Bodenstörende Ökosystem-Ingenieure im mitteleuropäischen Grasland und ihre Bedeutung für die Biodiversität

Eine Analyse am Beispiel der Gelben Wiesenameise und des Europäischen Maulwurfs

Von Merle Streitberger und Thomas Fartmann

Abstracts

Als Ökosystem-Ingenieure werden solche Organismen bezeichnet, die aktiv oder passiv die Ressourcenverfügbarkeit beeinflussen. Typische Beispiele für Ökosystem-Ingenieure sind bodenstörende Organismen wie etwa Ameisen und Maulwürfe, die durch ihre Lebensweise im Boden die physischen Bodeneigenschaften verändern und die Vegetation kleinräumig stören. Aufgrund der Erhöhung der Strukturvielfalt und Schaffung wärmebegünstigter Mikrohabitate ist der Einfluss derartiger Ökosystem-Ingenieure auf die Biodiversität von besonderem Interesse.

Zwei weit verbreitete Ökosystem-Ingenieure – die Gelbe Wiesenameise (*Lasius flavus*) und der Europäische Maulwurf (*Talpa europaea*) – und deren Bedeutung für die Biodiversität im mitteleuropäischen Grasland werden im vorliegenden Beitrag am Beispiel von Pflanzen (Gefäßpflanzen, Moose) und Schmetterlingen behandelt. Aufgrund von kleinräumigen Störstellen spielen diese eine Schlüsselrolle bei der Förderung konkurrenzschwacher und thermophiler Arten. Unter anderem nutzen störungsabhängige Schmetterlingsarten diese Mikrohabitate regelmäßig als Larvalhabitat, vor allem aufgrund des günstigen Mikroklimas und der teilweise hohen Wirtspflanzendeckung.

Der Förderung der Ökosystem-Ingenieure kommt eine besondere Bedeutung für den Erhalt der Artenvielfalt im Grasland zu. Dies gilt vor allem für produktive und verbrachte Bestände, in denen die Störstellen der Ökosystem-Ingenieure meist die einzigen Offenbodenhabitate darstellen.

Soil-disturbing ecosystem engineers in Central European grasslands and their relevance for biodiversity – Analysis using Yellow Meadow Ant and European Mole

Ecosystem engineers are organisms, which directly or indirectly influence the availability of resources by altering biotic or abiotic material. Typical examples of ecosystem engineers are soil-disturbing organisms such as ants and moles that alter soil conditions and disturb vegetation by their activities in the ground. Due to the increase in structural diversity and the creation of warm microhabitats, the influence of such species on biodiversity is of special interest. This review highlights the effects of the most widespread soil-disturbing ecosystem engineers in Central European grasslands – the Yellow Meadow Ant (Lasius flavus) and the European Mole (Talpa europaea) – on biodiversity based on case studies on plants (vascular plants, mosses) and butterflies. Due to the creation of small-scale microhabitats with a high amount of bare ground in ant hills and mole hills these ecosystem engineers are key organisms for the promotion of low-competitive and thermophilic species. As an example, these microhabitats serve as important larval habitats for disturbance-dependent butterfly species due to a warm microclimate and often a high cover of the host plants. The protection of these ecosystem engineers is therefore of special importance for the promotion of biodiversity in grasslands. This is especially true for fallow land and more productive sites where patches of bare ground are often scarce.

1 Einleitung

1.1 Das Konzept der Ökosystem-Ingenieure

Der weltweite Rückgang der Artenvielfalt hat ein bislang unbekanntes Ausmaß erreicht. Der Mensch stellt hierbei die bedeutendste Bedrohung für die Biodiversität dar. Vor allem durch Landnutzungsänderungen, den Klimawandel und Eutrophierung werden erhebliche Artenrückgänge verursacht (Newbold et al. 2015, Sala et al. 2000, Streitberger et al. 2016a, b). Aufgrund der stetigen Abnahme der Biodiversität ist die Umsetzung von Schutzmaßnahmen, die dieser Entwicklung entgegensteuern, dringend erforderlich. Dementsprechend ist die Naturschutzbiologie ein bedeutendes Forschungsfeld innerhalb der Ökologie (vgl. Begon et al. 2017).

Neben der Analyse der Wirksamkeit von Naturschutzmaßnahmen bildet die Untersuchung der funktionalen Zusammenhänge in Lebensgemeinschaften eine wichtige Grundlage, um Schutzstrategien abzuleiten. Für den Naturschutz ist vor allem die Identifizierung von Arten, die eine Schlüsselrolle für den Erhalt von Lebensgemeinschaften einnehmen oder eine Indikatorfunktion besitzen, von besonderem Interesse (z.B. Favreua et al. 2006, Mills et al. 1993).

Paine (1969) war einer der Pioniere, der die Bedeutung einzelner Arten für den Erhalt von Artengemeinschaften beleuchtete, indem er die trophische Schlüsselfunktion mariner Prädatoren für die Regulierung von Benthosgemeinschaften beschrieb. Auf dieser Grundlage wurde der Begriff der Schlusssteinarten (*keystone species*) geprägt (Mills et al. 1993).

Einen Aufschwung bekam die Forschung zur Bedeutung von Arten für die Veränderung der Umwelt erst zu Beginn der 1990er-Jahre. Jones et al. (1994) entwickelten ein verallgemeinertes Konzept zur Bedeutung von Arten als sogenannte Ökosystem-Ingenieure (*ecosystem engineer*). Nach Jones et al. (1994) sind Ökosystem-Ingenieure Organismen, die direkt oder indirekt die Verfügbarkeit von Ressourcen für andere Organismen beeinflussen, indem sie den physischen Zustand von biotischen oder abiotischen Bestandteilen der Umwelt verändern. Dabei wird zwischen auto- und allogenen Ökosystem-Ingenieuren unterschieden. Autogene Ökosystem-Ingenieure verändern die Umwelt direkt durch ihre körpereigenen Strukturen. Ein typisches Beispiel sind Pflanzen, die durch ihre Präsenz die Umwelt auf vielfältige Weise verändern, z.B. durch die

Naturschutz und Landschaftsplanung 49 (8), 2017, 252-259, ISSN 0940-6808

Veränderung der Lichtverhältnisse, des Mikroklimas oder der Bodeneigenschaften (Jones et al. 1994). Im Gegensatz dazu verändern allogene Ökosystem-Ingenieure die Ressourcenverfügbarkeit durch die aktive Umwandlung von Ressourcen in einen anderen Zustand. Ein klassisches Beispiel sind Ameisen, die durch ihren Nestbau Sonderstrukturen mit lokal veränderten Bodenbedingungen schaffen (Folgarait 1998).

Das Konzept der Ökosystem-Ingenieure wird oftmals mit dem der Schlusssteinarten in Verbindung gebracht. Die Festlegung von Unterschieden zwischen diesen beiden Auffassungen ist somit von zentraler Bedeutung in der theoretischen Ökologie (Wright & Jones 2006). Im Gegensatz zu letzterem ist das Konzept der Ökosystem-Ingenieure nicht Ergebnis-, sondern Prozess-orientiert und auf die Modifikation der Umwelt durch Organismen ausgerichtet (Jones et al. 1997, Wright & Jones 2006). Für die Naturschutzforschung ist vor allem die Bedeutung von Ökosystem-Ingenieuren für die Schaffung von Lebensräumen und deren Einfluss auf Artengemeinschaften von besonderer Bedeutung (z.B. Ewacha et al. 2016, Hagenah & Bennett 2013, Nummi & Holopainen 2014, Romero et al. 2015). Dabei ist der Einfluss eines Ökosystem-Ingenieurs auf die Umwelt vor allem abhängig von der räumlichen Ausdehnung und der Nachhaltigkeit der Umweltveränderung sowie den populationsökologischen Eigenschaften des Ökosystem-Ingenieurs (Jones et al. 1994, 1997).

Abb. 1: Typisches Mikrorelief aufgrund der Grabaktivität (a) der Gelben Wiesenameise (*Lasius flavus*) und (b) des Europäischen Maulwurfs (*Talpa europaea*) in Kalkmagerrasen bzw. im mesophilen Grasland.
© Thomas Fartmann

Typical relief features caused by the digging activities of (a) Yellow Meadow Ant (Lasius flavus) and (b) European Mole (Talpa europaea) in calcareous resp. mesophilic grasslands.

1.2 Bodenstörende Ökosystem-Ingenieure

Besonders gut untersuchte Beispiele für allogene Ökosystem-Ingenieure sind im Boden lebende Arthropoden wie Ameisen oder Termiten und bodenwühlende Säugetiere (z.B. Barton et al. 2009, Davidson et al. 2012, Davies et al. 2014, Dean et al. 1997, Hansell 1993, Root-Bernstein & Ebensperger 2013). Aufgrund der grabenden und nestbauenden Tätigkeiten rufen diese Organismen Veränderungen der Bodeneigenschaften hervor, modifizieren die Vegetationsstruktur kleinräumig und fungieren somit als Ökosystem-Ingenieure im Sinne von Jones et al. (1994). Räumliche Forschungsschwerpunkte lagen bislang vor allem dort, wo bodenstörende Organismen – insbesondere sozial lebende Säugetiere – weit verbreitet sind, so etwa in den Steppen und Wüsten Nordamerikas oder Asiens (Davidson et al. 2012). Da diese Offenlandlebensräume relativ strukturarm sind, ist der Einfluss der durch Ökosystem-Ingenieure geschaffenen Strukturen an oder in Nähe der Bodenoberfläche (v.a. Nester und Bodengänge) auf Artengemeinschaften besonders groß. Die durch die Öffnung der Vegetationsdecke entstandenen Mikrostrukturen und mikroklimatischen Gunststandorte spielen vor allem für Arthropoden und generell für wechselwarme Arten eine bedeutende Rolle (z.B. Davidson & Lightfood 2007, Gálvez Bravo et al. 2009). Aufgrund der weiten Verbreitung von bodenstörenden Ökosystem-Ingenieuren in diesen strukturarmen Habitaten ist es für den Biodiversitätsschutz besonders wichtig, ihre Auswirkungen auf Arten und Lebensgemeinschaften zu verstehen (Davidson et al. 2012).

Auch in den europäischen Grasland-Ökosystemen gibt es bodenstörende Ökosystem-Ingenieure, die durch ihre Grabtätigkeit die Strukturvielfalt erhöhen und ein charakteristisches Mikrorelief schaffen. Typische Beispiele sind die Gelbe Wiesenameise (*Lasius flavus*), das Europäische Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) und der Europäische Maulwurf (*Talpa europaea*) (Dean et al. 1997, Dostál 2005, Gálvez Bravo et al. 2009; King 1977a, b, c; Seifan et al. 2010). Insbesondere die Gelbe Wiesenameise und der Europäische Maulwurf sind in Mitteleuropa weit verbreitet und besiedeln eine große Vielfalt an unterschiedlichen Graslandlebensräumen. Während die Gelbe Wiesenameise oberirdische Erdnester anlegt, die unter günstigen Umständen mehrere Jahrzehnte

erhalten bleiben (King 1977b, Seifert 2007), schafft der Europäische Maulwurf durch seine Grabtätigkeit temporäre Störstellen, die rasch von den umgebenden Pflanzenarten besiedelt werden.

Die Gelbe Wiesenameise kommt bevorzugt im mesophilen Grasland vor, besiedelt aber auch Magerrasen, Moore und Wälder (Seifert 1993, 2007). Sie lebt hypogäisch und legt oberirdische Erdnester an (Abb. 1a), die eine Höhe bis zu 60 cm und einen Durchmesser bis zu 1 m erreichen können (Dlussky 1981). Die Anlage der Erdnester dient dazu, möglichst günstige mikroklimatische Bedingungen für die Reproduktion zu schaffen (Dlussky 1981, King 2006). Die Ameise ernährt sich hauptsächlich von Wurzelläusen und deren Honigtau (Pontin 1978). Durch die unterirdische Aktivität wird der Boden regelmäßig im Nest bewegt und aufgeworfen. Aufgrund der Störung weisen die Nester spezifische Bodenverhältnisse (Dauber et al. 2008, Dostál et al. 2005) und eine spezifische Vegetation auf, die sich von der Umgebung unterscheidet (Dean et al. 1997, King 1977a, Lenoir 2009). Die Intensität des Nestbaus ist vor allem von der Vegetationsstruktur, dem Mikroklima und den Bodenverhältnissen der Habitate abhängig. Vor allem in Brachen bzw. an Standorten mit hochwüchsiger Vegetation werden besonders große Erdnester angelegt, um so mikroklimatisch günstige Verhältnisse im Nest zu schaffen (Blomqvist et al. 2000).

Der Europäische Maulwurf kommt in einer großen Zahl unterschiedlicher Lebensräume vor, so etwa in Wäldern, im Grasland und urbanen Habitaten wie Gärten und Parkanlagen (Atkinson 2013, Gorman & Stone 1990, Mellanby 1971, Witte 1997). Er lebt solitär, territorial und mehr oder weniger vollständig unterirdisch (MacDonald et al. 1997). Die Nahrung besteht aus Invertebraten, insbesondere Regewürmern (Atkinson 2013, Gorman & Stone 1990, Mellanby 1971). Im Boden ist der Maulwurf grabend tätig, um Nester und Tunnel für die Nahrungssuche anzulegen. Hierdurch wird der Boden gestört und die Vegetation lokal verändert (z.B. Canals & Sebastià 2000, Seifan et al. 2010). Typisch sind vor allem die Bodenauswürfe in Form von Maulwurfshaufen (Abb. 1b), die durch die Anlage unterirdischer Tunnel entstehen (Atkinson 2013, Mellanby 1971). Neben den charakteristischen Maulwurfshaufen ruft die Art unter bestimmten Bedingungen weitere Bodenstörungen hervor, wie oberflächennahe Tunnel und sogenannte Burgen, oberirdisch angelegte Nester (Atkinson 2013, Mellanby 1971). Aufgrund der intensiven Bodenstörung wird der Maulwurf oftmals als Schädling in der Landwirtschaft angesehen, unter anderem durch Probleme bei der Mahd und die Verschlechterung der Heu- oder Silagequalität durch die Verunreinigung mit Bodenmaterial und Bakterien (Atkinson et al. 1994).

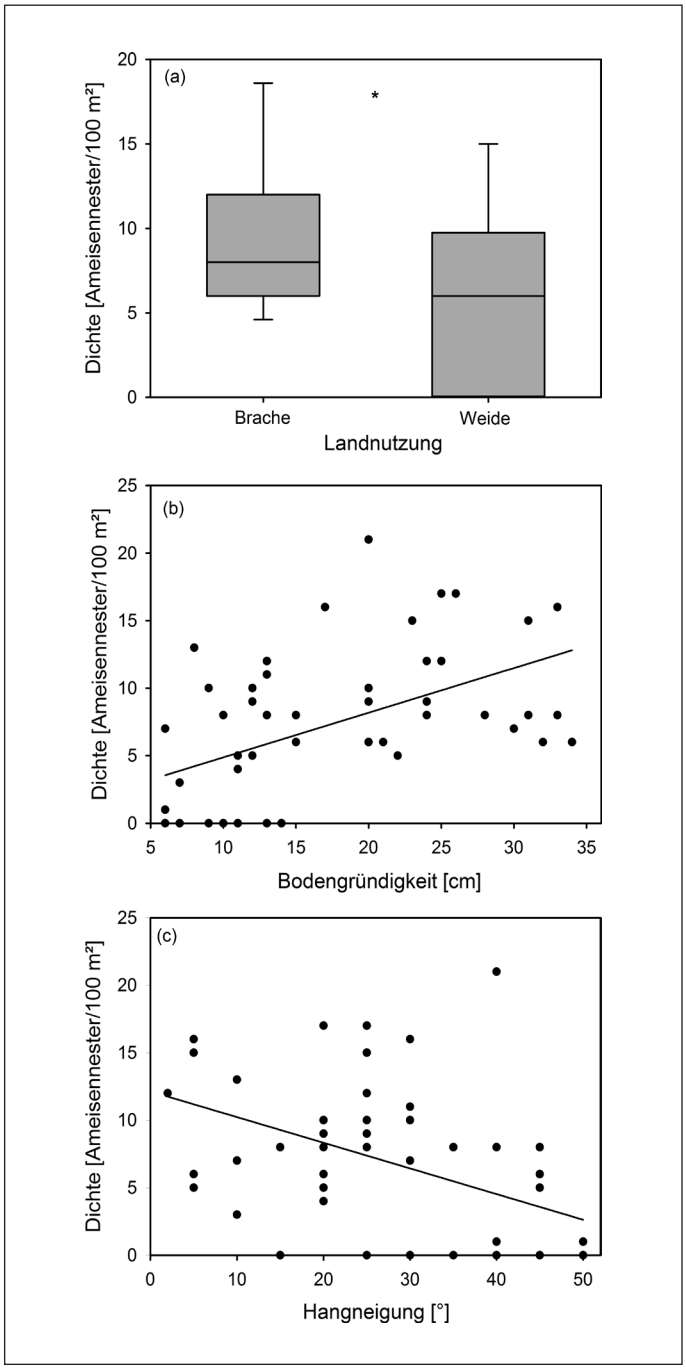

Abb. 2: Populationsdichte (Ameisennester/100 m²) von *Lasius flavus* in den Kalkmagerrasen des Diemeltals in Abhängigkeit von (a) Landnutzung, (b) Bodengründigkeit und (c) Hangneigung (*N* = 51 Probeflächen). Im Boxplot (a) sind dargestellt: 10-%- und 90-%-Perzentil, 1. und 3. Quartil und Median. Ergebnisse Regressionsanalysen (lineare gemischte Modelle, s. Streitberger & Fartmann 2016): (a) * $P < 0,05$, $y = 6,0556 + 3,8111 \times 1$ (Brache), (b) $P < 0,001$, $y = 1,57029 + 0,33054 \times$ Bodengründigkeit und (c) $P < 0,05$, $12,13181 - 0,19009 \times$ Hangneigung.

Population density (ant nests / 100 m²) of Lasius flavus *in the calcareous grasslands of the Diemeltal depending on (a) land use, (b) depth of the soil and (c) slope inclination (n= 51 sampling areas). The boxplot (a) shows 10-% und 90-% perzentile, 1. and 3. quartile and Median. Results regression analyses (minear mixed models, cf. Streitberger & Fartmann 2016): (a) * $P < 0,05$, $y = 6,0556 + 3,8111 \times 1$ (fallow land), (b) $P < 0,001$, $y = 1,57029 + 0,33054 \times$ depth of soil and (c) $P < 0,05$, $12,13181 - 0,19009 \times$ soil inclination.*

1.3 Bedeutung von Störungen für die Biodiversität im mitteleuropäischen Grasland

Extensiv genutzte Graslandökosysteme, die durch traditionelle Nutzung entstanden sind, stellen besonders artenreiche Lebensräume dar (Veen et al. 2009). Aufgrund des rezenten Landnutzungswandels sind diese Lebensräume allerdings stark gefährdet und gehen europaweit in ihrer Flächenausdehnung zurück (Cousins & Eriksson 2008, Hooftmann & Bullock 2012). Vor allem die Intensivierung oder Aufgabe der landwirtschaftlichen Nutzung sowie die Eutrophierung und Fragmentierung sind bedeutende Gefährdungsfaktoren für die Artenvielfalt des Graslandes (Hooftman & Bullock 2012, Krämer et al. 2012b, Nilsson et al. 2013, McClean et al. 2011, Poniatowski et al. 2016).

Intensivierung und Nutzungsaufgabe sowie Eutrophierung führen gleichermaßen zu einer geschlossenen Vegetationsdecke und Homogenisierung des Gras-

landes (Ceulemans et al. 2013, Duprè et al. 2010, Mariotte et al. 2013, Prévosto et al. 2011). Traditionell genutztes Grasland war einst gekennzeichnet durch eine hohe Standortvielfalt (z.B. ausgeprägte Bodenfeuchte-, Expositions- und Nährstoffgradienten) und ein vielseitiges Nebeneinander unterschiedlich intensiv genutzter Bereiche (Diacon-Bolli et al. 2012). Die Erhaltung einer heterogenen Habitatstruktur hat somit heutzutage für die Förderung der Biodiversität im Grasland eine besonders große Bedeutung (vgl. Morris 2000, Warren et al. 2007).

Vor allem thermophile Insektenarten (z.B. Fartmann 2006, Warren & Büttner 2008) und konkurrenzschwache Pflanzenarten sind auf eine regelmäßige Störung angewiesen, die eine Öffnung der Vegetationsdecke bewirken und Regenerationsnischen schaffen (Fleischer et al. 2013, Frei et al. 2012, Tschöpe & Tielbörger 2010). Folglich konzentrieren sich viele Naturschutz- und Renaturierungsmaßnahmen auf die Erhaltung einer vielfältigen und offenen Vegetationsstruktur. Dabei spielen vor allem eine extensive Beweidung, bei der durch Tritt Offenboden geschaffen wird (Bullock et al. 1994), oder auch mechanische Bodenstörungen eine bedeutende Rolle (Fleischer et al. 2013, Ödman et al. 2012).

Neben anthropogen bedingten Störungen rufen auch die vorgestellten Ökosystem-Ingenieure kleinräumige Bodenstörungen im Grasland hervor. Somit haben diese Organismen das Potenzial, thermophile und konkurrenzschwache Arten zu fördern. Auch wenn es aus Nordamerika und Asien bereits intensive Studien zum Einfluss bodenstörender Ökosystem-Ingenieure auf Grasland-Lebensgemeinschaften gibt, ist der Kenntnisstand zu diesem Thema in Mitteleuropa noch gering. Lediglich der Einfluss der Gelben Wiesenameise auf die Vegetation wurde in mehreren Studien analysiert (z.B. Dean et al. 1997; King 1977a, b, c; Lenoir 2009). Analysen zur Bedeutung der Ökosystem-Ingenieure für die Fauna des Graslandes fehlen dagegen nahezu komplett.

Im Folgenden werden die wichtigsten Ergebnisse unserer Arbeiten (Streitberger & Fartmann 2013, 2015, 2016; Streitberger et al. 2014, 2017) sowie das bekannte Literaturwissen zur Bedeutung der Ökosystem-Ingenieure Gelbe Wiesenameise und Europäischer Maulwurf für die Phytodiversität (Gefäßpflanzen, Moose) und störungsabhängige Schmetterlingsarten in Kalkmagerrasen und im mesophilen Grasland vorgestellt. Aufbauend auf den Erkenntnissen wird die naturschutzfachliche Bedeutung der Ökosystem-Ingenieure im Grasland beleuchtet.

2 Auswirkungen von Ökosystem-Ingenieuren auf die Biodiversität im mitteleuropäischen Grasland

2.1 Einfluss von *L.asius flavus* auf Gefäßpflanzen und Moose

Aufgrund der Langlebigkeit der Wiesenameisenester ist deren Bedeutung für die Phytodiversität schon lange ein beliebtes Forschungsobjekt. Bereits in den 1970er-Jahren wurde die Vegetation der Nester von *L. flavus* durch King (1976; 1977a, b, c; 1981) intensiv in den Kalk- und Silikatmagerrasen Englands studiert. Struktur und Artenzusammensetzung der Vegetation der Ameisenhaufen sind sehr spezifisch, typischerweise handelt es sich um artenarme Ausbildungen der umliegenden Matrix-Vegetation (Dean et al. 1997, Dauber et al. 2006, King 1977a, Lenoir 2009).

Auf die grundlegenden Untersuchungen von King folgten spezifischere Studien, so etwa tiefergehende Analysen zur Samenbank in Ameisennestern (Dauber et al. 2006, Dostál 2005, King 2007, O'Grady et al. 2013) oder zum Einfluss der Nutzung auf die Vegetation an Ameisennestern (Blomqvist et al. 2000, Lenoir 2009, Veen & Olff 2011, Veen et al. 2012). Vor allem die Ausbreitungsstrategie, das Samengewicht und die Wuchsform von Arten bestimmen das Vorkommen von Gefäßpflanzen an Ameisennestern (Dauber et al. 2006; King 1976, 1977c). Besonders typisch sind annuelle Arten oder Sippen, die durch ihr vegetatives Ausbreitungsvermögen an die regelmäßige Bodenstörung angepasst sind und Überdeckungen mit Bodenmaterial problemlos überstehen wie etwa die *Thymus*-Arten (King 1977c).

Bislang fehlten allerdings vegetationsökologische Studien, die die unterschiedlichen Expositionen der Nestseiten mit einer hinreichenden Anzahl an Stichproben berücksichtigten. Dies gilt insbesondere für Arbeiten, die auch Moose beinhalten (z.B. King 1981, 2003; Woodell & King 1991). In den Kalkmagerrasen des Diemeltals (Nordhessen/Ostwestfalen) wurden die Habitatpräferenzen von *L. flavus* (Streitberger & Fartmann 2016) und die Vegetation (Gefäßpflanzen, Moose) der Nord- und Südseiten der Ameisennester intensiv untersucht (Streitberger et al. 2017).

Die Gelbe Wiesenameise präferiert im Diemeltal Kalkmagerrasen, die brachliegen, tiefgründig und wenig geneigt sind (Abb. 1a, 2). Die Ameisenhaufen sind im Vergleich zur Matrixvegetation durch einen deutlich höheren Anteil an Offenboden gekennzeichnet (Abb. 3). Dabei unterscheidet sich die Vegetation entsprechend der Exposition der Nestseite und der damit zusammenhängenden unterschiedlichen Aktivität von *L. flavus*. Die Gelbe Wiesenameise baut ihre Nester aufgrund der günstigen mikroklimatischen Bedingungen meist in südlicher Richtung aus (Dlussky

Tab. 1: Unterschiede in den Merkmalseigenschaften von (a) Gefäßpflanzen- und (b) Moosgesellschaften an Ameisenhaufen und in der Matrix-Vegetation (M). „↑" höherer Wert im Vergleich zur Vergleichsgruppe (Ameisenhaufen vs. Matrix), „↓" niedrigerer Wert im Vergleich zur Vergleichsgruppe. *P* (< 0,05) kennzeichnet signifikante Unterschiede zwischen den unterschiedlich exponierten Seiten der Ameisennester (Südseite = AS, Nordseite = AN) und der Matrix-Vegetation (M) (s. Streitberger et al. 2017).
Differences of the characteristic features of (a) vascular plants and (b) moss communities at ant hills and in the matrix vegetation (M). „↑" higher value compared to the reference group (ant hill vs. matrix), „↓" lower value compared to the reference group. P (< 0,05) marks significant differences between the different expositions of the sides of the ant hills (southern side = AS, northern side = AN) and the matrix vegetation (M) (cf. Streitberger et al. 2017).

Parameter	Ameisenhaufen	Matrix	*P*
(a) Gefäßpflanzen			
Artenzahl	↓	↑	AS < AN < M
Rosettenpflanzen [%]	↓	↑	AS, AN < M
Samengewicht	↓	↑	AS < AN < M
Ellenberg-Zeigerwerte			
F	↓	↑	AS < M
N	↓	↑	AS < AN < M
(b) Moose			
akrokarpe Arten [%]	↑	↓	AS > AN, M
Lebensstrategie-Index	↓	↑	AS < AN, M
Länge [mm]	↓	↑	AS < AN, M
Ellenberg-Zeigerwerte			
L	↑	↓	AS > AN, M
R	↑	↓	AS > AN, M

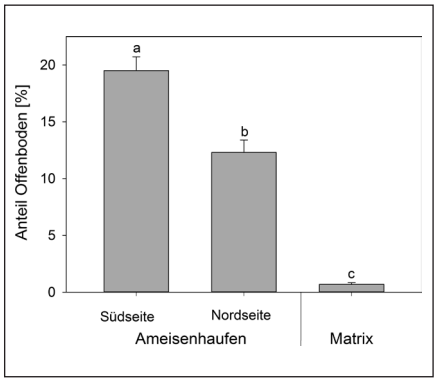

Abb. 3: Anteil an Offenboden an den Süd- und Nordseiten der Nester von *Lasius flavus* und in der Matrix-Vegetation (*N* = jeweils 120 Probeflächen). Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardfehler. Signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet ($P < 0,05$) (s. Streitberger et al. 2017).

Share of open soil at the southern and northern sides of nests of Lasius flavus and in the matrix vegetation (n= 120 sampling sites each). The figure shows medians and standard deviation. Signification differences between the groups are marked by different letters (p < 0.05) (cf. Streitberger et al. 2017).

1981, Schreiber 1969). Entsprechend weisen die Südseiten den höchsten Offenbodenanteil auf (Abb. 3) und sind trockener als Wuchsorte der Matrixvegetation (Tab. 1a). Im Gegensatz dazu stellen die Nordseiten Übergänge zwischen den offenen Südseiten und der dichtwüchsigen Matrix-Vegetation dar. Durch die offene Vegetationsstruktur sind die Ameisennester mikroklimatische Gunststandorte, die sich in Folge der hohen Sonneneinstrahlung tagsüber durch ein wärmeres Mikroklima im Vergleich zur umliegenden Vegetation auszeichnen (Abb. 4).

Wie bereits vorherige Studien gezeigt haben (Dauber et al. 2006, Dean et al. 1997, Lenoir 2009), ist auch im Diemeltal die Vegetation der Ameisennester ärmer an Gefäßpflanzen im Vergleich zur Matrix (Tab. 1a). Darüber hinaus dominieren Arten mit geringem Samengewicht (Tab. 1a). Beides gilt vor allem für die Südseiten der Nester (Tab. 1a). Im Gegensatz dazu kommen Rosettenpflanzen in geringerer Abundanz an den Ameisenhaufen vor, da sie empfindlich auf Bedeckung mit Bodensubstrat reagieren. Die Nester von *L. flavus* weisen unter den Gefäßpflanzen auch nur wenige Indikatorarten nach Dufrêne & Legendre (1997) auf (Streitberger et al. 2017): Indikatorarten der Südseiten sind *Arenaria serpyllifolia* und *Thymus praecox*, für die Nordseiten gelten *Brachypodium pinnatum*, *Medicago lupulina*, *Pimpinella saxifraga* und *Thymus pulegioides* als Indikatorarten (s. auch Abb. 5). Im Vergleich dazu wurde für die Matrix-Vegetation eine große Zahl an typischen Kalkmagerrasenarten als Indikatorarten festgestellt (s. Streitberger et al. 2017). Aufgrund der stark erhöhten Deckung bestimmter Indikatorarten (vor allem *Thymus*-Arten) und der intensiven Bodenstörung weisen die Nester eine sehr spezifische Vegetationsstruktur und damit zusammenhängend ein warmes Mikroklima auf (Abb. 4).

Im Gegensatz zu den Gefäßpflanzengesellschaften grenzen sich die Südseiten der Nester sehr deutlich durch charakteristische Moosgesellschaften und spezifische Merkmalseigenschaften sowohl von den Nordseiten als auch der Matrix-Vegetation ab (Tab. 1b). Während die Nordseiten und die Matrix vor allem durch langlebige, pleurokarpe Arten dominiert werden, zeichnen sich die Südseiten durch einen hohen Anteil kleinwüchsiger, akrokarper sowie kalk- und lichtliebender Moosarten mit einem niedrigen Lebensstrategie-Index aus. Demnach werden an den Nestern vor allem kurzlebige Arten und Sippen, die durch eine hohe Reproduktionsrate gekennzeichnet sind, gefördert (Streitberger et al. 2017). Es handelt sich generell um ruderale, konkurrenzschwache, basiphile und austrocknungsresistente Arten, die auf Offenboden angewiesen sind und nur selten in der Matrix vorkommen (Streitberger et al. 2017).

Durch die Öffnung der Vegetationsdecke spielt *L. flavus* demnach eine besondere Rolle für die Förderung der Moosdiversität im Grasland. Typisch für Ameisennester sind unter anderem Arten der Gattungen *Barbula*, *Bryum* und *Weissia* sowie *Pottia lanceolata* (Streitberger et al. 2017; s. auch Marstaller 2007). Die Nordseiten und die Matrix-Vegetation haben dagegen mit *Plagiomnium affine* und *Scleropodium purum* bzw. *Ctenidium molluscum* und *Hypnum cupressiforme* nur wenige Indikatorarten. *Scleropodium purum* ist an den Nordseiten sehr konkurrenzkräftig, schafft es aufgrund des Vertrocknungsrisikos aber nicht, sich an den Südseiten der Nester zu etablieren (King 2003).

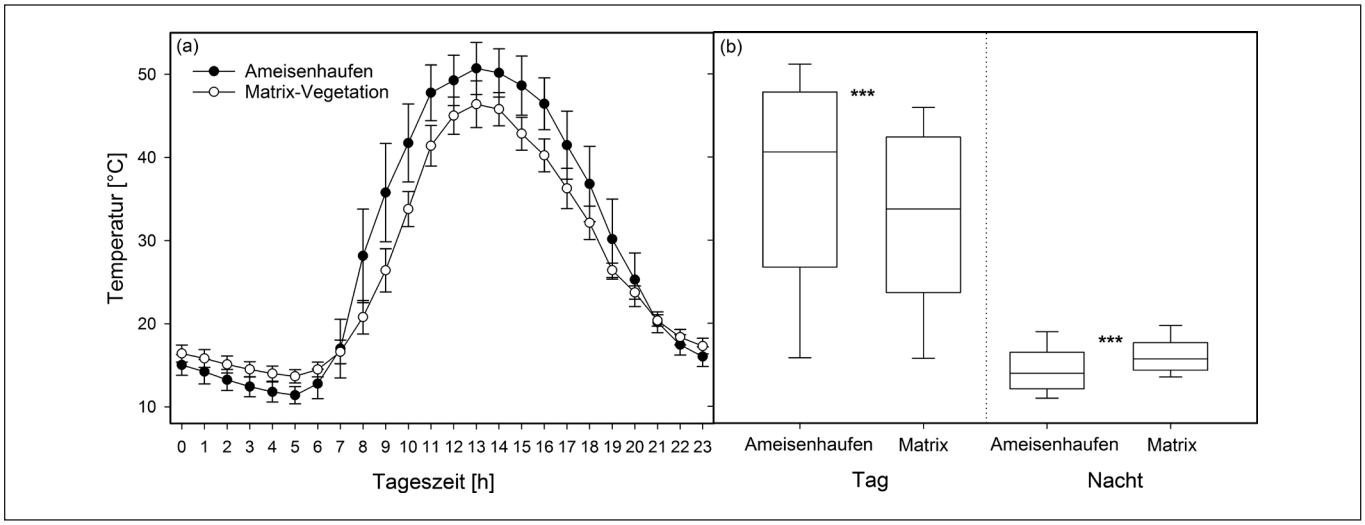

Abb. 4: Mikroklima an Ameisennestern im Vergleich zur Matrix-Vegetation an einem Strahlungstag im Sommer (19. Juli 2014) (*N* = jeweils 10 Datalogger). (a) Tagesgang der mittleren Temperatur (dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichung) und (b) mittlere Temperatur tagsüber (6 bis 21 Uhr) und nachts (22 bis 5 Uhr) (Erläuterung der Boxplots s. Abb. 2) für Ameisennester und Matrix. Vergleich der Gruppen mittels Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test (*** $P < 0,001$) (s. Streitberger & Fartmann 2015).

*Micro climate in ant nests compared to the matrix vegetation on a sunny day in summer (19th of July 2014) (n= 10 dataloggers each). (a) daily variation of average temperature (showing median and standard deviation) and (b) average temperature during the day (6:00 to 21:00) and during the night (22:00 to 5:00) (explanation of the box plots cf. Fig. 2) for ant nests and matrix. Comparison of the groups using the Wilcoxon Signed-Rank Test (*** P < 0,001) (cf. Streitberger & Fartmann 2015).*

2.2 Die Bedeutung von Ameisen- und Maulwurfshaufen für Schmetterlinge

Extensiv genutztes Grasland – vor allem Kalkmagerrasen – gehört zu den artenreichsten Schmetterlingslebensräumen in Mitteleuropa (Fartmann 2004, van Swaay 2002, van Swaay et al. 2006, Krämer et al. 2012b). Die meisten Schmetterlingsarten haben sehr spezifische Ansprüche an die Habitatqualität und -verfügbarkeit. Folglich zählen Schmetterlinge zu den gefährdetsten Artengruppen weltweit und in Europa (Thomas & Clarke 2004). Viele Arten sind mono- oder oligophag und daher an das Vorkommen spezifischer Wirtspflanzen in ausreichender Menge gebunden (Fartmann & Hermann 2006, Garcia-Barros & Fartmann 2009, Munguira et al. 2009).

Aufgrund der längeren Lebensdauer und fehlenden bzw. geringen Mobilität haben die Präimaginalstadien von Schmetterlingen deutlich spezifischere Ansprüche an ihren Lebensraum als das Adultstadium (Fartmann 2004, Fartmann & Hermann 2006, Garcia-Barros & Fartmann 2009). Neben dem Vorkommen der Wirtspflanzen ist vor allem ein günstiges Mikroklima für die Larvalentwicklung entscheidend (Fartmann & Hermann 2006, Garcia-Barros & Fartmann 2009). Das Mikroklima ist eng mit der Vegetationsstruktur verbunden (Stoutjesdijk & Barkmann 1992). Viele thermophile Arten sind aufgrund des günstigeren Mikroklimas auf eine offene Vegetation oder Offenbodenstellen als Ei- und Larvalhabitat angewiesen (z.B. Helbing et al. 2015, Krämer et al. 2012a, Löffler et al. 2013, Möllenbeck et al. 2009; Salz & Fartmann 2009, 2017). Für den Schutz von Schmetterlingen im Grasland hat die Erhaltung einer heterogenen Vegetationsstruktur somit eine besonders hohe Bedeutung.

Die Gelbe Wiesenameise und der Europäische Maulwurf leisten einen wesentlichen Beitrag zur Öffnung der Grasnarbe und Erhöhung der Strukturvielfalt im Grasland. Daher wurde die Bedeutung der durch diese Ökosystem-Ingenieure hervorgerufenen Störstellen als mögliche Larvalhabitate für störungsabhängige Schmetterlinge detailliert untersucht (s. Streitberger & Fartmann 2013, 2015, 2016; Streitberger et al. 2014). Die vier ausgewählten Arten Kleiner Feuerfalter (*Lycaena phlaeas*), Kleiner Würfel-Dickkopffalter (*Pyrgus malvae*), Komma-Dickkopffalter (*Hesperia comma*) und Thymian-Widderchen (*Zygaena purpuralis*) sind in den Untersuchungsgebieten mono- oder oligophag

Abb. 5: Typische Phytozönosen eines Ameisenhaufens in einem Kalkmagerrasen: Auf der Südseite dominiert Frühblühender Thymian (*Thymus praecox*), auf der Nordseite die Fieder-Zwenke (*Brachypodium pinnatum*).
© Thomas Fartmann

Typical phytocoenoses of an anthill in a calcareous grassland: Creeping thyme (Thymus praecox) dominates on the southern side, heath false brome (Brachypodium pinnatum) on the northern side.

sowie auf Offenboden und ein warmes Mikroklima für die Larvalentwicklung angewiesen (Fartmann 2004, 2006; Fartmann & Mattes 2003, Streitberger et al. 2014).

Die durch die Ökosystem-Ingenieure hervorgerufenen Störstellen in Kalkmagerrasen bzw. im mesophilen Grasland werden von allen vier Schmetterlingsarten gegenüber der Matrixvegetation zur Eiablage bzw. als Larvalhabitat präferiert (Streitberger & Fartmann 2013, 2015, 2016; Streitberger et al. 2014). *Lycaena phlaeas* ernährt sich monophag von *Rumex*-Arten – vor allem Großem Sauerampfer (*R. acetosa*) –, ist weit verbreitet und kommt in einer großen Zahl an Offenlandhabitaten vor (Ebert & Rennwald 1991). Aktuell geht die Art aber insbesondere in Gebieten mit industrieller Landwirtschaft stark zurück (Léon-Cortés et al. 2000). Im mesophilen Grasland des Münsterlandes (Westfalen) nutzt *L. phlaeas* Maulwurfshaufen regelmäßig zur Eiablage (Streitberger et al. 2014). Für die Eiablage werden Mikrohabitate mit einem hohen Anteil an Offenboden bzw. Maulwurfshaufen, einer geringen Krautschicht- und hohen Wirtspflanzendeckung präferiert (Abb. 6). Aufgrund der geringen Konkurrenz durch andere Pflanzenarten kommt *R. acetosa* an diesen Störstellen in höherer Deckung im Ver-

Tab. 2: Unterschiede der Vegetationsstruktur an Ameisenhaufen (AH) bzw. Maulwurfshaufen (MH), die durch störungsabhängige Schmetterlingsarten zur Eiablage (*Hesperia comma* und *Pyrgus malvae*) oder als Larvalhabitat (*Zygaena purpuralis*) genutzt werden, im Vergleich zur Matrix-Vegetation. „↑ " höhere Werte im Vergleich zur Matrix, „↓ " niedrigere Werte im Vergleich zur Matrix (s. Streitberger & Fartmann 2013, 2015, 2016).

*Differences of the vegetation structure at ant hills (AH) resp. mole hills (MH) used by disturbance-depending butterfly species for oviposition (*Hesperia comma *and* Pyrgus malvae*) or as larval habitat (*Zygaena purpuralis*), compared to the matrix vegetation. „↑" higher values, „↓" lower values (cf. Streitberger & Fartmann2013, 2015, 2016).*

Parameter	*Hesperia comma* (AH)	*Pyrgus malvae* (MH)	*Zygaena purpuralis* (AH)
Deckung			
Krautschicht	↓	↓	.
Kryptogamen	↓	↓	↓
Wirtspflanzen	↑	.	↑
Streu	↓	.	↓
Vegetationshöhe	.	.	↓
Vegetationsdichte	.	.	↓
Offenboden	↑	↑	↑

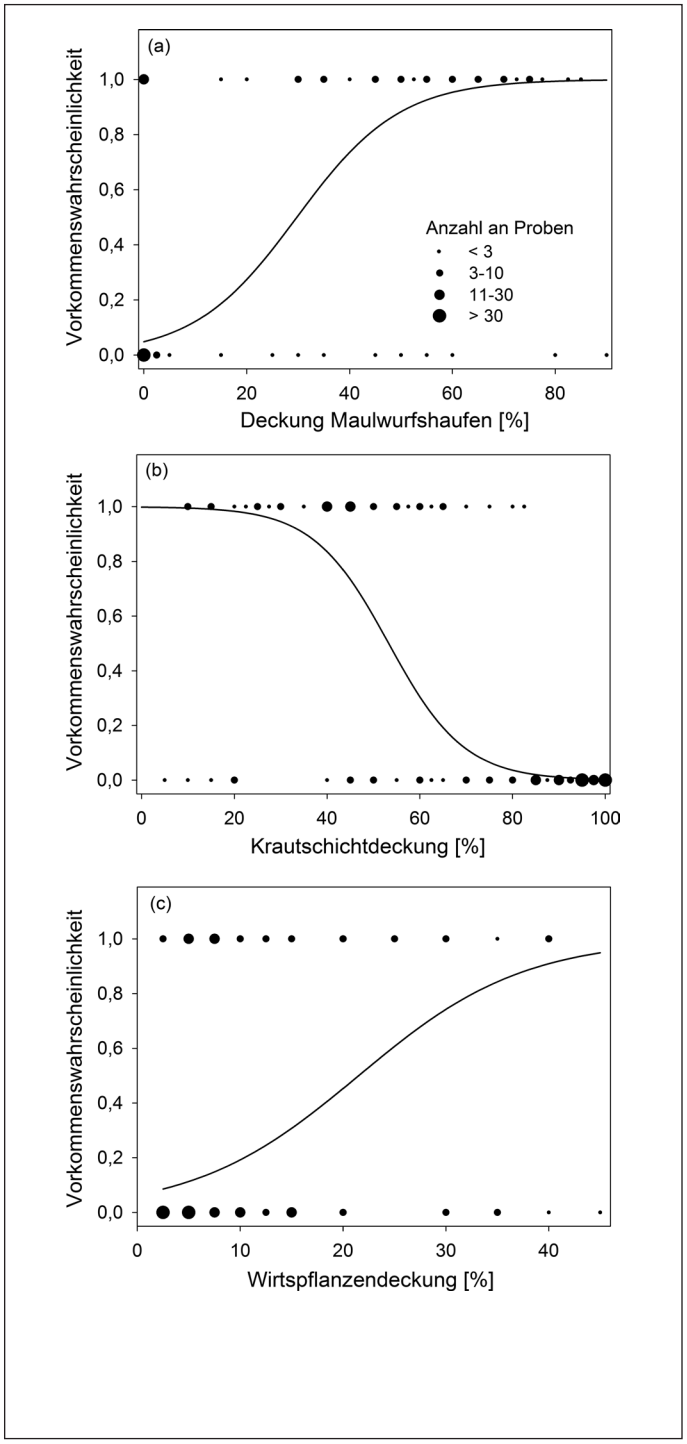

Abb. 6: Wahrscheinlichkeit der Nutzung von mesophilem Grasland im Münsterland zur Eiablage durch den Kleinen Feuerfalter (*Lycaena phlaeas*) in Abhängigkeit von der (a) Deckung von Maulwurfshaufen, (b) Krautschicht- und (c) Wirtspflanzendeckung (*N* = 82 Präsenzproben und 260 Kontrollproben). Ergebnisse Regressionsanalysen (binomiale generalisierte lineare gemischte Modelle, s. Streitberger et al. 2014): (a) $P < 0{,}001$, Logit (y) = −2,96788 + 0,09978 × Deckung Maulwurfshaufen, (b) $P < 0{,}001$, Logit (y) = 6,52873 − 0,12255 × Krautschichtdeckung und (c) $P < 0{,}001$, Logit (y) = −2,68167 + 0,1247 × Wirtspflanzendeckung. *Probability of the common copper (Lycaena phlaeas) to use mesophilic grasslands for oviposition, depending on (a) coverage of mole hills, (b) of herbal layer and (c) of host plants (n= 82 samples of presence and 260 control samples). Results regression analyses (binomial generalised linear mixed models , cf. Streitberger et al. 2014): (a) P < 0,001, Logit (y) = −2,96788 + 0,09978 × coverage mole holls, (b) P < 0,001, Logit (y) = 6,52873 − 0,12255 × coverage herbal layer (c) P < 0,001, Logit (y) = −2,68167 + 0,1247 × coverage host plants.*

gleich zu Zufallsstichproben vor (Streitberger et al. 2014).

Ähnliche Beobachtungen konnten für *H. comma*, *P. malvae* und *Z. purpuralis* in Kalkmagerrasen des Diemeltales (Nordhessen/Ostwestfalen) gemacht werden. Alle drei Arten benötigen wärmebegünstige und offenbodenreiche Mikrohabitate für die erfolgreiche Entwicklung der Präimaginalstadien (Fartmann 2004, 2006; Fartmann & Mattes 2003). Ameisen- bzw. Maulwurfshaufen stellen in den Kalkmagerrasen aufgrund der offenen Vegetationsstruktur bzw. einer hohen Wirtspflanzendeckung im Vergleich zur Matrix-Vegetation bedeutende Eiablage- und Larvalhabitate für diese Schmetterlingsarten dar (Tab. 2). Gelbe Wiesenameise und Maulwurf sind ebenso wie ihre Haufen nahezu nur an den produktiveren, tiefgründigeren Hangfüßen und Plateaus der Kalkmagerrasen zu finden (Abb. 1a, 2, Abschnitt 2.1). Beide Ökosystem-Ingenieure haben also ihren Vorkommensschwerpunkt exakt in jenen Teilbereichen der Magerrasen, in denen niedrigwüchsige und lückige Vegetation fehlender oder sehr geringer Nutzungsintensität schnell im Zuge der Sukzession durch dichte und höherwüchsige Vegetation ersetzt und zum Mangelfaktor wird.

Für *H. comma* und *Z. purpuralis* sind die durch ein günstiges Mikroklima gekennzeichneten Haufen der Gelben Wiesenameise (Abb. 5) besonders wichtige Eiablage- bzw. Larvalhabitate (Streitberger & Fartmann 2015, 2016). *Hesperia comma* ist stark von Störungen abhängig (Fartmann & Mattes 2003, Thomas et al. 1986). Die Larven ernähren sich in den Kalkmagerrasen des Diemeltals monophag von *Festuca ovina* agg. Das Untergras kommt regelmäßig und in hoher Deckung auf den Ameisenhaufen vor (Streitberger & Fartmann 2016).

Zygaena purpuralis ist als gelegebildende Art auf ausreichend Nahrung für die Larven angewiesen, um intraspezifische Konkurrenz zu vermeiden. Das Thymian-Widderchen ernährt sich monophag von *Thymus*-Arten, die hervorragend an die Grabeaktivität der Ameisen angepasst sind und hierdurch sogar gefördert werden (s. Abschnitt 2.1).

Folglich ist das günstige Nahrungsangebot (Tab. 2) ein weiterer wichtiger Grund für die Bevorzugung der Ameisenhaufen als Larvalhabitat durch *Zygaena purpuralis*. Vor allem in Magerrasen der kühlen Hochlagen des Diemeltales oder in Brachen mit dichter Vegetation, kühlem Mikroklima und geringer Thymianabundanz werden die Nester aufgrund des günstigen Mikroklimas und der hohen Wirtspflanzendeckung als Larvallebensräume von *Z. purpuralis* präferiert (Streitberger & Fartmann 2015).

Für *P. malvae* stellen Maulwurfshaufen präferierte Eiablagehabitate in den Kalkmagerrasen dar (Streitberger & Fartmann 2013). Zur Eiablage genutzt werden vor allem diejenigen Maulwurfshaufen, die eine hohe Deckung der Hauptwirtspflanze – Gewöhnlicher Odermennig (*Agrimonia eupatoria*) – aufweisen. Die Mikrohabitate erfüllen demnach die wichtigsten Bedingungen für eine erfolgreiche Larvalentwicklung von *P. malvae*: ein günstiges Mikroklima aufgrund einer offenen Vegetation und ein ausreichendes Angebot an Nahrung durch eine hohe Wirtspflanzenabundanz (vgl. Krämer et al. 2012a).

3 Schlussfolgerung

Die Ergebnisse der Studien verdeutlichen die große Bedeutung von Störungen und der Habitatheterogenität für die Förderung der Biodiversität im Grasland (vgl. auch Morris 2000, Woodcock & Pywell 2010). Die vorgestellten Ökosystem-Ingenieure übernehmen dabei eine Schlüsselrolle, indem sie durch ihre Lebensweise im Boden die Vegetation kleinräumig stören und

Fazit für die Praxis

Bodenstörende Ökosysteme-Ingenieure wie der Europäische Maulwurf (*Talpa europaea*) und die Gelbe Wiesenameise (*Lasius flavus*) übernehmen eine wichtige Rolle bei der Förderung der Strukturvielfalt im Grasland. Durch kleinräumige Bodenstörung in Form von Ameisennestern und Maulwurfshaufen öffnen sie die Vegetation und schaffen Mikrohabitate für konkurrenzschwache und thermophile Arten. Unter anderem nutzen thermophile Schmetterlingsarten diese Offenbodenstellen regelmäßig als Larvalhabitat aufgrund des günstigen Mikroklimas und eines erhöhten Wirtspflanzenangebots. Dem Schutz der Ökosystem-Ingenieure kommt somit eine besondere Rolle für die Artenvielfalt im Grasland zu. Um die Ökosystem-Ingenieure – vor allem die Gelbe Wiesenameise – zu schützen bzw. zu fördern, ist eine extensive Nutzung wichtig. Dabei gilt vor allem:

- Verzicht auf Düngung und Erhalt einer artenreichen Krautschicht,
- Beweidung an Stelle der Mahd,
- Vermeidung einer Bodenverdichtung und Zerstörung der oberflächlichen Strukturen durch zu intensive Beweidung oder Befahren mit schweren Geräten sowie
- in Brachen die Reetablierung einer (gelegentlichen) Nutzung zur Erhaltung einer offenen Vegetationsstruktur.

lokal Mikrohabitate für konkurrenzschwache und thermophile Pflanzen- und Tierarten schaffen. Generell ist davon auszugehen, dass die durch die Ökosystem-Ingenieure geschaffenen Störstellen auch für andere thermophile Wirbellose eine große Bedeutung haben (vgl. King 2006). Beispielswiese gibt es Hinweise auf eine bevorzugte Nutzung von Ameisen- und Maulwurfshaufen durch Feldheuschrecken zur Eiablage (Reck 1993, Schulz 2003, Waloff 1950).

Die oberirdischen Erdnester der Gelben Wiesenameise sind Sonderstrukturen, die sich durch eine spezifische Vegetation auszeichnen. Vor allem für kleinwüchsige Pflanzenarten, wie konkurrenzschwache Moose, stellen die Nester bedeutende Lebensräume dar. Entscheidend für eine hohe Diversität und Abundanz dieser Moosarten scheint vor allem die Intensität der Bodenstörung zu sein. Insbesondere ältere oder verlassene Nester, die durch eine geringe Bodenstörung, aber ein noch spärliches Gefäßpflanzenvorkommen gekennzeichnet sind, weisen oft eine hohe Moosdeckung auf (eigene Beobachtung; vgl. auch Marstaller 2005, 2007).

Durch die spezifische Vegetationsstruktur und das günstige Mikroklima sind die Störstellen der Ökosystem-Ingenieure auch wichtige Larvalhabitate für thermophile Schmetterlingsarten. Dies gilt in besonderer Weise innerhalb produktiver und dichtwüchsiger Graslandbestände oder in Brachen (Streitberger & Fartmann 2013, 2014, 2015). Hier können die Ökosystem-Ingenieure durch ihre Grabtätigkeit die negativen Auswirkungen der Sukzession für diese Arten für eine gewisse Zeit kompensieren oder zumindest abmildern.

Dem Erhalt und der Förderung der Ökosystem-Ingenieure im Grasland kommt aufgrund des positiven Einflusses auf die Biodiversität eine besondere Bedeutung zu. Dies gilt vor allem für produktive und verbrachte Bestände, in denen die Störstellen der Ökosystem-Ingenieure meist die einzigen offenen Bodenstellen darstellen. Daher sollte auf Nutzungen, die eine Verdichtung des Bodens und eine Zerstörung der oberirdischen Strukturen bewirken verzichtet werden. Vor allem Mahd und ein zu hoher Rinderbesatz führen zur Zerstörung der Nester der Gelben Wiesenameise (eigene Beobachtung, King 2006). Zur Erhaltung der Haufen von *L. flavus* ist eine extensive Hütebeweidung zu empfehlen. Handelt es sich um Brachen, ist zumindest eine gelegentliche Nutzung (z.B. in Form einer extensiven Schafbeweidung) notwendig, um die weitere Sukzession zu stoppen und den Fortbestand der Ameisenpopulation sicherzustellen (King 2006, Waloff & Blackith 1962). Frisch angelegte Nester sind aufgrund fehlender Vegetation besonders empfindlich gegenüber mechanischer Störung (King 2006), so dass intensive Trittbelastungen vermieden werden sollten. Auf Düngung ist grundsätzlich zu verzichten, da *L. flavus* empfindlich auf Eutrophierung reagiert (Seifert 1993).

Beim Europäischen Maulwurf ist hingegen eine gezielte Förderung der Art unter Berücksichtigung von Naturschutzaspekten schwierig. Die Intensität der Bodenstörung und die Populationsdichte des Maulwurfs sind einerseits eng mit der Regenwurmdichte korreliert (Edwards et al. 1999, Funmilayo 1977). Die Regenwurmdichte ist vor allem von den Bodenverhältnissen und der Vegetation abhängig. Beispielsweise erhöht sich die Störung durch Maulwürfe bei Kalkung aufgrund eines verbesserten Nahrungsangebotes (Edwards et al. 1999). Andererseits bestimmen die Jahreszeit und die davon abhängige Nahrungsverfügbarkeit sowie die Bodenstruktur das Entstehen von Maulwurfshaufen (vgl. Atkinson 2013, Edwards et al. 1999). So kommt es beispielsweise im Frühjahr und Herbst zu intensiver Störung durch den Maulwurf, da die Tiere während der Paarungszeit einen größeren Aktionsraum haben bzw. im Herbst tiefere Tunnel anlegen, wenn sich die Regenwürmer in tiefere Schichten zurückziehen (Edwards et al. 1999). Ein Walzen des Graslandes sollte generell unterbleiben, um die Maulwurfshaufen nicht zu zerstören.

Danksagung

Der vorliegende Artikel ist Tim King (Universität Oxford) gewidmet, der mit seinen Studien zu *Lasius flavus* umfangreiche Pionierarbeit zum Einfluss von Ökosystem-Ingenieuren auf die Biodiversität geleistet hat. Er war uns darüber hinaus ein wertvoller Diskussionspartner.

Literatur

Aus Umfangsgründen steht das ausführlicher Literaturverzeichnis unter www.nul-online.de (Webcode 2231) zur Verfügung.

KONTAKT

Merle Streitberger studierte Landschaftsökologie an der Universität Münster und spezialisierte sich dabei auf Biozönologie. Im Jahr 2016 promovierte sie an der Universität Osnabrück zum Einfluss von Ökosystem-Ingenieuren auf die Biodiversität. Seit 2012 ist sie Mitarbeiterin in der Arbeitsgruppe von Prof. Fartmann und bearbeitet Forschungsprojekte zum Einfluss des Landnutzungs- und Klimawandels auf die Biodiversität und zu Natura 2000.

> *Merle.Streitberger@uni-osnabrueck.de*
> *www.fartmann.net/streitberger*

Prof. Dr. Thomas Fartmann ist Ökologe und Biogeograph. Er leitet die Abteilung für Biodiversität und Landschaftsökologie an der Universität Osnabrück. Zu seinen Forschungs- und Lehrschwerpunkten zählen die Auswirkungen des rezenten Landnutzungs- und Klimawandels auf die Biodiversität (*Global Change Ecology*). Darüber hinaus sind die Störungsökologie (*Disturbance Ecology*) und Renaturierungsökologie (*Restoration Ecology*) wichtige Themenfelder. Bislang hat er 160 wissenschaftliche Publikationen – darunter zehn Bücher – zur Tier- und Vegetationsökologie sowie Naturschutzbiologie veröffentlicht.

> *t.fartmann@uos.de*
> *www. fartmann.net*

Streitberger, M. & T. Fartmann (2017): Bodenstörende Ökosystem-Ingenieure im mitteleuropäischen Grasland und ihre Bedeutung für die Biodiversität. Eine Analyse am Beispiel der Gelben Wiesenameise und des Europäischen Maulwurfs. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 49 (8): 252–259.

Literatur

ATKINSON, R. (2013): Moles. Whittet Books, Stansted.

ATKINSON, R., MACDONALD, D.W., JOHNSON, P.J. (1994): The status of the European mole *Talpa europaea* L. as an agricultural pest and its management. Mamm. Rev. 24: 73−90.

BARTON, B.J., KIRSCHBAUM, C.D., BACH, C.E. (2009): The impact of ant mounds on sedge meadows and shrub carr vegetation in a prairie fen. Nat. Areas J. 29: 293−300.

BEGON, M., HOWARTH, R.W. & TOWNSEND, C.R. (2017): Ökologie, dritte Auflage. Springer Spektrum, Berlin Heidelberg.

BLOMQVIST, M.M., OLFF, H., BLAAUW, M.B., BONGERS, T., VAN DER PUTTEN, W.-H. (2000): Interactions between above- and belowground biota: importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem. *Oikos* 90: 582–598.

BULLOCK, J.M., HILL, B.C., DALE, M.P., SILVERTOWN, J. (1994): An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedlings recruitment into gaps. J. Appl. Ecol. 31: 493–507.

CANALS, R.-M., SEBASTIÀ, M.-T. (2000): Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills. J. Veg. Sci. 11: 23–30.

CEULEMANS, T., MERCKX, R., HENS, M., HONNAY, O. (2013): Plant species loss from European semi-natural grasslands following nutrient enrichment – is it nitrogen or is it phosphorus? Glob. Ecol. Biogeogr. 22: 73–82.

COUSINS, S.A.O., ERIKSSON, O. (2008): After the hotspots are gone. Land use history and grassland plant species diversity in a strongly transformed agricultural landscape. Appl. Veg. Sci. 11: 365–374.

DAUBER, J., NIECHOJ, R., BALTRUSCHAT, H., WOLTERS, V. (2008): Soil engineering ants increase grass root arbuscular mycorrhizal colonization. Biol. Fertil. Soils 44: 791−796.

DAUBER, J., ROMMELER, A., WOLTERS, V. (2006): The ant *Lasius flavus* alters the viable seed bank in pastures. Eur. J. Soil Biol. 42 (Supplement 1): S157–S163.

DAVIDSON, A.D., DETLING, J.K., BROWN, J.H. (2012): Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world´s grasslands. Front. Ecol. Environ. 10: 477–486.

DAVIDSON, A.D., LIGHTFOOT, D.C. (2007): Interactive effects of keystone rodents on the structure of desert grassland arthropod communities. Ecography 30: 515–525.

DAVIES, A.B., ROBERTSON, M.P., LEVICK, S.R., ASNER, G.P., VAN RENSBURG, B.J., PARR, C.L. (2014): Variable effects of termite mounds on African savanna grass communities across a rainfall gradient. J. Veg. Sci. 25: 1405–1416.

DEAN, W.R.J., MILTON, S.J., KLOTZ, S. (1997): The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. Biodivers. Conserv. 6: 1293−1307.

DIACON-BOLLI, J., DALANG, T., HOLDEREGGER, R., BÜRGI, M. (2012): Heterogeneity fosters biodiversity: Linking history and ecology of dry calcareous grasslands. Basic Appl. Ecol. 13: 641–653.

DLUSSKY, G.M. (1981): Nester von *Lasius flavus*. Pedobiologia 21: 81–99.

DOSTÁL, P. (2005): Effect of three mound-building ant species on the formation of soil seed bank in mountain grassland. Flora 200: 148–158.

DOSTÁL, P., BŘEZNOVÁ, M., KOZLÍČKOVÁ, V., HERBEN, T., KOVÁŘ, P. (2005): Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. Pedobiologia 49: 127−137.

DUFRÊNE, M., LEGENDRE, P. (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol. Monogr. 67: 345–366.

DUPRÈ, C., STEVENS, C.J., RANKE, T., BLEEKERS, A., PEPPLER-LISBACH, C., GOWING, D.G., DISE, N.B., DORLAND, E., BOBBINK, R., DIEKMANN, M. (2010): Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. Glob. Chang. Biol. 16: 344–357.

EBERT, G., RENNWALD, E. (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 2: Tagfalter II. Eugen Ulmer, Stuttgart.

EDWARDS, G.R., CRAWLEY, M.J., HEARD, M.S. (1999): Factors influencing molehill distribution in grassland: implications for controlling the damage caused by moles. J. Appl. Ecol. 36: 434−442.

EWACHA, M.V.A., KAAPEHI, C., WATERMAN, J.M., ROTH, J.D. (2016): Cape ground squirrels as ecosystem engineers: modifying habitat for plants, small mammals and beetles in Namib Desert grasslands. Afr. J. Ecol. 54: 68–75.

FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. Abh. Westfäl. Mus. Naturkunde 66: 1–256.

FARTMANN, T. (2006): Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen. – In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abh. Westfäl. Mus. Naturkunde 68 (3/4): 259–270.

FARTMANN, T. & G. HERMANN (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa – von den Anfängen bis heute. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 68 (3/4): 11–57.

FARTMANN, T., MATTES, H. (2003): Störungen als ökologischer Schlüsselfaktor beim Komma-Dickkopffalter (*Hesperia comma*). *Abh. Westfäl. Mus. Naturkunde* 65: 131–148.

FAVREAU, J.M., DREW, C.A., HESS, G.R., RUBINO, M.J., KOCH, F.H., ESCHELBACH, K.A. (2006): Recommendations for assessing the effectiveness of surrogate species approaches. Biodivers. Conserv. 15: 3949−3969.

FLEISCHER, K., STREITBERGER, M., FARTMANN, T. (2013): The importance of disturbance for the conservation of a low-competitive herb in mesotrophic grasslands. Biologia 68: 398–403.

FOLGARAIT, P.J. (1998): Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. Biodivers. Conserv. 7: 1221–1244.

FREI, E.S., SCHEEPENS, J.F., STÖCKLIN, J. (2012): Dispersal and microsite limitation of a rare alpine plant. Plant Ecol. 213: 395–406.

FUNMILAYO, O. (1977): Distribution and abundance of moles (*Talpa europaea* L.) in relation to physical habitat and food supply. Oecologia 30: 277−283.

GÁLVEZ BRAVO, L., BELLIURE, J., REBOLLO, S. (2009): European rabbits as ecosystem engineers: warrens increase lizard density and diversity. Biodivers. Conserv. 18: 869–885.

GARCÍA-BARROS, E., FARTMANN, T. (2009): Butterfly oviposition: sites, behaviour and modes. In: SETTELE, J., SHREEVE, T.G., KONVIČKA, M., VAN DYCK, H. (Hrsg.): Ecology of butterflies in Europe. Cambridge University Press, Cambridge, S. 29–42.

GORMAN, M. L., STONE, R.D. (1990): The natural history of moles. Christopher Helm, London.

HAGENAH, N., BENNETT, N.C. (2013): Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the Cape Fynbos. J. Zool. 289: 19–26.

HANSELL, M.H. (1993): The ecological impact of animal nests and burrows. Funct. Ecol. 7: 5–12.

HELBING, F., CORNILS, N., STUHLDREHER, G. & T. FARTMANN (2015): Populations of a shrub-feeding butterfly thrive after introduction of restorative shrub cutting on formerly abandoned calcareous grassland. J. Insect Conserv. 19: 457–464.

HOOFTMAN, D.A.P., BULLOCK, J.M. (2012): Mapping to inform conservation: a case study of changes in semi-natural habitats and their connectivity over 70 years. Biol. Conserv. 145: 30–38.

JONES, C.G., LAWTON, J.H., SHACHAK, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373–386.

JONES, C.G., LAWTON, J.H., SHACHAK, M. (1997): Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology 78: 1946–1957.

KING, T.J. (1976): The viable seed contents of ant-hill and pasture soil. New Phytol. 77: 143–147.

KING, T.J. (1977a): The plant ecology on ant-hills in calcareous grasslands. I Patterns of species in relation to ant-hills in Southern England. J. Ecol. 65: 235–256.

KING, T.J. (1977b): The plant ecology on ant-hills in calcareous grasslands. II Succession on the mounds. J. Ecol. 65: 257–278.

KING, T.J. (1977c): The plant ecology on ant-hills in calcareous grasslands. III Factors affecting the population sizes of the selected species. J. Ecol. 65: 279–315.

KING, T.J. (1981): Ant-hill vegetation in acidic grasslands in the Gower Peninsula, South Wales. New Phytol. 88: 559–571.

KING, T.J. (2003): Mosses and aspect; why is *Scleropodium purum* abundant on the north-facing sides of ant-hills? J. Bryol. 25: 211–213.

KING, T.J. (2006): The value of ant-hills in grasslands. British Wildlife 17: 392−397.

KING, T.J. (2007): The roles of seed mass and persistent seed banks in gap colonisation in grassland. Plant Ecol. 193: 233–239.

KRÄMER, B., KÄMPF, I., ENDERLE, J., PONIATOWSKI, D., FARTMANN, T. (2012a): Microhabitat selection in a grassland butterfly: a trade-off between microclimate and food availability. J. Insect Conserv. 16: 857–865.

KRÄMER, B., PONIATOWSKI, D., FARTMANN, T. (2012b): Effects of landscape and habitat quality on butterfly communities in pre-alpine calcareous grasslands. Biol. Conserv. 152: 253–261.

LENOIR, L. (2009): Effects of ants on plant diversity in semi-natural grasslands. Arthr.-Plant Interactions 3: 163–172.

LÉON-CORTÉS, J.L., COWLEY, M.J.R., THOMAS, C.D. (2000): The distribution and decline of a widespread butterfly *Lycaena phlaeas* in a pastoral landscape. Ecol. Entomol. 25: 285–294.

LÖFFLER, F., STUHLDREHER, G. & T. FARTMANN (2013): How much care does a shrub-feeding hairstreak butterfly, *Satyrium spini* (Lepidoptera: Lycaenidae), need in calcareous grasslands? European Journal of Entomology 110: 145–152.

MACDONALD, D.W., ATKINSON, R.P.D., BLANCHARD, G. (1997): Spatial and temporal patterns in the activity of European moles. Oecologia 109: 88–97.

MARIOTTE, P., BUTTLER, A., KOHLER, F., GILGEN, A.K., SPIEGELBERGER, T. (2013): How do subordinate and dominant species in semi-natural mountain grasslands relate to productivity and land-use change? Bas. Appl. Ecol. 14: 217–224.

MARSTALLER, R. (2005): Die Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes „Mühlberg“ bei Niedersachswerfen (Landkreis Nordhausen). Hercynia N. F. 38: 89–111.

MARSTALLER, R. (2007): Die Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes „Sattelköpfe“ bei Hörningen (Landkreis Nordhausen) 118. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens. Herzogia 20: 239–276.

MCCLEAN, C.J., VAN DEN BERG, L.J.L., ASHMORE, M.R., PRESTON, C.D. (2011): Atmospheric nitrogen deposition explains patterns of plant species loss. Glob. Chang. Biol. 17: 2882–2892.

MELLANBY, K. (1971): The mole. William Collins Sons & Co., London.

MILLS, L.S., SOULÉ, M.E., DOAK, D.F. (1993): The keystone-species concept in ecology and conservation. BioScience 43: 219–224.

MÖLLENBECK, V., HERMANN, G., FARTMANN, T. (2009): Does prescribed burning mean a threat to the rare satyrine butterfly *Hipparchia fagi*? Larval-habitat preferences give the answer. J. Insect Conserv. 13: 77–87.

MORRIS, M.G. (2000): The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. Biol. Conserv. 95: 129–142.

MUNGUIRA, M., GARCÍA-BARROS, E., CANO, J.M. (2009): Butterfly herbivory and larval ecology. In: SETTELE, J., SHREEVE, T.G., KONVIČKA, M., VAN DYCK, H. (Hrsg.): Ecology of butterflies in Europe. Cambridge University Press, Cambridge, S. 43–54.

NEWBOLD, T., HUDSON, L.N., HILL, S.L.L., CONTU, S., LYSENKO, I., SENIOR, R.A., BÖRGER, L., BENNETT, D.J., CHOIMES, A., COLLEN, B., DAY, J., DE PALMA, A., DÍAZ, S., ECHEVERRIA-LONDOÑO, S., EDGAR, M.J., FELDMAN, A., GARON, M., HARRISON, M.L.K., ALHUSSEINI, T., INGRAM, D.J., ITESCU, Y., KATTGE, J., KEMP, V., KIRKPATRICK, L., KLEYER, M., LAGINHA PINTO CORREIA, D., MARTIN, C.D., MEIRI, S., NOVOSOLOV, M., PAN, Y., PHILLIPS, H.R.P., PURVES, D.W., ROBINSON, A., SIMPSON, J., TUCK, S.L., WEIHER, E., WHITE, H.J., EWERS,

R.M., MACE, G.M., SCHARLEMANN, J.P.W., PURVIS, A. (2015): Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature 520: 45–50.

NILSSON, S.G., FRANZÉN, M., PETTERSSON, L.B. (2013): Land-use changes, farm management and the decline of butterflies associated with semi-natural grasslands in southern Sweden. Nat. Conserv. 6: 31–48.

NUMMI, P., HOLOPAINEN, S. (2014): Whole-community facilitation by beaver: ecosystem engineer increases waterbird diversity. Aqu. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosys. 24: 623–633.

O´GRADY, A., BREEN, J., HARRINGTON, T.J., COURTNEY, R. (2013): The seed bank in soil from the nests of grassland ants in a unique limestone grassland community in Ireland. Ecol. Eng. 61: 58–64.

ÖDMAN, A.M., SCHNOOR, T.K., RIPA, J., OLSSON, P.A. (2012): Soil disturbance as a restoration measure in dry sandy grasslands. Biodivers. Conserv. 21: 1921–1935.

PAINE, R.T. (1969): A note on trophic complexity and community stability. Am. Nat. 103: 91–93.

PONIATOWSKI, D., LÖFFLER, F., STUHLDREHER, G., BORCHARD, F., KRÄMER, B., FARTMANN. T. (2016): Functional connectivity as indicator for patch occupancy in grassland specialists. Ecol. Indic. 67: 735–742.

PONTIN, A.J. (1978): The numbers and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.). Ecol. Entomol. 3: 203–207.

PRÉVOSTO, B., KUICKS, L., BERNHARDT-ROEMERMANN, M., DÖLLE, M., SCHMIDZ, W., HOFFMANN, M., VAN UYTVANCK, J., BOHNER, A., KREINER, D., STADLER, J., KLOTZ, S., BRANDL, R. (2011): Impacts of land abandonment on vegetation: successional pathways in European habitats. Folia Geobot. 46: 303–325.

RECK, H. (1993): Haben Tierbauten eine Bedeutung als Habitatbaustein für den Feldgrashüpfer (*Chorthippus apricarius* L. 1758)? Articulata 8: 45–51.

ROMERO, G.Q., GONÇALVES-SOUZA, T., VIERIRA, C., KORICHEVA, J. (2015): Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis. Biol. Rev. 90: 877–890.

ROOT-BERNSTEIN, M., EBENSPERGER, A. (2013): Meta-analysis of the effects of small mammal disturbances on species diversity, richness and plant biomass. Austral Ecol. 38: 289–299.

SALA, O.E., CHAPIN, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N.L., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M., WALL, D.H. (2000): Biodiversity – global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287: 1770–1774.

SALZ, A. & T. FARTMANN (2009): Coastal dunes as important strongholds for the survival of the rare Niobe fritillary (*Argynnis niobe*). Journal of Insect Conservation 13: 643–654.

SALZ, A. & T. FARTMANN (2017): Larval-habitat preferences of a threatened butterfly species in heavy-metal grasslands. Journal of Insect Conservation

SCHREIBER, K.-F. (1969): Beobachtungen über die Entstehung von „Buckelwiesen" auf den Hochflächen des Schweizer Jura. Erdkunde XXIII: 280–290.

SCHULZ, B. (2003): Zur Bedeutung von Beweidung und Störstellen für Tierarten am Beispiel der Verteilung von Feldheuschreckengelegen im Grünland. Articulata 18: 151–178.

SEIFAN, M., TIELBÖRGER, K., SCHLOZ-MURER, D., SEIFAN, T. (2010): Contribution of molehill disturbances to grassland community composition along a productivity gradient. Acta Oecol. 36: 569–577.

SEIFERT, B. (1993): Die freilebenden Ameisenarten Deutschlands (Hymenoptera: Formicidae) und Angaben zu deren Taxonomie und Verbreitung. Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 67: 1–44.

SEIFERT, B. (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Boxberg.

STOUTJESDIJK, P., BARKMAN, J.J. (1992): Microclimate, vegetation and fauna. Opulus Press, Uppsala.

STREITBERGER, M., ACKERMANN, W., FARTMANN, T., KRIEGEL, G., RUFF, A., BALZER, S. & NEHRING, S. (2016a): Artenschutz unter Klimawandel: Perspektiven für ein zukunftsfähiges Handlungskonzept. Naturschutz Biol. Vielfalt 147: 1–367.

STREITBERGER, M., FARTMANN, T. (2013): Molehills as important larval habitats for the Grizzled Skipper (*Pyrgus malvae*) in calcareous grasslands. Eur. J. Entomol. 110: 643-648.

STREITBERGER, M., FARTMANN, T. (2015): Vegetation and climate determine ant-mound occupancy by a declining herbivorous insect in grasslands. Acta Oecol. 68: 43-49.

STREITBERGER, M., FARTMANN, T. (2016): Vegetation heterogeneity caused by an ecosystem engineer drives oviposition-site selection of a threatened grassland insect. Arthr.-Plant Interactions. 10: 545–555.

STREITBERGER, M., JEDICKE, E. & T. FARTMANN (2016b): Auswirkungen des rezenten Klimawandels auf die Biodiversität in Mittelgebirgen – eine Literaturstudie zu Arten und Lebensräumen. Naturschutz Landschaftspl. 48 (2): 37–45.

STREITBERGER, M., ROSE, S., HERMANN, G., FARTMANN, T. (2014): The role of a mound-building ecosystem engineer for a grassland butterfly. J. Insect Conserv. 18: 745-751.

STREITBERGER, M., SCHMIDT, C., FARTMANN, T. (2017): Contrasting response of vascular plant and bryophyte species assemblages to a soil-disturbing ecosystem engineer in calcareous grasslands. Ecol. Engin. 99: 391–399.

THOMAS, J.A, THOMAS, C. D., SIMCOX, D.J., CLARKE, R.T. (1986): The ecology and declining status of the silver-spotted skipper butterfly (*Hesperia comma*) in Britain. J. Appl. Ecol. 23: 365–380.

THOMAS, J.A., CLARKE, R.T. (2004): Extinction rates and butterflies. Science 305: 1563–1564.

TSCHÖPE, O., TIELBÖRGER, K. (2010): The role of successional stage and small-scale disturbance for establishment of pioneer grass *Corynephorus canescens*. Appl. Veg. Sci. 13: 326–335.

VAN SWAAY, C.A.M. (2002): The importance of calcareous grasslands for butterflies in Europe. Biol. Conserv. 104: 315–318.

VAN SWAAY, C.A.M., WARREN, M., LOÏS, G. (2006): Biotope use and trends of European butterflies. J. Insect Conserv. 10: 189–209.

VEEN, G.F., GEUVERINK, E., OLFF, H. (2012): Large grazers modify effects of aboveground–belowground interactions on small-scale plant community composition. Oecologia 168: 511–518.

VEEN, G.F., OLFF, H. (2011): Interactive effects of soil-dwelling ants, ant mounds and simulated grazing on local plant community composition. Bas. Appl. Ecol. 12: 703–712.

VEEN, P., JEFFERSON, R., DE SMIDT, J., VAN DER STRAATEN, J. (Hrsg.) (2009): Grasslands in Europe of high nature value. KNNV Publishing, Zeist.

WALOFF, N. (1950): The egg pods of british short-horned grasshoppers (Acrididae). Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Ser. A, Gen. Stud. 25: 115–126.

WALOFF, N., BLACKITH, R.E. (1962): The growth and distribution of the mounds of *Lasius flavus* (Fabricius) (Hym: Formicidae) in Silwood Park, Berkshire. J. Anim. Ecol. 31: 421–437.

WARREN, S.D., BÜTTNER, R. (2008): Active military training areas as refugia for disturbance-dependent endangered insects. J. Insect Conserv. 12: 671–676.

WARREN, S.D., HOLBROOK, S.W., DALE, D.A., WHELAN, N.L., ELYN, M., GRIMM, W., JENTSCH, A. (2007): Biodiversity and the Heterogeneous Disturbance Regime on Military Training Lands. Rest. Ecol. 15: 606−612.

WITTE, G.R. (1997): Der Maulwurf: *Talpa europaea*. Westarp-Wissenschaften, Magdeburg.

WOODCOCK, B.A., PYWELL, R.F. (2010): Effects of vegetation structure and floristic diversity on detritivore, herbivore and predatory invertebrates within calcareous grasslands. Biodivers Conserv 19: 81−95.

WOODELL, S.R.J., KING, T.J. (1991): The influence of mound-building ants on British lowland vegetation. In: HUXLEY, C.R., CUTLER, D.F. (Hrsg.): Ant-plant interactions. Oxford University Press, Oxford, S. 521–535.

WRIGHT, J.P., JONES, C.G. (2006): The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. BioScience 56: 203–209.