

6. Allgemeine Diskussion

Die Intensivierung der Habitatfragmentierung gehört zu den bedeutendsten ökologischen Folgen menschlicher Siedlungstätigkeit (Wilcove et al. 1986, Baur & Erhardt 1995, Niemelä 2001). Die in dieser Dissertation vorgestellten Untersuchungen beschäftigten sich mit den Auswirkungen der Habitatfragmentierung in einem anthropogen besonders stark veränderten Teil der Landschaft: in Städten. Am Beispiel von urbanen Waldfragmenten wurde ihr Einfluß auf die Biodiversität und Mobilität epigäischer Käfer auf verschiedenen biologischen Ebenen untersucht.

Biozönotische Folgen der Habitatfragmentierung

Ein genereller Zusammenhang zwischen Artenvielfalt der untersuchten Taxa und der zunehmenden Habitatfragmentierung in Folge urbaner Landschaftsnutzung konnte durch die vorliegenden Untersuchungsergebnisse nicht bestätigt werden. Dagegen gab es deutliche Verschiebungen der Artenzusammensetzung im Urbanisierungsgradienten, die aber nur bei den flugunfähigen Arten in einen Zusammenhang mit der zunehmenden Habitatisolation als Teilaspekt der Habitatfragmentierung gebracht werden konnten.

Die Auswirkungen der Habitatfragmentierung sind nicht nur von quantitativen Komponenten, wie der geographischen Entfernung zwischen den Habitatfragmenten und der Größe dieser Habitatfragmente, abhängig. Zusätzlich beeinflussen qualitative Komponenten, wie die Habitatqualität in den Habitatfragmenten (Tscharntke 1992, Heisswolf et al. 2006) und die Qualität der Landschaft dazwischen die Intensität der Habitatisolation (Ricketts 2001). Das ist auch der Grund, warum die Erkenntnisse der Inselbiogeographie von

Meeresinseln (MacArthur & Wilson 1967) nicht ohne weiteres auf Habitatfragmente in einer terrestrischen Landschaft übertragen werden können. Habitatfragmente in einer terrestrischen Matrix können auch von Arten aus anderen Habitaten der Umgebung genutzt werden (Janzen 1983). In Waldfragmente wandern zum Beispiel auch Arten aus dem umgebenden Offenland ein (Mader 1983). Die geringere Artenzahl, die man für kleinere Inseln erwarten kann, wird bei terrestrischen Habitatfragmenten so möglicherweise durch Arten ausgeglichen, die aus der umgebenden Matrix einwandern. Theoretische Studien vermuten, dass in diesem Zusammenhang auch die Form der Fragmente eine Rolle spielt - so haben Habitatfragmente mit kompakter Form viel weniger Grenzflächen zur Umgebung als stark gegliederte oder langgestreckte Habitatfragmente gleicher Flächengröße (Diamond & May 1981, Laurance & Yensen 1991). Durch die Veränderung der Habitatqualität an der Grenze können Arten der Umgebung leichter einwandern. Außerdem verändert sich aufgrund des Zusammenhangs zwischen Form und Grenzlänge auch das Verhältnis zwischen Flächengröße und Kernfläche, die nicht mehr von der Umgebung beeinflusst ist, je nach der Flächenform. Ein Fragment in runder Form hat beispielsweise eine größere Kernfläche als ein langgestrecktes eckiges Fragment mit dem gleichen Flächeninhalt.

Im vorliegenden Fall konnte die Erwartung, dass die Flächengröße oder die Größe der Kernflächen einen Einfluss auf die Gesamtartenzahl der epigäischen Carabiden und Staphyliniden haben, für die untersuchten urbanen Waldfragmente in Berlin nicht bestätigt werden. Einen ähnlich geringen Einfluss der Habitatgröße im Vergleich zu anderen Umweltfaktoren auf die Zusammensetzung von Carabidengemeinschaften in urbanen Waldfragmenten konnten Sadler et al. (2006) nachweisen. Im Berliner Beispiel ist der fehlende Zusammenhang aber nicht darauf zurückzuführen, dass Waldarten mit abnehmender Flächengröße durch Offenlandarten ersetzt werden und die Artenzahl dadurch in der Summe annähernd konstant bliebe, so wie es zum Beispiel von Feldgehölzen in Agrarlandschaften bekannt ist (Mader 1980). Wenn es einen Einfluss der Habitatgröße auf die Artenvielfalt im untersuchten Beispiel gibt, dann muss er durch die Variation anderer Umweltfaktoren verdeckt werden

sein. Um den geringen Einfluss der Flächengröße zu verstehen, lohnt es sich, noch einmal den Untersuchungsansatz der vorliegenden Untersuchung näher zu betrachten.

Die Waldfragmente wurden für die vorliegende Studie in einem Stadt-Land-Gradienten gewählt und unterliegen dadurch unterschiedlich starken anthropogenen Einflüssen – beispielsweise verstärkter Versiegelung, dem Wärmeinseleffekt und verstärkter Habitatdegradation. Die Veränderungen dieser Faktoren im Stadt-Land-Gradienten sind häufig miteinander korreliert, und erschweren so die Unterscheidung der Faktoren, die in einem kausalen Zusammenhang mit den Veränderungen der Artengemeinschaft stehen und jenen, die nur mit diesen kovariieren, aber keinen Einfluss ausüben (Warnaffe & Dufrêne 2004, Carreiro & Tripler 2005, Sadler et al. 2006). Besonders aufschlussreich sind dann Faktoren, die nicht miteinander korreliert sind.

Im untersuchten Fall sind zwar die meisten Habitatstrukturparameter in den untersuchten Wäldern sowie die Habitatisolation mit dem Urbansierungsgrad, gemessen als Versiegelung in der Umgebung der Flächen, korreliert, die Habitatgröße wurde jedoch unabhängig davon gewählt. Dadurch war es möglich, den überwiegenden Einfluss der Habitatstrukturparameter und der Habitatisolation auf die Zusammensetzung der Artengemeinschaften herauszufinden.

Beispielsweise nahm in der Gruppe der Staphyliniden der Anteil von Waldarten mit zunehmender Urbanisierung, gemessen an der Versiegelung in der Umgebung der Waldfragmente, deutlich ab (Abb. 5A). Ein weiterer, vermutlich indirekter, Zusammenhang bestand zwischen der Abnahme von Totholz in den Waldfragmenten und der Zunahme habitatfremder Offenlandarten in beiden untersuchten taxonomischen Ausschnitten der Biozönose, Staphyliniden und Carabiden. In degradierten Waldbereichen, in denen am Boden liegendes dickeres Totholz vor allem durch anthropogene Pflegemaßnahmen weitgehend fehlte, erreichten die Offenlandarten einen Artenanteil von bis zu 60 % der Carabidenarten und 19 % der Staphylinidenarten. Zum Vergleich, in einem wenig gepflegten Vergleichswald am Stadtrand mit viel am Boden liegendem Totholz waren nur 20 % der Carabidenarten und 6 % der Staphylinidenarten

typische Arten von Offenlandbiotopen. Da die Abnahme des Totholzes durch die Zunahme anthropogener Pflegemaßnahmen verursacht wird und sich diese beiden Faktoren daher nicht trennen lassen, kommen aber auch die Pflegemaßnahmen selbst als Störfaktor und damit direkte Ursache für die Faunenveränderung in Frage.

Folgende Einschränkung für die Interpretation von Ergebnissen aus Habitatfragmentierungsstudien muss zusätzlich beachtet werden: Wenn der Einfluss der Habitatfragmentierung auf ganze Artengemeinschaften untersucht wird, fasst man die Fragmentierungseffekte auf die einzelnen Arten zusammen. Diese unterscheiden sich zwischen den Arten in Abhängigkeit von deren Lebensweise, zum Beispiel in Abhängigkeit von ihrer Häufigkeit, Ausbreitungsfähigkeit und ökologischen Valenz (Halme & Niemelä 1993, Abildsnes & Tømmerås 2000, Magura et al. 2001, Angold et al. 2006). Je nachdem, aus welchen Arten sich die Artengemeinschaften zusammensetzen, variieren damit auch die nachweisbaren Fragmentierungseffekte. Bei Artengemeinschaften ephemerer Lebensräume, wie Dung oder Waldbrandflächen, die durch eine sehr gute Ausbreitungsfähigkeit gekennzeichnet sind, werden Fragmentierungseffekte kaum zu beobachten sein (Roslin 2001). In Artengemeinschaften dauerhafter Habitate wie Wäldern, in denen der Anteil ausbreitungsschwacher, speziell flugunfähiger, Arten deutlich höher ist (Kielhorn 2004), wird Habitatfragmentierung mit größerer Wahrscheinlichkeit einen Effekt zeigen. Aber auch hier sind die Effekte nicht auf alle Arten gleich, so dass es möglich ist, Fragmentierungsauswirkungen zu übersehen, wenn die besonders sensiblen Arten nicht gesondert betrachtet werden, sondern nur die Gesamtartenzahl als Maß für die Auswirkungen der Habitatfragmentierung herangezogen wird.

Im untersuchten Fall zeigte sich beispielsweise lediglich bei einer Teilgruppe, der der flugunfähigen Carabiden- und Staphylinidenarten, dass der Einfluss der Habitatisolation erheblich ist. Die Flugfähigkeit von Organismen ist ein wesentlicher Faktor, der zu ihrer Ausbreitungsfähigkeit beiträgt (Lindroth 1949, Den Boer 1990, Tschardtke & Brandl 2004) – besonders, wenn keine weiteren effektiven Ausbreitungsmechanismen, wie Phoresie oder spezielle Ausbreitungsstadien, existieren. Flugunfähige Arten sind damit in der Regel auch relativ

ausbreitungsschwach, wenn man einmal von sehr großen Organismen wie größeren Säugetieren absieht. Wenn Flugunfähigkeit dann noch mit einer hohen Habitatspezifität kombiniert ist, reagieren die betroffenen Arten besonders empfindlich auf die Fragmentierung ihrer Habitate (Brouat et al. 2003). Tatsächlich zeigte sich bei den flugunfähigen Käfern auch im Berliner Untersuchungsgebiet der deutlichste Zusammenhang mit der Habitatfragmentierung. Mit zunehmender Isolation der Waldfragmente von benachbarten Flächen ähnlicher Qualität nahm die Anzahl flugunfähiger Arten ab. Dies betraf besonders Arten mit kleiner Körpergröße, wie *Stomis pumicatus* (Panzer, 1796) und *Calathus micropterus* (Duftschmid, 1812), welche sich auch laufend nur relativ langsam ausbreiten können (Mossakowski & Stier 1983, Klazenga & De Vries 1994). Die größten Arten waren trotz ihrer Flugunfähigkeit auch in den Fragmenten mit der stärksten Isolation zu finden. Huckenbeck & Wipking (2000) beobachteten eine Abnahme flugunfähiger Carabiden in urbanen Habitatfragmenten in Köln im Vergleich zu Habitatfragmenten im Umland. Es fehlen darüber zwar genaue Angaben, aber ähnlich wie in Berlin ist auch dort mit einer Zunahme der Habitatisolation zum Stadtzentrum hin zu rechnen.

Hinsichtlich des Einflusses des urbanen Wärmeinseleffektes auf die Zusammensetzung der untersuchten Artengemeinschaften gaben die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung folgenden Hinweis: Im Winter ergibt sich durch den urbanen Wärmeinseleffekt eine deutlich verringerte Frostperiode und um bis zu 10°C höhere Minimaltemperaturen in Innenstädten im Vergleich zum Umland (Landsberg 1981). Im Sommer gibt es zwar in den Nächten sogar noch größere Temperaturunterschiede zwischen Stadt und Land (Kuttler 2004), da die Temperaturen insgesamt aber auf einem höheren Niveau liegen, ist der Einfluss auf die Aktivität der Insekten ein anderer. Wurden die Artengemeinschaften der vorliegenden Untersuchung in Sommer- und Winteranteil geschieden, dann wurde die unterschiedliche Artenzusammensetzung im Winter deutlich besser durch die mit der Urbanisierung variierenden Umweltfaktoren, einschließlich der Temperatur, erklärt als im Sommer. Der in der vorliegenden Dissertation gewählte Untersuchungsansatz, der nicht explizit auf die Beantwortung dieser Frage ausgerichtet war, erlaubte aber nicht die Klärung, ob es sich dabei um

einem kausalen Zusammenhang handelt. Erschwerend zur Interpretation der Ergebnisse kommt hinzu, dass über die autökologischen Bedürfnisse, speziell die thermischen Bedürfnisse, der meisten nachgewiesenen Arten kaum wissenschaftlich gesicherte Informationen existieren. Hinweise auf einen Einfluss des urbanen Wärmeinseleffektes auf epigäische Käfer geben weiterhin die Arbeit von Huckenbeck & Wipking (2000), die eine Erweiterung des Reproduktionszeitraumes für *Notiophilus biguttatus* (Fabricius, 1779) im Kölner Stadtzentrum belegt und eine eigene unveröffentlichte Vorstudie, in der eine schnellere Entwicklung der winteraktiven Larven von *Nebria brevicollis* (Fabricius, 1792) im Stadtzentrum von Berlin, immer im Vergleich zum Umland, beobachtet wurde.

Als zusätzlicher Faktor, der die Beeinflussung der Artengemeinschaften, nicht nur in urbanen Gebieten, beeinflusst, wird schließlich auch die Geschichte der Waldfragmente vermutet (Assmann 1999, Magura et al. 2001, Sadler et al. 2006). Sadler et al. (2006) konnten beispielsweise in einem urbanen Waldfragment Arten finden, die sonst auf den ruralen Bereich beschränkt waren. Dieses Waldfragment war im Unterschied zu anderen urbanen Fragmenten zwar sehr klein aber auch sehr viel älter, so dass die Autoren vermuten, dass die Arten hier als Relikte aus der Zeit vor der städtischen Besiedlung überdauern konnten. Für den Untersuchungsbereich der vorliegenden Arbeit fehlen solche klaren Indizien für den Einfluß der Flächenhistorie auf die Artenzusammensetzung allerdings. Soweit dies zurückverfolgt werden konnte (ca. 250 Jahre), ist aber auch nur der Wald auf einer Fläche (W7 bzw. URB2) jünger als auf den anderen Flächen (ca. 100 Jahre). Hier gibt es nur wenige Waldarten und nur eine flugunfähige Art. Gleichzeitig ist diese Fläche aber auch am kleinsten und isoliertesten, so dass auch andere Gründe für diese Änderung des Artenspektrums in Frage kommen.

Populationsgenetische Folgen der Habitatfragmentierung

Zu den trotz ihrer Flugunfähigkeit im Berliner Stadtgebiet weit verbreiteten Arten gehört *Carabus nemoralis*, eine Großcarabidenart, die Wälder deutlich als Lebensraum bevorzugt. Diese Bindung ist allerdings weniger stark als bei anderen silvicolen Arten der Gattung *Carabus* (Thiele 1977, Kennedy 1994, Turin 2000). Dass selbst solche weit verbreiteten Arten von der urbanen Habitatfragmentierung beeinflusst werden, konnte anhand der populationsgenetischen Struktur von *C. nemoralis* im Vergleich zwischen Stadt und Land demonstriert werden.

Mit populationsgenetische Methoden können die Folgen der Habitatfragmentierung nachgewiesen werden, noch bevor Auswirkungen auf die Fitness der betroffenen Arten sichtbar werden und Folgen für die Populationsdynamik eintreten. Aus diesem Grund haben sie in der angewandten naturschutzfachlichen Forschung zunehmend an Bedeutung gewonnen, zumal die Praktikabilität der Methoden in den letzten Jahrzehnten deutlich verbessert wurde (Smith & Wayne 1996, Parker et al. 1998). Um die Auswirkungen der Habitatfragmentierung auf den Genpool leichter zu verstehen, sollten die beiden wesentlichen Komponenten, Verkleinerung der Habitatfragmente und Isolation der Habitatfragmente, zunächst getrennt voneinander betrachtet werden.

Die zunehmende Verkleinerung der Habitatfragmente verstärkt vor allem die genetische Drift und damit im Fall selektionsneutraler Gene die Verarmung des Genpools. Tatsächlich war auch bei *C. nemoralis* die genetische Vielfalt in der Subpopulation der kleinsten untersuchten Fläche am geringsten und in der Subpopulation der größten Fläche am bedeutendsten. Da die Subpopulationen der mittelgroßen Flächen aber kein so klares Bild boten, war der Gesamtzusammenhang statistisch nicht abgesichert. Dieses Ergebnis resultiert wahrscheinlich aus der Tatsache, dass für die Interpretation der Ergebnisse vereinfacht davon ausgegangen wurde, dass Flächengröße und Populationsgröße einen direkten Zusammenhang aufweisen. Andere Faktoren, beispielsweise Habitatqualität und Fraßdruck, beeinflussen die Populationsgröße aber ebenfalls.

Wäre es möglich gewesen, die Populationsgröße direkt zu messen, dann wäre ein Zusammenhang eventuell deutlicher festzustellen gewesen. Dass ein solcher Zusammenhang zwischen Populationsgröße und genetischer Vielfalt zu erwarten ist, bestätigte die Metastudie von Frankham (1996), in der dieser für 22 von 23 Einzelstudien nachgewiesen wurde.

Ein weiterer wesentlicher Aspekt ist, dass die genetische Vielfalt nicht nur von der Populationsgröße vor Ort abhängt, sondern auch durch den Individuenaustausch mit benachbarten Subpopulationen beeinflusst werden kann. Zur Isolation von benachbarten Subpopulationen und damit zur Abnahme des Individuenaustausches zwischen diesen trägt wahrscheinlich auch die Intensität der urbanen Bebauung in der Umgebung des Lebensraums der Subpopulationen bei. Die genetische Vielfalt war dementsprechend in der vorliegenden Untersuchung besonders gering in Subpopulationen, deren Lebensraum von dichter urbaner Bebauung umgeben war.

Der Einfluß der Habitatfragmentierung auf die genetische Struktur der untersuchten Gesamtpopulation kann mit den verwendeten DNA-Markern (Mikrosatelliten) sehr gut nachgewiesen werden. Ein Zusammenhang der reduzierten genetischen Diversität mit der Fitness der untersuchten Subpopulationen ist allerdings nicht zwingend vorhanden. Die Folgen der Habitatfragmentierung können bei selektionsneutralen DNA-Markern viel deutlicher als bei solchen für funktionelle Gene feststellbar sein (Reed & Frankham 2001). Dies liegt daran, dass für funktionelle Gene, die der Selektion unterliegen, der Einfluss der genetischen Drift geringer ist. Es gibt Beispiele dafür, dass sich ein hoher Polymorphiegrad von Allozym-Genen, die teilweise als funktionelle Gene gelten (Lemaire et al. 2000, Dhuyvetter et al. 2004), auch in kleinen Populationen erhalten kann, wenn dies zum Beispiel unter sehr veränderlichen Umweltbedingungen in Städten für das Überleben der Population vorteilhaft ist (Steiniger 1979, Desender et al. 2005). Für die untersuchten Subpopulationen von *C. nemoralis* in Berlin können die Auswirkungen des Verlustes genetischer Diversität auf die Fitness aus den genannten Gründen bislang nicht abgeschätzt werden. Dafür wäre eine Untersuchung der Fitness der

Individuen in den Subpopulationen oder eine vergleichende Untersuchung funktioneller Gene nötig.

Der zweite auffällige Effekt der Habitatfragmentierung ist die zunehmende genetische Differenzierung der getrennten Teilpopulationen, wobei auf der untersuchten räumlichen Ebene mit maximalen Entfernungen von 20 km weniger die geographische Entfernung, sondern eher konkrete Hindernisse zwischen den Subpopulationen relevant scheinen. Dasselbe gilt auch für andere Regionen (Brouat et al. 2003) und andere Arten (Peterson 1995, Knutsen et al. 2000, Keller et al. 2004). Straßen, die von vielen Waldcarabiden nicht nur gemieden werden, sondern beim Überqueren auch eine erhöhte Mortalität durch den Straßenverkehr verursachen (Mader 1979, Koivula & Vermeulen 2005), gehören dabei zu den bedeutendsten Hindernissen. Daneben ist die Fragmentierung durch Offenflächen wie Äcker und Wiesen für viele Waldarten relevant. Die hier vorgestellten Ergebnisse unterstützen aber die Hypothese, dass dieser Isolationseffekt für *C. nemoralis* nicht so bedeutend ist, wie der der urbanen Fragmentierung durch Straßen und Gebäude. Eine mögliche Ursache dafür ist die relativ schwache Habitatbindung von *C. nemoralis* an Wälder (Barndt et al. 1991, Turin 2000). Offenflächen sind dadurch nicht kaum überwindbaren Matrixflächen, sondern können zum Teil sogar vorübergehend besiedelt oder wenigstens schnell durchwandert werden (Kennedy 1994).

Zusätzlich zu den genannten Einflüssen auf den Genpool hat ein fehlender Individuenaustausch zwischen Subpopulationen auch unmittelbare populationsdynamische Folgen. Die starken Populationsschwankungen, die typisch für viele Arthropoden sind, sind bei Carabiden zwischen den verschiedenen Subpopulationen nicht immer synchronisiert. Nur wenn ein Individuenaustausch zwischen solchen Subpopulationen möglich ist, können die Extreme der Populationsschwankungen durch die Auswanderung und Einwanderung von Individuen gedämpft werden (Den Boer 1990) und potentielle Habitate, in denen die Art zwischenzeitlich ausgestorben war, wiederbesiedelt werden.

Ausbreitungsbiologische Aspekte von Straßengrünstreifen

Geeignete Flächen für die Ausbreitung von Großcarabiden, wie *C. nemoralis*, gibt es in Berlin, ebenso wie die eigentlichen Habitatflächen, nur in Form verstreuter Flecken, die immer wieder durch versiegelte Flächen und Gebäude getrennt sind. Entlang der Straßen sind jedoch gelegentlich längere Streifen durchgängigen Straßenbegleitgrüns vorhanden, welche die Ausbreitung mancher Arten möglicherweise begünstigen können. Für weniger anspruchsvolle Offenlandarten wurde die Ausbreitung entlang offener Straßenrandhabitats in einer Waldmatrix bereits gezeigt (Vermeulen 1994). Auch Waldarten können sich entlang linearer Strukturen in Form von Hecken zwischen Waldfragmenten in Agrarlandschaften ausbreiten (Petit 1994, Charrier et al. 1997, Butterweck 1998, Drees & Weber 2001). Lediglich Petit (1994) konnte aber zeigen, dass die Ausbreitung von *Abax parallelepipedus* (syn. *Abax ater*) in einer Hecke effektiver als in einem flächigen Waldstück erfolgte. Charrier et al. 1997, die dieselbe Art detaillierter in mehreren Hecken mit telemetrischen Methoden untersuchten, wiederlegten diese Ergebnisse später. Sie konnten zeigen, dass sich die Bewegungsmuster in Hecken nicht grundsätzlich von denen in flächigen Waldflächen unterscheiden. In beiden Typen waren zufällige Laufmuster im Sinne eines „random walk“ vorherrschend. Je geringer der Waldcharakter der Hecken war, desto geringer war die absolute Ausbreitungseffizienz.

In dem hier untersuchten Fall eines Grünstreifens entlang einer Straße zeigten die beobachteten Weibchen von *Carabus nemoralis* ebenfalls keine Anzeichen einer schnellen Ausbreitung durch ein gerichtetes Ausbreitungsverhalten in Längsrichtung der Grünstreifen. Auch Randeffekte an den Grenzen des Grünstreifens, abgesehen vom Umkehren, wurden nicht beobachtet. Solche Randeffekte könnten theoretisch die zufälligen Bewegungen der Käfer in eine Richtung kanalisieren (Tischendorf & Wissel 1997), ähnlich wie es bei Fischen an den Flügelnetzen einer Reuse geschieht.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung geben keinen Hinweis darauf, dass sich Individuen von *C. nemoralis* in den Grünstreifen von Straßenrändern gerichtet bewegen. Sie breiten sich in den Grünstreifen nicht effektiver aus, als

sie es in einem anderen, großflächigeren Habitat tun würden. Dennoch bleiben die Grünstreifen vermutlich wichtige Ausbreitungsstrukturen, denn mit der Zeit nimmt der maximale Aktionsradius von Individuen, selbst bei einer Bewegung mit einer hohen Zufallskomponente bezüglich Richtung und Geschwindigkeit, immer weiter zu. So wird allmählich der gesamte Grünstreifen erobert. Das Ausbreitungsverhalten einer Gruppe von Tieren, die sich so verhalten, ähnelt so teilweise einer Diffusion (Rudd & Gandour 1985), deren Ausbreitung nur von undurchdringbaren Grenzen aufgehalten wird. Um bei dieser Modellvorstellung zu bleiben, sind es in dem untersuchten Fall des Straßenbegleitgrüns Querstraßen und Gebäude, welche eine weitere Ausbreitung stoppen.

Gelegentlich werden Straßen aber doch überquert (Mader 1979), und dann haben Individuen aus einem Grünstreifen, der an weitere Grünstreifen entlang einer Straße angrenzt, möglicherweise bessere Chancen, sich weiter auszubreiten, als Individuen, welche aus Habitatfragmenten stammen, die keinen solchen Anschluss besitzen.

Einschränkend zu dieser vermeintlich fördernden Wirkung des Straßenbegleitgrüns in einer sonst versiegelten Stadtlandschaft muss man bedenken, dass Arten, die noch stärker auf Waldhabitate spezialisiert sind als *C. nemoralis*, davon möglicherweise nicht profitieren, da sie die oft spärlich bewachsenen Grünstreifen nicht einmal temporär als Ausbreitungshabitat akzeptieren; so wurde beispielsweise für Hecken gezeigt, dass sie erst ab einer bestimmten Qualität von silvicolen Arten für die Ausbreitung benutzt werden (Charrier et al. 1997, Drees & Weber 2001). Anspruchsvollere Arten des Offenlandes nutzten die von Vermeulen (1994) untersuchten Habitatkorridore im Gegensatz zu den anspruchsloseren Arten nicht für die Ausbreitung. Andreassen et al. (1996) zeigten, dass die Nutzung von Habitatkorridoren von deren Breite abhängt. Die geringe Habitatqualität kann also einer der Gründe sein, warum andere silvicole *Carabus*-Arten mit ähnlichem Laufverhalten wie *C. nemoralis*, aber engerer Habitatbindung, urbane Habitatfragmente über die vorhandenen Straßengrünflächen nicht (mehr) erfolgreich besiedeln können.

Aus methodischen Gründen wurden im Rahmen der vorliegenden Untersuchung zunächst nur Weibchen untersucht. Die Untersuchung des

Ausbreitungsverhaltens der kleineren Männchen steht noch aus. Diese tragen ebenfalls zum genetischen Austausch zwischen den Waldfragmenten bei, im Gegensatz zu den Männchen kann aber schon ein einziges begattetes Weibchen eine neue Population begründen. Das Argument, dass Carabidenmännchen lauffaktiver als Weibchen und damit für den Individuenaustausch bedeutsamer sind, läßt sich aufgrund bisheriger Untersuchungen nicht generell betätigen. Die höhere Fangrate von Männchen in Bodenfallen wird zwar gelegentlich auf eine höhere Laufaktivität der Männchen zurückgeführt (Šustek 1984), verhaltensökologische Beobachtungen zeigten aber, dass auch das Gegenteil der Fall sein kann und Weibchen längere Laufstrecken als Männchen zurücklegen (Wallin & Ekblom 1994).

Was einen möglichen Einfluss der eingesetzten Peilsender auf das Laufverhalten betrifft, zeigen die durchgeführten Laborversuche, dass die mit den Sendern ausgestatteten Tiere eher gerichteter laufen und Zufallskomponenten (random walk) eine geringere Rolle spielen. Eine Beeinflussung von Freilandergebnissen wäre damit zugunsten einer gerichteten Bewegung (directed walk) zu erwarten. Dies wurde nicht beobachtet, so dass man davon ausgehen kann, dass die Freilandergebnisse durch den Einsatz der Peilsender wenig oder nicht beeinflusst worden sind.

Schlussfolgerung und Ausblick

Sowohl auf der Ebene der Artengemeinschaft als auch auf der Ebene der Populationsgenetik der einzelnen Art und der Ebene der individuellen Ausbreitung, trägt die Habitatfragmentierung zur Erklärung der Veränderungen innerhalb der epigäischen Käferfauna urbaner Wälder bei. Angefangen bei der Benachteiligung ausbreitungsschwacher Arten in stark isolierten Waldfragmenten, erstreckt sich der Einfluss der Habitatfragmentierung über die Verringerung der lokalen genetischen Diversität und die stärkere genetische

Differenzierung bis hin zu individuellen Verhaltensänderungen, die auf die Zerschneidung der Habitate durch Straßen zurückzuführen sind.

Artenreichtum und genetische Vielfalt als Komponenten der Biodiversität epigäischer Käfer sind in den stark fragmentierten urbanen Wäldern und Parks von einer Reduktion bedroht. Wenn der Artenreichtum in den urbanisierten Wäldern auf den ersten Blick nicht abnimmt, so liegt das daran, dass anspruchsvolle Waldarten zum Teil durch eurytope Arten und Offenlandarten aus dem Umfeld der Waldflächen ersetzt werden. Die Gesamtartenzahl im städtischen Gebiet nimmt durch den Wegfall der Waldarten jedoch ab.

Eine besondere Bedeutung für den Biodiversitätsverlust in Städten hat die eingeschränkte Mobilität von epigäisch aktiven Arten. Besonders flugunfähige Arten werden in ihrer Ausbreitung durch die städtische Bebauung und durch Straßen behindert. Dies konnte durch genetische und verhaltensökologische Untersuchungen an *Carabus nemoralis* demonstriert werden. Diese Art kann aufgrund ihrer Größe und vergleichsweise schwachen Habitatbindung noch als relativ ausbreitungsstark bezeichnet werden, obwohl die Imagines flugunfähig sind. Noch stärkere Konsequenzen der Habitatfragmentierung kann man für kleinere und stenotope Arten erwarten. Der fehlende Nachweis kleiner flugunfähiger Arten in den am stärksten isolierten Untersuchungsflächen in Berlin deutet darauf hin.

Der stadtoökologischen Forschung zur Biodiversität und Mobilität von Bodenarthropoden stellen sich noch viele weitere Fragen. Besonders der Einfluss anderer Umweltfaktoren als der Habitatfragmentierung, die sich ebenfalls mit der Urbanisierung verändern, ist immer noch schlecht bearbeitet. Als Beispiel sei der urbane Wärmeinseleffekt erwähnt. Dieser wird zwar schon lange klimatologisch untersucht, Untersuchungen zur Auswirkung auf die urbane Fauna fehlen aber weitgehend. Die Ergebnisse der biozönotischen Untersuchungen zeigten, dass einige Veränderungen in den Artengemeinschaften eventuell auf diesen Faktor zurückzuführen sind.

Aber auch das Wissen zu den Habitatfragmentierungsfolgen in Städten weist noch viele Lücken auf, von denen abschließend drei aufgezeigt werden.

(1) Die Untersuchungen von Schultz (1998) und Bergren et al. (2002) deuten darauf hin, dass sich Insekten in der Matrix von Städten unter Umständen schneller ausbreiten könnten als in Korridoren. Allerdings bleibt in der Matrix die Mortalität erhöht und Korridore werden der Matrix vorgezogen, wenn die Tiere ihre Fragmente verlassen. Offensichtlich bevorzugt auch *C. nemoralis* Habitatkorridore im Vergleich zu Straßen bei der Ausbreitung. In weiteren Untersuchungen müsste analysiert werden, welche Rolle die Ausbreitung auf versiegelten Flächen spielt, zumal nahe liegt, dass die Bewegung auf versiegelten, weitgehend hindernisfreien Flächen kaum mechanische Behinderung erfährt und damit schneller ist (Heydemann 1957, Butterweck 1998). Möglicherweise ist die Bedeutung der Habitatkorridore dann doch geringer als zunächst vermutet, da die Schnelligkeit der Ausbreitung die erhöhte Mortalität auf den versiegelten Flächen und die Abneigung, solche Flächen zu betreten, kompensieren kann (Rosenberg et al. 1998).

(2) Das Aussterben kleinerer Subpopulationen kann genetische und populationsdynamische Gründe haben. In diesem Zusammenhang wäre es interessant herauszufinden, ob für solche Arten wie *Carabus nemoralis* eine Fitnessseinbuße durch erhöhte Inzucht überhaupt beobachtbar ist und wie stark die Populationsgröße in urbanen Umgebungen schwankt. Dies würde helfen, den relativen Einfluss der beiden genannten Extinktionsgründe klären zu können.

(3) Die Untersuchung der populationsgenetischen Struktur weiterer ausbreitungsschwacher Arten ist zwar aufwendig, aber der geeignetste Weg, um den Einfluss der geschilderten historischen Veränderungen auf die räumliche Populationsdynamik solcher Arten zu verifizieren.