterberisiko ergänzt wird;
3. Patch-Populationen, in welchen die Individuen geklumpt in Teilpopulationen leben, welche miteinander in Verbindung stehen;
4. Unausgewogene Populationen, in welchen keine Balance zwischen Aussterberisiko und Neugründung besteht. Hier kann es sich um zurückgehende oder expandierende Arten handeln.

Es gibt im Tierreich nicht nur die genannten Populationsmuster und verschiedene Übergänge zwischen Metapopulations- und Source-Sink-Struktur. Daher ist es in der Praxis nicht immer einfach, konkrete Populationen einem bestimmten Typ zuzuordnen (Thomas und Kunin, 1999<sup>36</sup>). Bei den Mäusen fallen das Kolonieleben der Feldmäuse und das Nomadentum der Hermelinmännchen auf. Bei genauerem Hinsehen wären wohl auch bei den kleineren Säugetieren noch weitere Typen zu bezeichnen oder man müsste vielleicht da und dort zwischen Subtypen differenzieren. Doch die Untersuchung dieser Muster ist vor allem bei Arten mit geringer Dichte und sehr heimlichem Verhalten, wie das bei kleineren, einheimischen Säugern oft der Fall ist, nicht einfach. Vor allem fehlen gerade bei den kleinen mäuseartigen Tieren ausreichend Daten aus vielen konkreten Populationen, welche es uns ermöglichen würden, weitere Muster zuverlässig zu erkennen.

Viel wissenschaftliche Arbeit im Bereich Metapopulationen wurde durch Modellentwicklungen geleistet. Wir verdanken dieser Forschungsmethode, welche seit Jahren wichtige Methoden

---

<sup>33</sup> Hoopes, M.F.; Harrison, S., 1998: *Metapopulation, source-sink-, and disturbances dynamics*. In Sutherland, W.J. (ed.): *Conservation Science and Action*. Blackwell science Ltd, Oxford.

<sup>34</sup> Harrison, S. 1991: *Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation*. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 73-88 (zitiert in Driscoll, D.A.2007: *How to find a metapopulation*. *Can.J.Zool.* 85: 1031-1048.

<sup>35</sup> Levins, R., 1969: *Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control*, *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240

<sup>36</sup> Thomas, C.D; Kunin, W.E., 1999: *The spatial structure of populations. Essay review*. *Journal of Animal Ecology*, 68: 647-657.

für Populationsökologen zur Verfügung stellt (Dunning et al. 1995<sup>37</sup>), viele Erkenntnisse. Allerdings gilt es auch, Grenzen dieser Methode zu beachten. Lindenmayer et al. (2003<sup>38</sup>) erstellten eine Review der Anwendungen oder Simulationsmodelle für ihr Experiment der natürlichen Fragmentierung in Australien und kamen zum Schluss, dass die Voraussagen sich weniger eignen für Systeme, die sehr komplex sind, insbesondere wenn Metapopulationen betroffen sind.

Ein weiteres Problem bei solchen Modellen liegt darin, dass sie oft von einer Landschaft mit rein zufällig verteilten Habitatpatches ausgehen. Manche Modelle gründen auf der Annahme, all diese Patches seien von derselben Grösse und Form. Solche Annahmen entsprechen nicht der Realität und können daher nur bedingt auf reale Arten übertragen werden (Barton et al., 2009<sup>39</sup>). So stellen auch Crone et al. (2001<sup>40</sup>) fest: „Die Verhaltens- und Populationsprozesse, welche die räumliche Dynamik antreiben, sind meist komplexer als in den Metapopulationsmodellen angenommen“.

### **Lebenslaufstrategien und Populationsentwicklung**

Die Untersuchung der Lebenslaufstrategie und der populationsdynamischen Faktoren ist bei freilebenden Populationen sehr schwierig, die Erhebung ist äusserst aufwändig und bei vielen Arten fehlen die dazu notwendigen Methoden. Es hat also gute Gründe, warum diese Angaben nicht für jede Population erfasst werden können. Bei Tierarten mit sehr grosser Dichte und Verbreitung, wie etwa den Wühlmäusen oder den Füchsen, wäre es am ehesten möglich, entsprechende Grundlagendaten zu erheben. Handelt es sich jedoch um Tierarten mit ausgesprochen dünnen Beständen wie etwa den Wieseln oder mit schwerer Beobachtbarkeit wie dem Baumratter ist eine Datenerhebung oft nur in Einzelfällen möglich. Dies hat zur Folge, dass die Schätzung der populationsdynamischen Faktoren – also etwa der mittleren Satzgrösse, der Jungtiersterblichkeit in den ersten Lebenswochen, des Lebensalters, der krankheitsbedingten Mortalität etc. – für eine konkrete Population kaum erfassbar ist. Selbst die Anzahl Würfe pro Jahr kann in einer spezifischen Mauswieselpopulation kaum je festgestellt werden. Zwar sagt die Theorie, dass unter guten Bedingungen zwei Würfe möglich sind, doch wie oft dies im konkreten Fall vorkommt, bleibt im Dunkeln. In Gehegen wurden sogar 3 Würfe pro Jahr festgestellt. Dass dies im Freiland bisher offenbar nicht beobachtet wurde, lässt angesichts der minimalen Beobachtungsmöglichkeiten keine zuverlässige Verallgemeinerung zu. Die mangelhafte Datenlage gerade bei den meisten Kleinraubtieren dürfte in nächster Zeit kaum wesentlich verbessert werden, insbesondere was die Kenntnis über konkrete Populationen betrifft.

---

<sup>37</sup> Dunning, J.B.jr.; Stewart, D.H.; Danielson, B.H.; Noon, B.R.; Root, T.L.; Lamberson, R.H.; Stevens, E.E., 1995: *spatially explicit population models: current forms and future uses. Ecological Applications. 5(1). 3-11.*

<sup>38</sup> Lindenmayer, D.B.; Possingham, H.P.; Lacy, R.C.; McCarthly, M.A.; Pope, M.L., 2003: *How accurate are population models? Lessons from landscape-scale tests in a fragmented system. Ecol. Lett. 6: 41-47.*

<sup>39</sup> Barton, K.A.; Phillips, B.L.; Morales, J.M.; Travis, J.M.J., 2009. *The evolution of an "intelligent" dispersal strategy: biased, correlated random walks in patchy landscapes. Oikos 118: 309-319.*

<sup>40</sup> Crone, E.E.; Doak, D.; Pokki, J., 2001: *Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. Ecology 82(3): 831-843.*

Um die Struktur und „Gesundheit“ (fitness) einer Population gewissermassen zu messen, bedient sich die Wissenschaft einiger in Zahlen erfassbarer Grössen: Altersstruktur, Geschlechterverhältnis, Grössenstruktur der Population und Verteilung der Individuen über Zeit und Raum (Gilpin und Soulé, 1986<sup>41</sup>). Bei der Arbeit mit Angaben der Populationsdynamik (vor allem Mortalität, Natalität, Emigration und Immigration) oder der Populationsdichte ist zudem unbedingt zu beachten, dass sie – innerhalb des arttypischen Rahmens – entsprechend den aktuellen und lokalen Bedingungen von Jahr zu Jahr je nach Art stärker oder weniger stark schwanken kann. Vor allem bei kleinen, kurzlebigen Arten wie den Wühlmäusen oder den Wieseln variieren diese Faktoren oft extrem stark, was zu sehr grossen Schwankungen in der Populationsdichte führt. Zu beachten ist zudem, dass beispielsweise das konkrete Geschlechterverhältnis oder die tatsächlich bestehende Satzgrösse bei kleinen Populationen recht weit vom Mittelwert abweichen kann. Nur in einer sehr grossen Population nähert sich der reale Wert dem Mittelwert an. So liegt das Geschlechterverhältnis beim gesamten Nachwuchs einer sehr grossen Population meist nahezu bei 1:1. Das schliesst aber nicht aus, dass ein einzelner Wurf oder eine kleine Lokalpopulation viel mehr männliche oder in einem anderen Fall viel mehr weibliche Junge haben kann. Mit Vorsicht sind Angaben zur Lebensdauer zu beurteilen. Bei verschiedenen Tierarten kann das Alter auch bei toten Tieren nicht sicher bestimmt werden. Dann kennt man nur ausnahmsweise das Alter des Wildtieres genau. Entsprechend klein ist die Datengrundlage. Trotzdem gibt man manchmal auch ein Durchschnittsalter an. Oft beziehen sich die Angaben aber auf besonders langlebige Einzelfälle von in Gefangenschaft gehaltenen Tieren. Entscheidend für die Bestimmung der durchschnittlichen Lebenserwartung ist auch, ob man die Jungtiersterblichkeit einbezieht oder von der Lebenserwartung erwachsener Tiere spricht.

Ein weiteres Problem besteht darin, dass die Ursachen für beobachtete Werte, beispielsweise die Mortalitätsursachen, nicht immer leicht auseinander zu halten sind. Wurden die Jungwiesel durch eine Krankheit dahingerafft oder starben sie an Nahrungsmangel und die Kadaver wurden danach von einem Raubtier gefressen? Selbst wenn wir den Fortpflanzungserfolg in einem konkreten Fall kennen sollten, z.B. die Anzahl der Jungtiere im Alter von zwei Monaten beobachten können, bleibt es uns verborgen, welche Vorgänge für das Ergebnis verantwortlich sind. Oft spielen sich ganze Wirkungsketten in solchen Prozessen ab, welche für eine verlässliche Interpretation bekannt sein müssten. Stellen wir uns ein hypothetisches Beispiel vor: Da mag die Kondition einer Wieselmutter schlecht sein, weil sie einen suboptimalen Neststandort hat. Ihre Wege zu den Mäusewiesen sind lang und sie verliert viel Energie dabei. Zudem ist das Nest wenig gegen Kälte geschützt und die Mutter braucht viel Zeit um die Jungen zu wärmen. Die Jungen schwächeln einerseits wegen dem hohen Energiebedarf für die Aufrechterhaltung der Körpertemperatur, andererseits wegen schlechter Versorgung mit Muttermilch und anderer Nahrung. Schliesslich kommt eine Störung durch Hauskatzen dazu und die Mutter zieht mit ihren Jungen, eins nach dem anderen davon tragend, in ein anderes, noch weniger geeignetes Nest um. Während dem Umzug schafft es die Katze, in den alten Bau einzudringen und die dort noch verbliebenen Jungwiesel zu töten. Nach zwei Monaten schliesslich beobachten unsere hypothetischen Forscher die Wieselmutter mit

---

<sup>41</sup> Gilpin, M.E.; Soulé, M.E., 1986: *Minimum viable populations: processes of species extinction*. In Soulé, M.E. (ed): *Conservation biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland Sinauer und Associates: 19-34.



zwei Jungen. Für welchen Teil der geringen Nachwuchsleistung die Katze, für welchen die Nahrungssituation verantwortlich ist, können sie unmöglich erkennen.

Es darf uns nicht wundern, wenn selbst bei den äusserst häufigen Schermäusen (*Arvicola sherman*) im Schweizer Mittelland die konkreten Ursachen eines Populationszusammenbruchs meist im Dunkeln bleiben und entsprechend viel spekuliert wird über die Einflussfaktoren. Allerdings hat die Theorie über solche Vorgänge in den letzten Jahren so grosse Fortschritte gemacht, dass manchmal auch im konkreten Fall durchaus plausible Erklärungshypothesen gebildet werden können.

### **Abwanderung (dispersal) oder Verbleiben im Herkunftsgebiet (Philopatry)?**

Bei den meisten Tierarten gibt es Abwanderung. Oft aber wandert nur ein Teil der Jungtiere ab, während die übrigen in ihrem Herkunftsgebiet bleiben. Die Gründe dafür können auf verschiedenen Ebenen betrachtet werden:

#### **Langfristige und evolutive Gründe:**

- Inzuchtvermeidung
- optimale Raumverteilung in der Population
- Krankheitsvermeidung
- Sicherung eines ausreichenden Genflusses und der genetischen Variabilität
- Freigabe des guten Fortpflanzungsterritoriums an Nachfolger/in (bei kurzlebigen Arten).

#### **wichtige Anlässe:**

- Konkurrenz, intra- und interspezifisch
- Territorien-Etablierung
- Ressourcenmangel
  - Schlechter Ernährungszustand der Jungen
  - Mangelnder Aufzuchtserfolg
  - Extremereignisse (Überschwemmung etc.)
  - Fehlen oder Vorhandensein möglicher Partner
- Übermässiger Feinddruck
- Gute Chancen bei Emigration
- Starke/r Nachfolger/in
- Erfolgreiche Exkursionen
- Rein intrinsisch (d.h. durch eigenen, inneren Antrieb bedingt)
  - Geschlecht und Alter, Hormonzustand
  - Ungleichgewicht beim Geschlechterverhältnis im eigenen Wurf
  - Anwesenheit Verwandter in anderem Geschlecht.

#### **Zeitpunkt:**

- Vor Geschlechtsreife
- Bei Geschlechtsreife
- Nach Geschlechtsreife
- Bei optimalem Gesundheitszustand.

## **Verallgemeinerung wissenschaftlicher Modellen zur Abwanderung**

In Modelluntersuchungen wird die Populationsentwicklung meist nur bei einer oder höchstens zwei Tierarten simuliert. Dabei spielen die Durchschnittswerte dieser populationsdynamischen Faktoren eine wichtige Rolle. Allerdings stammen die allgemeinen Angaben, die oft in Form von Mittelwerten mit Schwankungsbereichen vorliegen, nur aus wenigen Forschungsgebieten. Eine Adaptation für eine konkrete Situation in einer anderen Region mit spezifischen ökologischen Bedingungen ist kaum möglich. Daher können Ergebnisse solcher Modellrechnungen niemals eins zu eins auf eine konkrete Situation übertragen werden.

Viele Modell-Arbeiten gehen davon aus, dass die Tiere einer bestimmten Strategie folgen. Diese kann im realen Leben allerdings je nach Situation, zum Beispiel je nach Matrixqualität (Qualität der Umgebung der Patches) unterschiedlich sein. In Modellen müssen die Annahmen oft unrealistisch reduziert werden, damit die Untersuchung sich auf sehr wenige variable Faktoren konzentrieren kann. So muss man in einem Beispielfall vielleicht von der unrealistischen Annahme ausgehen, dass die Matrix einheitlich sei. In Wirklichkeit ist die Abwanderung von viel mehr Faktoren abhängig, welche die spezielle Umgebung eines Tieres betreffen (Bowler und Benton, 2005<sup>42</sup>). Bei lernfähigen Säugetieren wie etwa den Wiesel kommen Erfahrungs- und Lernfaktoren dazu. Eine komplexe Strategie ist allerdings mathematisch für Modellzwecke nur schwer zu konzipieren. Dass weitere Faktoren gelegentlich oder ausnahmsweise einen Einfluss haben können, etwa besonderer Feinddruck, innerartliche Konkurrenz, abiotische Aspekte wie Hochwasser, wirkt erschwerend.

Einem Teil der Modell-Untersuchungen liegt eher eine Strategie als eine konkrete Tierart zugrunde, während andere versuchen, anhand von empirischem Material (meist von Arthropoden) eine Strategie zu erkennen.

## **DAS OPTIMALE VERHALTEN**

### **Optimales Verhalten und Anpassung an die Umwelt**

Optimality-Modelle (MacArthur und Pianka, 1966; MacArthur und Wilson, 1963; Krebs und Davies, 1981<sup>43</sup>) und Foraging-Theorie (Kamil und Sargent, 1981<sup>44</sup>) haben in der modernen Wildtierbiologie deutliche Spuren hinterlassen. Sie helfen, Verhalten und Strategien von Tie-

---

<sup>42</sup> Bowler, D.E.; Benton, T.G., 2005: Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol. Rev.* 80: 205–225.

<sup>43</sup> MacArthur, R.H.; Pianka, E.R., 1966: On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100, 603-609

MacArthur, R.H.; Wilson, E.O., 1963: An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*. 17(4): 373–387

Krebs, J.R.; Davies, N.B. (eds.), 1981: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Oxford, Blackwell (4. Auflage 1997).

<sup>44</sup> Kamil, A.C.; Sargent, T.D. (eds.): 1981. *Foraging behavior*. Garland Press, N.Y.

ren besser zu verstehen. Bei Modellierungen steht die Frage im Vordergrund, ob eine bestimmte Strategie für eine Tiergruppe wirklich zu einer optimalen Entwicklung führt.

In den theoretischen Konzepten dieser Theorie wird eine Verbindung zwischen Ökologie, Evolution und Verhalten hergestellt. Dies wird in folgendem Zitat der klassischen Arbeit von Krebs und Davies (1981<sup>45</sup>) deutlich: „Der vergleichende Ansatz ist eindrücklich, weil er davon ausgeht, dass die ganze Palette von Merkmalen wie Körpergrösse, Hirngewicht, Gruppengrösse und Heimgebietsfläche in Verbindung gesehen werden kann mit Ernährung und Feinddruck. Wir haben auch festgestellt, dass eine der Grenzen dieses Ansatzes darin besteht, dass sie eher qualitative denn quantitative Interpretationen darüber hervorbringen, inwieweit ein Verhalten an die Umwelt angepasst ist. Wir haben nun einen anderen, komplementären Blick darauf, wie Selektion Verhalten verändert. ... Ein Optimality-Modell versucht, vorauszusagen, welche Beziehungen zwischen Kosten und Nutzen zum maximalen Nettogewinn des Individuums führen. ... Der Gesamterfolg eines Individuums zur Weitergabe seiner Gene kann davon abhängen, ob es genug Nahrung, einen guten Rückzugsort, einen attraktiven Partner etc. gefunden hat. Wenn ein Tier solche Probleme lösen muss, trifft es Entscheidungen und diese Entscheidungen können in einer Kosten-Nutzen-Analyse untersucht werden. Für ein fressendes Tier beispielsweise können dabei die wichtigsten Werte in Zeit und Energie bestehen.“

Es gibt Ausnahmen, in welchen das Verhalten eines Tieres in einer bestimmten Situation nicht optimal ist. Eine Baumrarderefähe, welche ihre Jungen von der einen Baumhöhle in die andere transportiert, weil am ersten Ort ein Hundehalter seinen Hund trainiert, handelt aus heutiger Sicht nicht optimal. Der Umzug ist risikoreich und kostet viel Energie. Dabei ist die Gefahr für die jungen Baumrarder in Wirklichkeit minimal. Das Verhalten, das sich wohl einst in einem Urwald mit verschiedenen grossen Feindarten entwickelte und sich im Verlauf der Evolution als sinnvoll erwies, ist nicht mehr an die heutige Situation angepasst, also heute nicht mehr optimal.

## **Energiebudget**

Schon vor Jahrzehnten begann die Forschung, sich intensiv mit dem Energiehaushalt von Wildtieren zu befassen (Cuthill und Houston, 1981). Wichtige Erkenntnisse liegen in der Zusammenschau von Energiebudget und Nahrungsbedarf. Es wurde bei vielen Säugetierarten festgestellt, dass der Energiebedarf nicht nur von der Grösse und der Form eines Tieres, sondern vor allem auch vom Aktivitätszustand abhängig ist. Ein fliehendes Tier braucht beispielsweise ein Vielfaches der Energie eines ruhenden Tieres.

Viele Tiere haben besondere Mechanismen zum Energiesparen entwickelt, insbesondere zum Überdauern der kargen Jahreszeiten in den gemässigten und kalten Zonen. Vögel können oft weiträumig ausweichen (Zugvögel), während Säugetiere andere Strategien entwickeln mussten, etwa den Winterschlaf (Bilche) oder andere Formen des Energiesparens bei Problemwetter. Erfahrungen zeigen, dass beispielsweise Steinmarder und Dachse gerne ein

---

<sup>45</sup> Krebs, J.R.; Davies, N.B. (eds.), 1981: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Oxford, Blackwell (4. Auflage 1997).

paar Tage und Nächte in ihrem warmen Bau oder Nest bleiben, wenn es sehr stark geschneit hat, ohne aber einen Winterschlaf zu halten.

Winterschlaf und ähnliche Strategien sind beispielsweise bei den Wieseln aufgrund ihres hohen Energiebedarfs nicht möglich, doch auch sie sparen Energie. Ein Mauswiesel ist normalerweise nur gerade so lange aktiv, bis es Beute gemacht hat. Im Winter waren dies in einer Untersuchung im Bialowieza Nationalpark in Polen (Zub et al., 2010<sup>46</sup>) durchschnittlich etwa 50 Minuten pro Tag. Häufig schlug ein Tier zweimal pro Tag Beute. Die mittlere Aktivitätszeit für einen Tag betrug etwa eineinhalb Stunden, verteilt auf zwei Aktivitätszeiten. Die Reduktion der Aktivitätszeit auf ein Minimum ist für die Mauswiesel vor allem im Winter sehr wichtig, einerseits wegen dem Risiko, selbst zur Beute zu werden, andererseits weil tiefe Temperaturen ausserhalb des Nestes aufgrund der langen, dünnen Körperform zu einem besonders grossen Energieverlust und demzufolge einem grösseren Energiebedarf für die Aufrechterhaltung der Körpertemperatur führen (Zub et al., 2010<sup>47</sup>). Diese Tiere müssen mehrmals täglich Nahrung zu sich nehmen. Umso wichtiger ist es, dass sie auch unter einer hohen Schneedecke erfolgreich jagen können. Dort fehlt es auch im Winter nicht an Wühlmäusen und zudem sind die klimatischen Bedingungen weniger extrem als über dem Boden.

Die Problematik des Energiehaushaltes, insbesondere von Veränderungen darin aufgrund von Störungen durch den Menschen, muss auch in der Naturschutzpraxis beachtet werden. Gerade bei den kleineren Säugerarten, deren Reaktionen für uns Menschen meist nicht direkt erkennbar sind – beispielsweise der Umzug in ein anderes Nest oder der Verlust wertvoller Jagdzeit –, verdienen die energetischen Probleme, welche durch Störungen verursacht werden, vermehrte Beachtung.

### **Der optimale Nahrungserwerb (Optimal Foraging)**

Zum Nahrungsverhalten gehören viele verschiedene Aspekte, von der Wahl des Nahrungsplatzes über die Nahrungswahl, eventuelle Vorratshaltung, Entdeckung, Verfolgung, Überwältigung und „Handling“ der Beute, bis zu physiologischen Anpassungen im Bereich der Verdauung und zur Anpassung des räumlichen Verhaltens an die Verteilung der Nahrung (Cassini, 2013<sup>48</sup>). In den vergangenen Jahrzehnten wurden all diese Aspekte oft unter dem Blickwinkel des optimalen Nahrungserwerbs („Optimal Foraging“) beleuchtet (unter anderen Kamil und Sargent, 1981<sup>49</sup>). Diese Theorie geht davon aus, dass eine Tierart im Verlauf der Evolution nicht nur die anatomischen und physiologischen Anpassungen an ihre Nahrung entwickelt hat, sondern auch das dazugehörige optimale Verhalten. Dies hat in der Regel zu

---

<sup>46</sup> Zub, K.; Szafranska, P.A.; Konarzewski, M.; Speakman, J.R., 2010: *Effect of energetic constraints on distribution and winter survival of weasel males.* *J. of Animal Ecology*: 80(1):259-69

<sup>47</sup> Zub, K.; Szafranska, P.A.; Konarzewski, M.; Speakman, J.R., 2010: *Effect of energetic constraints on distribution and winter survival of weasel males.* *J. of Animal Ecology*: 80(1):259-69

<sup>48</sup> Cassini, M.C., 2013: *Distribution Ecology. From Individual Habitat Use to Species Biogeographical Range.* Springer Science and Business Media, New York, 217 pages.

<sup>49</sup> Kamil, A.C.; Sargent, T.D. (eds.): 1981. *Foraging behavior.* Garland Press, N.Y.

einem langfristigen Überleben der Arten geführt. Schon MacArthur und Pianka (1966<sup>50</sup>) gingen in ihrer klassischen Arbeit davon aus, dass die Tiere ihre Energieaufnahme durch die Nahrungsaufnahme optimieren können.

Wissenschaftlich ausgedrückt besagt die Optimal-Foraging-Theorie auch, dass eine Tierart ihre Nahrungsquellen entsprechend der Verteilung derselben und entsprechend den arteigenen Fähigkeiten und Möglichkeiten optimal und mit grösstmöglichem Netto-Energiegewinn nutzt. Vergleichende Untersuchungen haben gezeigt, dass es auch wichtige Zusammenhänge gibt zwischen der Raum- und Sozialorganisation der Raubtiere und der Verteilung ihrer Beutetiere im Raum (Pruetz and Isbell, 2000<sup>51</sup>).

Bei vielen Arten wie etwa dem Iltis stellt sich aus Sicht dieser Theorie die zentrale Frage, in welchem Moment ein Tier von einer selten werdenden Beutetierart auf eine alternative Beutetierart umstellen oder den Jagdort wechseln soll („leave-versus-stay decision“). Das stellt sehr grosse Anforderung an die Entscheidungsfähigkeit („decision-making“) einer Tierart. Ein erhaltener Reiz muss beurteilt werden und danach muss das Tier eine angemessene Verhaltensreaktion finden (Stephens, 2008<sup>52</sup>).

Ob das Zusammenspiel zwischen Energiekosten und Nahrungsnutzen unter bestimmten Annahmen wirklich erfolgreich sein kann, untersuchen die Forscher oft mit Hilfe von Optimal-Foraging-Modellen. Auch an Kleinsäugetern wurden solche Modellrechnungen durchgeführt (Ylönen und Brown, 2007<sup>53</sup>). So kann beispielsweise geklärt werden, ob ein Tier in einer bestimmten Situation und unter einem definierten Feinddruck besser dem Nahrungserwerb nachgeht oder darauf vorübergehend verzichtet. In solchen Modellen werden Futtererwerb bzw. vorübergehender Verzicht auf die Nahrungsaufnahme mit den Metabolismuskosten und dem Prädationsrisiko aufgerechnet. Nur wenn der Energiegewinn durch den Nahrungserwerb grösser ist als der zusätzliche Energieverbrauch aufgrund der Aktivität bei der Nahrungsaufnahme und die Kosten des Mortalitätsrisikos ist die Nettoenergiebilanz positiv. Dann sollte das Tier trotz Gefahr dem Nahrungserwerb nachgehen. Sonst lohnt sich das Verbleiben im sicheren Versteck, es sei denn, dass auch dort Feinde wie Wiesel oder Schlangen lauern (Ylönen und Brown, 2007<sup>54</sup>).

---

<sup>50</sup> MacArthur, R.M.; Pianka, E.R., 1966: On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100, 603-609.

<sup>51</sup> Pruetz, J.D., Isbell, L.A., 2000: Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behav Ecol Sociobiol* 49:38–47

<sup>52</sup> Stephens, D.W., 2008: Decision ecology: Foraging and the ecology of animal decision making. *Cognitive, Affective, und Behavioral Neuroscience* 8(4), 475-484

<sup>53</sup> Ylönen H.; Brown, J.S., 2007: Fear and the Foraging, Breeding, and Sociality of Rodents. In: Wolff, J.E.; Sherman, P.J. (eds), 2007: *Rodent societies: an ecological und evolutionary perspective*. The University of Chicago Press, Chicago, 610 Pages: 328 – 341.

<sup>54</sup> Ylönen H.; Brown, J.S., 2007: Fear and the Foraging, Breeding, and Sociality of Rodents. In: Wolff, J.E.; Sherman, P.J. (eds), 2007: *Rodent societies: an ecological und evolutionary perspective*. The University of Chicago Press, Chicago, 610 Pages: 328 – 341.

## EIN VIELFÄLTIGES BEZIEHUNGSNETZ

### Die wichtigsten Beziehungstypen:

- In der **Räuber-Beute-Beziehung** bzw. dem **Nahrungsnetz** stehen den positiven Auswirkungen für die eine Art oder einen Teil der Arten (fressen) die negativen Wirkungen auf die anderen Akteure (gefressen-werden) gegenüber. Zu beachten sind aber auch Reaktionen der Tiere, um ihre Überlebenschancen angesichts der Feinde und Beutetiere zu optimieren, insbesondere die nicht-tödlichen Auswirkungen von Feinden auf ihre Beutetiere.
- Aufgrund der **Konkurrenz** ergeben sich zunächst negative Auswirkungen für die Beteiligten, denn sie müssen oft Einschränkungen entgegennehmen. Indirekt sind diese Auswirkungen allerdings nicht nur negativ zu beurteilen, führen sie doch zu überlebenswichtigen Prozessen wie der Einnischung und der optimalen Raumaufteilung.
- Unter **Mutualismus** versteht man schliesslich eine Win-Win-Situation, in welcher alle beteiligten Akteure einen Vorteil haben (manchmal synonym verwendet mit Symbiose). Häufig handelt es sich auch um Beziehungen zwischen Pflanze und Tier. Insbesondere im Zusammenhang mit der Bestäubung der Pflanzen und der Verbreitung ihrer Samen durch Tiere haben Kleinsäuger manchmal eine recht grosse Bedeutung, etwa der kirschenfressende Fuchs. Da gewinnt das Tier Nahrung (Früchte) und die Pflanze profitiert durch eine weiträumige Verbreitung (Ausscheidung der Kirschkerne im Fuchskot). Die Vorteile der verschiedenen Beteiligten können zeitlich weit auseinander liegen.
- Beim **Kommensalismus** scheint nur eine Art einen Vorteil zu haben, ohne dass die andere Art in irgendeiner Form betroffen ist, es sei denn, dass für den Beobachter nicht alle Vor- und Nachteile erkennbar sind. Wenn sich der Iltis in Bibergeil wälzt, mag dies für ihn einen Vorteil in der indirekten Kommunikation haben. Eine Wirkung auf den Biber ist nicht erkennbar.
- Beim **Parasitismus** sind die Auswirkungen - ähnlich wie bei Räuber-Beute-Beziehungen - ungleich verteilt. Während der Wirt an negativen Folgen leidet, erhält der Parasit unverzichtbare Lebensgrundlagen. Für den Fuchsbandwurm beispielsweise ist der Fuchs ein lebenswichtiger Partner.
- Im Falle des **Kommensalismus** wird der Wirt nicht nachweislich geschädigt

### Komplexe Systeme und die Grenzen der Forschung

Will man in einer komplexen Lebensgemeinschaft all die beteiligten Arten auf Feind-, Konkurrenten- und Beutetierseite und all die Wechselwirkungen und Feedbacksysteme berücksichtigen, kann dies auch für die Forschung zu viel sein. So darf es uns nicht wundern, wenn viele Wissenschaftler sich auf einen kleinen Ausschnitt der Lebensgemeinschaft konzentrieren.

Die Forschung hat sich intensiv mit Nahrungsnetzen befasst. Trotzdem können längst nicht alle relevanten Aspekte in diesem Bereich geklärt werden. Um beispielsweise die parallelen Bestandesentwicklungen von Raubtier und Beute besser zu verstehen, beschränken sich die Forschenden meist auf die Untersuchung einer einzelnen Raubtier- und einer Beutetierart,

beispielsweise auf das Hermelin und die Schermaus. Die Wirkungen anderer Akteure, z.B. von Füchsen, Mauswiesel, Feld- und Rötelmäusen, werden dabei nicht beachtet. Das bringt zwar eindeutige Ergebnisse, doch es stellt sich auch die Frage, inwieweit solche Ergebnisse verallgemeinert werden können. Gewisse Fachleute fragen sich, ob es überhaupt möglich sei, die Nahrungsnetze ausreichend vollständig zu untersuchen oder sie vertreten sogar die Meinung, dass die Nahrungsnetzforschung sich in einer Sackgasse befinde: „Angesichts der kaum überwindbaren Probleme ist der Aufwand für Versuche, auch nur annähernd vollständige Nahrungsnetze zu erstellen, kaum noch gerechtfertigt, auch nicht im Hinblick auf die zu erwartenden Ergebnisse.“ (Martin, 2002<sup>55</sup>).

Zu klären wäre insbesondere, ob ein Nahrungsnetz am besten durch die Artenzahl erfasst werde oder ob es aussagekräftiger wäre, die Biomasse einzubeziehen (Martin, 2002<sup>56</sup>). Schon wenn drei oder mehr Akteure beachtet werden, wird die Dynamik extrem komplex (Hastings und Powell, 1991<sup>57</sup>; Gilpin, 1979<sup>58</sup>; Schaffer, 1985<sup>59</sup>; Schaffer und Kot, 1986<sup>60</sup>). Schliesslich ist unter Umständen nicht weniger als Chaos (nicht im umgangssprachlichen Sinn sondern entsprechend der wissenschaftlichen Chaostheorie) zu befürchten, wenn mehrere Akteure berücksichtigt werden (Gilpin, 1997<sup>61</sup>). Hastings und Powell (1991<sup>62</sup>) sprechen bei der Reduktion auf zwei Arten von einer „Karikatur eines ökologischen Systems“ und gehen davon aus, dass solche auf zwei Arten beschränkte Untersuchungen nur für eine kleine Anzahl der Phänomene in natürlichen Systemen Gültigkeit besitzen. Modelle können zwar sehr wertvoll sein, aber sie bringen nur zuverlässige Informationen, wenn die ihnen zugrunde liegenden Hypothesen plausibel sind (Berryman, 2002<sup>63</sup>). Angesichts dieser kritisch beleuchteten Situation stellt sich die Frage, wie weit solche Modelle verallgemeinert werden können. Wootton und Power (1993<sup>64</sup>) weisen darauf hin, dass „in Zukunft detaillierte Modelle angewendet werden sollten, um die direkten und indirekten Konsequenzen von Problementwicklungen eher für ausgewählte Arten vorauszusagen, als in Bezug auf die gesamte trophische Ebene. Vor allem aber werden Langzeituntersuchungen benötigt für alle Variablen, welche die Dynamik in einer Lebensgemeinschaft beeinflussen können“ (Berryman, 2002<sup>65</sup>). Verhoef

---

<sup>55</sup> Martin, K., 2002: *Ökologie der Bioozönosen*. Springer Verlag Berlin Heidelberg. 323 Seiten.

<sup>56</sup> Martin, K., 2002: *Ökologie der Bioozönosen*. Springer Verlag Berlin Heidelberg. 323 Seiten.

<sup>57</sup> Hastings, A.; Powell, T., 1991. *Chaos in a three-species food chain*. *Ecology* 72(3): 896-903.

<sup>58</sup> Gilpin M.E., 1979: *Spiral chaos in a predator-prey model*. *American Naturalist* 107:306-308.

<sup>59</sup> Schaffer, W.M., 1985: *Order and chaos in ecological systems*. *Ecology* 66: 93-10

<sup>60</sup> Schaffer, W.M.; Kot, M., 1986: *Chaos in ecological systems: the coals that Newcastle forgot*. *Trends in Ecology and Evolution* 1:58-63

<sup>61</sup> Gilpin M.E., 1979: *Spiral chaos in a predator-prey model*. *American Naturalist* 107:306-308.

<sup>62</sup> Hastings, A.; Powell, T., 1991. *Chaos in a three-species food chain*. *Ecology* 72(3):896-903.

<sup>63</sup> Berryman, A.A., 2002: *Do trophic interactions cause population cycles?* In: Berryman, A.A. (ed.) 2002: *Population cycles*. Oxford University Press, Oxford and NewYork, 2002, 189 pages: 177-187

<sup>64</sup> Wootton, J.T.; Power, M.E.: 1993. *Productivity, consumers, and the structure of a river food chain*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol 90: 1384-1387.

und Olff (2010<sup>66</sup>) haben, ausgehend von einer Darstellung von Holt (2002<sup>67</sup>) und Melia und Bascompte (2002<sup>68</sup>), wichtige Typen von sogenannten "trophischen Modulen" in Lebensgemeinschaften dargestellt. Sie unterscheiden beispielsweise zwischen einfacher, linearer Nahrungskette und Omnivorie, bei welcher die Individuen auf verschiedenen Ebenen der Nahrungspyramide, also beispielsweise Pflanzen und Wühlmäuse fressen. Zudem ist nach diesen Autoren auseinander zu halten, ob offensichtliche, direkte Konkurrenz oder exploitative bzw. Wettbewerbs-Konkurrenz besteht, ob die Prädatoren Beutetiere fressen, welche unter sich in Konkurrenz stehen, ob es Räuber-Beute-Verhalten innerhalb der Prädatorengilde gibt. Solche Differenzierungen führen zwar zu einem viel umfassenderen Verständnis der Räuber-Beute-Beziehungen, können aber in vergleichsweise einfachen Modellrechnungen schwerlich quantitativ untersucht werden.

Einen Versuch, möglichst viele Vorgänge eines Systems zu untersuchen, stellt das Sensitivitätsmodell von Frederic Vester dar (2003<sup>69</sup>). Bei diesem Modellansatz können viele verschiedene Arten (Beutegreifer, Beutetier und Konkurrenten) und Einflussfaktoren einbezogen werden. Beziehungen müssen nicht zwingend als linear angenommen werden. Der Beziehungsverlauf wird kybernetisch dargestellt. Allerdings hat auch dieses Modell Grenzen. Es können nicht beliebig viele Variable einbezogen werden. Zudem muss vieles geschätzt werden, da unmöglich alle Faktoren quantitativ zu bestimmen sind. Dieses System ermöglicht zwar auch keine vollständige quantitative, aber in mancher Hinsicht eine etwas realitätsnähere Abbildung des komplexen Beziehungsnetzes als eine auf wenige Faktoren beschränkte Simulation.

### Übertragbarkeit von Forschungsergebnissen zur Räuber-Beute-Beziehung

Viele Forschungsergebnisse stammen von bestimmten Arten, wie etwa das berühmte, in fast jedem Lehrbuch zitierte Beispiel von Schneeschuhhase und Luchs in Nordamerika. Dabei gilt es zu beachten, dass nicht nur die bearbeiteten Arten, sondern das ganze Umfeld ihrer Lebensgemeinschaft sich von Region zu Region unterscheiden kann. Auch die Forschungen an den kleineren Säugetieren stammen meist nicht aus Mitteleuropa und lassen sich daher nicht ohne weiteres auf mitteleuropäische Verhältnisse übertragen. Sie stammen oft aus Skandinavien. Korpimäki et al. (2004)<sup>70</sup> warnen ausdrücklich vor falschen Übertragungen: "Kleine Säugetiere und andere Herbivoren besetzen ganz verschiedene Habitate und sind

---

<sup>65</sup> Berryman, A.A., 2002: Do trophic interactions cause population cycles? In: Berryman, A.A. (ed.), 2002: Population cycles. Oxford University Press, Oxford and New York, 2002, 189 pages: 177-187

<sup>66</sup> Verhoef, H.A.; Olff, H., 2010: Trophic dynamics of communities. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: Community Ecology. Processes, Models, and Applications. Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Chapter 2: 25-36

<sup>67</sup> Holt, R.D., 2002: Community modules. In: Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems: 36th Symposium of the British Ecological Society. Cambridge University Press, 2002.

<sup>68</sup> Melia, C.J.; Bascompte, J., 2002: Food web structure and habitat loss. Ecology Letters, (2002) 5: 37:4

<sup>69</sup> Vester, F., 2003: Die Kunst vernetzt zu denken. Ideen und Werkzeuge für einen neuen Umgang mit Komplexität. DTV Nr. 33077, München (3. Auflage).

<sup>70</sup> Korpimäki E.; Brown, P.R.; Jacob, J.; Pech, R.P., 2004: The Puzzles of Population Cycles and Outbreaks of Small Mammals Solved? BioScience, Vol 54(12): 1071-1079.



Teile komplexer Nahrungsnetze, die in Beziehung stehen zu Ressourcen, Konkurrenten und natürlichen Feinden. Daher ist eine blinde Extrapolation der Ergebnisse von einer Population von Kleinsäugetieren auf andere Arten oder Regionen unakzeptabel.“ In Skandinavien ist vieles grundsätzlich anders als in Mitteleuropa: beispielsweise das Klima, das Mosaik der Landschaftselemente und die Konkurrenzsituation. Zudem ist die Artenzahl bei den Feinden oft relativ klein und zum Teil beschränkt auf Spezialistenarten (vor allem Mauswiesel), während sich in Mitteleuropa (Regionen unter dem 60sten Breitengrad) vielerorts mehrere Feindarten, Generalisten und Spezialisten sowie weit herumschweifende Arten finden. Dennoch ermöglichen einige Mechanismen und Kausalzusammenhänge, wie sie vor allem durch gross angelegte Experimente in Nordskandinavien (Korpimäki et al., 2005<sup>71</sup>) erkannt wurden, bei entsprechend sorgfältiger und sachkundiger Interpretation auch ein besseres Verständnis der mitteleuropäischen Situation.

Trotz all dieser Kritik ist zu betonen, dass die aktuellen Ergebnisse der Forschung eine wichtige Grundlage für das heutige Verständnis der Räuber-Beute-Beziehungen darstellen. Angaben aus vielen verschiedenen Langfrist-Überwachungen von Populationen sowie aus Feldexperimenten sind wichtige Säulen von Theorien und Hypothesen. Mindestens ein Teil der Ursachen der zyklischen oder unregelmässigen Bestandesschwankungen bei den Beutetieren (oft Wühlmäuse) kann heute recht gut erklärt werden. Diese wissenschaftlichen Untersuchungen helfen uns beispielsweise auch zu verstehen, welche Wirkung unterschiedliche Feindarten haben und warum sich ganz verschiedene Beutearten (Spitzmäuse und Wühlmäuse, Eichhörnchen und Wühlmäuse) manchmal synchron entwickeln.

### **Komplexe Ergebnisse eines Feldexperimentes zu Prädation und Konkurrenz**

Die Arbeitsgruppe Wirbeltierökologie mit Prof. Erkki Korpimäki und weiteren Forschenden (insbesondere Elina Koivisto, Tero Klemola, Kai Juha und Kai Norrdahl) befasst sich seit Jahrzehnten mit den trophischen Beziehungen (Räuber-Beute-Beziehungen) der Wühlmäuse und ihrer Feinde (Wiesel, Eulen etc.). Sie führte zu dieser Thematik Langfriststudien und grossräumige Experimente durch. In einigen Untersuchungen arbeiteten diese Forschenden mit Fachleuten anderer skandinavischer Forschungsinstitutionen zusammen oder ergänzten sich, beispielsweise mit Ilkka Hanski, Heikki Henttonen und Janne Sundell von der Universität Helsinki, mit Otso Huitu vom „Finnish Forest Research Institute“ und mit Lauri und Tarja Oksanen vom „Department of Ecology and Environmental Science“ der schwedischen Universität in Umeå.

In einem wichtigen Feldexperiment von Korpimäki und seinen Kollegen wurden die Feinde auf Flächen von 2,5 bis 3 km<sup>2</sup> während 3 Jahren eliminiert. Mauswiesel und Hermeline wurden mehrmals in Lebendfallen gefangen und weggebracht, alle Eulennester wurden entfernt. In Finnland mit seinen grossräumigen naturnahen Gebieten, in welchen die betreffenden Arten nicht gefährdet sind, waren solche Experimente möglich; in Mitteleuropa wären sie angesichts der Beeinträchtigung gefährdeter Arten nicht vorstellbar. Auf den Flächen mit

---

<sup>71</sup> Korpimäki E.; Norrdahl K.; Huitu, O.; Klemola, T., 2005: Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species. *Proc. Biol. Sci.* 2005 Jan 22; 272 (1559): 193-202

Feindreduktion und auf Kontrollflächen wurde danach die Bestandesentwicklung bei den Feldmäusen, den Rötelmäusen und den Waldspitzmäusen untersucht.

Durch unterschiedliche experimentelle Eingriffe konnte auch das Verhältnis zwischen den Spezialisten unter den Beutegreifern (v.a. Wiesel) und den Generalisten (v.a. dortige Eulen) manipuliert werden. Die Ergebnisse dieser langjährigen Untersuchungen wurden von den Forschenden immer wieder in einen theoriebildenden Zusammenhang gestellt. Sie zeigen unter anderem die folgenden wichtigen Beziehungen auf:

- Die Wühlmausdichte (vor allem *Microtus agrestis* und *M. rossiaemeridionalis*) wurde durch die Wiesel um etwa 29 % reduziert. Unter gewissen Bedingungen zeigte sich der Einfluss der Wiesel darin, dass die Feldmausdichte bei Anwesenheit von Wiesel stabil blieb, während sie in Kontrollpopulationen ohne Wiesel zunahm.
- Nicht alle Mäuse waren gleichermassen gefährdet, denn die Wiesel jagten selektiv. Die grösseren Beutetiere (auch innerhalb der Art) wurden bevorzugt, was in der Energiebilanz der Wiesel positiv zu Buche schlug. Dies wiederum hatte Folgen bei den Feldmäusen, denn die schwächeren Tiere überlebten häufiger. Die Kondition der Feldmäuse nahm ab. Zudem wurden trüchtige Weibchen öfter erbeutet als andere Individuen. Vielleicht waren die trüchtigen Weibchen nicht so agil oder sie waren im Nest einfacher aufzuspüren.
- Die Feindvermeidung war offenbar wichtiger als die Konkurrenz zwischen den beiden Feldmausarten (*Microtus agrestis* und *M. rossiaemeridionalis*), welche durch die Anwesenheit der Feinde gemildert wurde. Dadurch wurde die Koexistenz der beiden ähnlichen Wühlmausarten ermöglicht. Koexistenz wurde auch erleichtert, weil die beiden Arten unterschiedliche Fähigkeiten bei der Nahrungsnutzung und der Feindvermeidung zeigten. Dies wiederum wirkte sich manchmal auf den Fortpflanzungserfolg aus. Betrachtete man nicht nur das einzelne Individuum sondern die ganze Population, so zeigten sich weitere Auswirkungen, beispielsweise auf die Verteilung der Individuen im Raum. Durch diese unerwartete Wirkungskette wurde im Endeffekt die ganze Lebensgemeinschaft beeinflusst.
- Die Feinde hatten manchmal einen Einfluss auf die Beutetierpopulationen, noch lange nachdem sie das Gebiet verlassen hatten, etwa wenn die Beutetiere bei sehr hohem Feinddruck die Reproduktion einstellten.

### **Viele Hypothesen zu Zyklen und unregelmässiger Bestandesschwankungen**

Es gibt sehr viele verschiedene Erklärungshypothesen und man muss davon ausgehen, dass verschiedene Faktoren zusammen wirken. Berryman (2002<sup>72</sup>) unterscheidet zunächst externe, selbstregulatorische (innerhalb Population) und zwischenartliche Vorgänge. Nach ihm hat man sich in den letzten Jahren vor allem auf die Effekte von Nahrung, Prädatoren und Krankheitserregern konzentriert. Zu beachten sind zudem physikalische Einflüsse (v.a. Klima), mütterliche und genetische Einflüsse.

---

<sup>72</sup> Berryman, A. A., 2002: *Population Cycles. Causes and Analysis*. In Berryman, Alan (Ed.) 2002: *Population cycles*. Oxford University Press, Oxford and NewYork, 2002, 189 pages:3-28.

Hanski und Henttonen (2002<sup>73</sup>) haben gezählt, wie viele Hypothesen in der Fachliteratur zirkulieren: es waren 22. Nach ihnen stehen drei Haupteinflüsse im Zentrum des Interesses: Räuber-Beute-Beziehung, Pflanzen-Herbivoren-Interaktionen und mütterliche Einflüsse. Sie betonen jedoch, dass "unterschiedliche Prozesse in verschiedenen Populationen kleiner Nagetiere an unterschiedlichen Orten und zu unterschiedlichen Zeiten" zusammenwirken.

Unbestritten ist heute, dass es geographische Unterschiede gibt, wobei im Norden (Skandinavien) sowohl die Amplituden als auch die Perioden der Zyklen zunehmen.

Verschiedene Regulationsmechanismen und Anpassungsprozesse wirken bei den Bestandesschwankungen zusammen. Korpimäki et al. (2004<sup>74</sup>) weisen auch auf evolutive Zusammenhänge hin: „Wo Beutegreifer häufig sind und vor allem wo sie mit der Beutearart zusammen evoluierten, wird dichteabhängige oder verzögert dichteabhängige Prädation entweder Massenvermehrungen verhindern oder zu Zyklen führen... und zu räumlich-zeitlicher Synchronität beitragen... Grosse Klimaschwankungen können das Ausmass der Massenvermehrung begrenzen und die Fähigkeit der Konkurrenten, die Kleinsäugerpopulationen zu regulieren, unterbrechen.“

### **Veränderte Situation in Mitteleuropa?**

In Mitteleuropa sollte es uns ganz besonders interessieren, was geschieht, wenn die spezialisierten Mauswiesel fehlen. Da hat sich die Feindzusammensetzung in den letzten Jahrzehnten deutlich geändert. Vermutlich sind in manchen mitteleuropäischen Regionen aufgrund von Landschaftsveränderungen alle Wiesel, vor allem aber die Mauswiesel stark zurückgegangen. Da wird die Feindfauna dann fast ausschliesslich durch Generalisten bestimmt. Dies war früher anders. Als in Mitteleuropa des Mittelalters viele verschiedene Feindarten den Wühlmäusen nachstellten, war der Feinddruck für die Beutetiere sehr gross und sie wurden von Spezialisten und von Generalisten bejagt.

Aufgrund der skandinavischen Forschungsergebnisse (vor allem Korpimäki et al., 2004<sup>75</sup>) ist zu vermuten, dass die einst häufigen Spezialisten (v.a. Mauswiesel) auch in Mitteleuropa regelmässige mehrjährige Zyklen bei den Wühlmausbeständen bewirken konnten. Wenn aber heute mancherorts fast nur noch Generalisten den Beutetieren nachstellen, müssen wir eher mit unregelmässigen Bestandesschwankungen bei den Wühlmäusen rechnen. Die Differenz zwischen Dichtemaximum und Dichteminimum bei den Wühlmäusen dürfte zudem kleiner werden (Hanski et al., 1991)<sup>76</sup>. Es ist eher eine Dauerbelastung mit mittleren Wühlmausdichten zu erwarten, ohne extreme Zunahmen aber auch ohne Abfall auf wirklich tiefe

---

<sup>73</sup> Hanski I.; Henttonen, H., 2002: *Population Cycles of Small Rodents in Fennoscandia*. In: Berryman, Alan (Ed.) 2002: *Population cycles*. Oxford University Press, Oxford and New York, 2002, 189 pages.

<sup>74</sup> Korpimäki, E.; Brown, P.R.; Jacob, J.; Pech, R.P., 2004: *The Puzzles of Population Cycles and Outbreaks of Small Mammals Solved? BioScience*, Vol 54(12): 1071-1079.

<sup>75</sup> Korpimäki, E.; Brown, P.R.; Jacob, J.; Pech, R.P., 2004: *The Puzzles of Population Cycles and Outbreaks of Small Mammals Solved? BioScience*, Vol 54(12): 1071-1079.

<sup>76</sup> Hanski, I.; Hansson, L.; Henttonen, H., 1991: *Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle*. *Journal of Animal Ecology*, 60: 353-367.

Wühlmausdichten. Leider kann mangels Untersuchungen nicht zuverlässig festgestellt werden, ob diese Erwartungen eingetroffen sind. Doch grobe Hinweise aus qualitativen Beobachtungen scheinen dies zu bestätigen.

### **Wissenschaftliche Untersuchungen der Synchronität und die Rolle von Moran-Effekt und Abwanderung**

Blickt man auf eine sehr grossräumige, den ganzen Kontinent einbeziehende Raumskala, so ist unbedingt der sogenannte Moran-Effekt zu beachten. Unter diesem Begriff versteht man die räumlich übereinstimmende Beeinträchtigung der Umweltbedingungen, wie zum Beispiel von grossräumig auftretenden Wetterereignissen. Dass tatsächlich über sehr grosse Distanzen von mehreren hundert Kilometern synchrone Bestandesentwicklungen bei Wühlmäusen festgestellt wurden, kann mindestens teilweise auf diesen Effekt zurückgeführt werden.

Wichtige Aufschlüsse über die Zusammenhänge und Ursachen bei den Bestandesentwicklungen von Räuber-Beute-Beziehungen erhält man durch den Vergleich der Entwicklung räumlich getrennter Lebensgemeinschaften. Auch diesbezüglich verdanken wir wichtige Erkenntnisse der Forschergruppe um Korpimäki (2004<sup>77</sup>), welche bei den nordeuropäischen Wühlmauszyklen räumliche Übereinstimmungen über 70 bis 500 Kilometer fand. Bei dieser Untersuchung wurde auch beachtet, dass wechselnde Landschaftstypen die Raumdynamik der Wühlmäuse beeinflussen. Wenn es sich um relativ homogene Landwirtschaftsgebiete handelte, war – nach den Untersuchungen von Huitu et al. (2003<sup>78</sup>) - die Synchronität zwischen den Wühlmausbeständen verschiedener Gebiete höher, als wenn viel Wald (kein Vorzugshabitat der Wühlmäuse) vorhanden war. Korpimäki schliesst daraus, dass dies durch unterschiedliche Vernetzung zwischen den Patches zu erklären ist, welche sowohl die Mobilität der Prädatoren als auch das Abwanderungsverhalten der Wühlmäuse entscheidend beeinflusst. Beim Dispersal der Mäuse geht es allerdings nur um kleine Distanzen (im Maximum wenige Kilometer).

Manchmal ist zu beobachten, dass die Populationsdichte bei verschiedenen, voneinander entfernten oder gar isolierten Populationen oder sogar bei verschiedenen Arten (z.B. Spitzmaus und Feldmaus) synchron schwanken. Prädatoren können die Bestandesentwicklungen bei den verschiedenen zusammen vorkommenden Beutearten synchronisieren. Verschiedene Forscher (unter anderen Münkemüller und Johst, 2007<sup>79</sup>; Ernest et al., 2008<sup>80</sup>) haben diese Phänomene genauer untersucht und ihre Ergebnisse brachten wichtige Erkenntnisse über die in der Populationsentwicklung wirksamen Faktoren, nicht zuletzt auch im Bereich der Abwanderung von Prädatoren und Beutetieren. Auch hier ist die Zeit- und Raumskala, von welcher man bei Vergleichen ausgeht, von grosser Bedeutung. Es wurde festgestellt,

---

<sup>77</sup> Korpimäki E.; Brown, P.R.; Jacob, J.; Pech, R.P., 2004: *The Puzzles of Population Cycles and Outbreaks of Small Mammals Solved? BioScience, Vol 54(12): 1071-1079.*

<sup>78</sup> Huitu, O.; Koivula, M.; Korpimäki, E.; Klemol, T.; Norrdahl, K., 2003: *Winter food supply limits growth of northern vole populations in the absence of predation. Ecology 84: 2108-2118.*

<sup>79</sup> Münkemüller T.; Johst, K., 2007: *How does intraspecific density regulation influence metapopulation synchrony and persistence. Journal of Theoretical Biology 245: 553-563.*

<sup>80</sup> Ernest S.K.M.; Brown, J.H.; Thiebault, C.M.; White, E.P.; Goheen, E., 2008. *Zero sum, the Niche, and Metacommunities: Long-Term Dynamics of Community Assembly. Am.Nat. Vol. 172(6): E 257-E269*

dass die Entwicklung von Lokalpopulationen unterschiedlich stark synchronisiert ist, je nachdem wie weit sie voneinander entfernt sind. Eine plausible Erklärung dafür liegt in der Abwanderung. Wenn aus einer Lokalpopulation mit hoher Dichte viele Tiere abwandern und in benachbarten Lokalpopulationen mit geringerer Dichte unterkommen, ergibt sich ein Dichtenausgleich. Die Dichte kann daher in den verschiedenen Nachbarpopulationen gleichförmig schwanken. Nebst Dichteregulation und Abwanderung bestimmt auch die Landschaftsstruktur über die Synchronisation zwischen den lokalen Populationen. Grosse Emigrationsraten und lange Abwanderungsdistanzen wirken sich synchronisierend aus, da sie die Verbundenheit zwischen den Patches verstärken. Auch die Mortalität während der Abwanderung hat einen Einfluss auf das komplexe Geschehen.

### **Gegenseitige (koevolutive) Anpassungen zwischen Räubern und ihrer Beute**

Die Beziehungen zwischen den Beutetiere und ihren Feinden haben während Jahrtausenden gespielt und durch die (Ko-)Evolution ihre Spuren hinterlassen, auch bei den kleineren Säugerarten. Ein Beispiel dafür findet sich in der schmalen Form der Wiesel und ihrer Anpassung an die Wühlmausgänge. Dabei kann man sowohl bei Hermelin und Schermaus als auch bei Mauswiesel und Feldmaus auffällige Grössenübereinstimmungen erkennen: Die schmalen Gänge der Feldmaus haben oft einen Durchmesser von 2-3 cm, diejenigen der Schermaus etwa 4 cm. Hermeline können meist nur in die grösseren Schermausgänge eindringen. Ihr Schultergürtelumfang (dickste Stelle des Hermelinkörpers) beträgt im Durchschnitt etwa 13 cm, was einem Durchmesser von 4,1 cm entspricht. Der Schultergürtel von Mauswiesel hingegen hat einen Umfang von etwa 9 cm und damit einen Durchmesser von 2,9 cm (Müri, 2012<sup>81</sup>). Sie können daher auch in die schmaleren Feldmausgänge eindringen.

Ein weiteres Beispiel von Anpassungen finden wir im Bereich der Aktivitätszeiten. Schermäuse (*Arvicola terrestris* und *A. sherman*) sind tag- und nachtaktiv. Feldmäuse (*Microtus arvalis*) hingegen haben mindestens im Sommer mehrere Aktivitätsphasen von durchschnittlich 1,7 Stunden pro Tag, wobei eine Tendenz zu etwas mehr Tagesaktivität festgestellt wurde (Briner et al., 2005<sup>82</sup>). Ylönen und Brown (2007<sup>83</sup>) gehen davon aus, dass mehrere Aktivitätsphasen eine Anpassung von Pflanzenfressern an eine Nahrung mit relativ geringer Qualität ist). Die Wiesel sind tag- und nachtaktiv, die kleineren Mauswiesel – vor allem Feinde der tag- und nachtaktiven Feldmäuse – häufiger tagaktiv. Als Nesträuber dürfte die Aktivitätszeit für sie ebenfalls kaum von Bedeutung sein.

---

<sup>81</sup> Müri H., 2012: Unveröffentlichte Einzelwerte aus einer Untersuchung von einigen toten Hermelinen und wenigen Mauswiesel aus der Schweiz. Gemessen wurde der Schultergürtelumfang, aus welchem (geteilt durch  $\pi$ ) der Durchmesser errechnet wurde.

<sup>82</sup> Briner T.; Nentwig, W.; Airoldi, J.-P., 2005: Habitat quality of wildflower strips for common voles (*Microtus arvalis*) and its relevance for agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105: 173-179.

<sup>83</sup> Ylönen H.; Brown, J.S., 2007: Fear and the Foraging, Breeding, and Sociality of Rodents. In: Wolff, J.E.; Sherman, P.J. (eds), 2007: *Rodent societies: an ecological und evolutionary perspective*. The University of Chicago Press, Chicago, 610 Pages: 328 – 341.

### **Konkurrenz als Kampf oder als Wettbewerb?**

Zwei sehr unterschiedliche Formen der Konkurrenz sind zu unterscheiden, ähnlich wie sie uns auch vom Sport her vertraut sind:

- Direkte, oft aggressive Auseinandersetzung (Interferenzkonkurrenz), meist um die Nutzung von Ressourcen (inkl. Heimgebiete), allenfalls Kämpfe mit Todesfolgen. Dieser Typ kann mit einem Ringkampf verglichen werden.
- Ausbeutungskonkurrenz oder Wettbewerb, um die optimalere und an die Situation angepasste Nutzung der Ressourcen, welche üblicherweise zu leicht unterschiedlicher Einnischung der konkurrierenden Arten führt. Insbesondere aufgrund der unterschiedlichen Ressourcennutzung sind vielfältige Rückkoppelungen und komplexe Wirkungsketten zu erwarten. Im Sport folgt beispielsweise eine Reit-Springkonkurrenz, im wirtschaftlichen Alltag ein Architekturwettbewerb diesem Muster.

Ausbeutungskonkurrenz besteht offensichtlich zwischen den verschiedenen Feinden der Wühlmause. Zufallsbeobachtungen von Kämpfen zwischen kleineren Säugetieren, zum Beispiel zwischen den beiden Wieselarten, weisen darauf hin, dass auch direkte Auseinandersetzungen vorkommen. Bei der Konkurrenz zwischen den beiden Rattenarten (Hausratte und Wanderratte), welche zur weitgehenden Reduktion der kleineren Hausratte beitrug, dürfte die direkte Konkurrenz eine wichtige Rolle gespielt haben, denn die Wanderratte ist nicht nur grösser sondern auch wesentlich aggressiver als die Hausratte.

Jeglicher Eingriff in die Konkurrenz zwischen zwei Arten kann zu unerwarteten Ergebnissen führen. Dies ist auch bei Artenschutzmassnahmen zu erwägen, denn es kann problematisch sein, eine bestimmte Art gezielt zu fördern, insbesondere wenn kämpferische Auseinandersetzungen erwartet werden müssen. In solchen Fällen könnte die kleinere Art (beispielsweise das Mauswiesel) durch eine einseitige Förderung der grösseren Art (z.B. des Hermelins) zusätzlich in Bedrängnis geraten. Steht bei der Konkurrenz aber vor allem der Wettbewerb um die Ressourcen im Vordergrund, lassen sich die Grossen und die Kleinen parallel durch gezielte Verbesserung der spezifischen Ressourcen fördern.

### **Lebensraumveränderung – Nahrungsnetz - Konkurrenz**

Komplexe Zusammenhänge zwischen Nahrungsnetzen und Konkurrenzbeziehungen haben verschiedene Forschungsgruppen festgestellt, wie nachfolgende Beispiele zeigen:

- Lebensraumveränderungen wirken sich auf verschiedene Artengruppen sehr unterschiedlich aus. Ein Beispiel solcher Veränderungen hat Patterson (1984<sup>84</sup>) anhand der Kleinsäugerfauna in nordischen Waldfragmenten untersucht. Während der Anteil der Beutegreifer unter den Kleinsäugetieren bei einem Habitatverlust abnahm, blieb der Anteil der insektivoren Säuger gleich und derjenige der herbivoren Säugerarten nahm sogar zu. Dass durch solch neue Ungleichgewichte zwischen den Artengruppen weitreichende Konsequenzen auf die Räuber-Beute-Beziehungen und die Konkurrenz um Ressourcen

---

<sup>84</sup> Patterson, B.D., 1984: *Mammalian extinction and biogeography in the Southern Rocky Mountains*. In: Nitecki, M. (ed.): *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago: 247:293.

entstehen können, ist mit Blick auf die gesamte Lebensgemeinschaft von grosser Tragweite.

- Komplexe Zusammenhänge bestimmen auch, ab welcher Schwelle Lebensraumveränderungen zur Aussterbegefahr führen. Melian und Bascompte (2002<sup>85</sup>) vergleichen Nahrungsnetze mit Omnivoren und solche mit Konkurrenz zwischen Beutegreifern und stellen fest, dass Toparten (Beutegreifer) in Nahrungsnetzen mit Konkurrenz eher aussterben als ohne Konkurrenz. Weiter stellten sie fest, dass nicht nur Prädation sondern auch indirekte Konkurrenz, teilweise innerhalb der Beutegreifergilde, das Aussterberisiko bei Habitatveränderungen erhöht (Bengtsson, 1991<sup>86</sup>). Eine Bestätigung für diese Aussage fanden die Autoren in den Modellrechnungen von Tilman (Tilman, 1994<sup>87</sup>; Tilman et al., 1994<sup>88</sup>, 1997<sup>89</sup>). In ihren Modellen kam es vor, dass die in ungestörten Habitatfragmenten häufigsten Arten am stärksten durch Aussterben bedroht waren. Spezialisten unter den Beutegreifern, welche ein hochgradig selektives Suchverhalten haben wie etwa die Mauswiesel, können schon bei geringen Habitatzerstörungen vom Aussterben bedroht sein. Dies kann dazu führen, dass in beeinträchtigten Habitaten die Generalisten zu überwiegen beginnen (Melian und Bascompte, 2002<sup>90</sup>). Fuchs und Steinmarder, welche in manchem Gebiet Mitteleuropas zu den häufigsten Beutegreifern geworden sind und vielerorts sogar in Überbeständen vorkommen und dadurch Probleme verursachen, sind ein gutes Beispiel für solche Vorgänge.
- Von grosser Bedeutung ist es auch, ob und wie gut sich die verschiedenen Arten auf die veränderten Habitatbedingungen einstellen können. Bei den Toparten des Nahrungsnetzes ist es von Bedeutung, dass sie Nahrungsquellen auf möglichst verschiedenen Ebenen der Nahrungspyramide nutzen können (Zhen-Shan et al., 2005<sup>91</sup>). Beispiele dafür sind in der Lebensgemeinschaft der Kleinsäuger Fuchs und Marder.

---

<sup>85</sup> Melia, C.J.; Bascompte, J., 2002: Food web structure and habitat loss. *Ecology Letters*, (2002) 5: 37:46

<sup>86</sup> Bengtsson, J., 1991: Interspecific competition in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 1991, 42: 219-237.

<sup>87</sup> Tilman, D., 1994: Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2:16.

<sup>88</sup> Tilman, D.; May, R.; Lehman, C.L.; Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65:66.

<sup>89</sup> Tilman, D.; Lehman, C.L.; Yin, C., 1997. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *Am. Naturalist*, 149, 407-435.

<sup>90</sup> Melian, C.J.; Bascompte, J., 2002: Food web structure and habitat loss. *Ecology Letters* 5: 37-46.

<sup>91</sup> Zhen-Shan, L.; Xiang-Zhen, Q.; Bai-Lian, L., 2005: Can best competitors avoid extinction as habitat destruction? *Ecological Modelling* 182: 107-112.

# VERSCHLUNGENE PFADE DURCH DEN EIN- FLUSSDSCHUNDEL

## Wichtige Variable in einer Lebensgemeinschaft

Die folgenden Variablen sind in jeder Lebensgemeinschaft und teilweise für jede betrachtete Tierart zu berücksichtigen. Es handelt sich jedoch nicht um eine abschliessende Liste.

### Innerhalb des Tieres bzw. der Population:

- Fortpflanzungserfolg
- Mortalität
- Kondition
- Genetische Variabilität
- Nahrungs- und Energiebedarf
- Mobilitätsverhalten: Alltagsmobilität und Abwanderung
- Metapopulationsdynamik: Besiedlung/Erlöschen
- Intraspezifische Konkurrenz

### Biotische Faktoren im Lebensraum

- Prädationsdruck
- Beutearten und Nahrungsangebot zu verschiedenen Jahreszeiten
- Konkurrenz zwischen den Arten
- Habitatqualität für die einzelnen Arten
- Anordnung der Patchflächen (nach Metapopulationstheorie)
- Ressourcenangebot, insbesondere Nahrung, Verstecke und Aufzuchtorte
- Vernetzung, inkl. Lenkung

### Einflüsse durch den Menschen

- Lebensraum-Veränderungen
- Mobilitätshindernisse und andere Bauwerke
- Mensch als Jäger oder störender Erholungssuchender
- Haustiere als Feinde und Konkurrenten

### Abiotische Variable

- Temperaturen zu verschiedenen Jahreszeiten
- Niederschlagsmenge zu verschiedenen Jahreszeiten
- Schneedecke und Bodenzustand zu verschiedenen Jahreszeiten
- Sonneneinstrahlung und Ausaperung
- Wind und Sturm
- Besondere Ereignisse wie Überschwemmungen, Steinschlag etc.

### Übergeordnete Variable

Diese werden ihrerseits durch all die genannten Variablen beeinflusst

- Populationsdichte bei verschiedenen Arten
- Überlebensfähigkeit der Populationen (nur schwer quantitativ zu bestimmen)



### **Die Zahl der Variablen in einer Kleinsäugergesellschaft – ein Rechenbeispiel**

Stellen wir uns vor, bei allen Akteuren – also bei mindestens einem Dutzend wichtigen Arten – spielen die acht genannten inneren Variablen eine Rolle. Das sind bereits 96 (12 mal 8) Variable. Nun kommen noch mindestens die genannten sieben biotischen (ohne anthropogene Variable) und die fünf abiotischen Variablen dazu. Wenn wir den Menschen, welcher den Lebensraum auf vielfältigste Art und Weise verändert, dazu nehmen, steigt die Zahl auf weit über 100 an.

Nun können theoretisch all diese Variablen miteinander in Beziehung stehen: das ergibt eine Grössenordnung von 10'000 bis 20'000 (Annahme:  $100 \times 99 = 9'900$ ) oder noch mehr möglichen Beziehungen. Auch wenn nur ein Teil davon in der Kleinsäugergemeinschaft tatsächlich von Bedeutung ist, müssten wir doch viele tausend Beziehungen analysieren.

### **Annäherung an ein besseres Verständnis von Variablenrollen und Rückkoppelungen durch die Analyse eines Ausschnitts der Lebensgemeinschaft**

Die Basis für einige Angaben zum System der Lebensgemeinschaft der Wiesel stellt eine Systemuntersuchung dar, die gemäss den Vorgaben von Vester's Sensitivitätsmodell durchgeführt, aber nicht veröffentlicht wurde (Müri, 2013<sup>92</sup>). Dabei wurde nur ein Ausschnitt der Lebensgemeinschaft rund um die beiden Wieselarten betrachtet. Die Untersuchung bezog folgende 14 Variablen ein:

1. Mauswiesel
2. Hauptbeute von Mauswieseln (Feld-, Erdmäuse und junge Schermäuse)
3. Alternativbeute von Mauswieseln
4. Hermelin
5. Hauptbeute von Hermelinen (Schermäuse)
6. Alternativbeute von Hermelinen (einerseits kleinere Mäuse, andererseits grössere Säuger wie Kaninchen, Vögel etc.)
7. Generalistische Konkurrenten
8. Mauswieselfeinde (inkl. Hermelin)
9. Hermelinfeinde
10. Mensch: Vermehrung Schermaushabitate (z.B. Rodungen in vergangenen Jahrhunderten)
11. Mensch: Reduktion von Erd- und Feldmaushabitaten (v.a. Moor- und Feuchtgebietsreduktion)
12. Mensch: negative Einflüsse auf Habitate
13. Mensch: negative Einflüsse auf Vernetzung
14. Mensch und Haustiere als Konkurrenten, Jäger und Wühlmausbekämpfer

---

<sup>92</sup> Müri, H., 2013: Unveröffentlichte Analyse einer Lebensgemeinschaft mit dem Mauswiesel im Focus, anhand der Methoden von Frederic Vesters Sensitivitätsmodell.

Jede Variable beeinflusst die anderen Variablen und wird selbst zugleich von anderen Variablen beeinflusst. Diese aktiven und passiven (reaktiven) Einflüsse jeder Variablen wurden in einer Einflussmatrix grob bewertet in folgenden Kategorien: klein, wenig, mässig oder viel Einfluss. Aufgrund dieser Angaben konnte mit dem Werkzeug des Sensitivitätsmodells die Rollen der verschiedenen Variablen dargestellt werden.

Die Analyse ergab folgende **Ergebnisse**:

- Stärkste Beeinflusser sind anthropogene Variable, generalistische Konkurrenten, Hauptbeute von Hermelinen,
- Besonders stark beeinflusst werden (in absteigender Bedeutung): Mauswiesel, Hermelin, Hermelinfeinde und generalistische Konkurrenten, Hauptbeute von Mauswieseln, Hauptbeute von Hermelinen, Mauswieselfeinde.

**Besondere Auffälligkeit:**

1. Der Mensch wirkt fast ausschliesslich als Beeinflusser, steht somit ausserhalb des Systems. Seine Aktivitäten werden von der Lebensgemeinschaft praktisch nicht beeinflusst, wodurch es keinen systemregulierenden Ausgleich bzw. keine Rückkoppelung gibt.
2. Hermelin und Mauswiesel haben recht unterschiedliche Rollen: Beim Hermelin sind aktive Einflüsse und passive Beeinflussungen eher ausgeglichen, während das Mauswiesel fast ausschliesslich passiv beeinflusst wird.

## **Die schwer erfassbare Komplexität der Rückkoppelungen**

Rückkoppelungen oder Feedbacksysteme sind Einflusserschleifen, welche über eine oder mehrere andere Variablen schliesslich zur Ausgangsvariablen zurückführen.

Viele Rückkoppelungen haben, wie das Beispiel von Wühlmaus- und Hermelinbeständen zeigt, eine ausgleichende Wirkung. Man spricht von einer Selbstregulation des Systems.

Rückkoppelung vom Typ „Teufelskreis“ (als positive Rückkoppelungen bezeichnet) sind oft besonders problematisch. Dabei schaukelt sich ein Effekt selbst immer mehr auf. Dies kann zu langfristigen Veränderungen in der Lebensgemeinschaft führen. In Ausnahmefällen können vereinzelt dieser aufschaukelnden Rückkoppelungen zwar die Evolution antreiben. Meist sind ihre Wirkungen jedoch negativ für das System der Lebensgemeinschaft.

Negative, also regulierende Rückkoppelungen, sind nach Vester (1999<sup>93</sup>) „von besonderem Interesse, da sie auf eine Selbstregulation hinweisen. Sie haben die Eigenschaft, Veränderungen abzufedern oder in eine Pendelbewegung zu überführen, und sollten in einem vernetzten System über die positiven Rückkoppelungen dominieren, wenn das System gegenüber Störungen stabil bleiben will. In lebenden Systemen sind positive [= aufschaukelnde] Rückkoppelungen zwar selten, aber dennoch nötig, da sie Entwicklungen in Gang setzen. So stehen sie oft am Beginn von Evolutionsschritten.“

---

<sup>93</sup> Vester, F., 1999: *Die Kunst vernetzt zu denken. Ideen und Werkzeuge für einen neuen Umgang mit Komplexität. Ein Bericht an den Club of Rome.* DTV, München, 373 Seiten (3. Auflage 2003).

Die gesamte Komplexität der Zusammenhänge kann derzeit in einer Lebensgemeinschaft wohl noch bei weitem nicht erfasst werden. Denn die Wissenschaft erkennt mehr und mehr, dass bei komplexen Beziehungen Chaos entstehen kann. In einem Fluss beispielsweise müssen nur wenige Kräfte zusammenwirken, und schon treten unvorhergesehene Turbulenzen auf.

Besonders auffällig sind Chaos-Entwicklungen bei Räuber-Beute-Beziehungen. Hier spielen nicht-lineare Beziehungen und Rückkoppelungen eine entscheidende Rolle. Doch so ungeordnet die Vorgänge im System auf den ersten Blick erscheinen mögen, so wichtig ist doch ihre Funktion: „Die Fähigkeit von Grenzyklen, mit Hilfe von Rückkoppelungen einer Veränderung zu widerstehen, ist eines der Paradoxa, die die Wissenschaft vom Wandel entdeckt hat. Mehr und mehr wissen die Forscher zu würdigen, wie es der Natur gelingt, lauter ständig wandelbare Dinge zusammenzukoppeln, um dabei schliesslich ein System zu erhalten, das effektiv dem Wandel widersteht“ (Briggs und Peat, 1989<sup>94</sup>).

## DAS GROSSE ZUSAMMENSPIEL

### Die „Community“ – ein schwer übersetzbarer Begriff

Der Begriff der Lebensgemeinschaft wird sehr unterschiedlich definiert und gebraucht. Hier verstehen wir die Lebensgemeinschaft als Synonym für die „community“ in der englischsprachigen Fachliteratur, obwohl der Begriff der Lebensgemeinschaft im deutschsprachigen Raum gelegentlich auch unpräziser angewendet wird. Doch auch der englische Begriff der „community“ wird unterschiedlich definiert. Krebs (1972<sup>95</sup>) betonte die räumliche Begrenzung und definierte die Lebensgemeinschaft als „...eine Versammlung von Populationen lebender Organismen in einem bestimmten Habitatareal“. Andere Autoren haben auf diese räumliche Begrenzung verzichtet. Bereits 1926 wies der Botaniker Gleason auf die Unschärfe der räumlichen Grenzen und die Unterschiede in der Artenzusammensetzung über Zeit und Raum hin (zitiert in Begon et al., 1996<sup>96</sup>). Bei der Definition der „community“ hält er deren Organisationsstruktur für wichtiger als eine räumlich und zeitlich festgelegte Einheit.

Holyoak und seine Kollegen definieren „Community-Ökologie“ als „Bereich, der sich mit den Verteilungsmustern, der Abundanz und den Interaktionen von mehreren zusammenlebenden Arten befasst“ und sie präzisieren, dass es „ein Hauptziel der Ökologie sei, Biodiversität,

---

<sup>94</sup> Briggs, J.; Peat, F.D., 1989: *Die Entdeckung des Chaos. Eine Reise durch die Chaos-Theorie*. DTV, München. 330 Seiten.

<sup>95</sup> Krebs (1972), zitiert in Verhoef H.A.; Morin, P.J., 2010.: *Introduction*. In: Verhoef, H.A; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 2010. 247 pages.

<sup>96</sup> Gleason, Henry Allan 1926: *The Individualistic Concept of the Plant Association*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.

Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R., 1996: *Ecology, Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Science, London.

inklusive die Zahl und den Typ von Organismen und ihrer genetischen, phänotypischen und funktionalen Vielfalt zu messen, zu verstehen und vorauszusagen“ (Holyoak et al., 2005<sup>97</sup>).

Dennoch kann es aus praktischen Gründen oft nötig sein, eine Lebensgemeinschaft aufgrund räumlicher Grenzen zu definieren (Martin, 2002<sup>98</sup>).

## Die Erforschung der Lebensgemeinschaft

In den letzten Jahrzehnten wurde immer deutlicher, dass für die Erklärung von Artenschwund und die Entwicklung von Gegenmitteln das Verständnis der Vorgänge in der gesamten Lebensgemeinschaft wichtig ist. Dank wesentlich besserer statistischer Methoden und Modelle können seit einiger Zeit auch komplexe Geschehnisse besser abgebildet werden als früher (Chase und Bengtsson, 2010<sup>99</sup>). So erhält die Untersuchung der Lebensgemeinschaft als Ganzes (community) immer mehr Gewicht in der wissenschaftlichen Literatur.

Bereits seit den 1950er Jahren haben verschiedene Autoren Vorstellungen über die artenmässige Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften entwickelt. Hier seien nur zwei Meilensteine dieser Forschung erwähnt: Am Anfang stand die wegweisende Arbeit von McArthur und Pianka's (1966<sup>100</sup>) über die Zusammensetzung der Vogelfauna auf den verschiedenen Galapagosinseln und dem benachbarten Festland. Einen weiteren Meilenstein stellen die Arbeiten von Leibold und seiner Forschungsgruppe (Leibold et al., 2004<sup>101</sup>) dar. Sie haben vier grundlegende theoretische Perspektiven - englisch als „metacommunity-paradigms“ bezeichnet – unterschieden, welche die Komplexität der Thematik deutlich machen. Die Theorie der Community-Forschung wird derzeit laufend weiterentwickelt.

Obwohl in der Community-Forschung mit den besten wissenschaftlichen Methoden gearbeitet wird, sind noch immer einige Fragezeichen angebracht (Fukami, 2010<sup>102</sup>). Viele Ergebnisse entstanden im Labor mit Mikroorganismen. Ob solche Ergebnisse auf natürliche Lebensgemeinschaften mit grösseren Organismen übertragen werden können, etwa auf diejenigen von Säugetieren, ist noch nicht geklärt. Feldexperimente mit verschiedensten Artengruppen sind daher dringend nötig (Fukami, 2010<sup>103</sup>). Ein weiteres Problem besteht darin, dass die Daten für die meisten Untersuchungen von einem bestimmten Zeitpunkt stammen

---

<sup>97</sup> Holyoak, M.; Leibold, M.A.; Holt, R.D., 2005: *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. Chicago and London, 513 pages.

<sup>98</sup> Martin, K., 2002: *Ökologie der Biozönosen*. Springer Verlag Berlin Heidelberg. 323 Seiten.

<sup>99</sup> Chase, J.M.; Bengtsson, J., 2010: *Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 2010, 247 pages: 57-68

<sup>100</sup> MacArthur, R.M.; Pianka, E., 1966: *On optimal use of a patchy environment*. *The American Naturalist*, 100, 603-609.

<sup>101</sup> Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt, R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M.; Gonzalez, A., 2004. *The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology*. *Ecology Letters* 7: 601-613.

<sup>102</sup> Fukami, T., 2010: *Community assembly dynamics in space*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Chapter 4: 45-54

<sup>103</sup> Fukami, T., 2010: *Community assembly dynamics in space*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Chapter 4: 45-54.

und beispielsweise den Verlauf einer Immigrationsgeschichte nicht einbeziehen können. Schliesslich entstehen offene Fragen, weil in Modellrechnungen – insbesondere bei zugrunde liegenden Metapopulationsanalysen – oft nur mit Zweierbeziehungen gearbeitet wird, denn Zweierbeziehungen sind in Metapopulationsmodellen besser zu verstehen als ganze Nahrungsnetze oder noch komplexere Systeme. Allerdings ist bekannt, dass der Einbezug weiterer Akteure den Verlauf einer Entwicklung grundlegend verändern kann (Akçakaya et al., 2007<sup>104</sup>). Angesichts der grossen Komplexität darf es uns nicht wundern, wenn Untersuchungen über Interaktionen zwischen einer Vielzahl von Arten weitgehend fehlen. Noch verfügen nur wenige empirische Untersuchungen in diesem Bereich über ausreichend zuverlässige Annahmen, um die Dynamik in der Lebensgemeinschaft realitätsnah zu modellieren (Akçakaya et al., 2007<sup>105</sup>).

### Die Metacommunity in der neueren Wissenschaft

In der neueren Literatur gewinnt der Begriff der Metacommunity immer mehr an Bedeutung. Die Metacommunity wird (analog zur Metapopulation) als Gruppe von mehreren Lebensgemeinschaften definiert, bestehend aus Arten, die miteinander interagieren können. Wichtig ist dabei, dass diese Lebensgemeinschaften miteinander durch Abwanderungsprozesse (Chase und Bengtsson, 2010<sup>106</sup>; Holyoak et al., 2005<sup>107</sup>) verbunden sind. Die Metacommunity-Theorie verbindet die Erkenntnisse in den Bereichen Landschaftsökologie, Nahrungsnetztheorie, Metapopulationsdynamik und Funktionsfähigkeit im Ökosystem miteinander (Bengtsson, 2010<sup>108</sup>).

Als wichtige Aspekte der Metacommunity nennen Chase und Bengtsson (2010<sup>109</sup>):

- Lokale und regionale Biodiversität: Insbesondere die Artenvielfalt unterscheidet sich, je nach dem, welchen Raum man betrachtet. Sie ist in einem lokalen, also eng begrenzten Raum nicht identisch mit der Artenvielfalt im viel grösseren, regionalen Raum.
- Interspezifische Interaktionen und Abwanderung (dispersal) bestimmen sowohl die Artenvielfalt als auch die Beziehungen zwischen den Arten entscheidend mit.

---

<sup>104</sup> Akçakaya, H.R.; Mills, G.; Doncaster, C.P., 2007: *The role of metapopulation in conservation*. In: Macdonald D.W.; Service, K. (eds.): *Key Topics in conservation biology*. Blackwell Publishing: 64-84.

<sup>105</sup> Akçakaya, H.R.; Mills, G.; Doncaster, C.P., 2007: *The role of metapopulation in conservation*. In: Macdonald D.W.; Service, K. (eds.): *Key Topics in conservation biology*. Blackwell Publishing: 64-84

<sup>106</sup> Chase, J.M.; Bengtsson, J., 2010: *Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 2010. 247 pages. Chapter 5: 57-68.

<sup>107</sup> Holyoak, M.; Leibold M.A.; Mouquet, N.; Holt, R.D.; Hoopes, M.E., 2005: *Metacommunities. A Framework for large-Scale Community Ecology*. In Holyoak, M.; Leibold, M.A.; Holt, R.D., 2005: *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. Chicago and London, 513 pages: 1-32.

<sup>108</sup> Bengtsson, J., 2010: *Applied (meta)community ecology. Diversity and ecosystem services at the intersection of local and regional processes*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Chapter 9:115-130.

<sup>109</sup> Chase, J.M.; Bengtsson, J., 2010: *Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 2010. 247 pages. Chapter 5: 57-68.

- Die Arten-Arealkurve basiert darauf, dass in grösseren Arealen mehr Arten vorkommen als in kleineren, wobei die Beziehung nicht linear verlaufen muss.
- Grenzüberschreitende Prozesse, etwa zwischen Vorgängen über und unter dem Boden, können wesentliche, manchmal unerwartete Auswirkungen haben.
- Schliesslich wird immer mehr erkannt, dass auch historische und evolutive Entwicklungen die Metacommunity mitprägen.

### Die vier „Leibold-Perspektiven“

Leibold und seine Kollegen definieren die „Meta-Community“ wie folgt: „Wir definieren eine Metacommunity als Set von lokalen Lebensgemeinschaften (communities), welche verbunden sind durch Abwanderungsprozesse (dispersal) von mehreren Arten. Diese wiederum können miteinander in Beziehung stehen. Metacommunity-Theorie beschreibt Prozesse, welche auf der übergeordneten Skala der Lebensgemeinschaften auftreten und eine neue Art des Nachdenkens über Beziehungen zwischen Arten anregen.“ (Leibold et al., 2004<sup>110</sup>).

Leibold beleuchtet die Artenzusammensetzung in einer Lebensgemeinschaft und ihre Ursachen aus verschiedenen Blickwinkeln. Dabei unterscheidet er vier Perspektiven, welche unterschiedliche Annahmen darüber machen, wie die Arten auf ihre Umgebung und auf die räumliche Situation reagieren und so zu unterschiedlichen Voraussagen für die Struktur der Lebensgemeinschaft führen. Besonders wichtig sind bei diesen Annahmen die Abwanderungsfähigkeit der Arten, die Habitatqualität in den einzelnen Lebensraumpatches und ihre Verteilung im Raum sowie die Zufallsvorgänge, welche beeinflussen, ob ein Patch besiedelt wird oder nicht.

- **Die Patch-Dynamik-Perspektive** geht von der Annahme aus, dass die Lebensraumpatches identisch sind. Patches können besetzt oder unbesetzt sein. Die lokale Artenvielfalt ist bestimmt durch lokales Aussterben und Besiedlung.

*Englischer Originaltext von Leibold: Patch dynamic perspective: A perspective that assumes that patches are identical and that each patch is capable of containing populations. Patches may be occupied or unoccupied. Local species diversity is limited by dispersal. Spatial dynamics are dominated by local extinction and colonization.*

- **Die Arten-Aufteilungs-Perspektive** betont, dass die Patchqualität und die Verfügbarkeit von Ressourcen zusammen mit dem Abwanderungsverhalten die lokale Artenzusammensetzung bestimmen. In dieser Perspektive sind die Nischendifferenzierung und die Raumdynamik von besonderer Bedeutung. Das Abwanderungsverhalten ist insofern wichtig, als es bei Veränderungen der lokalen Umweltbedingungen Anpassung in der Arten-Zusammensetzung ermöglicht.

*Englischer Originaltext von Leibold: Species-sorting perspective: A perspective that emphasizes the resource gradients or patch types cause sufficiently strong patch quality and dispersal jointly affect local community composition. The perspective emphasizes*

---

<sup>110</sup> Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt, R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M.; Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.

*spatial niche separation above and beyond spatial dynamics. Dispersal is important because it allows compositional changes to track changes in local environmental conditions.*

- **Die Arten-Dichte-Perspektive** sieht die Artenzusammensetzung vor allem als Vorgang der Dichte-Regulation durch Zu- und Abwanderung. Sie geht davon aus, dass Verluste in einer Lokalpopulation durch Einwanderungen aus benachbarten Lokalpopulationen ausgeglichen werden können. Dies ist besonders wichtig, wenn die entsprechende Art in der einen Lokalpopulation Wettbewerbsnachteile hinnehmen muss, während sie in anderen Lokalpopulationen gute Konkurrenzbedingungen hat. Diese Perspektive weist besonders deutlich darauf hin, dass die Raumdynamik die lokalen Populations- und Artendichten stark beeinflussen kann. Auch die Source-sink-Dynamik kann als Basis dieser Perspektive, bezogen auf eine Vielzahl von Arten, verstanden werden (vgl. auch Holyoak et al, 2005<sup>111</sup>).

**Englischer Originaltext von Leibold: Mass-effect perspective:** *A perspective that focuses on the effect of immigration and emigration on local population dynamics. In such a system species can be rescued from local competitive exclusion in communities where they are bad competitors, by immigrate from communities where they are good competitors. This perspective emphasizes the role that spatial dynamics affect local population densities.*

- **Bei der neutralen Perspektive** wird angenommen, dass alle Arten in ihrer Wettbewerbsfähigkeit, ihrer Mobilität und Fitness gleich seien. Die Interaktionen zwischen den Arten bestehen nach dieser Vorstellung aus zufälligen (stochastischen) Bewegungen. Einzig dadurch wird die relative Häufigkeit der Arten beeinflusst. Die Artenvielfalt wird dynamisch bestimmt durch Artenverlust (Aussterben und Emigration) und Artengewinn (Immigration und Artbildung).

**Englischer Originaltext von Leibold: Neutral perspective:** *A perspective in which all species are similar in their competitive ability, movement and fitness... Population interactions among species consist of random walks that alter relative frequencies of species. The dynamics of species diversity are then derived both from probabilities of species loss (extinction, emigration) and gain (immigration, speciation).*

Was in der Theorie so deutlich und systematisch auseinander gehalten wird, ist allerdings in dieser eindeutigen Form oft nicht auf reale Artengemeinschaften anwendbar. Meist wirken verschiedene dieser Mechanismen zusammen. Insgesamt geht man davon aus, dass bei grossen Habitatunterschieden zwischen den verschiedenen Patches eher die Nischendifferenzierung und das Ressourcenangebot im Vordergrund stehen (Arten-Sortierungsperspektive). Im Falle sehr ähnlicher Habitatbedingungen spielen hingegen häufig zufällige (stochastische) Vorgänge eine wichtige Rolle wie bei der neutralen Perspektive (vgl. auch

---

<sup>111</sup> Holyoak, M.; Leibold M.A.; Mouquet, N.; Holt, R.D.; Hoopes, M.E., 2005: *Metacommunities. A Framework for large-Scale Community Ecology*. In Holyoak, M.; Leibold, M.A.; Holt, R.D., 2005: *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. Chicago and London, 513 pages: 1-32

Chase und Bengtsson, 2010<sup>112</sup>). Nicht zu vergessen sind auch artspezifische und verhaltensbestimmte Merkmale, welche insbesondere die Zu- und Abwanderungsaktivität und die Fähigkeit, rasch eine Population aufzubauen, entscheidend beeinflussen.

### **Dynamik in der Kleinsäugergesellschaft und ihre Ursachen**

Theoretische Wissenschaft und Praxisforschung ermöglichen mehr und mehr Einblicke in die Bedeutung einzelner Merkmale der Lebensgemeinschaft und die vielfältigen Beziehungen zwischen den Akteuren und Einflussfaktoren. In den letzten Jahren wurde immer deutlicher, dass eine Artengemeinschaft nicht statisch ist, sondern sich immer wieder verändert. Räumlich und zeitlich treten vielfältige Schwankungen auf. Für das Verständnis dieser Dynamik sind weitere Aspekte der Lebensgemeinschaft von Bedeutung, welche sich wechselseitig beeinflussen, nach Fukami (2010<sup>113</sup>) insbesondere bezüglich Lebensraum:

- die Grösse und Isolation von einzelnen Biotopen oder Patches,
- die Habitat-Heterogenität,
- der Artenpool im Gebiet selbst und in seinem nahen und weiteren Umfeld,
- die Beziehung zwischen dem Lebensraum-Mosaik und der Patchgrösse.

Bei jeder beteiligten Tierart ist zudem besonders zu beachten:

- die Immigrationsgeschichte der verschiedenen Arten: wer war wann wo?
- die Toleranz verschiedener Arten gegenüber Lebensraumänderungen,
- die Wachstumsstrategien der Arten (rasch wachsende sogenannte r-Strategen oder langsamer zunehmende K-Strategen).

### **Mechanismen der Stabilitätserhaltung**

Die Wissenschaft hat wichtige theoretische Grundlagen allgemeiner Art zur Frage der Stabilität von Lebensgemeinschaften entwickelt und teilweise kontrovers diskutiert (Martin, 2002<sup>114</sup>). Insbesondere folgende Aspekte sind von Bedeutung für die Lebensgemeinschaft der Kleinraubtiere und ihrer Feinde:

- Die Kettenlänge im Nahrungsnetz wird als bedeutend beurteilt, wobei eine vielgliedrige Kette als stabilisierend betrachtet wird (Petchey et al., 2010<sup>115</sup>). Sehr lange Nahrungsketten sind allerdings in der Lebensgemeinschaft der Kleinraubtiere und ihrer Beutetiere eher die Ausnahme.

---

<sup>112</sup> Chase, J.M.; Bengtsson, J., 2010: *Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 2010. 247 pages. Chapter 5: 57-68.

<sup>113</sup> Fukami, T., 2010: *Community assembly dynamics in space*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Chapter 4: 45-54.

<sup>114</sup> Martin, K., 2002: *Ökologie der Biozönosen*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 223 Seiten.

<sup>115</sup> Petchey, O.L.; Morin, P.J.; Olf H., 2010: *The topology of ecological interaction networks: the state of the art*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications* Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Part I: Shape and Structure.



- Auch schwache oder mittelstarke Interaktionen im Nahrungsnetz sind wesentlich für die Stabilität, insbesondere im Falle von Abwanderung im kleinräumigen Bereich (McCann et al., 1998<sup>116</sup>).
- Ein Zusammenhang zwischen dem Verhältnis der Körpergrößen von Beutegreifern und ihren Beutetieren und den Überlebenschancen in einem Nahrungsnetz ist aufgrund von Modellrechnungen zu vermuten: Raubtiere, welche wesentlich grösser sind als ihre Beutetiere, haben im Allgemeinen bessere Überlebenschancen (Brose et al., 2006<sup>117</sup>). Die Wiesel dürften hier eher eine Ausnahme bilden.
- In der Lebensgemeinschaft der Kleinkarnivoren ist das Verhältnis von Spezialisten zu Generalisten von besonderer Bedeutung (Korpimäki et al., 2005<sup>118</sup>). Zu beachten ist dabei, dass auch zyklische Bestandesentwicklungen, welche durch Spezialisten stark mitbedingt werden, mittelfristig eine stabilisierende Wirkung haben können. Hier dürfte im heutigen Mitteleuropa ein problematisches Defizit bestehen, da durch die Bauten und Aktivitäten der Menschen die Spezialisten zurückgedrängt und ihre wichtige räumliche Dynamik erschwert und zum Teil sogar verhindert wird.
- Wichtig ist auch die Zeitskala, welche man beurteilt. Eine zyklische Entwicklung, beispielsweise bei den Wühlmausbeständen oder den Wiesel, erscheint zwar kurzfristig betrachtet äusserst instabil. Doch mittelfristig, d.h. über einige Jahrzehnte hinweg betrachtet, muss sich deswegen in der Lebensgemeinschaft gar nichts ändern: Der Schwankungsbereich sowie die Höhe und Länge der Amplituden können sich immer wieder in derselben Art wiederholen.
- Schwer zu beantworten ist die Frage, inwiefern die Verbindungen zwischen den Gliedern einer Lebensgemeinschaft (connectance) einen Beitrag leisten zur Stabilität und zur Artenvielfalt. Nicht nur die Zahl der Beziehungen in der Lebensgemeinschaft dürfte ausschlaggebend sein, sondern auch die Qualität der Beziehungen und die beteiligten Artengruppen und Organismen (Petchey et al., 2010<sup>119</sup>).
- Modellrechnungen haben gezeigt, dass grosse Netzwerke mit vielen Konkurrenten, welche um mehrere Ressourcen konkurrieren, gerade aufgrund chaotischer (also vieler kaum vorhersagbarer) Fluktuationen bestehen können (Huisman und Weissing, 1999<sup>120</sup>; Petchey et al., 2010<sup>121</sup>).

---

<sup>116</sup> McCann, K.; Hastings, A.; Huxel, G.R., 1998: *Weak trophic interactions and the balance of nature.* *Nature*, vol 395, Issue 2, Publisher: Nature Publishing Group. 794-798.

<sup>117</sup> Brose, U.; Williams, R.J.; Martinez, N.D., 2006: *Allometric scaling enhances stability in complex food webs.* *Ecology Letters*, 9, 1228-1236.

<sup>118</sup> Korpimäki E.; Norrdahl, K.; Huitu, O.; Klemola, T., 2005: *Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species.* *Proc. Biol. Sci.*; 272 (1559): 193-202.

<sup>119</sup> Petchey, O.L.; Morin, P.J.; Olf H., 2010: *The topology of ecological interaction networks: the state of the art.* In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications* Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Part I: Shape and Structure.

<sup>120</sup> Huisman, J.; Weissing, F.J., 1999: *Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos.* *Nature* 402, 407-410 *Letters to nature.*

<sup>121</sup> Petchey, O.L.; Morin, P.J.; Olf H., 2010: *The topology of ecological interaction networks: the state of the art.* In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications.* Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Part I: Shape and Structure.

- Im grossräumigen System der „Metacommunity“ wird die Stabilität durch die Dynamik zwischen den Lokalpopulationen beeinflusst. Wenn die Lebensgemeinschaften in den verschiedenen benachbarten Lokalpopulationen sich ähnlich zusammensetzen und die Habitatbedingungen in den lokalen Patches fast gleich sind, wird diese Dynamik reduziert. Die Folge: Die durch die Dynamik bewirkte Stabilität in der grossräumigen Lebensgemeinschaft kann gerade aufgrund dieser Einheitlichkeit abnehmen (Leibold et al., 2004<sup>122</sup>). Dies kann für das Management von Wildtieren Bedeutung haben, da zu einfache Massnahmen kontraproduktiv wirken können, wenn sie vielerorts zu ähnliche Bedingungen herstellen.
- Ein weiterer Aspekt der langfristigen Stabilität liegt in der Balance zwischen Anpassung und Nischentreue. Die Stabilität einer Lebensgemeinschaft kann gerade dadurch erreicht werden, dass in einer Lebensgemeinschaft mehrere Arten auftreten, welche zwar einen ähnlichen Einfluss auf das Ökosystem haben, gleichzeitig aber unterschiedlich auf Veränderungen in der Umwelt reagieren (Bengtsson, 2010<sup>123</sup>).
- Schliesslich ist bei langfristigen, über Jahrhunderte oder Jahrtausende fortschreitenden Veränderungen auch zu beachten, dass sie für die Evolution eine Rolle spielen können. Beim Zusammenhang zwischen den während Eiszeiten schrumpfenden Rückzugsgebieten und der evolutiven Entwicklung bei vielen Säugerarten wird dies sehr deutlich.

## EXISTENZGRUNDLAGE LANDSCHAFT

### Ökologische Nische und Habitat

Grosse Bedeutung kommt dem Begriff der ökologischen Nische zu. Die Definition von Hutchinson (hier von Martin, 2002, zitiert<sup>124</sup>) wird auch hier als Grundlage genommen. „Die heute gebräuchliche Definition dieses Begriffs lieferte Hutchinson (1957). Nach seinem Konzept ist die ökologische Nische das gesamte Spektrum der verschiedenen abiotischen und biotischen Faktoren, unter denen eine Art bzw. Population an einem Standort leben und sich durch Reproduktion erhalten kann.“

Als Habitat wird ein Lebensraumausschnitt bezeichnet, wenn man ihn aus der Sicht einer bestimmten Art beurteilt. Es handelt sich nicht nur um einen Ort, wo die betreffende Art vorkommt. Vielmehr bezieht man sich auf denjenigen Biotopausschnitt, welcher aus der Sicht einer bestimmten Art relevant ist bzw. ihr die nötigen Lebensgrundlagen bietet. Mit dem Be-

---

<sup>122</sup> Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt, R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M.; Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.

<sup>123</sup> Bengtsson, J., 2010: Applied (meta)community ecology. Diversity and ecosystem services at the intersection of local and regional processes. In: Verhoef, H.A; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Chapter 9:115-130.

<sup>124</sup> Martin, K., 2002: *Ökologie der Biozönosen*. Springer Verlag Berlin Heidelberg. 323 Seiten.

griff „Habitatqualität“ wird die Qualität eines Gebiets bezogen auf die Bedürfnisse der genannten Art bezeichnet.

Cassini (2013<sup>125</sup>) kreist den Begriff genauer ein: „Der Begriff Habitat ist unklar und sein Gebrauch hängt vom Autor und der spezifischen Untersuchung ab. Typischerweise bezieht sich dieser Begriff auf eine Gruppe von physikalischen und biotischen Bedingungen, welche räumlich von benachbarten Bedingungsgruppen abgegrenzt sind. Funktional betrachtet repräsentiert solch eine bestimmte Gruppe von Bedingungen eine Kombination derjenigen Ressourcen, welche von der beurteilten Art benötigt wird.“

### **Wichtige Pfeiler der Anpassungsfähigkeit**

Evolutionäre Stützpfiler der Anpassungsfähigkeit können sich nur über sehr lange Zeiträume und viele Generationen ändern. Solche Anpassungen betreffen aufgrund eines umfassenden genetischen Austausches zunächst ganze Populationen und schliesslich die gesamte Art.

Kurzfristige Stützpfiler der Anpassungsfähigkeit finden sich im Lernbereich, welcher im genetisch vorgegebenen Rahmen für Anpassungsmöglichkeiten des Individuums sorgt. Da viele Säugetierarten auch zu sozialen Lernmechanismen und Traditionen (z. B. Müri, 1982<sup>126</sup>) fähig sind, können solche Anpassungen sich innerhalb einer Gruppe von Tieren recht rasch ausbreiten.

Regionale Anpassungen sind möglich durch Änderung der realen ökologischen Nische innerhalb der vorgegebenen breiteren potenziellen Nische einer Art.

### **Landschaftsökologie und Makroökologie**

Die raumbezogene Ökologie (spatial ecology) wird von namhaften Forschern (Barrett und Peles, 1999<sup>127</sup>) als einer der wichtigsten Entwicklungsschritte, ja sogar als neues Paradigma der ökologischen Forschung des ausgehenden 20sten Jahrhunderts beurteilt. Dabei spielen Landschaftsökologie und Metapopulationsökologie die Hauptrollen. Drei Säulen der Landschaftsökologie zeigen diese Forscher auf:

- Individuenfluss, Materialfluss und Ressourcen,
- verschiedene biologische Prozesse auf unterschiedlichen räumlich-zeitlichen Skalen,
- Integration von verschiedenen Prozessen der Räuber-Beute-Beziehungen (bottom-up und top-down Prozesse).

Wie die Forscher betonen, haben im Verlaufe langer Zeiträume viele Wechselwirkungen zwischen Evolutionsprozessen, Populations- und Landschaftsökologie stattgefunden. Verschiedene Typen von Mobilitätsverhalten und Populationsdynamik wurden in heterogenen Land-

---

<sup>125</sup> Cassini, M.H., 2013: *Distribution Ecology. From Individual Habitat Use to Species Biogeographical Range.* Springer Science and Business Media New York, 217 pages.

<sup>126</sup> Müri, H., 1982: *Futtertraditionen beim Reh.* Dissertation Universität Zürich.

<sup>127</sup> Barrett, G.W.; Peles, J.D. (eds.), 1999: *Landscape ecology of small mammals,* Springer-Verlag, New York: 313-337.

schaften entwickelt, wie theoretische Forschungen zeigen, und „in fragmentierter oder in Patches aufgeteilten Landschaften kann die Mobilität der Tiere die Grösse und räumliche Anordnung der Habitatpatches spiegeln.“ (Diffendorfer et al., 1999<sup>128</sup>).

Makroökologie befasst sich mit grossräumigen Merkmalen. Gemäss Cassini (2013<sup>129</sup>) beschreibt diese Forschungssparte zunächst die grossräumigen Merkmale und versucht sie dann zu erklären. Makroökologie befasst sich unter anderem auch mit den verschiedensten Aspekten der Artenvielfalt wie beispielsweise Art-Areal-Beziehung, Beziehung zwischen Artenvielfalt und Isolation, Beziehung zwischen lokaler und regionaler Vielfalt und Höhengradient bei der Artenvielfalt.

## VIELFALT IN ALLEN BEREICHEN

### Was ist Biodiversität

Das schweizerische Bundesamt für Umwelt BAFU<sup>130</sup> definiert Biodiversität wie folgt: „Biodiversität bezeichnet die natürliche Vielfalt der Gene, Arten und Ökosysteme.“

Im Zusammenhang mit den wichtigsten Zielen der Ökologie spannen Holyoak und Leibold (2005<sup>131</sup>) den Rahmen noch weiter: „Ein Hauptziel der Ökologie ist es, die Aspekte der Biodiversität zu messen, zu verstehen und vorauszusagen, inklusive die Zahl und Typen der Organismen und deren genetische und phänotypische oder funktionale Vielfalt.“

Biodiversität umfasst also viel mehr als die Artenvielfalt (Reiss et al., 2009<sup>132</sup>), insbesondere

- die verschiedenen Lebensformen (Arten von Tieren, Pflanzen, Pilzen, Bakterien),
- die unterschiedlichen Lebensräume, in denen Arten leben (Ökosysteme wie Wald oder Gewässer),
- die genetische Vielfalt, auch innerhalb der Arten (z.B. Unterarten, Sorten und Rassen),
- die Vielfalt der ökologischen Funktionen,
- die Vielfalt der lokal unterschiedlichen Lebensgemeinschaften.

Holyoak et al. (2005<sup>133</sup>) weisen darauf hin, dass Biodiversität bzw. eine umfassende Artenvielfaltstheorie auch Erklärungen liefern müsste für folgende Fragen:

---

<sup>128</sup> Diffendorfer, J.E.; Gaines, M.S.; Holt, R.D., 1999: *Patterns and Impacts of movements at different scales in small mammals*. In: Barrett, G.W.; Pele, J.D. (eds.), 1999: *Landscape ecology of small mammals*, Springer-Verlag, New York: 313-337.

<sup>129</sup> Cassini, M.H., 2013: *Distribution Ecology. From Individual Habitat Use to Species Biogeographical Range*. Springer Science and Business Media New York, 217 pages.

<sup>130</sup> [www.admin.ch](http://www.admin.ch): 24.8.12.

<sup>131</sup> Holyoak, M.; Leibold, M.A.; Holt, R.D., 2005: *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. Chicago and London, 513 pages.

<sup>132</sup> Reiss, J.; Bridle, J.R.; Montoya, J.M.; Woodward, G., 2009: *Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research*. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol 24, No. 9: 505-513.

- Wie funktioniert Biodiversität auf verschiedenen (räumlichen) Skalen?
- Welche Beziehungen bestehen zwischen Biodiversität und den wichtigsten übrigen Aspekten von Lebensgemeinschaften und Ökosystemen, wie zum Beispiel den trophischen Strukturen (Nahrungsnetze etc.) oder dem Materialfluss?
- Welche Beziehungen bestehen zwischen den Biodiversitätsmustern auf den verschiedenen räumlichen Skalen und Abwanderung, Kolonisationsraten oder anderen Aspekten der Populationsdynamik?

Schliesslich weisen Reiss und seine Kollegen (2009<sup>134</sup>) darauf hin, dass im Zusammenhang mit der Artenvielfalt bzw. Artenzusammensetzung und den Beziehungen zwischen den Arten auch weitere Ökosystemeigenschaften zu beachten sind, etwa die Fähigkeit, „angesichts von Störungen der Umwelt nahe an einem Gleichgewicht zu stehen“ oder die Resistenz gegenüber Invasionen von Faunenfremdlingen.

### Einige wichtige Aspekte der Koexistenz

In der theoretischen Fachliteratur wird oft darüber diskutiert, ob und unter welchen Bedingungen zwei sehr ähnliche Arten zusammen vorkommen können. Hier sollen nur drei Aspekte dieser Diskussion hervorgehoben werden:

Chase und Bengtsson (2010<sup>135</sup>) sehen Koexistenz als Ergebnis einer Balance zwischen sogenannten stabilisierenden und angleichenden Kräften. Angleichende Kräfte führen dazu, dass verschiedene Arten gleich auf eine Umweltsituation reagieren, was das Zusammenleben dieser Arten in demselben Patch verunmöglichen kann. Stabilisierende Faktoren hingegen führen zu besonderen Anpassungen an die Umgebung und zur Nischendifferenzierung. Dies ist beispielsweise bei den beiden Wieselarten zu beobachten: Das Hermelin spezialisiert sich auf die häufigen Schermäuse und kann sich an moderne Methoden der intensiven Wiesenbewirtschaftung einigermassen gut anpassen. Das Mauswiesel, das von Feldmäusen stärker abhängig ist, muss sich auf deren Habitate (extensiv genutzte Bereiche) beschränken. Es geht dabei also um eine Nischendifferenzierung, welche Koexistenz ermöglicht.

Die Frage der Koexistenzfähigkeit steht auch im Zusammenhang mit der Konkurrenz. Bei den territorialen Steinmarderweibchen kann man davon ausgehen, dass die Konkurrenz um geeignete Aufzuchtzonen zwischen Artgenossinnen grösser ist als die Konkurrenz zu Baumarderweibchen. Genau das wäre eine weitere Voraussetzung für das Zusammenleben der beiden Arten. Allgemein formuliert kann das so ausgedrückt werden: Wenn die innerartliche Konkurrenz wichtiger ist als die zwischenartliche ist Koexistenz möglich (Monquet et al., 2005<sup>136</sup>).

---

<sup>133</sup> Holyoak, M.; Leibold M.A.; Mouquet, N.; Holt, R.D.; Hoopes, M.E., 2005: *Metacommunities. A Framework for large-Scale Community Ecology*. In Holyoak, M.; Leibold, M.A.; Holt, R.D., 2005: *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. Chicago and London, 513 pages: 1-32.

<sup>134</sup> Reiss, J.; Bridle, J.R.; Montoya, J.M.; Woodward, G., 2009: *Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research*. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol 24, No. 9: 505-513.

<sup>135</sup> Chase, J.M.; Bengtsson, J., 2010: *Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology*. In: Verhoef, H.A.; Morin, P.J.: *Community Ecology. Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford New York, 247 pages. Chapter 5: 57-68.

<sup>136</sup> Monquet, N.; Hoopes, M.E.; Amarasekare, P., 2005: *The World Is Patchy and Heterogenous! Trade-off and Source-sink Dynamics in competitive Metacommunities*. In: Holyoak, M.; Leibold, M.A.; Holt, R.D., 2005: *Meta-*

Müri, H., 2015: Ergänzungen zum Bristol-Band 48. Die kleine Wildnis.

Schliesslich kann die Koexistenz zweier ähnlicher Arten durch Habitat-Heterogenität erleichtert werden (Wang et al., 2005<sup>137</sup>).

---

**Zitiervorschlag:** Müri, H., 2015: Ergänzungen zum Bristol-Band 48. Die kleine Wildnis. Pdf, [www.haupt.ch](http://www.haupt.ch)

---

*communities. Spatial Dynamics and Ecological Communities. The University of Chicago Press. Chicago and London, 513 pages: 1-32: 237-262.*

<sup>137</sup> Wang, Z-L.; Zhang, D.Y.; Wang, G., 2005: Does spatial structure facilitate coexistence of identical competitors? *Ecological Modelling* 181: 17-23.