

Wiederbesiedlung der Waldbrandfläche von Leuk durch Gliederfüsser

Marco Moretti Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*
Beat Wermelinger Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Martin M. Gossner Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Martin K. Obrist Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Wiederbesiedlung der Waldbrandfläche von Leuk durch Gliederfüsser

Der Waldbrand von Leuk (Wallis) im Jahr 2003 bot die Möglichkeit, die Auswirkungen des Feuers auf die Gliederfüsserfauna sowie deren Sukzession nach dem Brand zu untersuchen. Mit standardisierten Fallen wurden zwei, drei, fünf und zehn Jahre nach dem Brand Abundanzdaten im Zentrum und am Rand der Brandfläche sowie im intakten Wald erhoben. Ausgewertet wurden die Daten nach taxonomischen und funktionellen Gruppen sowie speziell nach totholzbewohnenden und gefährdeten Käferarten. Insgesamt wurden 1898 Arten gefunden, 949 ausschliesslich auf der Brandfläche und 159 ausschliesslich im Wald. Während sich die Artenzahlen im intakten Wald im Untersuchungszeitraum kaum veränderten, stiegen sie auf der Brandfläche unmittelbar nach dem Feuer deutlich an. Dies galt auch für die funktionellen Gruppen der Pflanzenfresser und Bestäuber sowie für die totholzbewohnenden und die gefährdeten Käferarten. Im Gegensatz dazu überstiegen die Artenzahlen der Spinnen (Räuber) und der Asseln (Zersetzer), zweier taxonomischer Gruppen mit flugunfähigen und bodenbewohnenden Arten, jene der Waldprobeflächen erst nach fünf bzw. zehn Jahren. Auf der Brandfläche wurden in den ersten drei Jahren auch pyrophile Arten wie die Rindenwanze *Aradus lugubris* und die Bockkäfer *Acmaeops septentrionis* und *A. marginatus* gefunden. Insgesamt waren 285 Arten Indikatoren für spezifische Sukzessionsstadien der Brandfläche und 38 weitere generell Indikatoren für die Brandfläche. Demgegenüber wurden nur 18 Indikatorarten für den intakten Wald gefunden. Waldbrand als ökologische Störung ist somit ein wichtiger Treiber für die Erhaltung der Artenvielfalt und für auf Brand spezialisierte Arten.

Keywords: arthropod biodiversity, disturbance, ecological succession, ecosystem functions, wild fires
doi: 10.3188/szf.2018.0290

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail marco.moretti@wsl.ch

Feuer ist weltweit eine der wichtigsten natürlichen Störungen. Es beeinflusst die Ökosysteme auf vielfältige Weise: So verändert es sowohl die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Bodens (Marxer et al 1998) als auch die Vegetation je nach Feuerintensität. Die Störung löst eine Veränderung in der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften von Pflanzen und Tieren aus. Im Gleichschritt mit der Wiederbesiedlung durch Pflanzenarten durchlaufen auch die Gliederfüsser eine Sukzession (Pausas & Schwilk 2012; Wohlgemuth et al 2018, dieses Heft). Dabei profitieren jene Arten unmittelbar von einem Brand, die einerseits die neuen, rauen Umweltbedingungen ertragen und andererseits sich rasch ausbreiten. In Regionen, wo Feuer ein wichtiger Bestandteil der Ökosysteme ist, haben sich Arten evolutiv an das Feuerregime angepasst (z.B. Pausas & Parr 2018).

Gliederfüsser können während ihrer Entwicklung (Larve, Puppe, Imago) verschiedene Habitate besiedeln. Ihre Habitatpräferenzen hängen von ihrer Ernährung ab und ändern sich saisonal (Migration, Überwinterung, Fortpflanzung). Diese Variabilität erschwert es, Regeln und Mechanismen zu finden, mit denen sich die Veränderung von Artengemeinschaften über taxonomische und funktionelle Gruppen hinweg erklären lässt. Entsprechend sind die Auswirkungen von Feuer auf die Gliederfüsserfauna und insbesondere auf deren Wiederbesiedlungsdynamik kaum vorhersagbar. Treibende Kräfte dieser Dynamik sind das Feuerregime (Muster, Frequenz, Jahreszeit und Intensität des Feuers), die Umwelt- und Klimabedingungen vor und während des Feuers, die Feuergeschichte und sowie andere Störungen in der betrachteten Region. Von besonderer Bedeutung ist die Feuerintensität. In Wäldern der

gemässigten Zonen können Brandspuren an den Bäumen sowie die Aschefarbe als Indikatoren für die Feuerintensität dienen: Je höher am Stamm die Spuren und je heller die Asche, desto intensiver war das Feuer (Conedera et al 2009; Abbildung 1). Wichtig für die spätere Sukzession ist, wie stark der Boden durch ein Feuer in Mitleidenschaft gezogen worden ist (Keeley et al 2012). In trockenen Böden mit viel organischer Substanz wie Humus oder Torf können im Untergrund lokal sehr hohe Temperaturen und gar Feuer auftreten und die in situ vorkommenden Entwicklungsformen von Pflanzen (Samen, Wurzeln) und Gliederfüssern (Larven, Adulte) zerstören. Entsprechend dauert die Wiederbesiedlung bei intensivem Feuer länger als bei schwachem (Jacobs et al 2015).

In Ökosystemen, die seit langer Zeit von Feuer geprägt sind, zeigen die vorkommenden Arten Anpassungsmechanismen, um ihre Populationen über lange Zeit aufrechtzuerhalten, für gewisse ist Feuer gar überlebenswichtig. Zu den feuergeprägten Ökosystemen gehören das mediterrane Buschland mit Macchia, Phrygana und Garrigue, die borealen Wälder, die afrikanische Savanne, die Mammutbaumwälder und das Chaparall in Kalifornien sowie das südafrikanische Fynbos-Buschland (Bond & Van Wilgen 1996). Menschliche Feuerunterdrückung und -bekämpfung in diesen Gebieten kann verschiedene feueradaptierte Arten gefährden.

In der Schweiz gibt es keine feueradaptierten Ökosysteme, auch wenn das wiederholte Auftreten von Waldbränden auf der Alpensüdseite und im Wallis seit dem letzten Gletschermaximum (Gimmi et al 2004, Tinner et al 2005) und in weiteren Regionen der Schweiz seit dem Neolithikum (Zumbrunn et al 2010, 2011) nachgewiesen ist. Nur ein klei-

ner Teil der Feuer wurde durch natürliche Ereignisse (z.B. Blitze) verursacht (Conedera et al 2005).

Die bisher einzigen Studien über die Auswirkungen von Waldbränden auf Gliederfüsser in der Schweiz stammen aus Tessiner Laubwäldern mit Edelkastanie und Eiche (Moretti & Barbalat 2004; Moretti et al 2004, 2006; Moretti & Legg 2009). Sie belegen, dass Brände sowohl die Individuenzahl als auch die Artenzahl der bodenbewohnenden Gliederfüsser zunächst dramatisch reduzierten. Nach einem einmaligen Brand hatten sich Artenzahl und -zusammensetzung jedoch schon nach 6 bis 14 Jahren erholt (Moretti et al 2006). Diese rasche Erholung liess sich meistens entweder mit der Nutzungsgeschichte des Waldes (Niederwaldbewirtschaftung über lange Zeit) oder mit dem Zeitpunkt (Winter) und der Intensität der Brände (rasche Oberflächenbrände) erklären. Die Boden und Totholz bewohnenden Gliederfüsser hingegen benötigten für die Erholung doppelt so lange (Moretti et al 2006). Wenn Feuer wiederholt auftraten, zeigte diese Gruppe auch 20 Jahre nach dem letzten Brand noch eine deutlich veränderte Artenzusammensetzung.

Obwohl feueradaptierte Ökosysteme fehlen, wurden im Tessin und im Wallis verschiedene pyrophile Gliederfüsserarten – eigentliche Feuerspezialisten – beobachtet (Pradella et al 2010, Gossner et al 2018). Diese Arten zeichnen sich dadurch aus, dass sie Ressourcen frisch verbrannter Orte nutzen können, zum Beispiel die abwehrlos gewordene Rinde oder das Myzel pyrophiler Pilze als Nahrung (Wikars 1997, Hart 1998). In der Schweiz gelten die meisten dieser Arten als verletzlich oder potenziell gefährdet (Monnerat et al 2016). Eine davon ist der Schwarze Kiefernprachtkäfer (*Melanophila acuminata*), der Feuer mittels infrarotempfindlicher Or-



Abb 1 Bilder der Brandfläche Leuk (VS) einige Wochen nach dem Feuer von 2003: a) mit weisser Asche bedeckte Fläche, ein Anzeichen für die vollständige Verbrennung der Humusauflage und damit für ein starkes Feuer; b) Felsen mit scharfer Grenze der verbrannten Humusauflage. Oberhalb der gelben Linie ist der Fels als Folge des Feuers schwarz gefärbt; c) wahrscheinliches Überbleibsel eines Ameisennestes. Fotos: Marco Moretti



Abb 2 Beispiele von Fallenstandorten a) im Zentrum der Brandfläche 2004, b) im Zentrum der Brandfläche 2006, c) im angrenzenden intakten Wald 2004. Jeder Standort enthält eine gelbe Kombifalle für Fluginsekten und eine Bodenfalle mit Plastikdach für auf der Bodenoberfläche aktive Arten. Fotos: Marco Moretti

gane entdeckt, aber in der Schweiz seit über 50 Jahren nicht mehr gefunden wurde. Um pyrophile Arten in der Schweiz gezielt zu schützen, sind Kenntnisse über ihre Ökologie und ihre Populationsdynamik in Abhängigkeit von der Häufigkeit und der Ausdehnung von Brandereignissen nötig.

Untersuchungen auf der Brandfläche Leuk

Der Brand in Leuk (Kanton Wallis) ereignete sich am 13. August 2003, in einem der trockensten Sommer, die in Europa seit Beginn der Messungen registriert worden sind (Wohlgemuth et al 2018, dieses Heft). Die Spuren unmittelbar nach dem Brand zeugten von grosser Feuerintensität in grossen Teilen der Fläche: Die Flammen zerstörten die Baumbestände bis auf wenige Inseln, und auch die Humusaufgabe war an vielen Orten vollständig verbrannt. An anderen Orten blieb sie aber unversehrt (Wohlgemuth et al 2018, dieses Heft).

In Bezug auf die Wiederbesiedlung der Brandfläche stellten sich insbesondere folgende Fragen: Wie reagiert die Gliederfüsserfauna im Lauf der Zeit?

Wie unterscheidet sich die Entwicklung am Rand von jener im Zentrum der Brandfläche? Wie erholen sich die Artengruppen mit unterschiedlichem Nahrungsanspruch und unterschiedlicher Mobilität?

Methoden

Mitte 2004, ein Jahr nach dem Waldbrand, begann ein Monitoringprojekt an 18 Standorten zur Erhebung der Gliederfüsser-Vielfalt. Die Standorte befanden sich auf drei unterschiedlichen Höhenstufen (1200, 1450, 1700 m ü. M.) und in drei verschiedenen Habitattypen: 1) im intakten Wald angrenzend an die Waldbrandfläche (= Kontrolle), 2) am Rand und 3) im Zentrum der verbrannten Fläche (Abbildung 2). Pro Habitattyp wurden auf jeder Höhenstufe zwei Fallensets installiert, bestehend aus je einer gelben Kombifalle für Fluginsekten und einer Bodenfalle für die auf dem Boden lebenden Gliederfüsser (Obrist & Duelli 2010, Wohlgemuth et al 2012).

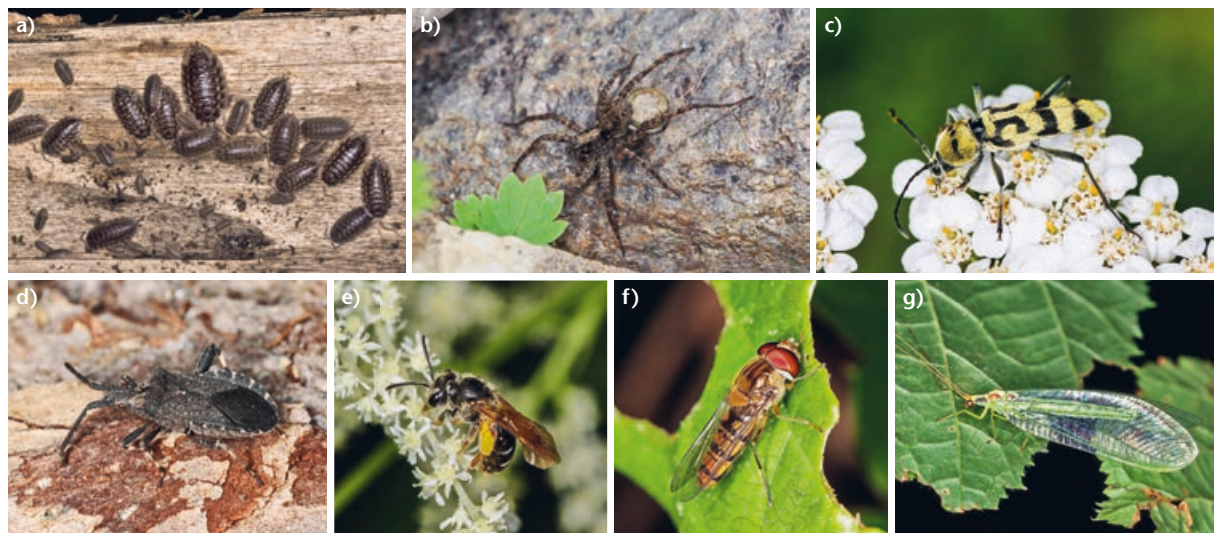


Abb 3 Untersuchte taxonomische Gruppen: a) Asseln (Isopoda), b) Spinnen (Araneae), c) Käfer (Coleoptera), d) Wanzen (Heteroptera), e) Bienen und Wespen (Aculeata ohne Formicidae), f) Schwebfliegen (Syrphidae), g) Netzflügler (Neuroptera).

Fotos: Beat Wermelinger

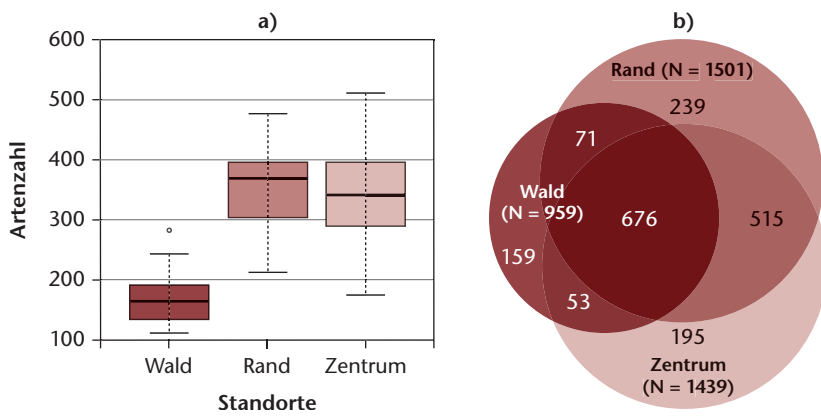


Abb 4 a) Artenzahl (Median pro Fallenstandort) der ausgewerteten Gliederfüsserarten in den drei Habitattypen intakter Wald, Brandflächenrand und Brandflächenzentrum (Box: Interquartilabstand [25–75%], Whisker: kleinster und grösster Wert ohne Ausreisser). **b)** Aufschlüsselung der Artenzahl nach Habitattyp.

In den Jahren 2005, 2006, 2008 und 2013, also zwei, drei, fünf und zehn Jahre nach dem Brand, wurden die Fallen zwischen April und September wöchentlich geleert. Aus den Fängen wurden sieben Artengruppen ausgewählt, die sich in ihrer ökologischen Funktion, ihrer Ernährungsweise oder in ihrer Ausbreitungsfähigkeit unterscheiden (Abbildung 3): Asseln (*Isopoda*), Spinnen (*Araneae*), Wanzen (*Heteroptera*), Käfer (*Coleoptera*), Netzflügler (*Neuroptera*), Schwebfliegen (*Syrphidae*) und Bienen und Wespen (*Aculeata* ohne *Formicidae*).

Für die ökologische Gruppierung wurden die einzelnen Taxa in die folgenden funktionellen Gruppen eingeteilt: Pflanzenfresser (Herbivore: Teil Wan-

zen, Rüsselkäfer), Räuber (Prädatoren: Spinnen, Teil Wanzen, Laufkäfer, Netzflügler) und Bestäuber (Bienen, Schwebfliegen). Für jede taxonomische Gruppe wurde die Anzahl Arten und Individuen pro Fallenstandort und Jahr berechnet. Diese Berechnung erfolgte zusätzlich auch für die auf der Roten Liste stehenden Käferarten (Köppel et al 1998) sowie für die xylobionten Käfer, also Käferarten, die im Verlauf ihrer Entwicklung auf absterbendes oder totes Holz oder andere Totholzbewohner wie Pilze angewiesen sind.

Um Indikatorarten für die Habitate (Wald und Brandfläche) und die Sukzession (Jahr nach Brand) zu finden, nutzten wir die Methode «IndVal» (Dufrene & Legendre 1997), die für den Vergleich verschiedener Habitatkombinationen optimiert wurde (De Cáceres et al 2010). Da eine Vorauswertung zeigte, dass sich der Randbereich und das Zentrum der Brandfläche nicht stark unterscheiden, wurde die Indikatoranalyse auf folgende Habitate und Sukzessionsstufen beschränkt: Wald sowie Brandfläche in der ersten (2005), der mittleren (2006, 2008) und der letzten (2013) Phase des Untersuchungszeitraums. Als Indikatorart galt dabei eine Art, die in signifikant höherer Abundanz und Frequenz in einem bestimmten Habitattyp oder Jahr oder einer Kombination davon gefunden wurde (vgl. auch Moretti et al 2010). Aufgrund dieser Definition bezeichnen wir als «Indikatorarten von Brandflächen» nicht nur mögliche Feuerspezialisten (pyrophile Arten), sondern auch Arten, die allgemein in offenen Habitaten vorkommen.

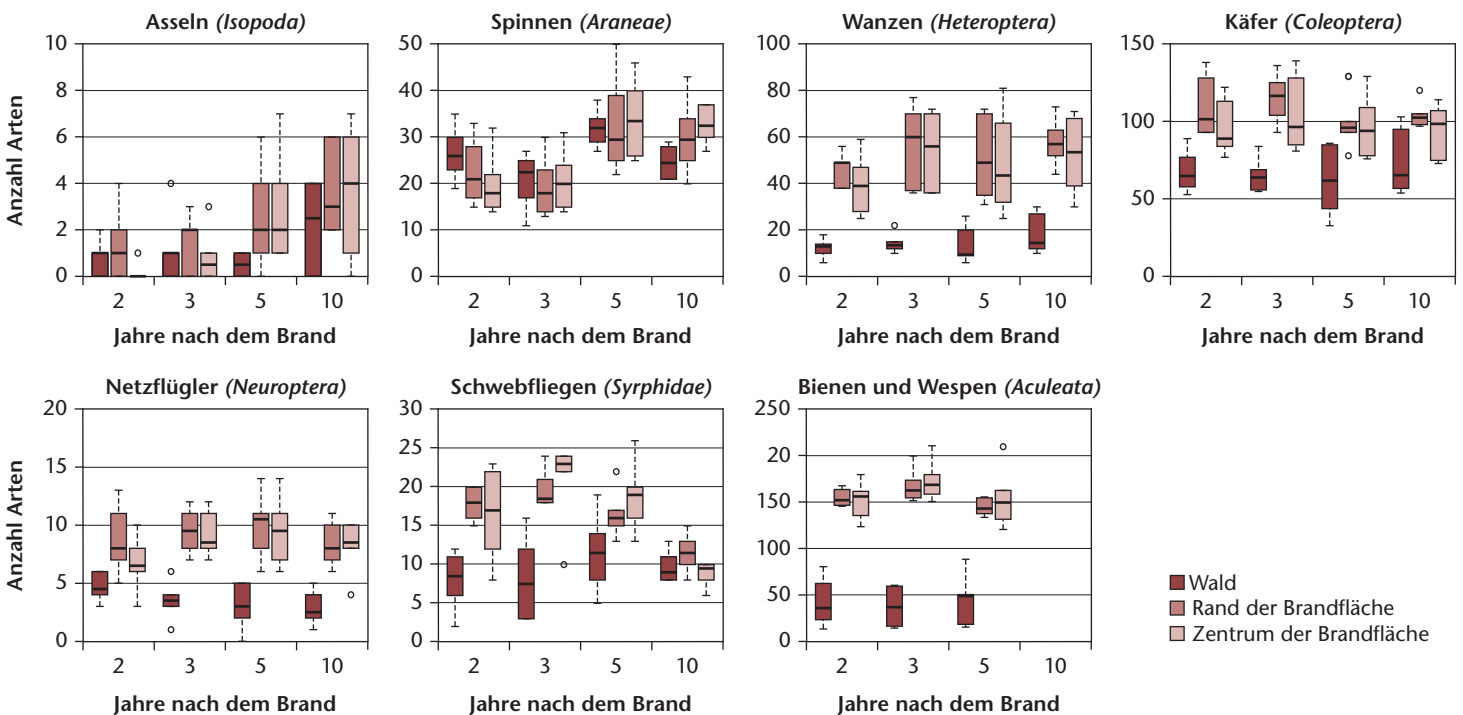


Abb 5 Artenzahlen (Median pro Fallenstandort) der sieben ausgewählten Gliederfüssergruppen zwei, drei, fünf und zehn Jahre nach dem Brand in den drei Habitattypen intakter Wald, Brandflächenrand und Brandflächenzentrum. Bei der Gruppe der Bienen und Wespen sind die Tiere des letzten Fangjahres noch nicht bestimmt. Erklärung der Boxplots s. Abbildung 4.

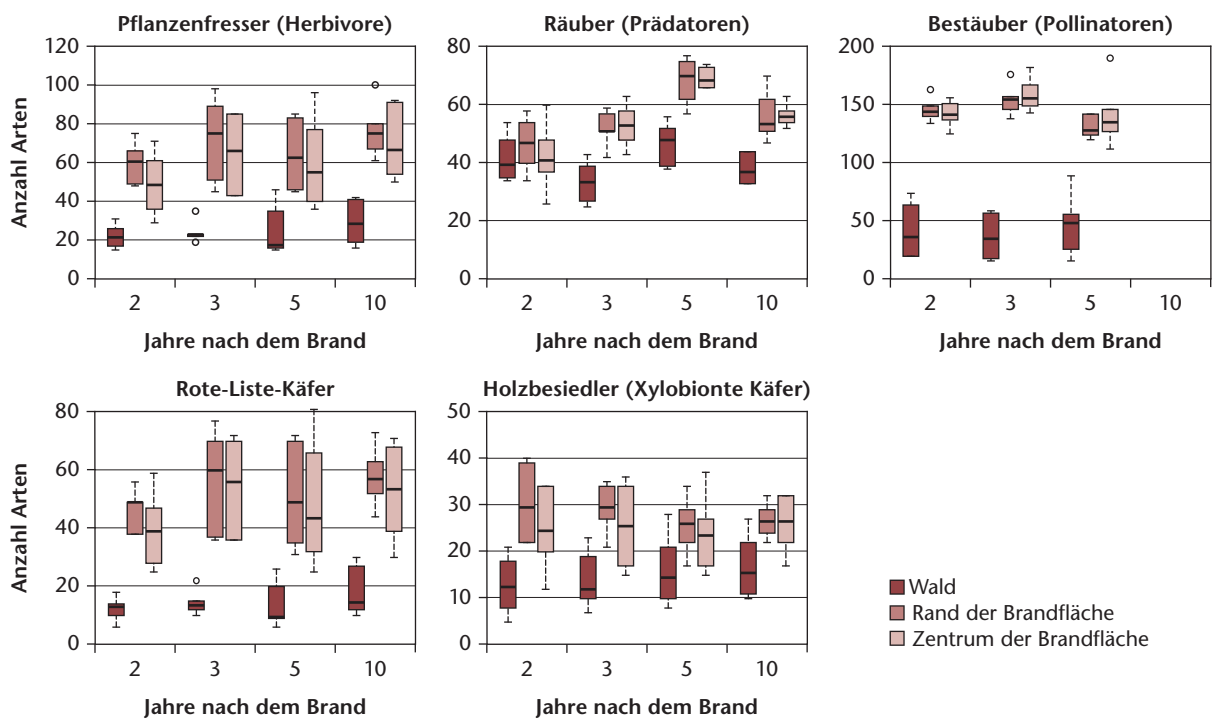


Abb 6 Artenzahlen (Median pro Fallenstandort), oben von pflanzenfressenden, räuberischen sowie bestäubenden Gliederfüssergruppen und unten von in der Roten Liste aufgeführten sowie von holzbewohnenden Käferarten zwei, drei, fünf und zehn Jahre nach dem Brand in den drei Habitattypen intakter Wald, Brandflächenrand und Brandflächenzentrum. Bei den Bestäubern sind die Tiere des letzten Fangjahres noch nicht bestimmt. Erklärung der Boxplots s. Abbildung 4.

Resultate

Entwicklung der Artenzahlen nach taxonomischen und funktionellen Gruppen

In den vier Erhebungsjahren wurden über 250 000 Individuen von 1923 Arten der untersuchten Gruppen gefangen. Das sind überraschend grosse Zahlen, wenn man bedenkt, dass nur an 18 Fallenstandorten in einem Gebiet von 300 ha gesammelt wurde. Als artenreichste Gruppe erwiesen sich die Käfer mit 654 Arten, gefolgt von den Bienen und Wespen mit insgesamt 555 Arten, den Wanzen mit 283, den Spinnen mit 218, den Schwebfliegen mit 123 und den Netzflüglern mit 54 Arten. Von den Asseln wurden am wenigsten Arten (11) gefunden.

Auf der Brandfläche wurden unabhängig vom Bereich (Rand, Zentrum) signifikant mehr Arten gefangen als im Wald (Abbildung 4a). Die Hälfte aller Arten ($n = 949$) trat ausschliesslich in der Brandfläche auf (Abbildung 4b). Im Gegensatz dazu fanden sich nur 159 Arten (8,4%) ausschliesslich im Wald. 800 Arten (42%) kamen sowohl auf der Brandfläche als auch im Wald vor. Die Anzahl der Individuen (und damit in etwa auch die Biomasse) folgte einem ähnlichen Muster.

Über den gesamten Zeitraum hinweg erwies sich die mittlere Artenzahl pro Fallenstandort bei allen untersuchten Gruppen im Brandgebiet höher als im umgebenden Wald (Abbildung 5). Nur die flugunfähigen und am Boden lebenden Asseln (Zersetzer) und Spinnen (Räuber) bildeten eine Aus-

nahme. Diese beiden Gruppen zeigten zwei Jahre nach dem Brand eine niedrigere Artenzahl auf der Brandfläche, nach etwa fünf Jahren war sie dann aber bereits wieder gleichauf (Spinnen) oder gar höher (Asseln) als im intakten Wald (Abbildung 5).

Im Gegensatz zu diesen bodenlebenden Arten kamen die Schwebfliegen (Bestäuber) zu Beginn in hoher Artenzahl vor, zeigten aber nach zehn Jahren Beobachtungszeit wieder ähnlich wenig Arten wie im Wald (Abbildung 5). Bei der zweiten Bestäubergruppe (Bienen und Wespen) bleibt unklar, ob die Artenzahl nach zehn Jahren ebenfalls wieder zurückgeht, da die Bestimmung des letzten Jahres noch aussteht. Bei den anderen Gruppen, insbesondere bei den Wanzen und den räuberischen Netzflüglern, blieben die Artenzahlen über den ganzen Untersuchungszeitraum auf den Brandflächen deutlich höher als im angrenzenden Wald, und sie zeigten noch keine Tendenz zur Abnahme. Überraschend ist, dass es praktisch nie einen Unterschied zwischen der Artenvielfalt am Rand und im Zentrum der Brandfläche gab. Offenbar war die Wirkung des Feuers in beiden Bereichen ähnlich stark, und die Wiederbesiedlung von den angrenzenden Gebieten her erfolgte sehr schnell (Abbildung 5).

Auch bei den funktionellen Gruppen ergab sich dasselbe Muster (Abbildung 6, oben): Die Pflanzenfresser und die Bestäuber – mit Verzögerung auch die Räuber – erreichten in der Brandfläche deutlich höhere Artenzahlen als im Wald. Die Bestäuber, die von den zahlenmässig dominierenden Bienen ge-



Abb 7 Beispiele von vier pyrophilen Insektenarten, die auf der Brandfläche Leuk gefangen wurden: a) *Pterostichus quadriveolatus* (Laufkäfer), Gefährdung gemäss Roter Liste (Monnerat et al 2016): CR (= vom Aussterben bedroht); b) *Acmaeops marginatus* (Bockkäfer), RL: VU (= verletzlich); c) *Acmaeops septentrionis* (Bockkäfer), RL: NT (= potenziell gefährdet); d) *Aradus lugubris* (Rindenwanze), RL: CR. Fotos: a–c) Beat Wermelinger, d) Martin Gossner

prägt sind, und die Prädatoren zeigten dabei nach fünf bzw. zehn Jahren bereits eine Tendenz zur Abnahme, die Pflanzenfresser hingegen nicht.

Gefährdete und pyrophile Arten

Auch bei den xylobionten und den auf der Roten Liste stehenden Käferarten wies die Brandfläche signifikant mehr Arten auf als der intakte Wald, speziell bei den Rote-Liste-Käfern (Abbildung 6, unten). Bei den xylobionten Käfern war der Unterschied zum Wald vor allem zu Beginn gross. Nicht anders als zu erwarten profitierte auch die Gruppe der pyrophilen Arten deutlich vom Feuer (Pradella et al 2010, Gossner et al 2018; Abbildung 7). Beispielhaft ist in Abbildung 8 die zeitliche Entwicklung dreier Arten dargestellt. Während die Rindenwanze *Aradus lugubris* schon im ersten Jahr nach dem Brand ihre maximale Häufigkeit aufwies und danach sehr schnell wieder verschwand, erreichten die Laufkäfer *Sericoda quadripunctata* und *Pterostichus quadri-*

foveolatus sowie die Bockkäfer *Acmaeops septentrionis* und *A. marginatus* erst im dritten Jahr ihre höchsten Populationsdichten. Mindestens *A. septentrionis* hat eine zweijährige Entwicklungsdauer, was bedeutet, dass diese Art wie die Rindenwanze die toten Bäume wohl bald nach dem Brand besiedelte.

Indikatorarten nach dem Brand

Von den insgesamt 341 Indikatorarten traten 206 (60%) im ersten und im mittleren der auf der Brandfläche untersuchten Sukzessionsstadien auf (Tabelle 1). Weitere 79 Arten (23%) kamen bevorzugt im letzten untersuchten Stadium vor. Nur wenige Arten favorisierten den geschlossenen Wald (18; 5%). Es muss hier betont werden, dass das letzte untersuchte Stadium in Bezug auf die lange Regenerationszeit der Brandfläche von einigen Jahrzehnten eher einem mittleren Sukzessionsstadium entspricht.

Diskussion und Schlussfolgerungen

Ökologische Störungen wie Feuer schaffen Habitate, die im Wallis eher selten geworden sind. Offene Waldlandschaften und trockene Strauchhabitate kamen in der Vergangenheit häufiger vor, einerseits infolge von Feuer und anderen Störungen

Wald	Brandfläche			
	2005 bis 2013	2005	2006 und 2008	2013
18				
	42			
		132		
		32		
			26	
				53
			38	

Tab 1 Anzahl signifikanter Indikatorarten ($p < 0.05$ nach Korrektur für multiples Testen; Benjamini & Yekutieli 2001) für den intakten Wald und für die ersten zehn Jahre der Sukzession auf der Brandfläche (Rand und Zentrum zusammengefasst).

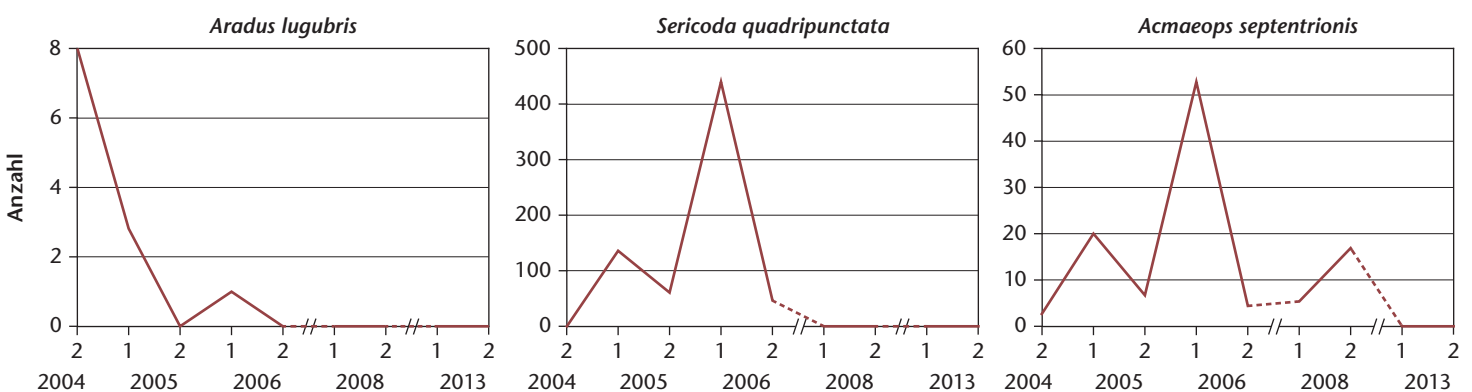


Abb 8 Zeitlicher Verlauf der Fanghäufigkeit von drei typischen pyrophilen Arten im Untersuchungszeitraum. Die Zahlen 1 und 2 in der horizontalen Achsenbeschriftung stehen für die erste und die zweite Jahreshälfte.

und andererseits durch die intensivere menschliche Nutzung des Waldes (z.B. Holz- und Streunutzung, Waldweide; Gimmi et al 2010). Dies gilt nicht nur für das Wallis, sondern auch für die ganze Schweiz sowie Europa (Fescenko & Wohlgemuth 2017).

Der Brand von Leuk im Jahr 2003 löste eine Sukzession von Gliederfüsserarten aus, die bei allen untersuchten Gruppen zu einer Zunahme der Artenzahlen führte. Die auf der Brandfläche gefundene Artenzahl war im Mittel doppelt so hoch wie im intakten Wald. Die Besiedlung der Brandfläche erfolgte durch die flugfähigen Arten sehr schnell. Bereits im dritten Jahr nach dem Brand erreichte die Artenzahl der meisten Gruppen das Maximum in unserer Untersuchungsperiode. Bei den flugunfähigen Taxa wie den Spinnen oder den Asseln dauerte es mindestens fünf Jahre. Diese Resultate sind ziemlich konsistent mit denjenigen aus den Erhebungen nach verschiedenen Feuern im Tessin (Moretti et al 2006, Moretti & Legg 2009) wie auch mit solchen aus anderen Ländern (z.B. Nappi et al 2010, Kim & Holt 2012).

Die nach dem Brand stark angestiegene Artenvielfalt hat vor allem zwei Gründe: Erstens hat das Feuer in grosser Menge neue Ressourcen (Nahrung, Lebensraum, Nistmöglichkeiten) geschaffen. Die Bestäuber und allgemein die Herbivoren (z.B. die Heuschrecken, vgl. Jenni et al 2017) haben vor allem von der Zunahme der Artenvielfalt und der Biomasse der Pflanzen und dem damit verbundenen hohen Blütenangebot profitiert, was sich wiederum positiv auf die Prädatoren auswirkte. Viele xylobionte Käfer benötigen als adulte Tiere Nektar und Pollen sowie für die Eiablage sonnenbeschienenes Totholz, in dem sich dann auch die Larven entwickeln. Die offene Brandfläche mit den vielen toten Bäumen und dem grossen Blütenangebot (Wohlgemuth et al 2010) bot deshalb für diese Gruppe ein ideales Habitat. Zweitens hatte das Feuer die bestehenden Konkurrenzverhältnisse unter den Arten zerstört, was die Koexistenz von konkurrenzstarken (Klimax-)Arten und konkurrenzschwachen (Pionier-)Arten erlaubte (Wohlgemuth et al 2002, Moretti et al 2004). Unter diesen Bedingungen ist eine maximale Diversität möglich.

Viele der gefundenen Arten waren typisch für ein bestimmtes Sukzessionsstadium nach dem Brand. Die meisten solcher Indikatorarten fanden sich in den ersten fünf Jahren der Sukzession. Eine grosse Zahl war aber auch unabhängig vom Sukzessionsstadium typisch für die Brandfläche, d.h. für Offenlandbedingungen. Auffällig war, wie schnell die Artenzahl der blütenbesuchenden Schwebfliegen und vermutlich auch der Bienen wieder zurückging. Ähnliches wurde bei den Bestäubern auch in anderen Ökosystemen (z.B. Brown et al 2017) gefunden, beispielsweise in verbrannten Kastanienwäldern im Tessin (Moretti et al 2006). Dies dürfte die

Folge des Übergangs der zu Beginn üppigen, blütenreichen Krautflora mit grossem Nektarangebot zu einer mehr von Gräsern und Pioniergehölzen geprägten Vegetation sein (Wohlgemuth et al 2018, dieses Heft). Der intakte Wald wies erwartungsgemäss Arten auf, die auf das schattige, feuchtere Waldklima angewiesen sind und sich nicht auf die neu geschaffenen Habitate ausbreiteten. Dies konnte auch bei anderen Störungen wie Windwurf nachgewiesen werden (Wermelinger et al 2017).

Die gefundenen pyrophilen Arten sind der Beweis dafür, dass das Wallis eine Feuergeschichte hat. Pyrophile Arten stellen sich unmittelbar nach einem Brand ein und besiedeln Ressourcen, die andere Arten noch nicht erschliessen können. Wenn zum Beispiel die Rindenwanze *A. lugubris* bereits im ersten Jahr nach dem Brand ihr Maximum erreichte, bedeutet dies, dass diese Pionierbesiedlerin ihre Eier bereits kurz nach dem Brand in Spalten der frisch verkohlten Rinde abgelegt hatte (Wyniger et al 2002).

Die Untersuchungen der Biodiversitätsentwicklung nach dem Brand in Leuk haben bestätigt, dass Waldbrand als ökologische Störung ein wichtiger Treiber sowohl für die Erhaltung der Artenvielfalt als auch für auf Brand spezialisierte Arten ist.

Nach den Klimaszenarien wird die Temperatur in naher Zukunft weiterhin zunehmen, und die Trockenperioden dürften länger werden (Fischer et al 2012). Dies wird möglicherweise in Zukunft zu häufigeren und intensiveren Feuerereignissen führen (Pezzatti et al 2017). In der künftigen Waldbewirtschaftung sollten deshalb die unterschiedlichen Aspekte sowohl der Biodiversitätsförderung – offene Landschaften, totholzreiche Wälder – als auch des Feuermanagements – Feuerprävention und Brandbekämpfung – berücksichtigt werden (Conedera et al 2017). ■

Eingereicht: 20. Dezember 2017, akzeptiert (mit Review): 11. Juli 2018

Dank

Wir bedanken uns ganz herzlich bei den Helfern im Feld, die im wöchentlichen Rhythmus zuverlässig die Fallen geleert haben, bei den Personen im Labor für das aufwendige Sortieren der Fänge in taxonomische Gruppen und bei den Spezialisten, die all diese Tiere gewissenhaft bestimmt haben. Sämtliche Personen hier namentlich aufzuführen, würde den Rahmen sprengen. Ein Dank geht auch an Prof. Dr. Peter Duelli für die gedankliche Mitarbeit beim Entwerfen dieses Projekts. Nicht zuletzt danken wir der Dienststelle für Wald, Flussbau und Landschaft des Kantons Wallis und dem WSL-Programm Walddynamik für die finanzielle Unterstützung.

Literatur

- BENJAMINI Y, YEKUTIELI D (2001)** The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *Ann Stat* 29: 1165–1188.
- BOND WJ, VAN WILGEN BW (1996)** Fire and plants. London: Chapman & Hall. 263 p.
- BROWN J, YORK A, CHRISTIE F, MCCARTHY M (2017)** Effects of fire on pollinators and pollination. *J Appl Ecol* 54: 313–322.
- CONEDERA M, CESTI G, KALTENBRUNNER A, PEZZATTI B (2005)** Die Blitzschlagbrände in den Alpen. *Bündnerwald* 58 (6): 65–66.
- CONEDERA M, COLOMBAROLI D, TINNER W, KREBS P, WHITLOCK C (2017)** Insights about past forest dynamics as a tool for present and future forest management in Switzerland. *For Ecol Manage* 388: 100–112.
- CONEDERA M, NEFF C, MORETTI M (2009)** Ökologische Folgen von Waldbränden in der Südschweiz. *Geogr Rundsch* 61: 26–31.
- DE CÁCERES M, LEGENDRE P, MORETTI M (2010)** Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119: 1674–1684.
- DUFRENE M, LEGENDRE P (1997)** Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67: 345–366.
- FESCENKO A, WOHLGEMUTH T (2017)** Spatio-temporal analyses of local biodiversity hotspots reveal the importance of historical land-use dynamics. *Biodivers Conserv* 26: 2401–2419.
- FISCHER AM, WEIGEL AP, BUSER CM, KNUTTI R, KUNSCH HR ET AL (2012)** Climate change projections for Switzerland based on a Bayesian multi-model approach. *Int J Climatol* 32: 2348–2371.
- GIMMI U, BÜRGI M, WOHLGEMUTH T (2004)** Wie oft brannte der Walliser Wald im 20. Jahrhundert? *Schweiz Z Forstwes* 155: 437–440. doi: 10.3188/szf.2004.0437
- GIMMI U, WOHLGEMUTH T, RIGLING A, HOFFMANN C, BÜRGI A (2010)** Land-use and climate change effects in forest compositional trajectories in a dry central-alpine valley. *Ann For Sci* 67: 701.
- GOSSNER M, HECKMANN R, MORETTI M (2018)** From the South and from the North? – *Quilnus marcosi* Heiss Baena and *Aradus angularis* J Sahlberg two flat bug species new for Central Europe (*Hemiptera Heteroptera Aradidae*). *Alp Entomo* 2: 7–14.
- HART S (1998)** Beetle mania: an attraction to fire. *BioScience* 48: 3–5.
- JACOBS KA, NIX B, SCHARENBRUCH BC (2015)** The effects of prescribed burning on soil and litter invertebrate. Diversity and abundance in an Illinois oak woodland. *Nat Areas J* 35: 318–327.
- JENNI S, WALTER T, MORETTI M, JAENNERET P, OBRIST MK ET AL (2007)** Auswirkungen von Feuer, Meereshöhe und Vegetation auf die Heuschreckenfauna im Waldbrandgebiet oberhalb Leuk im Wallis. *Mitt Schweiz Entomo Ges* 80: 253–269.
- KEELEY JE, BOND WJ, BRADSTOCK RA, PAUSAS JG, RUNDEL PW (2012)** Fire in mediterranean climate ecosystems: ecology evolution and management. Cambridge: Cambridge Univ Press. 515 p.
- KIM TN, HOLT RD (2012)** The direct and indirect effects of fire on the assembly of insect herbivore communities: examples from the Florida scrub habitat. *Oecologia* 168: 997–1012.
- KÖPPEL C, RENNWALD E, HIRNEISEN N (1998)** Rote Listen auf CD-ROM. Vol. 1: Mitteleuropa – Deutschland, Österreich, Schweiz, Liechtenstein, Südtirol. Gaggenu: Verlag für interaktive Medien.
- MONNERAT C, BARBALAT S, LACHAT T, GONSETH Y (2016)** Rote Liste der Prachtkäfer, Bockkäfer, Rosenkäfer und Schröter. Gefährdete Arten der Schweiz. Bern: Bundesamt Umwelt. 118 p.
- MARXER P, CONEDERA M, SCHAUB D, TRABAUD L (1998)** Postfire runoff and soil erosion in the sweet chestnut belt of southern Switzerland. In: Trabaud L, editor. Fire management and landscape ecology. Washington: International Association of Wildland Fire. pp. 51–62.
- MARXER P (2003)** Oberflächenabfluss und Bodenerosion auf Brandflächen des Kastanienwaldgürtels der Südschweiz mit einer Anleitung zur Bewertung der post-fire Erosionsanfälligkeit (BA EroKaBr). *Phys Geogr* 33: 217.
- MORETTI M, BARBALAT S (2004)** The effects of wildfires on wood-eating beetles in deciduous forests on the southern slope of the Swiss Alps. *For Ecol Manage* 187: 85–103.
- MORETTI M, OBRIST MK, DUELLI P (2004)** Arthropod biodiversity after forest fires: Winners and losers in the winter fire regime of the Southern Alps. *Ecography* 27: 173–186.
- MORETTI M, DUELLI P, OBRIST MK (2006)** Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests. *Oecologia* 149: 312–327.
- MORETTI M, DE BELLO F, ROBERTS SPM, POTTS SG (2009)** Taxonomical vs functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *J Anim Ecol* 78: 98–108.
- MORETTI M, LEGG C (2009)** Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* 32: 299–309.
- MORETTI M, DE CÁCERES M, PRADELLA C, OBRIST MK, WERMELINGER B (2010)** Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33: 760–771.
- NAPPI A, DRAPEAU P, SAINT-GERMAIN M, ANGERS VA (2010)** Effect of fire severity on long-term occupancy of burned boreal conifer forests by saproxylic insects and wood-foraging birds. *Int J Wildl Fire* 19: 500–511.
- OBRIST MK, DUELLI P (2010)** Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. *Biodivers Conserv* 19: 2201–2220.
- PAUSAS JG, PARR CL (2018)** Towards an understanding of the evolutionary role of fire in animals. *Evol Ecol* 32: 113–125.
- PAUSAS JG, SCHWILK D (2012)** Fire and plant evolution. *New Phytol* 193: 301–303.
- PEZZATTI B, DE ANGELIS A, RYSER D, CONEDERA M (2017)** Wird die Waldbrandgefahr in Zukunft zunehmen? *Bündnerwald* 70 (2): 17–22.
- PRADELLA C, WERMELINGER B, OBRIST MK, DUELLI P, MORETTI M (2010)** On the occurrence of five pyrophilous beetle species in the Swiss Central Alps (Leuk, Canton Valais). *Mitt Schweiz Entomol Ges* 83: 187–197.
- TINNER W, CONEDERA M, AMMANN B, LOTTER AF (2005)** Fire ecology north and south of the Alps since the last ice-age. *Holocene* 15: 1214–1226.
- WERMELINGER B, MORETTI M, DUELLI P, LACHAT T, PEZZATTI B ET AL (2017)** Impact of windthrow and salvage-logging on taxonomic and functional diversity of forest arthropods. *For Ecol Manage* 391: 9–18.
- WIKARS LO (1997)** Effects of forest fire and the ecology of fire-adapted insects. Uppsala: Univ Uppsala, Acta Universitatis Usaliensis 272. 35 p.
- WOHLGEMUTH T, BÜRGI M, SCHEIDEGGER C, SCHÜTZ M (2002)** Dominance reduction of species through disturbance – a proposed management principle for central European forests. *For Ecol Manage* 166: 1–15.
- WOHLGEMUTH T, BRIGGER A, GEROLD P, LARANJEIRO L, MORETTI M ET AL (2012)** Leben mit Waldbrand am Beispiel von Leuk (VS) 2003. *Vierteljahrsschr Nat.forsch Ges Zür* 157: 97–106.
- WOHLGEMUTH T, HESTER C, JOST AR, WASEM U, MOSER B (2010)** Dynamik der Wiederbewaldung im Waldbrandgebiet von Leuk (Wallis). *Schweiz Z Forstwes* 161: 450–459. doi: 10.3188/szf.2010.0450

WOHLGEMUTH T, MOSER B (2018) Zehn Jahre Vegetationsdynamik auf der Waldbrandfläche von Leuk (Wallis). Schweiz Z Forstwes 169: 279–289. doi: 10.3188/szf.2018.0279

WYNIGER D, MORETTI M, DUELLI P (2002) *Aradus lugubris* Fallen 1807 (Hemiptera Heteroptera Aradidae) in a chestnut forest of Southern Switzerland after a fire experiment. Mitt Schweiz Entomol Ges 75: 61–64.

ZUMBRUNNEN T, BÜRGI M, BUGMANN H (2010) Le régime des incendies de forêt en Valais: influences climatiques et anthropiques. Schweiz Z Forstwes 161: 442–449. doi: 10.3188/szf.2010.0442

ZUMBRUNNEN T, PEZZATTI GB, MENÉNDEZ P, BUGMANN H, BÜRGI M ET AL (2011) Weather and human impacts on forest fires: 100 years of fire history in two climatic regions of Switzerland. For Ecol Manage 261: 2188–2199.

Recolonisation par les arthropodes de la zone incendiée de Loèche

L'incendie de forêt de Loèche (Valais) en 2003 a offert la possibilité d'étudier l'impact du feu sur la faune des arthropodes, ainsi que leur succession après le passage du feu. À l'aide de pièges standardisés, des données d'abondance ont été collectées deux, trois, cinq et dix ans après l'incendie au centre et en limite de la zone incendiée, ainsi que dans la forêt intacte. Ces données ont été dépouillées en fonction des groupes taxonomiques et fonctionnels, ainsi que spécifiquement pour les espèces de coléoptères du bois mort et de coléoptères menacés. Au total, 1898 espèces ont été identifiées, dont 949 uniquement sur la zone incendiée et 159 uniquement dans la forêt intacte. Alors que le nombre d'espèces n'a pratiquement pas évolué dans la forêt intacte pendant la période d'étude, il a augmenté nettement sur la zone incendiée immédiatement après le passage du feu. Ceci s'applique également aux groupes fonctionnels des herbivores et pollinisateurs, ainsi qu'aux espèces de coléoptères du bois mort et de coléoptères menacés. Par contre, le nombre d'espèces d'araignées (prédateurs) et d'isopodes (détritivores), deux groupes taxonomiques de la faune du sol comprenant des espèces inaptées au vol, n'a dépassé celui échantillonné en forêt intacte qu'après cinq et dix ans respectivement. Sur la zone incendiée, on a observé également, dans les trois premières années après l'incendie, des espèces pyrophiles (donc adaptées au feu) comme la punaise des écorces *Aradus lugubris* et les capricornes *Acmaeops septentrionis* et *A. marginatus*. Au total, 285 espèces indicatrices de stades spécifiques de succession sur la surface incendiée, et 38 autres espèces indicatrices générales pour cette surface ont été dénombrées. À l'inverse, seules 18 espèces indicatrices ont été identifiées pour la forêt intacte. Les incendies de forêt comme type de perturbation écologique constituent donc un moteur important pour la conservation de la diversité des espèces et des espèces pyrophiles en particulier.

Arthropod recolonization after the forest fire in Leuk

The forest fire of Leuk (Wallis) in 2003 offered the opportunity to assess the impact of fire on arthropods and their succession after the event. We used standardized traps to sample arthropods in the center and at the edge of the burned area as well as in the intact forest outside the surface, two, three, five and ten years after the fire. We investigated different taxonomic and functional groups with particular focus on deadwood dwelling and endangered beetle species. We sampled 1898 species: 949 exclusively within the burned area and 159 exclusively in the intact forest. While the species number in the intact forest hardly changed during the investigation period, it increased dramatically in the burned area immediately after the fire. This was true for the herbivores and pollinators, as well as for the deadwood dwelling and endangered beetle species. In contrast, the number of species in two ground-dwelling groups, i.e., spiders (predators) and woodlice (decomposers), in the burned area exceeded those of the intact forest plots only five or ten years after the fire. During the first three years after the fire, we also sampled pyrophilic (fire-adapted) species, such as the bark bug *Aradus lugubris* and the longhorn beetles *Acmaeops septentrionis* and *A. marginatus* in the burned area. In total, there were 285 indicator species of specific and 38 further indicator species of unspecific post-fire successional stages. In contrast, only 18 indicator species of intact forests could be found. As such, forest fire is an ecological disturbance that can be considered as an important driver for maintaining and enhancing biodiversity as well as fire-specialized species.