

utb.

Bruno Baur

Naturschutz- biologie



Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Böhlau Verlag • Wien • Köln • Weimar
Verlag Barbara Budrich • Opladen • Toronto
facultas • Wien
Wilhelm Fink • Paderborn
Narr Francke Attempto Verlag / expert verlag • Tübingen
Haupt Verlag • Bern
Verlag Julius Klinkhardt • Bad Heilbrunn
Mohr Siebeck • Tübingen
Ernst Reinhardt Verlag • München
Ferdinand Schöningh • Paderborn
transcript Verlag • Bielefeld
Eugen Ulmer Verlag • Stuttgart
UVK Verlag • München
Vandenhoeck & Ruprecht • Göttingen
Waxmann • Münster • New York
wbv Publikation • Bielefeld
Wochenschau Verlag • Frankfurt am Main

Bruno Baur

Naturschutzbiologie

Haupt Verlag

Bruno Baur ist Professor für Naturschutzbiologie und Leiter des Instituts für Natur-, Landschafts- und Umweltschutz an der Universität Basel. Er ist Mitgründer und Mitglied des Beirats des Forums Biodiversität der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften. Seine Forschungsschwerpunkte sind anthropogene Veränderungen der Biodiversität, invasive Arten und die Biologie von seltenen und gefährdeten Arten.

1. Auflage 2021

Information der Deutschen Nationalbibliothek:

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Copyright © 2021 Haupt Bern

Das Werk ist einschließlich aller seiner Teile urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlags unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Umschlagsgestaltung: Atelier Reichert, D-Stuttgart

Umschlagsbild: Bruno Baur, CH-Basel

Satz: Claudia Huber, D-Erfurt

Printed in Germany

UTB-Band-Nr.: 5416

ISBN: 978-3-8252-5416-2

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	11
1 Einführung	13
1.1 Ein neues Fachgebiet	13
1.2 Ziele des Buches	16
2 Individuen	19
2.1 Verschiedene Betrachtungsebenen	19
2.2 Was ist ein Individuum?	21
2.3 Genotyp und Phänotyp	24
2.4 Ökotyp	25
3 Populationen und Metapopulationen	29
3.1 Räumliche Verteilung der Individuen	30
3.2 Populationsgröße und Populationsdichte	31
3.3 Populationsdynamik	37
3.4 Ein- und Auswanderung, Ausbreitungsdistanz	44
3.5 Räumliche Verteilung der Populationen	49
3.6 Quell- und Zuwanderungspopulationen	51
3.7 Metapopulationen und deren Dynamik	52
4 Eigenschaften von Arten	59
4.1 Was ist eine Art?	59
4.2 Wie entstehen neue Arten?	63
4.3 Unterschiedliche Eigenschaften von Arten	67
4.4 Unterschiedlich große Verbreitungsgebiete	67
4.5 Endemische Arten	68
4.6 Generalisten und Spezialisten	70
4.7 Seltenheit	72
4.8 <i>Life-history</i> -Merkmale	74
4.9 Lebensformen bei Pflanzen	76
4.10 Ausbreitungsfähigkeit und Überlebensdauer der Samen	77
4.11 Trophiestufen	78

5	Genetische Vielfalt und Artenvielfalt	81
5.1	Von der Lebensgemeinschaft zur Biodiversität	82
5.2	Entstehung des Begriffes «Biodiversität»	82
5.3	Genetische Vielfalt	84
5.4	Veränderung der genetischen Vielfalt	89
5.5	Artenvielfalt	90
5.6	Phylogenetische Diversität	97
5.7	Vielfalt der Biotope und Ökosysteme	99
5.8	Qualitative Biodiversitätsindikatoren	99
6	Zeitliche Veränderung und räumliche Verteilung der Biodiversität	105
6.1	Artenvielfalt im Laufe der Erdgeschichte	105
6.2	Wie viele Arten gibt es?	111
6.3	Räumliche Muster des Artenreichtums	113
6.4	Biodiversitäts-Hotspots	118
6.5	Räumliche Muster und ihre zeitliche Organisation	123
7	Funktionelle Diversität und Ökosystemleistungen	127
7.1	Funktionelle Diversität	128
7.2	Ökosystemleistungen	132
7.3	Von der Funktion zur Dienstleistung	141
8	Wert der Biodiversität	145
8.1	Ökonomischer Wert der Ökosystemleistungen	145
8.2	Ökonomischer Wert von Arten	148
8.3	Ethischer Wert der Biodiversität	153
9	Verschiedene Formen von Gefährdungsfaktoren	159
9.1	Lokales, regionales und weltweites Aussterben	160
9.2	Verschiedene Gefährdungsfaktoren	163
9.3	Deterministische Gefährdungsfaktoren	164
9.4	Umweltstochastizität	165
9.5	Natürliche Katastrophen	166
9.6	Demografische Stochastizität	167
9.7	Genetische Stochastizität	169
9.8	Probleme in kleinen Populationen	174

10 Ursachen für die Bedrohung der Biodiversität	177
10.1 Weltbevölkerung und Ressourcenverbrauch	178
10.2 Zerstörung und Veränderung von natürlichen Lebensräumen	183
10.3 Zerstückelung der Lebensräume	190
10.4 Verschiedene Formen von Verschmutzung	198
10.5 Übernutzung natürlicher Ressourcen	207
10.6 Tourismus und Freizeitaktivitäten	209
10.7 Neobiota und invasive Arten	210
10.8 Klimaerwärmung	211
10.9 Wirtschaftliche Entscheidungen reduzieren Sortenvielfalt	211
10.10 Abnahme der Insekten	212
11 Invasive Arten	219
11.1 Herkunft der Organismen	219
11.2 Phasen des Invasionsprozesses	221
11.3 Zunahme der Neobiota und invasiven Arten	222
11.4 Wie gelangen nicht-einheimische Arten in neue biogeografische Regionen?	226
11.5 Wirtschaftlicher Schaden durch invasive Arten	230
11.6 Beeinträchtigung der Gesundheit der Menschen	233
11.7 Ökologische Auswirkungen von eingeführten invasiven Arten	234
11.8 Welche Arten werden invasiv?	244
11.9 Rechtliche Grundlagen für Maßnahmen gegen invasive Arten	247
11.10 Wahrnehmung und Information	249
12 Klimawandel	251
12.1 Klimawandel im erdgeschichtlichen Kontext	252
12.2 Szenarien zur Klimaentwicklung	258
12.3 Lebensraumveränderungen durch Klimawandel	263
12.4 Änderungen in der Phänologie und bei biotischen Interaktionen	266
12.5 Physiologische Änderungen	268
12.6 Auswirkungen auf die Verbreitung von Arten	269
12.7 Indirekte Auswirkungen auf Arten und Lebensräume	276
12.8 Maßnahmen zur Milderung der Auswirkungen des Klimawandels	277

13 Renaturierungsökologie	283
13.1 Bedeutung der Renaturierungsökologie	284
13.2 Gesellschaftliche Aufgabe und gesetzliche Grundlagen	285
13.3 Limitierende Faktoren, Ziele der Renaturierung und Monitoring	287
13.4 Wiederherstellung von Ökosystemleistungen	288
13.5 Renaturierung stark gestörter Landschaften	300
13.6 Artentransfermaßnahmen	303
13.7 Neuartige Ökosysteme	308
14 Gebiets- und Artenschutz	311
14.1 Gebietsschutz und verschiedene Typen von Schutzgebieten	312
14.2 Wildnisgebiete und Nationalparks	312
14.3 Naturparks und Biosphärenreservate	318
14.4 Weitere Typen von Schutzgebieten	319
14.5 Grüne Infrastruktur	325
14.6 Biotopverbundsysteme und andere Vernetzungskonzepte	327
14.7 Segregation und Integration	333
14.8 Artenschutz und Artenförderung	334
15 Mindestflächengröße und Populationsgefährdungsanalyse	343
15.1 Minimaler Flächenbedarf einer Population	343
15.2 Mindestgröße einer überlebensfähigen Population	346
15.3 Populationsgefährdungsanalysen	347
16 Instrumente im Naturschutz	353
16.1 Rote Listen	354
16.2 Verantwortlichkeitsarten	359
16.3 Geschützte Arten und Lebensräume	360
16.4 Vogelschutzrichtlinie und Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie	362
16.5 Schlüssel-, Schirm- und Flaggschiffarten	365
16.6 Zielartenkonzept	368
17 Erhaltung der Biodiversität: internationale Abkommen, Strategien und Ziele	371
17.1 Argumente zur Erhaltung der Biodiversität	372
17.2 Gesetzliche Grundlagen, Biodiversitätskonvention und andere internationale Abkommen	374

17.3 Biodiversitätsstrategie	382
17.4 Zustandsberichte	384
17.5 Nicht-staatliche Natur- und Umweltschutzorganisationen	387
17.6 Defizite im Naturschutz und mögliche Verbesserungen	388
Glossar	397
Internetadressen	411
Allgemeine Literatur	415
Register	435

Vorwort

Pflanzen- und Tierarten verschwinden mit zunehmender Geschwindigkeit aus unseren Landschaften. Was sind die Ursachen? Was kann dagegen unternommen werden? Naturschutzbiologie ist ein relativ junges Fachgebiet, dessen wichtigstes Ziel die Erarbeitung der wissenschaftlichen Grundlagen für die Erhaltung und Förderung der Biodiversität (Pflanzen- und Tierarten mit ihren Genen, Lebensräumen, Ökosystemen und -prozessen) ist. Aspekte der Naturschutzbiologie werden in verschiedenen Studien-Lehrgängen an Universitäten und Fachhochschulen gelehrt. Ein das Fachgebiet übergreifendes deutschsprachiges Lehrbuch, welches auf die speziellen Bedingungen von Mitteleuropa ausgerichtet ist und lokale Bezüge herstellt, gab es bisher aber nicht. Das Buch soll diese Lücke schließen.

Der Inhalt des Buches und seine Schwerpunktsetzung entwickelten sich über Jahre als Grundlage einer zweistündigen Vorlesung für Bachelor-Studierende an der Universität Basel. Wenn ich das erste Vorlesungsskript von vor 25 Jahren mit dem Text des vorliegenden Buches vergleiche, dann wird offensichtlich, wie schnell und vielfältig sich das Fachgebiet entwickelt hat. Mit diesem Buch möchte ich Studierende, in verschiedenen Berufsbereichen etablierte Fachleute sowie an der Natur interessierte Personen motivieren, sich vertieft mit Aspekten der Naturschutzbiologie zu beschäftigen. Die zahlreichen Referenzen dienen als Starthilfe. Viele Informationen sind über das Internet zugänglich (häufig als PDF-Dokument). Allerdings sind detaillierte Links zu speziellen Dokumenten relativ kurzlebig. Deshalb empfehle ich, mit entsprechenden Suchbegriffen auf der Homepage der Organisation oder des Amtes das gewünschte Dokument anzusteuern.

In der Arbeit an diesem Buch bin ich von vielen Personen unterstützt worden. Ich möchte mich bei allen herzlich bedanken. Besonders hilfreich waren die zahlreichen Diskussionen in Fachgremien wie dem Forum für Biodiversität, der Forschungskommission des Schweizerischen Nationalparks, der wissenschaftlichen Kommission der Vogelwarte Sempach und der Fachgruppe TWF (Tierhaltung, Wissenschaft und Forschung) im Zoologischen Garten Basel. Zahlreiche Institutionen und Privatpersonen unterstützten mich mit Bildmaterial. Diese sind jeweils in den Abbildungslegenden aufgeführt. Bilder ohne Quellenangabe stammen von mir.

Danken möchte ich meinem Sohn Martin Baur, Dr. Brigitte Braschler, Evelyn Meyer und Dr. Hans-Peter Rusterholz, die das ganze Manuskript kritisch begutachteten und wertvolle Anregungen gaben. Dankbar bin ich auch dem

Haupt Verlag für die Aufnahme des Buches in die UTB-Reihe, Dr. Martin Lind (Leiter Lektorat) für die Geduld und angenehme Zusammenarbeit sowie Claudia Huber für das Lektorat.

Das Buch widme ich meiner Frau Anette, die dessen Erscheinen leider nicht mehr erleben konnte.

Basel, 11. August 2020

Bruno Baur

1 Einführung

Viele Menschen machen sich zunehmend Sorgen über den Rückgang von Pflanzen- und Tierarten sowie über die Zerstörung ihrer natürlichen Lebensräume. Die Gesellschaft fordert deshalb wissenschaftlich fundierte Lösungen und Maßnahmen, um dem Artensterben Einhalt zu gebieten. Naturschutzbiologie ist eine relativ junge wissenschaftliche Disziplin, welche die jeweiligen Ursachen für die Abnahme einzelner Arten oder der ganzen biologischen Vielfalt untersucht. Es werden auch Maßnahmen zur Reduktion oder gar Vermeidung des weiteren Aussterbens und zur Förderung von gefährdeten Arten und Lebensräumen sowie der gesamten Biodiversität entwickelt. Dabei werden oft inter- und transdisziplinäre Ansätze verwendet. Das einführende Kapitel stellt die Besonderheiten der Naturschutzbiologie vor und umreißt die Zielsetzung dieses Buches.

1.1 Ein neues Fachgebiet

Die letzten Jahrzehnte sind weltweit durch ein in diesem Ausmaß **bisher unerreichtes Aussterben** von Pflanzen- und Tierarten gekennzeichnet. Obwohl es in verschiedenen Ländern seit über 100 Jahren Bestrebungen gibt, Gebiete mit wertvollen und intakten Lebensräumen unter Schutz zu stellen und auf diese Weise zu erhalten, wurde mit der Grundlagenforschung für die Art-, Lebensraum- und Ökosystemerhaltung erst ab 1970 begonnen (Primack 1995). Wissenschaftler und Wissenschaftlerinnen aus Fachbereichen wie Ökologie, Populationsbiologie, Biogeografie und Populationsgenetik begannen, über die Anwendungsmöglichkeiten ihrer Forschungsergebnisse für die Erhaltung gefährdeter Arten zu diskutieren (Wilson 1988). Es wurde bald ersichtlich, dass zum Teil **neue Forschungsansätze** in enger Zusammenarbeit mit Fachleuten aus anderen Gebieten wie Risikoanalyse, Ressourcenmanagement, Landschaftsökologie, Invasionsbiologie, Renaturierungsökologie, Geografie, Ökonomie, Anthropologie, Soziologie, Philosophie, Rechtswissenschaften und Ethik entwickelt werden mussten. Dabei wurden auch theoretische Ansätze aus weiteren Fachgebieten berücksichtigt. So entstand mit der Naturschutzbiologie (*Conservation Biology*) eine neue Disziplin, deren wichtigste Ziele die Erhaltung der biologischen Vielfalt (Pflanzen- und Tierarten mit ihren Genen, Lebensräumen, Ökosystemen und -prozessen) und somit der Lebensgrundlagen für den

Menschen sind. Diese Bestrebungen sind aber nicht nur darauf ausgerichtet, Bestehendes zu bewahren oder zu fördern, sondern auch darauf, die **Weiterentwicklung der natürlichen Lebenssysteme und -prozesse** auf unserem Planeten nachhaltig zu sichern.

Aufgrund der sehr unterschiedlichen fachspezifischen Vorgehensweisen und Methoden sowie wegen ihrer inter- und transdisziplinären Ansätze ist Naturschutzbiologie eine außergewöhnliche Wissenschaft. Sie wird oft als **aufgabenorientierte Krisendisziplin** bezeichnet, da ihre Ergebnisse von den Anwendern meistens sofort benötigt werden (Soulé 1986). Konkret bedeutet dies, dass häufig Empfehlungen abgegeben oder Voraussagen gemacht werden sollten und sollen, bevor genügend Daten gesammelt und analysiert worden sind. Die Parallelen der Naturschutzbiologie zur medizinischen Krebsforschung sind offensichtlich.

Ein entscheidender Unterschied zwischen Naturschutzbiologie und den traditionellen biologischen Fachgebieten besteht darin, dass Naturschutzbiologie versucht, auf konkrete Fragen Antworten zu finden, die sich in realen Freiland-situationen anwenden lassen. Die nachfolgenden Beispiele zeigen, wie breit dabei das Spektrum der Themen ist:

- Untersuchung der Lebensraumsansprüche bedrohter Pflanzen- und Tierarten.
- Auswirkungen intensiver Landnutzung und Lebensraumzerstückelung auf Pflanzen- und Tierarten.
- Auswirkungen der Klimaveränderung auf die Ausbreitung und Abundanz der Pflanzen- und Tierarten.
- Analyse der Bedrohungsfaktoren bei gefährdeten Arten (Abb. 1-1).
- Ausbreitung von invasiven, nicht-einheimischen Pflanzen- und Tierarten und deren Auswirkungen auf einheimische Arten.



Abb. 1-1: In der Naturschutzbiologie werden Bedrohungsfaktoren bei gefährdeten Arten untersucht, beispielsweise beim Hirschkäfer (*Lucanus cervus*; Männchen).

- Analyse der genetischen Vielfalt von isolierten Pflanzen- und Tierpopulationen.
- Abschätzung des minimalen Flächenbedarfs für lebensfähige Populationen.
- Langfristige Überlebensanalysen von Populationen gefährdeter Arten.
- Grundlagen zur Bewertung und Auswahl schutzwürdiger Biotope (Abb. 1-2).
- Erarbeitung von Methoden zur Erfolgskontrolle durchgeführter Förderungs- oder Pflegemaßnahmen.
- Entwicklung von Methoden zur Wiederherstellung von degradierten und zerstörten Biotopen und Ökosystemen.
- Planung der unter menschlicher Obhut durchgeführten Zuchten von gefährdeten Arten mit dem Ziel einer späteren Wiederansiedlung in geeigneten Lebensräumen.

Diese beispielhafte Aufzählung ließe sich leicht um ein Mehrfaches erweitern.



Abb. 1-2: Erlenbruchwälder gehören zu den seltenen Lebensraumtypen und sind deshalb schutzwürdige Biotope. Im Anhang I der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie der Europäischen Union werden sie als «prioritäre Lebensraumtypen» aufgeführt.

1.2 Ziele des Buches

In diesem Buch wird versucht, naturschutzbiologische Phänomene jeweils von der Theorie ausgehend in der realen Situation darzustellen. Die verschiedenen Herangehensweisen der Naturschutzbiologie haben alle das gemeinsame Ziel, Grundlagen für mögliche Maßnahmen zur Erhaltung und Förderung der Populationen, Arten, Biozönosen, Lebensräume, Ökosysteme und/oder Ökosystemprozesse zu erarbeiten. In diesem Sinne gehen Inhalte und Ziele der teilweise immer noch getrennten Fachgebiete Naturschutz und Landschaftspflege nahtlos ineinander über. Die folgenden Kapitel zeigen aber auch deutlich, dass Naturschutz als ausschließlich konservierender, auf natürliche oder naturnahe Ökosysteme beschränkter Handlungsansatz in vielen Fällen weder sinnvoll noch möglich ist. Zeitgemäßer Naturschutz berücksichtigt deshalb auch anthropogene Nutzungsfaktoren, fortschreitende Umweltveränderungen (beispielsweise die Klimaerwärmung) und neu entstehende Ökosysteme, wobei die räumliche und zeitliche Dynamik eine große Herausforderung darstellt. Dies bedingt, dass neben Theorie und Fakten auch Wertungen und Forderungen vorgestellt werden. **Wertungen** werden von Nichtfachleuten oft missverstanden, meistens aus Mangel an Grundlagenwissen. Die Bewertung von Zuständen der Ökosysteme, Biotope oder Lebensräume mithilfe fachspezifischer Methoden ist eine zentrale Aufgabe im Naturschutz. Die dazu erforderlichen biologischen Grundlagen werden in diesem Buch vorgestellt.

Der Fokus des Buches ist auf mitteleuropäische Verhältnisse gelegt. In geeigneten Fällen werden aber auch Beispiele aus weiteren Teilen Europas oder anderen Kontinenten präsentiert. Großes Gewicht wird auf die Analyse der verschiedenen Gründe für den Rückgang und das (lokale) Aussterben von Arten gelegt. Nur wenn die Ursachen bekannt sind, können auch wirksame Maßnahmen eingeleitet werden. Mögliche Maßnahmen zur Reduktion oder gar Vermeidung weiteren Aussterbens von Arten werden vorgestellt wie auch Maßnahmen zur Wiederherstellung von beeinträchtigten oder ganz zerstörten Lebensräumen. Die gesetzlichen Rahmenbedingungen, welche bestimmte Maßnahmen vorschreiben oder wenigstens zulassen, werden kurz dargestellt. Für eine ausführliche Einführung in die Naturschutzinstrumente (Verfahren, Methoden, Standards, rechtliche Regelungen, Organisation, Zuständigkeiten usw.), die nicht in allen Ländern gleich sind, wird aber auf die entsprechenden Fachbücher hingewiesen (Kaule 1991, Plachter et al. 2002, Hampicke 2013).

Biodiversität kann als wissenschaftliche Messgröße, aber auch als strategisches Konzept zur Erhaltung, Entwicklung und nachhaltigen Nutzung der

verschiedenen Bestandteile der belebten Natur betrachtet werden (Baur 2010). In diesem Buch wird gezeigt, wie Biodiversität entsteht, sich weiterentwickelt und wie sie räumlich auf der Erde verteilt ist. Es werden Methoden zur Erfassung der Biodiversität auf verschiedenen Ebenen (Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften) vorgestellt. Ökosysteme vollbringen Leistungen, ohne die menschliches Leben auf der Erde nicht denkbar wäre. In einem anthropozentrischen Ansatz wird die Nutzbarkeit der Biodiversität ins Zentrum gesetzt und ihre «Dienstleistungen» erfasst, die sie den Menschen bereitstellt. Ökonomisch betrachtet sind die **Ökosystemleistungen** von unermesslichem finanziellen Wert.

Aus ethischer Sicht hat jedes Lebewesen, egal ob Pilz, Pflanze oder Tier, einen Eigenwert und der Mensch hat kein Recht, eine Art auszurotten. Auf die Gewichtung ethischer Argumente bei speziellen Naturschutzmaßnahmen wird eingegangen.

Dieses Buch richtet sich an Studierende der Bachelor- und Master-Lehrgänge mit den Ausrichtungen Naturschutz, Ressourcen-Management oder Nachhaltige Entwicklung. Es bietet aber auch wertvolle Grundlagen für Landnutzer und Landeigentümer, die dem Naturschutz ein gewisses Interesse entgegenbringen, sowie für Fachbehörden, Landschaftsarchitekten und private Planungs- und Ökobüros. Das Buch soll Einblick in die verschiedenen Ansätze und Betrachtungsweisen der Naturschutzbiologie geben und Wissen über bestehende Methoden und Modelle sowie über deren Grenzen vermitteln. Weiterführende Informationen für die Umsetzung von naturschutzbiologischen Erkenntnissen in die Praxis sind in Kaule (1991), Amler et al. (1999), Plachter et al. (2002), Hampicke (2013) und Holderegger & Segelbacher (2016) zu finden. Für ökologische Grundlagen wird auf die Lehrbücher von Begon et al. (2017) und Nentwig et al. (2017) verwiesen, für Störungsökologie auf Wohlgemuth et al. (2019) und für Landschaftsveränderungen auf Poschlod (2015). Nentwig (2010) stellt Auswirkungen von invasiven Arten vor. Grundlagen zur geografischen Verbreitung der Arten (Biogeografie) sind in Beierkuhnlein (2007) zu finden. Wertvolles Wissen über die Renaturierung von verschiedenartigen Ökosystemen wird in Zerbe & Wiegand (2009), Kollmann et al. (2019) und Zerbe (2019) vorgestellt.

Weiterführende Literatur

- Amler K., Bahl A., Henle K. et al. (1999) Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. Ulmer, Stuttgart.
- Baur B. (2010) Biodiversität. UTB Profile. Haupt Verlag, Bern.
- Begon M., Howart R. W. & Townsend C. R. (2017) Ökologie. 3. Auflage. Springer Spektrum, Heidelberg.
- Beierkuhnlein C. (2007) Biogeographie. UTB Ulmer, Stuttgart.
- Hampicke U. (2013) Kulturlandschaft und Naturschutz – Probleme – Konzepte – Ökonomie. Springer Spektrum, Wiesbaden.
- Holderegger R. & Segelbacher G. (2016) Naturschutzgenetik – Ein Handbuch für die Praxis. Haupt Verlag, Bern.
- Kaule G. (1991) Arten- und Biotopschutz. 2. Auflage. UTB Große Reihe. Ulmer, Stuttgart.
- Kollmann J., Kirmer A., Tischew S. et al. (2019) Renaturierungsökologie. Springer Spektrum, Berlin.
- Nentwig W. (2010) Invasive Arten. UTB Profile. Haupt Verlag, Bern.
- Nentwig W., Bacher S. & Brandl R. (2017) Ökologie kompakt. 4. Auflage. Springer Spektrum, Heidelberg.
- Plachter H., Bernotat D., Müssner R. & Riecken U. (2002) Entwicklung und Festlegung von Methodenstandards im Naturschutz. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 70. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Poschlod P. (2015) Geschichte der Kulturlandschaft. Ulmer, Stuttgart.
- Primack R. B. (1995) Naturschutzbiologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Wohlgemuth T., Jentsch A. & Seidl R. (2019) Störungsökologie. UTB 5018. Haupt Verlag, Bern.
- Zerbe S. (2019) Renaturierung von Ökosystemen im Spannungsfeld von Mensch und Umwelt. Springer Spektrum, Heidelberg.
- Zerbe S. & Wiegand G. (Hrsg.) (2009) Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

2 Individuen

Naturschutzbiologie betrachtet drei verschiedene biologische Ebenen: die Ebene der Individuen, der Populationen und der Lebensgemeinschaften. Bei jeder biologischen Ebene können auch zeitliche Aspekte betrachtet werden. Zudem kann jede Ebene auf verschiedenen räumlichen Skalen untersucht werden. Zuerst werden die verschiedenen Betrachtungsebenen kurz vorgestellt. Im Weiteren legt dieses Kapitel den Fokus auf das Individuum. So wird das Konzept der unitaren und modularen Organismen vorgestellt und auf grundsätzliche Unterschiede zwischen den beiden Organismengruppen hingewiesen. Im Gegensatz zu unitaren Organismen ist eine Abgrenzung von Individuen bei zahlreichen Arten von modularen Organismen schwierig. Auf der Individuenebene umfasst der Genotyp die Gesamtheit der Erbinformation eines Individuums und bestimmt seine Entwicklung. Der Phänotyp stellt das sichtbare äußere Erscheinungsbild des Genotyps dar. Unter verschiedenen Umweltbedingungen entstehen aus dem gleichen Genotyp unterschiedliche Phänotypen (phänotypische Plastizität). Im Gegensatz dazu können Anpassungen an klimatische und bodenspezifische Standortbedingungen zu Ökotypen innerhalb einer Art führen. Die Merkmalsunterschiede sind bei den Ökotypen genetisch fixiert. Deshalb sind sie auch noch nach Generationen sichtbar, wenn die verschiedenen Ökotypen bei gleichen Umweltbedingungen aufgezogen worden sind. Ökotypen kommen im Pflanzenreich häufiger vor als im Tierreich. Bei den Pflanzen werden Ökotypen häufig als Untergruppen oder Sippen einer Art bezeichnet. Im praktischen Naturschutz spielen Ökotypen bei Renaturierungs- und Wiederansiedlungsprojekten eine große Rolle.

2.1 Verschiedene Betrachtungsebenen

Analog zum Fachgebiet der Ökologie gibt es auch in der Naturschutzbiologie drei verschiedene biologische Ebenen:

- Individuen;
- Populationen (welche aus Individuen derselben Art bestehen);
- Lebensgemeinschaften (welche aus verschiedenen Arten bestehen, die ihrerseits durch verschiedene Populationen mit unterschiedlichen Individuenzahlen vertreten sind).

Auf der **Individuen-Ebene** wird in der Naturschutzbiologie untersucht, in welcher Weise Individuen durch ihre Umwelt beeinflusst werden und wie Individuen die Umwelt selber beeinflussen. Auf der **Ebene von Populationen** beschäftigt sich die Naturschutzbiologie mit Faktoren, welche das Vorhandensein oder Fehlen von Populationen einer Art bestimmen, sowie mit solchen, die das Wachstum der Populationen beeinflussen. Auch die Häufigkeit oder Seltenheit von Populationen einer Art sowie Schwankungen und Trends in der Individuenzahl werden auf dieser Ebene betrachtet. Im Gegensatz zur Ökologie hat die Untersuchung von kleinen Populationen (Populationen mit geringer Individuenzahl) in der Naturschutzbiologie eine große Bedeutung, können doch kleine Populationen durch Zufallsprozesse aussterben (Kap. 9). Auf der **Ebene der Lebensgemeinschaften** werden Faktoren betrachtet, welche die Vielfalt und Zusammensetzung der Arten sowie die Struktur und Funktion der Lebensgemeinschaften bestimmen oder beeinflussen. Ein beträchtlicher Teil dieser Aspekte wird unter dem Begriff «Biodiversitätsforschung» zusammengefasst. Für den Naturschutz ist von Bedeutung, welche Arten eine Schlüsselfunktion in der Lebensgemeinschaft haben und ob verschiedene Arten die gleichen oder ähnliche Funktionen im Ökosystem ausüben und deshalb redundant sind (Kap. 7.2). Verschiedene Arten können aber auch gegenseitig sich ergänzende (komplementäre) Funktionen im Ökosystem ausüben. Ferner ist von Bedeutung, ob eine Lebensgemeinschaft sich nach einer Störung (beispielsweise Überschwemmung oder extreme Trockenperiode) wieder erholen kann und wie schnell der Erholungsprozess abläuft (Kap. 7.2).

Jede der drei biologischen Ebenen kann auch auf verschiedenen räumlichen Skalen betrachtet werden. So können beispielsweise Faktoren untersucht werden, die das Vorkommen einer Flechtenart auf einem Eichenstamm beeinflussen. Dabei dürften das Alter der Eiche, biologische Eigenschaften dieser Flechtenart sowie das Vorkommen und die Häufigkeit der Flechtenart im Wald eine Rolle spielen. Im Weiteren lässt sich auch die Anzahl der Individuen dieser Art auf dem ausgesuchten Baumstamm ermitteln (Populationsgröße; Kap. 3.2) oder das Wachstum der Population erfassen. Zudem können die verschiedenen, gemeinsam vorkommenden Flechtenarten und ihre Häufigkeiten auf dem gleichen Baumstamm protokolliert werden (Ebene der Lebensgemeinschaft). Räumlich können alle diese Ansätze erweitert werden, indem der ganze Eichenbestand eines Waldes untersucht wird oder sogar sämtliche Eichenwälder in einer Region.

Auf allen drei biologischen Ebenen können auch zeitliche Aspekte untersucht werden, beispielsweise die fortschreitende Besiedlung einer renaturierten Grube nach Abschluss des Kiesabbaus oder die Weiterentwicklung früher Sukzessionsstadien auf Sanddünen. Es ist wesentlich, die Auswirkungen der drei Betrachtungsebenen und Beziehungen zwischen diesen Ebenen zu erkennen.

2.2 Was ist ein Individuum?

Organismen können in zwei grundsätzlich unterschiedliche Entwicklungsformen aufgeteilt werden: unitare und modulare Organismen. **Unitare Organismen** sind durch eine genetisch fixierte Form charakterisiert, die relativ wenig Variation aufweist. So haben alle Vögel einen Kopf, einen Schnabel, zwei Flügel und zwei Beine (Abb. 2-1). Die meisten Tiere sind unitar. Andere Organismen, die sogenannten **modularen Organismen**, entwickeln nach einem Grundbauplan aus der Zygote zuerst ein Modul, das danach meist durch Verzweigung viele weitere ähnliche Module bildet. Das Modul weist eine Formkonstanz auf, während das Individuum durch die Zahl der Module und ihre vielfältige Anordnung eine beträchtliche Variabilität zeigen kann. Die meisten Gefäßpflan-



Abb. 2-1: Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) gehört zu den unitaren Organismen, die durch ihre genetisch festgelegte Form charakterisiert sind. Foto: Schweizerischer Nationalpark, Hans Lozza.

zen sind modular aufgebaut, wobei Blätter die Module sind. Jeder Baum hat eine andere Anzahl Blätter sowie eine unterschiedliche Anordnung der Blätter an Zweigen und Ästen (Abb. 2-2). Modulare Organismen sind meist verzweigt und sessil (Ausnahmen bilden die Jugendstadien). Im Gegensatz zu unitaren Organismen weisen modulare Organismen eine ausgeprägte Regenerationsfähigkeit auf; sie können auf Verlust von Modulen, z. B. Blättern durch Tierfraß, reagieren und neue Module (Blätter) bilden. Neben den meisten Pflanzen gehören auch viele sessile beziehungsweise koloniebildende Tiere (Schwämme, Korallen, Hohltiere) sowie zahlreiche Pilze zu den modularen Organismen.

Die Abgrenzung von Individuen ist bei unitaren Organismen meist einfach. Individuen sind die für die Population relevanten Elemente. Individuen vermehren sich sexuell oder vegetativ. Bei unitaren Organismen kann die Populationsgröße mithilfe verschiedener Methoden ermittelt werden (Kap. 3.2). Bei modularen Organismen ist eine Abgrenzung von Individuen nicht immer



Abb. 2-2: Der Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*) ist ein modularer Organismus. Blätter sind seine Module, die artspezifisch eine gewisse Formkonstanz aufweisen. Innerhalb einer Art unterscheiden sich die Bäume in der Anzahl der Blätter und in der Anordnung der Zweige und Äste.

offensichtlich. Schwierigkeiten ergeben sich dann, wenn modulare Pflanzen oberirdisch und unterirdisch kriechende Seitensprosse (Ausläufer oder Rhizome) bilden und die Verbindungen zwischen diesen später unterbrochen werden. Da die Ausläufer von einem Individuum abstammen, sind sie genetisch identisch. Es handelt sich dabei um klonales Wachstum (um einen Klon). Das ursprüngliche Individuum (die Mutterpflanze) wird als Genet bezeichnet. Die später daraus entstehenden Individuen, die noch zusammenhängen oder auch schon getrennt sein können, werden **Ramete** genannt. So ist beispielsweise eine Erdbeermutterpflanze ein Genet, während alle ihre Ableger Ramete sind und zusammen einen **Klon** bilden. Ebenso ist im durch Stockausschlag verjüngten Niederwald nicht jeder Baumstamm ein Individuum. Alle Stämme, die aus dem gleichen Stock herauswachsen, gehören zum gleichen Individuum. Im Extremfall kann eine aus einem Samen gekeimte Graspflanze (Genet) durch vegetative Vermehrung eine ganze Wiese bilden. Die Population eines modularen Organismus kann also auf zwei Ebenen betrachtet werden, auf der Ebene der Genete (oder Klone) und der Ramete.



Abb. 2-3: Bei zahlreichen modularen Organismen, wie beim Rotköpfigen Schleimpilz (*Trichia decipiens*), ist eine Abgrenzung von Individuen nicht offensichtlich. Foto: Armin Coray.

Die in einem Gebiet vorkommende Anzahl von Geneten einer Art kann mithilfe von molekularbiologischen Methoden ermittelt werden. So wurde beispielsweise beim Dunklen Hallimasch (*Armillaria ostoyae*) die Anzahl Gene in einem Bergföhrenwald im Schweizerischen Nationalpark in den Ostalpen erfasst. Dieser aggressive parasitische Pilz wächst vegetativ im Boden und befällt Wurzeln von Bergföhren (*Pinus mugo*), welche in der Folge langsam zersetzt werden. In einer 3 km × 1,2 km großen Waldfläche konnten fünf verschiedene Gene (Klone) nachgewiesen werden (Bendel et al. 2006). Hallimasch-Proben zeigten, dass sich einzelne Pilzindividuen unterirdisch über große Flächen ausgebreitet hatten. Der größte Hallimasch (= ein Genet) hatte eine Ausdehnung von 800 m und erstreckte sich über ein Gebiet von 37 ha. Das Alter dieses Genets wurde auf über 1000 Jahre geschätzt.

2.3 Genotyp und Phänotyp

Die Gesamtheit der Erbinformation eines Individuums wird als **Genotyp** bezeichnet. Der Genotyp bestimmt die Entwicklung des Individuums und erzeugt die morphologischen, physiologischen, biochemischen und (bei Tieren) verhaltensbiologischen Eigenschaften (Kap. 5.3). Das sichtbare äußere Erscheinungsbild des Genotyps wird als **Phänotyp** bezeichnet. Die Vielfalt der Erscheinungsbilder (bei verschiedenen Individuen in einer Population oder innerhalb einer Art) wird durch die Gene, die individuelle Entwicklung (Ontogenese) und die vorherrschenden Umweltfaktoren bestimmt. Die Variationsbreite des Phänotyps eines Individuums oder von den Individuen einer Population wird vom Genotyp begrenzt. Das Phänomen, dass ein bestimmter Genotyp unter verschiedenen Umweltbedingungen unterschiedliche Phänotypen entstehen lässt, wird **phänotypische Plastizität** genannt. Gewisse Genotypen zeigen dabei eine große Reaktionsbreite gegenüber Umwelteinflüssen, während andere Genotypen eine eher geringe Reaktionsbreite aufweisen und deshalb phänotypisch wenig variabel sind. Da in der Regel nur ein Teil des Genoms für einen bestimmten Phänotyp umgesetzt wird, können Genotypen eine spezifische phänotypische Reaktion auf unterschiedliche Umweltbedingungen ermöglichen. Dies bedeutet, dass Genotypen sich unter verschiedenen Umweltbedingungen in ihrer phänotypischen Antwort unterscheiden.

Zahlreiche Pflanzenarten weisen eine beträchtliche phänotypische Plastizität auf. So können Individuen einer Art ihre Wuchshöhe, die Blattform sowie

das Verhältnis von reproduktivem zu vegetativem Gewebe je nach Verfügbarkeit von Wasser, Nährstoffen und Licht erheblich variieren. Ein typisches Beispiel für phänotypische Plastizität bei Tieren ist die beschleunigte Larvenentwicklung von Fröschen in austrocknenden Tümpeln (Laurila & Kujasalo 1999).

2.4 Ökotyp

Genetisch fixierte Anpassungen an klimatische oder bodenspezifische (edaphische) Standortbedingungen innerhalb einer Art werden als **Ökotyp** bezeichnet. Ökotypen können entstehen, wenn die Individuen im Verbreitungsgebiet einer Art an unterschiedliche Habitate oder Lebensbedingungen angepasst sind. Ökotypen können morphologische Anpassungen der Organismen an bestimmte Umweltbedingungen widerspiegeln, beispielsweise in der Wuchsform. Der Niederliegende und der Aufrechte Strand-Wegerich sind zwei Ökotypen der Art Strand-Wegerich (*Plantago maritima*). Der Niederliegende Strand-Wegerich hat flachliegende Stängel. Individuen von diesem Ökotyp wurden in Spalten exponierter Felsen unmittelbar über der Wasserlinie an der Ostküste von Schottland gefunden (Gregor 1930). Der Aufrechte Strand-Wegerich mit aufrechten Stängeln kommt in einer unmittelbar angrenzenden Grasböschung

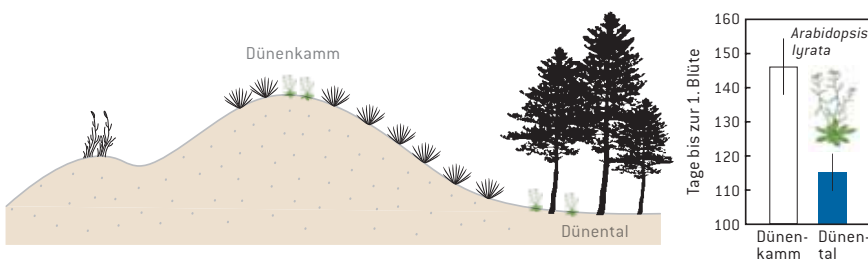


Abb. 2-4: Pflanzen der Felsen-Schmalwand (*Arabidopsis lyrata*) unterscheiden sich in der Geschwindigkeit der Blütenentwicklung je nach Herkunft aus der Dünenlandschaft, wenn sie in einer gemeinsamen Umwelt aufgezogen werden. Pflanzen von Dünetälern (blaue Säule) blühen bei guten Bedingungen im Gewächshaus rund 1 Monat früher als jene von Dünenkämmen (weiße Säule; Abbildung rechts). Dargestellt sind die Mittelwerte ($\pm$ Standardfehler) von jeweils 22 Familien. (Quelle: Paccard et al. (2013), Zeichnung: Susanna Riedl.)

vor. Obwohl die Pflanzen nur wenige Meter voneinander entfernt wachsen, sind sie in den beiden Lebensräumen unterschiedlichen Umweltbedingungen ausgesetzt, was zur Entstehung der Ökotypen geführt hat. Es gibt aber auch Ökotypen, die nicht anhand von äußerlichen Merkmalen unterscheidbar sind (z. B. Schwermetalltoleranz oder spezifische Blütezeit bei Pflanzenarten; Abb. 2-4). So kommen beispielsweise bei der Felsen-Schmalwand (*Arabidopsis lyrata*) in Sanddünen am Ufer des Lake Michigan (Vereinigte Staaten) zwei Ökotypen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit in der Blütenentwicklung in unmittelbarer Nähe nebeneinander vor (Paccard et al. 2013). Die Heterogenität der Sanddünen führt auf kleinstem Raum zu unterschiedlichen Anpassungen, weil der Genfluss zwischen den Teilpopulationen gering ist. Pflanzen in Dünentälern haben mehr Schatten durch Sträucher und Bäume sowie eine länger dauernde Schneebedeckung im Frühling als Pflanzen auf Dünenkämmen, was die Blütenentwicklung bei den Ersten verzögert. Pflanzen in Dünentälern entwickeln sich aber im Frühling viel schneller als jene auf Dünenkämmen. Wenn Pflanzen aus beiden Mikrohabitaten unter gleichen Umweltbedingungen aufgezogen werden, dann blühen die Individuen von Dünentälern rund 1 Monat früher als jene von Dünenkämmen (Abb. 2-4, rechts). In der Natur blühen aber beide Morphotypen fast gleichzeitig, da sich die Auswirkungen der beiden verschiedenen Umwelten und der unterschiedlichen Anpassungen gegenseitig ausgleichen.

Wenn verschiedene Ökotypen von einer Art, z. B. Pflanzen aus verschiedenen Habitaten, in ein gemeinsames Habitat versetzt werden, dann werden die verschiedenen Ökotypen auch noch nach zwei und mehr Generationen vorhanden sein. Wäre das unterschiedliche Aussehen der Pflanzen in den verschiedenen Habitaten das Ergebnis phänotypischer Plastizität, dann wären diese Unterschiede nach dem Versetzen in ein gemeinsames Habitat in der nächsten Generation nicht mehr sichtbar.

Im Pflanzenreich ist die Ausbildung von Ökotypen wegen der eher geringen Mobilität stärker verbreitet als im Tierreich. So sind beispielsweise von der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*) weltweit mehr als 750 Ökotypen bekannt, viele davon sind geografische Lokalformen. Bei verschiedenen Pflanzenarten wurden lokale Spezialisierungen in der Toleranz gegenüber Schwermetallen (Blei, Zink, Kupfer) nachgewiesen (Begon et al. 2017). Am Rande von Gebieten, die durch den Abbau von Erzen kontaminiert worden waren, ändert sich der Selektionsdruck auf Genotypen abrupt. Populationen auf kontaminierten Flächen können sich in ihrer Schwermetalltoleranz über Distanzen von weniger als 100 m wesentlich unterscheiden, wie beim Gewöhnlichen Ruch-

gras (*Anthoxanthum odoratum*) nachgewiesen wurde (Antonovics & Bradshaw 1970). Bei den Pflanzen werden Ökotypen auch häufig als Untergruppen oder Sippen einer Art bezeichnet.

Bei den Tieren lässt sich beispielsweise der weltweite Bestand des Großen Schwertwales (*Orcinus orca*), auch Orca genannt, in verschiedene Ökotypen aufteilen, deren Individuen sich im Körperbau, in den Lautäußerungen, im Jagdverhalten sowie in der Beutepräferenz unterscheiden. Die Individuen eines Ökotyps jagen überwiegend Robben und andere Wale, die Individuen eines anderen Ökotyps jagen hauptsächlich Fische im Küstenbereich, während diejenigen eines weiteren Ökotyps vorwiegend im offenen Ozean leben und sich von Fischen, Kopffüßlern und anderen Meeressäugern ernähren. Einzelne Tiere verschiedener Ökotypen treten kaum mit anderen Orcas in Kontakt. Es gibt auch keine Paarungen zwischen verschiedenen Ökotypen.

Im praktischen Naturschutz spielen Ökotypen bei Renaturierungs- und Wiederansiedlungsprojekten eine bedeutende Rolle. So sollte bei Wiederherstellungsmaßnahmen ausschließlich Saatgut vom gleichen Ökotyp (gleicher Habitattyp sowie aus derselben Region) verwendet werden (Kap. 13). Bei Zuchtprojekten mit dem Ziel, Tiere später in die Wildnis freilassen zu können, sollten keine Elterntiere aus verschiedenen Regionen miteinander verpaart werden (Kap. 13.6).

Weiterführende Literatur

Begon M., Howart R. W. & Townsend C. R. (2017) Ökologie. 3. Auflage. Springer Spektrum, Heidelberg.

3 Populationen und Metapopulationen

Eine Population lässt sich anhand verschiedener Eigenschaften charakterisieren. Dazu gehören die räumliche Verteilung der Individuen, die Populationsgröße (Anzahl Individuen), Populationsdichte (Anzahl Individuen pro Flächeneinheit), Wachstumsrate, demografische Eigenschaften, die Ein- und Auswanderungsrate sowie die Lage der Population im Bezug zu anderen (benachbarten) Populationen (Grad der Isolation). Die Populationsgröße und deren Veränderung über die Zeit (Populationsdynamik) sind für den praktischen Naturschutz von großer Bedeutung. Bei vielen Pflanzen- und Tierarten lassen sich aber die absoluten Größen der Populationen kaum ermitteln. Deshalb wird häufig die Populationsdichte als Indikator für die Populationsgröße erfasst. Aus populationsgenetischer Sicht wird die effektive Populationsgröße N_e bestimmt, welche nur die fortpflanzungsfähigen Individuen der Population und ihren Beitrag an der gesamten Reproduktion berücksichtigt. Zwei grundlegende Modelle des Populationswachstums werden vorgestellt. Das ungebremte (exponentielle) Wachstum ist in der Natur nur unter speziellen Bedingungen und während kurzer Zeitspannen möglich. Die ungebremte Wachstumsphase wird abrupt gestoppt, wenn die vorhandenen Ressourcen aufgebraucht sind; die Population bricht zusammen. Beim dichteabhängigen (logistischen) Wachstum verlangsamt sich die ursprünglich exponentielle Wachstumsrate, wenn die Ressourcen knapper werden. Die Populationsgröße nähert sich so langsam derjenigen der tragbaren Kapazität der Umwelt K an. Populationen, die eine höhere Geburten- als Sterberate aufweisen, werden Quellpopulationen genannt. Aus diesen Populationen kann ein Teil der Individuen abwandern. Im Gegensatz dazu werden Populationen mit einer höheren Sterbe- als Geburtenrate als Zuwanderungspopulationen bezeichnet. Da diese Populationen ihre Verluste nicht durch Reproduktion ausgleichen können, sind sie auf Zuwanderung von Individuen angewiesen. Zuwanderungspopulationen kommen oft in Lebensräumen von geringer (oder abnehmender) Qualität oder am Rand des Verbreitungsgebietes der Art vor. Ein Teil der Populationen (oder Teilpopulationen) kann durch Ein- und Auswanderung von Individuen miteinander verbunden sein. Eine solche Gruppe von (Teil-)Populationen bildet zusammen eine Metapopulation. Die langfristige Dynamik von Metapopulationen kann mit unterschiedlich komplexen Modellen analysiert werden.