

1. Allgemeine Einleitung

Hintergrund

Ein großer Teil der menschlichen Bevölkerung lebt in Städten; im Jahr 1995 waren es 2,4 Milliarden Menschen und damit 42% der Weltbevölkerung. Bis 2025 verdoppelt sich die gesamte Stadt-Einwohnerzahl möglicherweise (Anthrop 2000). Da der Einfluss der Städte nicht auf das eigentliche Stadtgebiet beschränkt ist, sondern sich durch die Nutzung von Ressourcen auch weit auf das Umland ausdehnt (Alberti et al. 2003), kommt dem Studium der Stadtökologie eine besondere Rolle zu, wenn es um die anthropogene Beeinflussung der Biosphäre geht.

Die urbane Landschaft zeichnet sich durch ein Nebeneinander von anthropogenen Flächen und Relikten ruraler Landschaftsstrukturen aus. Die Intensität der Nutzung dieser beiden Flächentypen variiert innerhalb einer Stadt. Infolgedessen existiert ein abwechslungsreiches Habitatmosaik, dessen Vielfalt sich auch in unterschiedlichsten Bodentypen wiederfinden läßt und als eine Ursache für die oft überdurchschnittliche Artenvielfalt von Pflanzen in Städten gilt (Tonteri and Haila 1990; Kühn et al. 2004). Gleichzeitig grenzen unterschiedliche Biotoptypen im urbanen Mosaik oft ohne große Pufferzonen unmittelbar aneinander, so dass sich die angrenzenden Biotope gegenseitig stark beeinflussen können. Extreme Beispiele dafür sind durch Spundwände eingefasste Flussläufe oder von Verkehrsflächen begrenzte Waldflächen.

Im urbanen Habitatmosaik gehören Waldflächen - unter diesem Überbegriff sollen im Folgenden Wälder, Forsten und Parks zusammengefaßt werden - zu den Stadtflächen, die im Vergleich zu anderen Biotoptypen die geringste Veränderung durch menschliches Eingreifen erfahren, wenn man einmal von bestimmten Ausnahmen, wie sekundären Waldstandorten auf Trümmerschutt

oder Industriebrachen (Kowarik 2005), absieht. Dies zeigt sich vor allem bei den Böden, die in diesen Bereichen am wenigsten durch menschliche Aktivitäten gestört sind. Beispielsweise ist in Waldflächen meistens die Ausbildung einer Laubstreuerschicht und Humuslage möglich, die wiederum vielen Bodenarthropoden einen Lebensraum bietet.

Die anthropogene Nutzung und indirekte Beeinflussung, zum Beispiel durch Schadstoffe, zeigt aber auch in den urbanen Waldböden Folgen, die mit der Veränderung von Bodenprozessen wie der Streuzersetzung einhergehen (McDonnell et al. 1997). Gleichzeitig sind Waldflächen in Städten durch die urbane Bebauung in der Regel stark fragmentiert, also von anderen Waldflächen weitgehend isoliert und in ihrer Flächeausdehnung verringert, und erhalten dadurch den Charakter von „Inseln“ ursprünglich ruraler Habitate in einer urbanen Umgebung. Die Populationen von Bodenorganismen, aber auch anderen Taxa, welche an Wälder als Lebensräume gebunden sind, können durch diese Habitatfragmentierung in einzelne Subpopulationen getrennt werden, die mehr oder weniger isoliert sind. Dass solche Populationsaufteilungen auf mehrere „inselartige“ Habitatfragmente populationsbiologische und letztlich biozönotische Konsequenzen haben können, ist durch die Forschungen zur Theorie der Inselbiogeographie und Metapopulationstheorie gut untersucht (Andrewartha & Birch 1954, MacArthur & Wilson 1967, Levins 1970, Soulé et al. 1992, Hanski & Gilpin 1997, Niemelä 2001). Wissensdefizite gibt es aber immer noch bezüglich der Frage, welchen Einfluss die trennende Landschaft (Matrixhabitat) auf die biologischen Auswirkungen der Habitatfragmentierung hat (Ricketts 2001, Tschardtke & Brandl 2004). In diesem Zusammenhang sind Untersuchungen an Waldfragmenten in Städten von besonderem Interesse, da hier die trennende Wirkung des Matrixhabitats durch die Intensität der Bebauung und Nutzung besonders groß sein dürfte und Studien zu diesem Thema weitgehend fehlen. Daher beschäftigt sich die vorliegende Dissertation mit den Auswirkungen der Habitatfragmentierung auf die Biodiversität und Mobilität von Bodenorganismen am Beispiel epigäischer Käfer in urbanen Waldfragmenten und setzt sie in Relation zu den Auswirkungen von anderen Umweltfaktoren, welche sich ebenfalls durch die Urbanisation verändern.

Genereller Untersuchungsansatz und untersuchte Tiergruppe

Biodiversität ist ein Parameter, der auf verschiedenen Ebenen (genetische Vielfalt, Artenvielfalt, funktionelle Vielfalt) gemessen wird und in jedem dieser Fälle anderen strukturierenden Faktoren unterliegen kann (Magurran 1988, Gaston 1996). Aus diesem Grund ist es für eine umfassende Beurteilung der Auswirkungen von landschaftsmodifizierenden Prozessen wie der Urbanisierung nötig, möglichst viele dieser Ebenen zu untersuchen.

In der vorliegenden Studie wurde daher neben der Artenvielfalt epigäischer Käfer auch die genetische Vielfalt und die Mobilität einer Beispielart untersucht, um die Bedeutung der Habitatfragmentierung als einen der bedeutendsten Aspekte der Urbanisierung von anderen mit der Urbanisierung variierenden Umweltfaktoren abzugrenzen und die Beeinflussung der Biodiversität und Mobilität dieser modellhaften Organismengruppe in der Stadt abschätzen zu können.

Die biozönotische Ebene diente als Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit im Urbanisierungsgradienten der Stadt Berlin. Am Beispiel der artenreichsten Gruppen epigäischer Käfer, den Kurzflügeldeckenkäfern (Staphylinidae) und Laufkäfern (Carabidae) wurden die Veränderungen von Artengemeinschaften in Waldfragmenten durch die Urbanisierung untersucht. In beiden Taxa überwiegt der Anteil von Arten mit räuberischer Lebensweise jenen mit phytophager oder fungivorer Ernährung. Da Laufkäfer oft als Modellgruppe in ökologischen Untersuchungen benutzt wurden, ist über ihre Biologie relativ viel bekannt (Lindroth 1945 & 1949, Thiele 1977). Demgegenüber sind Kurzflügeldeckenkäfer ökologisch weniger gut erforscht. In Wäldern haben sie aber eine viel höhere Artenvielfalt als Laufkäfer und sind daher für Forschungsansätze, die Untersuchungen der Biodiversität mit einschließen, eine wertvolle Ergänzung.

Darüber hinaus gibt es in beiden Taxa relativ viele Arten, die flugunfähig sind und damit ein geringeres Ausbreitungspotential besitzen. Solche Arten werden vermutlich als Erste von den Folgen einer Habitatfragmentierung betroffen sein und können als Indikator für diesen Prozess benutzt werden.

Forschungsstand und -defizite

In ihrer Zusammenfassung zur ökologischen Forschung über Insekten in Städten stellten Frankie & Ehler (1978) noch fest, dass sich die meisten Studien zu diesem Thema mit der Ökologie und Kontrolle von ökonomisch oder medizinisch relevanten Insekten beschäftigten. In den 1970er Jahren begannen Ökologen sich auch mit der Bodenmakrofauna von naturnahen Standorten in städtischen Bereich, zum Beispiel Waldgebieten, Parks und Gärten, im Vergleich zu ruralen Vergleichsstandorten zu beschäftigen (Topp 1972, Klomann 1977, Davis 1978, Schaefer & Kock 1979). Diese Forschung konzentrierte sich auf die Beschreibung der Veränderung der Artengemeinschaften und der Artenvielfalt in Abhängigkeit vom Urbanisierungsgrad der Standorte. Bis heute werden solche Untersuchungen fortgesetzt (Czechowski 1982, Klausnitzer & Richter 1983, Assing 1988, Sadler et al. 2006), wobei das Ende der 1990er Jahre gestartete GLOBENET-Programm (Niemelä et al. 2000) mit seinem globalen Vergleich der Laufkäferfauna im Stadt-Land-Gradienten verschiedener Städte den vorläufigen Höhepunkt dieser synökologisch orientierten Forschung darstellte (Niemelä et al. 2002, Alaruikka et al. 2003, Ishitani et al. 2003, Magura et al. 2004).

Einige der genannten Studien stellten eine generelle Abnahme der Artenvielfalt von Bodenarthropoden in Waldfragmenten mit zunehmender Urbanisierung fest (Davis 1978, die Beispiele aus Finnland und Kanada in Niemelä et al. 2002, Ishitani et al. 2003, Weller und Ganzhorn 2004), während dies durch andere Untersuchungen nicht unterstützt wurde (Czechowski 1982, das Beispiel aus Bulgarien in Niemelä et al. 2002, Alaruikka et al. 2003, Magura et al. 2004).

Deutlich wurde jedoch in allen Untersuchungen von Stadtbiotopen, dass mit zunehmender Urbanisierung der Umgebung die Anzahl von Arten, die auf Wälder als Habitat spezialisiert sind, abnimmt.

Bereits Davis (1982) führt einige Faktoren auf, die für den Verlust der Artenvielfalt von Bodenarthropoden in urbanen Wäldern als Ursachen in Frage kommen. Einer dieser Faktoren ist der Verlust an Habitatfläche. Diesen Teilprozess der zunehmenden Habitatfragmentierung würde man nach heutigem

Kenntnisstand noch um den zweiten Teilprozess, den der zunehmenden Habitatisolation, ergänzen. Ein weiterer Faktor, der für die Veränderung von Artengemeinschaften besonders in Städten relevant ist, ist die Einfuhr und Etablierung von Neophyten und Neozoen (Rebele 1994, Kowarik 2003, Angold et al. 2006). Folgende Faktoren werden aufbauend auf Davis' Arbeit (1982) als Ursachen für die urbane Faunenveränderung vermutet:

- (1) Zunahme der Störungen, einschließlich der Effekte des Schadstoffeintrags
- (2) Zunahme der Habitatfragmentierung
- (3) Reduktion der Habitatdiversität/ Strukturvielfalt
- (4) Klimatische Veränderungen, wie der urbane Wärmeinseleffekt
- (5) Zunahme von Neophyten und Neozoen

Obwohl der Schwerpunkt der vorliegenden Dissertation auf dem Einfluss der Habitatfragmentierung liegt, werden auch die übrigen urbanen Veränderungen, mit Ausnahme des letzten Punktes, als Erklärungen für die Faunenveränderung im Stadt-Land-Gradienten diskutiert werden. Daher sollen die bisherigen Forschungsergebnisse zum Einfluß dieser Faktoren (mit Ausnahme des letzten Faktors) im folgenden Abschnitt näher erläutert werden.

(1) Zunahme der Störungen, einschließlich der Effekte des Schadstoffeintrags

Verschiedene Hypothesen versuchen den Einfluß von Störungen auf die Artenvielfalt von Artengemeinschaften zu generalisieren. Von diesen haben die „intermediate disturbance hypothesis“ (Connell 1978) und die „increased disturbance hypothesis“ (Gray 1989) die stärkste Unterstützung durch die Ergebnisse ökologischer Studien erhalten. Connell (1978) untermauerte seine Hypothese mit Untersuchungsergebnissen, die die höchste Biodiversität weder in ungestörten noch in sehr stark gestörten Biotopen nachwies, sondern in solchen, die einer intermediären Störung unterlagen. Bei einer sehr häufigen und flächendeckenden Störung können sich nur wenige Spezialisten beziehungsweise

schnell einwandernde Pionierarten behaupten. Ist die Störung seltener oder wirkt sich nur stellenweise aus (z.B. Maulwurfshaufen in einem Magerrasen), so können weit mehr Arten vorkommen. In einem Biotop ohne Störungen können sich dagegen weniger Arten etablieren, da in diesem dann der Konkurrenzausschluß zwischen den Arten sehr intensiv ist (Paine 1966, Diamond & Case 1986).

Mehrere Studien zur Artenvielfalt in Stadt-Land-Gradienten griffen diese Hypothese auf, wobei vereinfachend angenommen wurde, dass der suburbane Bereich zwischen Stadtzentrum und -peripherie derjenige mit der intermediären Störung ist. Dass diese starke Vereinfachung die wahre Störungsintensität wahrscheinlich nicht richtig darstellt, verdeutlichen die Forschungsergebnisse, denn entgegen den Hypothesenaussagen wurde in einigen Studien im suburbanen Bereich sogar die geringste Artenvielfalt festgestellt (das Beispiel aus Sofia, Bulgarien in Niemelä et al. 2002; Magura et al. 2004).

Die „increased disturbance“-Hypothese, welche von einer steten Abnahme der Artenvielfalt mit zunehmender Störungsintensität ausgeht, erklärt das Muster der abnehmenden Artenvielfalt in Richtung der Stadtzentren besser. Ein kausaler Zusammenhang zwischen Störungen und abnehmender Biodiversität ist im urbanen Bereich bislang allerdings noch nicht nachgewiesen worden. Grandchamp et al. (2000), die die Auswirkungen der Nutzung der Wälder durch die Stadtbewohner (trampling intensity) untersuchten, fanden keinen Zusammenhang mit der Artenvielfalt der Laufkäfer. Als weiterer Störfaktor wurde die Belastung durch Schadstoffimmissionen diskutiert. Die Unterschiede der artspezifischen Empfindlichkeit von Bodentieren gegenüber verschiedenen Schadstoffen resultieren nachweislich in Faunenveränderungen im Freiland (Williamson & Evans 1973, Read et al. 1998, Cole et al. 2001, Fountain & Hopkin 2004). Allerdings ist die Trennung des Effektes der Schadstoffimmissionen von anderen Faktoren in Freilanduntersuchungen aus methodischen Gründen häufig auch nicht möglich (Review von Alstad et al. 1982).

Neben der Artenvielfalt ist die genetische Vielfalt eine weitere Komponente der Biodiversität, die durch die Störungsintensität beeinflusst wird. Schon früh wurde festgestellt, dass urbane Rassen von *Drosophila funebris* eine größere

Heterozygotie für Inversionen einzelner Chromosomen aufweisen als rurale Rassen und damit genetisch diverser sind (Dubinin und Tiniakov 1946). Es wird angenommen, dass diese Inversionen der Selektion unterliegen und eine höhere Polymorphie selektive Vorteile bietet (Dobzhansky 1970). In ähnlicher Weise wurde später für Allozyme gezeigt, dass deren genetische Vielfalt in stark gestörten urbanen Bereichen größer ist (Steiniger 1979, Desender et al. 2005). Allozyme sind verschiedene Formen eines Enzym, die elektrophoretisch unterschieden werden können und durch unterschiedliche Allele an einem einzigen Genlocus determiniert werden. Die Funktionalität der verschiedenen Formen eines Allozyms kann sich geringfügig unterscheiden und damit einen Angriffspunkt für die Selektion bieten. Empirisch konnte bestätigt werden, dass Allozyme nicht immer selektionsneutral sind (Lemaire et al. 2000, Dhuyvetter et al. 2004). Dass eine hohe genetische Vielfalt in einer variablen Umwelt Selektionsvorteile bietet, konnte Powell (1971) auch experimentell zeigen.

(2) Zunahme der Habitatfragmentierung

Der Zusammenhang zwischen Habitatgröße, Habitatisolation und Artenvielfalt wurde spätestens mit der Veröffentlichung der Theorie von MacArthur und Wilson (1967) zur Inselbiogeographie auch in der Stadtökologie ein intensiv bearbeitetes Forschungsgebiet. In der Folge wurde der Zusammenhang zwischen Flächengröße und Artenvielfalt teilweise auch für urbane Habitatfragmente bestätigt; so fanden Faeth & Cane (1978) eine Abnahme der Artenvielfalt von Käfern (Coleoptera) und Zweiflüglern (Diptera) in der Vegetation urbaner Parks mit abnehmender Flächengröße. Im folgenden Jahr wurde dies auch für die Bodenarthropoden Londoner Gärten (Davis 1979) und Pflanzengallbildner und Minierer in Kiel (Segebade und Schaefer 1979) bestätigt. Für epigäische Käfer wurde dieser Zusammenhang zwischen Flächengröße urbaner Grünflächen und Artenvielfalt bislang allerdings nicht bestätigt (Schaefer und Kock 1979, Weller und Ganzhorn 2004). Auch in ruralen Bereichen konnte ein solcher genereller Zusammenhang für Laufkäfer in Waldfragmenten nicht gezeigt werden. Im Gegenteil, die Laufkäferartenzahl nahm mit abnehmender Waldfragmentgröße

sogar zu (Mader 1981, Usher et al. 1993, Halme und Niemelä 1993). Die genannten Autoren erklärten dies mit der zunehmenden Einwanderung von habitatfremden Arten, in diesem Fall Arten des umgebenden Offenlandes, in kleinere Habitatfragmente. Diese Vermutung wurde für urbane Habitatfragmente bislang noch nicht überprüft.

Im Gegensatz zum Einfluss der Habitatreduktion auf die Artenvielfalt urbaner Waldfragmente ist der Einfluss der Habitatisolation kaum untersucht worden. Obwohl Weller und Ganzhorn (2004) diesen Faktor in ihre Untersuchung mit einbezogen, konnten sie den Effekt der Isolation auf die Artenvielfalt von Laufkäfern in Waldfragmenten nicht von anderen Faktoren abgrenzen, welche sich ebenfalls im Stadt-Land-Gradient ändern. Weigmann (1982) vermutete einen Zusammenhang zwischen der Artenvielfalt von Carabiden und der Habitatisolation von drei urbanen Ruderalflächen. In dieser Untersuchung nahm mit zunehmender Isolation der untersuchten Flächen auch deren Größe ab. Da eine abnehmende Habitatgröße ebenfalls als Faktor für die Verringerung der Artenvielfalt in Frage kommt, lassen sich die Faktoren erneut nicht trennen. In der bislang umfangreichsten Studie zu diesem Thema, die Ruderalflächen und Feuchtgebiete in Birmingham umfasste, konnten Sadler et al. (2006) den Zusammenhang zwischen Habitatisolation und Artenvielfalt nicht bestätigen. In derselben Studie wurden aber auch Waldfragmente untersucht und neben der abnehmenden Flächengröße auch die zunehmende Isolation als mögliche Faktoren für den Rückgang von großen, flugunfähigen und silvicolen Laufkäfern (*Carabus violaceus*, *Cychrus caraboides*, *Abax parallelepipedus*) diskutiert. Für andere flugunfähige Käfertaxa fehlen solche Informationen zum Einfluss der Habitatisolation bislang.

Die Aussagen der genannten Studien stützten sich auf die Korrelation zwischen der Zusammensetzung der Artengemeinschaft und der Habitatfragmentierung der untersuchten Waldfragmente. Korrelationsstudien können Hinweise auf einen funktionalen Zusammenhang zwischen den korrelierenden Faktoren geben. Die wissenschaftliche Absicherung eines solchen Zusammenhangs kann aber nur über zusätzliche Untersuchungen erfolgen, welche die dem Zusammenhang zugrunde liegenden Mechanismen aufklären.

Als ein wesentlicher dieser Mechanismen ist der Individuenaustausch zwischen den Subpopulationen in den Waldfragmenten zu sehen. Mit der Abnahme des Individuenaustausches nimmt auch der genetische Austausch, der Genfluß, zwischen den betroffenen Subpopulationen ab (Slatkin 1985, Frankham et al. 2002). Außerdem wird die Wiederbesiedlung von Habitaten, in denen Subpopulationen zusammengebrochen sind, unwahrscheinlicher. Der Individuenaustausch hängt von einer Vielzahl von Umweltfaktoren ab. Von diesen sind die Größe der Habitatfragmente sowie die damit eng zusammenhängenden Populationsgröße (MacArthur & Wilson 1967, Tschamtk & Brandl 2004), die Entfernung zwischen den Habitatfragmenten (MacArthur & Wilson 1967, Watts et al. 2004), die Qualität der Landschaft zwischen den Habitaten (Rosenberg et al. 1997, Ricketts 2001) und die Ausbreitungsfähigkeit beziehungsweise Mobilität der Arten (Pither & Taylor 1998) am bedeutendsten.

Die Mobilität epigäischer Käfer wurde bisher vorwiegend am Beispiel der Laufkäfer im ruralen Bereich und in theoretischen Arbeiten untersucht (Exkurs: Bewegungsmuster von Laufkäfern). Da sich die Landschaft zwischen den Waldfragmenten in urbanen Gebieten durch die intensive Bebauung und Versiegelung aber deutlich von der in ruralen Vergleichsgebieten unterscheidet, können diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf die Ausbreitung von Laufkäfern zwischen urbanen Waldfragmente übertragen werden.

Exkurs: Bewegungsmuster von Laufkäfern

Zahlreiche Untersuchungen beschäftigten sich mit den Bewegungsmustern von Laufkäfern und den biologischen Faktoren, die diese beeinflussen (z. B. Baars 1979, Rijnsdorp 1980, Wallin & Ekbohm 1988, Hockmann et al. 1989, Wallin & Ekbohm 1994, Charrier et al. 1997, Butterweck 1998, Riecken & Rath 2000, Jopp 2003).

Die Aufnahme von Bewegungsmustern von Tieren erfolgt in der Regel in der Form diskreter Schritte. Dazu wird nicht die kontinuierliche Laufstrecke der beobachteten Individuen aufgezeichnet, sondern nur zeitlich aufeinanderfolgende Positionen, die durch ein festgelegtes Zeitintervall getrennt sind. Statt

diese Positionen durch den zeitlich festen Abstand zu definieren, können aber beispielweise auch nacheinander aufgesuchte Ressourcen (beispielsweise Blüten bei Bienen) als Positionen gewählt werden. Als Schritt wird dann die gerade Verbindung zwischen zwei aufeinander folgenden Schritten bezeichnet. Diese Form der Aufnahme einer Bewegung erlaubt eine einfache Darstellung und Analyse der Bewegung als Folge von Schrittlängen, die jeweils durch einen Richtungswechsel verbunden sind, wobei zu beachten ist, dass die Resultate vom verwendeten Zeitintervall der Aufnahme abhängen (Kareiva & Shigesada 1983, Wiens et al. 1993).

Bei den ersten Untersuchungen zu zweidimensionalen Bewegungsmustern von Laufkäfern wurden zwei grundsätzliche Typen beschrieben. Baars (1979) definierte einen „random walk“ als eine Bewegung mit relativ kurzen Schritten, die durch Richtungswechsel zufälliger Größe verbunden sind. Im Gegensatz dazu ist ein „directed walk“ als relativ geradlinige Bewegung aus langen Schritten verbunden durch geringe Richtungswechsel zu verstehen. Mathematisch bedeutet dies eine starke Korrelation zwischen den Richtungswechseln aufeinanderfolgender Schritte (Kareiva & Shigesada 1983), die auch als Autokorrelation bezeichnet wird. Zwischen den beiden Polen „random walk“ und „directed walk“ existiert ein kontinuierlicher Übergangsbereich, den Kareiva und Shigesada (1983) durch ihr correlated-random-walk-Modell präziser fassten. In diesem Modell wird die Größe der Richtungswechsel durch eine Verteilungsfunktion charakterisiert, deren Form über den Grad der Autokorrelation in der Bewegungsrichtung und damit die Richtungstreue der Bewegung bestimmt.

Im ökologischen Kontext wird „directed walk“ häufig im Zusammenhang mit Ausbreitungsbewegungen beobachtet. Zum einen ist „directed walk“ zu beobachten, wenn sich Laufkäfer nicht in ihrem Vorzugshabitat befinden und dorthin zurückkehren wollen – für Waldarten hin zum Wald und für Offenlandarten in die Gegenrichtung (Rijnsdorp 1980, Wallin 1986, Riecken und Raths 2000). Dabei spielt die Orientierung an den Waldsilhouetten eine wesentliche Rolle (Lauterbach 1964, Neumann 1971). Zum anderen ist „directed

walk“ auch bei Laufkäfern zu beobachten, die sich im Vorzugshabitat befinden oder sich aus diesem entfernen (Rijnsdorp 1980, Hockmann et al. 1989, Hockmann et al. 1992). Besonders das zuletzt genannte Verhalten ist entscheidend für eine effektive Ausbreitung der Käfer. „Directed walk“ häuft sich in Abhängigkeit von der Jahreszeit und ist nicht bei allen Individuen einer Population zu beobachten (Hockmann et al. 1992).

Neben der Jahreszeit und individuellen Unterschieden, die letztlich vielleicht auf genetische Unterschiede zurückzuführen sind, werden Bewegungsmuster auch von Faktoren, wie Hunger und Ressourcenverteilung beeinflusst (Mols 1983, Wallin & Ekblom 1994). Dazu kommt der Einfluß der Habitatstruktur in Form des Raumwiderstandes (Heydemann 1957). Die mechanische Behinderung der Tiere durch die Vegetation und andere Hindernisse in ihrem Bewegungsbereich verringert vor allem die Laufgeschwindigkeit der Tiere. Dies wurde bei Laufkäfern (Heydemann 1957, Butterweck 1998) und Schwarzkäfern (Tenebrionidae: Wiens & Milne 1989, Jopp 2006) empirisch bestätigt.

Mit der Einschränkung des Individuenaustausches zwischen Habitatfragmenten verringert sich auch der genetische Austausch (Genfluß) zwischen den Subpopulationen dieser Habitatfragmente. Außerdem hat die Verkleinerung der Habitatfragmente entscheidenden Einfluß auf die Größe der verbleibenden Subpopulation, wodurch bestimmte genetische Prozesse, wie die genetische Drift, ein anderes Gewicht bekommen. Die daraus resultierenden populationsgenetischen Veränderungen können über die Beeinflussung der individuellen Fitness wiederum Einfluß auf die Populationsgrößenentwicklung und das Aussterberisiko der betroffenen Subpopulationen haben (Exkurs: Populationsgenetische Folgen der Habitatfragmentierung).

Trotz dieser großen Bedeutung sind die genetischen Folgen der urbanen Habitatfragmentierung auf die Bodenarthropoden von Wäldern aber kaum untersucht. Bis auf wenige Untersuchungen zur Allozymausstattung, die aus methodischen Gründen (deren Erläuterung im Untersuchungsansatz erfolgt) wenig geeignet sind, populationsgenetische Folgen von Habitatisolation und

Habitatreduktion nachzuweisen, fehlen genetische Untersuchungen zu diesem Thema.

Exkurs: Populationsgenetische Folgen der Habitatfragmentierung

Der Genfluss durch den Individuenaustausch zwischen Teilpopulationen beeinflusst in Abhängigkeit von den effektiven Populationsgrößen Prozesse wie genetische Drift und lokale Adaptionen (Desender et al. 2002, Slatkin 1985). Im Gegensatz zur Selektion führen bei der genetischen Drift stochastische Prozesse zu einer Veränderung des lokalen Genpools, das heißt, die Allelfrequenzen der verschiedenen Gene ändern sich. Häufig verringert sich dabei die genetische Diversität, da seltenere Allele eine größere Wahrscheinlichkeit haben, durch Zufall aus dem Genpool herauszufallen (Hartl & Clarke 1989).

Kleinere Habitatfragmente können bei gleicher Habitatqualität nur Ressourcen für kleinere Populationen bieten. Je kleiner eine Population ist, desto stärker sind aber die Auswirkungen der genetischen Drift und damit auch der Verlust an genetischer Vielfalt. Selbst die stabilisierende Funktion der Selektion, welche den Erhalt einer großen genetischen Vielfalt in variablen Lebensräumen begünstigt (Powell 1971), kann in sehr kleinen Populationen von den stochastischen Folgen der genetischen Drift dominiert werden (Lynch et al. 1995). Dies kann zum zufälligen Verlust vorteilhafter Allele und zur Anhäufung nachteiliger Allele führen (Frankham et al. 2002). Ein weiterer Faktor, der zur Verringerung der Fitness führt, ist die erhöhte Inzucht in kleinen, isolierten Populationen (Frankham et al. 2002, Keller & Waller 2002).

In Extremfällen kann ein „Flaschenhalseffekt“ beobachtet werden, wenn durch eine sehr starke Reduktion der Individuenanzahl nur noch sehr wenige Individuen ihr Genom weitergeben können und die genetische Vielfalt damit auf einen Schlag abnimmt.

Für viele Taxa wurde als Folge der genetischen Verarmung eine abnehmende Fitness in kleinen und stark isolierten Populationen beobachtet (Reed & Frankham 2003, Andersen et al. 2005, Díaz et al. 2005, Leimu et al. 2006). Damit sind in diesen Fällen direkte Folgen für die Vitalität der Population zu

erwarten.

Andere Prozesse, die den Genpool beeinflussen, sind Mutation und sexuelle Selektion, die weniger im Zusammenhang mit räumlichen Prozessen stehen und daher hier nicht betrachtet werden sollen. Dazu kommen aber noch Selektion, die Allele mit adaptivem Wert fördert, und Ausbreitung, durch die es zum Austausch von Individuen und damit genetischen Informationen kommt. Der Individuenaustausch zwischen Teilpopulationen kompensiert die genetische Drift und erhöht so die lokale genetische Vielfalt. Er hemmt aber auch die lokale adaptive Selektion. Damit sind an die Ausbreitung auch evolutionäre Effekte geknüpft (Dieckmann et al. 1999).

Die Verbindung großer Habitatfragmente durch Habitatkorridore und Trittsteinhabitats wurde als Möglichkeit gesehen, die negativen Folgen der Habitatfragmentierung durch eine Intensivierung des Individuenaustauschs zu verringern (Wilson & Willis 1975, Saunders & Hobbs 1991). So erleichtern zum Beispiel Hecken in landwirtschaftlich genutzten Gebieten die Ausbreitung von silvicolen Laufkäfern (Petit 1994, Charrier et al. 1997, Butterweck 1998, Drees & Weber 2001). Einige Untersuchungsergebnisse (Bowne et al. 1999, Collinge 2000, Angold et al. 2006) weisen jedoch darauf hin, dass Habitatkorridore den Individuenaustausch zwischen verbundenen Habitatfragmenten nicht immer fördern. Daher ist der generelle Nutzen von Habitatkorridoren aus naturschutzfachlicher Sicht mittlerweile umstritten. Ihre Effektivität ist selten gesichert und sie gelten trotzdem als möglicher Ausgleich für die Verkleinerung naturschutzfachlich wertvoller Flächen. Indirekt können Habitatkorridore so den Verlust großer zusammenhängender Biotop begünstigen (Simberloff et al. 1992, Rosenberg et al. 1997).

Die Effektivität von Korridoren für die Verbindung von Habitatfragmenten kann immer nur in Relation zur Ausbreitung ohne Korridore bestimmt werden (Haddad 1999b). Besonders wenn die Ausbreitung über verhältnismäßig weite Distanzen verläuft, ist es aber schwierig, den Individuenaustausch zwischen den verschiedenen Habitatfragmenten überhaupt zu quantifizieren. Erfolgreiche

Ausbreitungsereignisse finden dann zu selten statt, um sie in einer Anzahl zu erfassen, die statistische Auswertungen ermöglichen würden.

Zwei Auswege aus diesem Problem sind denkbar. Erstens können die populationsgenetischen Konsequenzen des Individuenaustauschs zwischen Fragmenten, die durch Habitatkoridore verbunden sind, untersucht werden (Butterweck 1998). In solchen Ergebnissen sind die Ausbreitungsvorgänge eines längeren Zeitraums aggregiert. Die Länge des relevanten Zeitraums ist aber nicht immer zweifelsfrei zu bestimmen, da die oft nicht vollständigen Kenntnisse über die historische Landschaftsnutzung und methodische Einschränkungen, wie die unbekanntes Mutationsrate eines genetischen Markers, dies erschweren.

Zweitens liefert die Analyse des individuellen Ausbreitungsverhaltens wertvolle Hinweise für die Beurteilung von möglichen Ausbreitungsstrukturen. Dieser zweite Ansatz beruht unter anderem auf der Beobachtung, dass Laufkäfer in Phasen der aktiven Ausbreitung andere Laufmuster zeigen als in stationären Phasen (Baars 1979).

Durch die verhaltensökologische Analyse von artspezifischen Bewegungsmustern, von Reaktionen auf Habitatgrenzen und von Ausbreitungsgeschwindigkeiten wurde deren Einfluß auf die effektive Nutzung von Habitatkoridoren durch Schmetterlinge, Heuschrecken und Salamander erkannt (Rosenberg et al. 1998, Haddad 1999b, Berggren et al. 2002). Für Laufkäfer liegen vor allem theoretische Ergebnisse zum Einfluss der Verhaltensparameter auf die Effektivität von Habitatkoridoren aus Simulationsstudien vor (Tischendorf & Wissel 1997, Jopp & Reuter 2005). Im Freiland wurde bei der einzigen bislang untersuchten Laufkäferart, *Abax parallelepipedus*, keine grundsätzliche Änderung des Laufverhaltens in Hecken gefunden (Charrier et al. 1997). Die Datenlage zum Ausbreitungsverhalten von Laufkäfern in Habitatkoridoren ist damit insgesamt sehr defizitär. Für Grünflächen in Städten, die als potentielle Ausbreitungskoridore gelten, fehlen solche Untersuchungen zur Nutzung durch Laufkäfer sogar völlig.

(3) Reduktion der Habitatdiversität/ Strukturvielfalt

Der Zusammenhang zwischen Habitatdiversität und Artenvielfalt von Bodenarthropoden ist in urbanen Waldfragmenten bislang nur unzureichend untersucht. Die bisherigen Resultate deuten darauf hin, dass dieser Zusammenhang stärker ist, als der Zusammenhang zwischen Habitatfragmentgröße und Artenvielfalt (Schaefer & Kock 1979, Davis 1979). Da es aber gleichzeitig einen Zusammenhang zwischen Habitatfragmentgröße und Habitatvielfalt gibt, konnten die Effekte dieser beiden Faktoren auf die Artenvielfalt oft nicht getrennt werden (Davis 1982).

In Städten kommt der Beeinflussung der Strukturvielfalt in den Waldfragmenten durch die Gestaltungs- und Pflegemaßnahmen des Menschen für Auswirkungen auf die Biodiversität sicherlich besondere Bedeutung zu. Hierzu fehlen Untersuchungen jedoch weitgehend.

(4) Klimatische Veränderungen, wie der urbane Wärmeinseleffekt

Städte beeinflussen das lokale Klima sehr deutlich. Durch die thermischen Eigenschaften der städtischen Bebauung und die Aktivität der Stadtbewohner und deren Maschinen, die sich zum Beispiel in der Abgabe von Wärme und Emission möglicher Kondensationskernen äußern, kommt es zu charakteristischen Veränderung des urbanen Klimas (Landsberg 1981). Eine dieser Veränderungen ist die Erhöhung der Durchschnittstemperatur zum Stadtzentrum hin, der sogenannte Wärmeinseleffekt.

Von Pflanzen ist bekannt, dass sie aufgrund des urbanen Wärmeinseleffektes einen früheren Blühbeginn (Rötzer et al. 2000) und eine längere Vegetationsperiode (White et al. 2002) in Städten haben. Es liegt nahe, dass auch Arthropoden eine Reaktion auf diese klimatische Veränderung zeigen – Untersuchungen dazu gibt es allerdings bisher noch nicht. Beispielsweise vermuten McIntyre et al. (2001) einen Einfluß des Wärmeinseleffektes auf die Artengemeinschaften der Arthropoden in Städten und begründen dies mit der

Ektothermie der Arthropoden, können aber keine Untersuchungsergebnisse diesbezüglich präsentieren.

Eine wesentliche Wissenslücke zum Einfluss des urbanen Wärmeinseleffekts auf Arthropoden rührt von der Tatsache her, dass über die im Winter aktiven Arthropoden in Städten bislang kaum etwas bekannt ist. Gerade in dieser Jahreszeit ist der durch den Wärmeinseleffekt hervorgerufene Temperaturgradient zwischen Stadt und Land aber besonders deutlich. Außerdem sind die Frostperioden in der Umgebung der Stadt aufgrund der tieferen Minimaltemperaturen deutlich länger und härter als in der Innenstadt (Landsberg 1981). Dies kann unmittelbare Folgen auf die Überwinterungsmöglichkeiten der Bodenarthropoden und die Aktivität winteraktiver Arten haben (Bale 1991, Honěk 1997, Deichsel 2004).

Die meisten Studien zu Bodenarthropoden in Städten beschränkten sich auf eine kurze Fangperiode während der Vegetationsperiode (Topp 1972, Faeth & Kane 1978, Schaefer & Kock 1979, Trautner 1991, Miyashita et al. 1998, Grandchamp et al. 2000, Niemelä et al. 2002, Alaruikka et al. 2003, Ishitani et al. 2003, Weller & Ganzhorn 2004, Sadler et al. 2006) oder es werden nur Laufkäfer bearbeitet, bei denen sowieso nur sehr wenige Arten als Larven im Winter aktiv sind (Czechowski 1982, Klausnitzer & Richter 1983, Huckenbeck & Wipking 2000, Magura et al. 2004). In anderen Taxa, wie dem der Kurzflügeldeckenkäfer (Staphylinidae), ist der Anteil der winteraktiven Arten deutlich höher (Deichsel 2004). Im Gegensatz zu Arten, die den Winter nur inaktiv überdauern, werden die Aktivitäten der winteraktiven Arthropoden, die zum Beispiel mit Nahrungssuche und Reproduktion verknüpft sind, vermutlich stärker von der Variation des winterlichen Klimas beeinflusst. Wenn man einen Einfluß des Wärmeinseleffekt nachweisen könnte, dann vielleicht am ehesten in dieser ökologisch abgrenzbaren Arthropodengruppe.

Fragestellungen

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse in der vorliegenden Dissertation präsentiert werden, konzentrieren sich auf die Abschätzung der Bedeutung zunehmender Habitatfragmentierung für die Biodiversität und Mobilität von epigäischen Käfern. Aus den oben geschilderten Forschungsdefiziten ergeben sich Fragen, von denen für folgende im Rahmen der vorliegenden Dissertation nach Antworten gesucht wurde:

1. Welchen Anteil hat die Habitatfragmentierung im Vergleich zu anderen Umweltfaktoren an der Veränderung der Biodiversität und Artenzusammensetzung epigäischer Käfer in urbanen Wäldern?
2. Wie stark hängen die Auswirkungen der Habitatfragmentierung von der Ausbreitungsfähigkeit der betroffenen Arten ab?
3. Welche populationsgenetischen Spuren hinterlässt die urbane Habitatfragmentierung bei ausbreitungsschwachen Arten?
4. Verursacht die Habitatfragmentierung im urbanen Bereich stärkere populationsgenetische Veränderungen als in einem vergleichbaren ruralen Landschaftsausschnitt?
5. Welchen Beitrag können Straßengrünstreifen als verbindende Habitatelemente zur Verringerung der Habitatfragmentierungsfolgen in Städten leisten?

*Überblick über die Struktur der Dissertation und die Untersuchungsansätze
der einzelnen Kapitel*

Die vorliegende Dissertation gliedert sich in vier thematische Blöcke. Der grundlegenden Darstellung zur Veränderung der Artengemeinschaften im Stadt-Land-Gradienten (Kapitel 2) folgen die Darstellungen populationsgenetischer (Kapitel 3) und ausbreitungsbiologischer (Kapitel 4) Konsequenzen für eine Beispielart (*Carabus nemoralis*). Abgeschlossen wird die Dissertation mit den Ergebnissen einer Studie zur Änderung des Laufverhaltens von Laufkäfern durch Peilsender (Kapitel 5).

Im ersten Teil der Dissertation (**Kapitel 2**) werden Forschungsergebnisse dargestellt, die als Grundlage für die folgenden Kapitel zu sehen sind. Entlang eines linearen Transektes vom Zentrum der Stadt Berlin hin zur Peripherie wurden hinsichtlich des Biotoptyps vergleichbare Waldflächen ausgewählt. Es wurden die Veränderungen von synökologischen Parametern wie Artenreichtum, Artenzusammensetzung und der Anteil von Habitatspezialisten in diesem Urbanisierungsgradienten untersucht. Arten, die Habitatspezialisten für Wälder sind, werden anders auf Habitatveränderungen durch Urbanisierung reagieren als generalistische Arten oder solche, die aus anderen Habitattypen eindringen. Eine inhaltliche Reduktion der biozönotischen Änderungen auf die Gesamtartenzahl einer ausgewählten Taxozönose macht daher wenig Sinn, da gegenläufige Trends in verschiedenen ökologischen Gruppen innerhalb dieser Taxozönose keine oder nur eine geringe Veränderung der Gesamtartenzahl bewirken können, trotz deutlicher Umstrukturierungen in den Artengemeinschaften (Mader 1983).

Neben der räumlichen Variabilität der Urbanisierungsfaktoren wurde auch die jahreszeitliche Änderung des Einflusses dieser Faktoren untersucht. Dies war besonders interessant, da sich die klimatischen Besonderheiten der Innenstadt im Winter und Sommer unterschiedlich für Arthropoden auswirken können.

Außerdem dienten die Untersuchungen der Artengemeinschaften dazu, eine geeignete Käferart für die weiteren Arbeiten zu ermitteln. Zum einen sollte diese Art in möglichst vielen der untersuchten Waldfragmente noch vorhanden sein. Zum anderen sollte sie aber auch eine eingeschränkte Ausbreitungsfähigkeit

aufgrund von Flugunfähigkeit haben und nicht zu klein sein, um Peilsender für telemetrische Beobachtungen tragen zu können.

Carabus nemoralis, der häufigste und meist auch einzige Großlaufkäfer in den innerstädtischen Flächen, eignete sich aufgrund dieser beiden Eigenschaften als Untersuchungsobjekt.

Der zweite Teil der Dissertation (**Kapitel 3**) beschäftigt sich mit den Auswirkungen der urbanen Habitatfragmentierung auf populationsgenetischer Ebene. Zu einer Veränderung des Genpools tragen im Wesentlichen die vier Prozesse Mutation, Selektion, Genetische Drift und Migration bei. Als DNA-Marker wurden Mikrosatelliten gewählt. Da diese im Gegensatz zu den bisher verwendeten Allozymen als selektionsneutral gelten, kann der Faktor Selektion als Erklärung für die beobachteten populationsgenetischen Strukturen weitgehend vernachlässigt werden. Im Gegensatz dazu überdeckt der Zusammenhang zwischen Störungsintensität und Selektion auf genetische Vielfalt bei Allozymen in den bislang untersuchten urbanen Beispielen die Effekte der Habitatfragmentierung. Mikrosatelliten sind daher für die Analyse von Auswirkungen der Habitatfragmentierung besser geeignet als Allozyme. Dieses Markersystem wird erstmalig im urbanen Bereich angewendet.

In der Untersuchung wurde zunächst anhand der populationsgenetischen Muster überprüft, ob die postulierten Fragmentierungseffekte, wie die verstärkte Reduktion genetischer Vielfalt in kleineren Habitatfragmenten und die stärkere genetische Differenzierung bei intensiverer Habitatfragmentierung, im Untersuchungsgebiet stattgefunden haben.

Im zweiten Schritt wurden die Besonderheiten der urbanen Habitatfragmentierung herausgearbeitet. Der Isolationsgrad von Habitatfragmenten hängt nicht nur von der geographischen Entfernung zu benachbarten Fragmenten ab, sondern wird auch von der Qualität der zu durchquerenden Matrix zwischen den Habitatfragmenten beeinflusst. Die Trennwirkung der urbanen Matrix, die sich durch die Dichte des Straßennetzes, durch versiegelte Flächen und Gebäude von einer ruralen Situation abhebt, sollte wesentlich höher sein als jene im Umland. Verhaltensmuster, die die Tiere an Straßen umkehren lassen und die erhöhte Mortalität im urbanen Matrixhabitat zwischen den Waldfragmenten können diese

verstärkte Trennwirkung erklären (Mader 1979). Zur Überprüfung der vermuteten Unterschiede wurden zusätzliche Subpopulationen im ruralen Umland von Berlin mit vergleichbarem Fragmentmuster ausgewählt und die genetische Differenzierung in diesem Bereich mit der im urbanen Bereich verglichen.

Die Konnektivität einer Landschaft wird sowohl von der Mobilität der in ihr lebenden Arten als auch von der Landschaftsstruktur, also beispielsweise der Anordnung von Habitatfragmenten, bestimmt (Taylor et al. 1993). Diesem Zusammenspiel von artspezifischen Eigenschaften und Landschaftsparametern widmet sich der dritte Teil der Dissertation (**Kapitel 4**). In einem verhaltensökologischen Ansatz wurde die Bedeutung von Straßengrünstreifen für die Ausbreitung einer Beispielart untersucht.

Auch in diesem Teil der Untersuchungen ist die flugunfähige Laufkäferart *Carabus nemoralis* das Untersuchungsobjekt. Neben *Carabus granulatus* ist diese Art die einzige Großlaufkäferart, die bis in innerstädtische Habitatfragmente hin vorkommt. Um die Frage zu klären, ob dazu eventuell auch ein besonders effektives Ausbreitungsverhalten beiträgt, wurde das Laufverhalten dieser Art mit Hilfe von Peilsendern im Freiland beobachtet.

Für diesen Versuch wurden Käferindividuen aus einem Ursprungshabitat, einem kleinen Stadtpark, in einen angrenzenden Grünstreifen umgesetzt, der von dem ursprünglichen Habitat durch eine schmale, wenig befahrene Straße getrennt war. Untersucht wurde, ob die Käfer Anzeichen für ein zielgerichtetes Ausbreitungsverhalten in dem Grünstreifen zeigen und wie die Form des Grünstreifens das Laufverhalten beeinflusst.

Der vierte Teil der Dissertation (**Kapitel 5**) beschäftigt sich mit einer methodischen Fragestellung. Für die Beobachtung von Tieren im Freiland sind telemetrische Verfahren eine wichtige Ergänzung, da sie eine direkte Beobachtung des Verhaltens mit einer minimalen Beeinträchtigung durch Interaktionen zwischen Forscher und den untersuchten Tieren ermöglichen. Die einzigen Beeinträchtigungen sind durch das einmalige Fangen, die Befestigung des Senders und das ständige Tragen des Senders gegeben. Das Gewicht der eingesetzten Sender hat sich durch technische Fortschritte in den letzten

Jahrzehnten so drastisch reduziert, dass mittlerweile auch Kleinvögel, Fledermäuse und sogar größere Käferarten mit aktiven Peilsendern beobachtet werden können.

Solche Peilsender wurden auch bei den im Kapitel 4 dargestellten Freilanduntersuchungen eingesetzt. Bislang ist der Einfluss der Zusatzbelastung durch Gewicht und Form der Peilsender auf das Laufverhalten von Käfern noch nicht untersucht worden, obwohl Anzeichen von Änderungen des Laufverhaltens durch Zusatzgewichte bereits beobachtet wurden (Hockmann et al. 1992). Für die Interpretation dieser Freilandversuche war es wichtig, die Verfälschung der Ergebnisse durch einen solchen Effekt abschätzen zu können. In einem Arenaversuch im Labor mit besenderten und unbesenderten Individuen wurde die Veränderung des Laufverhaltens mit Videoaufnahmen dokumentiert und anschließend analysiert.

In der abschließenden **Allgemeinen Diskussion** werden die Ergebnisse der einzelnen Kapitel zusammen betrachtet und unter Einbeziehung relevanter Forschungsergebnisse anderer Wissenschaftler sowie der eingangs formulierten Fragen zur Bedeutung der Habitatfragmentierung für die Biodiversität und Mobilität von epigäischen Käfern in urbanen Wäldern interpretiert.