

# **Der Einfluss des Sturmes "Lothar" auf die Diversität nachtaktiver Makrolepidopteren (Lepidoptera : "Macroheterocera") und der Waldvegetation bei Brugg (AG) = The influence of the storm "Lothar" on the diversity of nocturnal Macrolepidoptera (Lepidoptera...**

Autor(en): **Eisenring, Michael / Rezbanyai-Reser, Ladislaus / Gigon, Andreas**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **86 (2013)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **23.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-403064>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Der Einfluss des Sturmes «Lothar» auf die Diversität nachtaktiver  
Makrolepidopteren (Lepidoptera: «Macroheterocera») und der  
Waldvegetation bei Brugg (AG)

The influence of the storm «Lothar» on the diversity of nocturnal  
Macrolepidoptera (Lepidoptera: «Macroheterocera») and the forest  
vegetation near Brugg, Switzerland

MICHAEL EISENRING<sup>1,4</sup>, LADISLAUS REZBANYAI-RESER<sup>2</sup> &  
ANDREAS GIGON<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut für Integrative Biologie, ETH-Z, Universitätsstr. 16, CH-8092 Zürich;  
m.eisenring@alumni.ethz.ch

<sup>2</sup> Natur-Museum Luzern, Kasernenplatz 6, CH-6003 Luzern

<sup>3</sup> Institut für Integrative Biologie, ETH-Z, Universitätsstr. 16, CH-8092 Zürich

<sup>4</sup> Korrespondierender Autor

Two forest plots that were thrown down by the storm Lothar on 26.12.1999 in the middle of a beech forest near Habsburg (and were since untouched) and two similar but unaffected plots near Brugg (AG) were compared between 14.4. and 27.6.2011 with respect to vegetation (with the Braun-Blanquet method) and nocturnal Macrolepidoptera. The latter were assessed in 64 light trap nights. 89 species of plants and 84 of Macrolepidoptera (481 specimens) occurred in the storm plots and 37 species of plants and 125 of Lepidoptera (1534 specimens) in the forest plots. For the vegetation, this data is in accordance with the succession theory which states that pioneer habitats like the storm plots have more species than (climax-) forests; for the Macrolepidoptera this is not in accordance with the theory. Furthermore, one could also expect that more plant species would be the nutriment for more Macrolepidoptera species. Possible causes for the small number of Macrolepidoptera species in the storm plots despite more plant species are: (i) poor accessibility of these plots for pioneer species because of the surrounding dense forest, (ii) too little time since the storm for the establishment of viable populations, (iii) in the surroundings, a lack of the pioneer Macrolepidoptera that could colonise the storm plots, (iv) a too small abundance of the food plants for oligophagous Macrolepidoptera caterpillars. The large number of species and specimens of Macrolepidoptera despite the small number of plant species in the forest plots may have to do with the great niche diversity and the stable environment in this habitat. To ensure a great species diversity of Macrolepidoptera we recommend an extensive forest management and a regular creation of interrelated open habitats within the forests.

Keywords: disturbance ecology, isolation, succession, habitat

#### EINLEITUNG

Natürliche Störungen wie Wildfeuer, Lawinen oder Sturmereignisse haben meist nachhaltige Auswirkungen auf die Ökosysteme. Das Wissen um den Einfluss solcher Ereignisse auf ökologische Sukzessionsprozesse, Altersstruktur oder Artenzusammensetzung eines Systems ist unerlässlich für das Verständnis grundlegender

ökologischer Prozesse und somit unter anderem für die Entwicklung neuer Ansätze im Natur- und Umweltschutz.

Während die Auswirkungen natürlicher Störungen auf die Vegetation und die Wirbeltiergemeinschaften relativ gut untersucht sind, sind entsprechende Studien über Arthropoden klar untervertreten (Ober & Hayes 2010). Dies ist erstaunlich angesichts der Tatsache, dass Arthropoden nahezu alle terrestrischen Systeme bezüglich Artenvielfalt und Biomasse an Tieren dominieren und somit eine Schlüsselrolle in vielen Ökosystemen spielen (Kremen *et al.* 1993). Zudem befasst sich ein Grossteil aller störungsökologischer Studien über Arthropoden mit dem Management von Schadinsekten (siehe z.B. Gadgil & Bain 1999; Wichman & Ravn 2001; Kelty 2002). Nur wenige Arbeiten setzten sich mit den grundlegenden Auswirkungen natürlicher Störungen auf die Arthropodendiversität auseinander (siehe jedoch z.B. Southwood *et al.* 1979; Wermelinger *et al.* 2002; Bouget & Duelli 2004).

Im Gegensatz zu Vegetationsanalysen, in denen meist alle Pflanzenarten bestimmt und ihre Anteile auch quantifiziert werden können, ist die Identifizierung aller in einem Gebiet vorkommenden Arthropoden vielfach nicht möglich. Aufgrund der riesigen Anzahl verschiedenster Arten ist es daher meist nötig, sich auf eine Gruppe, die einfach zu fangen und taxonomisch relativ gut erforscht ist, zu beschränken. In den letzten Jahrzehnten haben sich unter anderem nachtaktive Makrolepidopteren (im weiteren Nachtfalter genannt) als solche «Modell-Organismen» bewährt. Nachtfalter können mittels Lichtfallen mit geringem Aufwand gefangen werden; und im Vergleich zu anderen Insekten ist relativ viel über ihre Taxonomie und Ökologie bekannt. Zudem spielen Nachtfalter als Herbivoren, Beute für höhere trophische Stufen oder als Bestäuber eine wichtige Rolle in vielen Ökosystemen.

Die Hypothese, dass Veränderungen der Pflanzendiversität einen Einfluss auf die Diversität von Herbivoren haben (diversity-trophic structure hypothesis, siehe Hutchinson 1959) wurde in vielen Untersuchungen geprüft; eine eindeutige Bestätigung dieser Hypothese konnte jedoch nicht erbracht werden (siehe z.B. Southwood *et al.* 1979; Siemann *et al.* 1998; Haddad *et al.* 2001). Da die Mehrheit der Nachfalterraupen phytophag ist, ist es aber wahrscheinlich, dass Nachtfalter auf Veränderungen der Vegetationszusammensetzung reagieren, welche durch natürliche Störungen verursacht werden.

Der Sturm Lothar von 26. Dezember 1999 war zwischen 1958 und 2007 der stärkste in der Schweiz und warf etwa 14 Millionen m<sup>3</sup> Nutzholz (Usbeck *et al.* 2012). Unser durch Lothar stark in Mitleidenschaft gezogenes Studiengebiet wurde seit dem Sturmereignis nicht wieder aufgeforstet und die Spuren sind immer noch gut sichtbar.

Das Ziel dieser Studie ist es, 12 Jahren nach Lothar, seinen Einfluss auf die lokale Nachtfalter- und Pflanzenvielfalt zu charakterisieren und zu verstehen. Wir stellen dabei die folgenden Hypothesen auf:

1. Die Vielfalt an Pflanzenarten in den vom Sturm beeinflussten Waldflächen (sekundäre Sukzessionsvegetation) ist grösser als in den vom Sturm nicht beeinflussten Waldflächen (Klimaxvegetation).
2. Die Vielfalt an Nachtfalterarten ist positiv mit der Pflanzenvielfalt korreliert, da Pflanzen die primäre Futterquelle für die Nachtfalter-Raupen sind. Die Vielfalt an Nachtfalterarten ist also in den Sturm beeinflussten Waldflächen grösser als in den nicht beeinflussten Waldflächen.

## MATERIAL UND METHODEN

*Untersuchungsorte und Probeflächen*

Nachtfalter (Macrolepidoptera) wurden in zwei Gebieten gefangen, welche unterschiedlich vom Sturm «Lothar» des Jahres 1999 beeinträchtigt wurden.

Das Studiengebiet bei Habsburg (Kanton Aargau, 47°28'12" N, 8°12'34" E, 430 m) (Abb. 1) war ursprünglich ein Buchen-Mischwald (*Galio odorati*-Fagetum nach Keller *et al.* 1998), der durch die Einwirkung des Sturms weitgehend zerstört und seither weder aufgeräumt noch wieder aufgeforstet wurde. Heute, gut 12 Jahre später, wird das Gebiet von Pioniervegetation, und vor allem von Brombeeren (*Rubus fruticosus*) und Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*) dominiert. Unsere Untersuchungsflächen waren von dichtem Wald umgeben (Abb. 1), welcher jedoch, da anders exponiert, nicht als Vergleichsfläche für die Untersuchungen benutzt werden konnte. Das zweite Studiengebiet befand sich auf dem Bruggerberg (Aargau, 47°29'43' N, 8°12'16" E, 410 m), war ebenfalls ein Buchen-Mischwald (*Galio odorati*-Fagetum) und wurde nicht durch «Lothar» beeinträchtigt. Es dient als Referenzgebiet für unsere Studie. Die beiden Gebiete liegen 2.6 km auseinander und sind schwach gegen NE exponiert.



Abb. 1. Lage der Fallenstandorte «Sturm 1» und «Sturm 2» im Sturmhabitat bei Habsburg.

### Vegetationskundliche Methoden

Die Vegetation von vier 400 m<sup>2</sup> grossen Probeflächen um die vier Fallenstandorte (siehe unten) wurde am 14. und 20. April 2011 (mit Ergänzungen am 26. September 2011) nach der Braun-Blanquet-Methode aufgenommen, wie sie von Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) und von Gigon *et al.* (2004) beschrieben ist. Dabei wird die Artmächtigkeit (Kombination von Deckungsgrad und Abundanz) jeder einzelnen Art mit den folgenden Symbolen beschrieben: 5 bedeutet > 75 % Deckungsgrad (D.); 4 bedeutet 50–75 % D.; 3 bedeutet 25–50 % D.; 2 bedeutet 5–25% D. oder < 5% D. aber sehr viele Individuen; 1 bedeutet 1–5 % D. oder < 1 % D. aber viele Individuen; + bedeutet < 1 % D. oder nur wenige Individuen; r bedeutet 1–2 Individuen mit sehr geringem D. Mit Stetigkeit wird die Anzahl Aufnahmen, in denen die betreffende Art in einer Vegetationstabelle vorkommt, bezeichnet. Die Pflanzennamen sind nach Lauber *et al.* (2012) angegeben.

Der mittlere ökologische Zeigerwert der Vegetationsaufnahmen wurde aufgrund des Zeigerwertes der einzelnen Arten (nach Landolt 1977) und mit deren Artmächtigkeit gemäss der von Gigon *et al.* (2004) beschriebenen Methode ermittelt. Es wurden die Werte für Feuchtigkeit, Säuregrad und Nährstoffgehalt des Bodens sowie Temperaturverhältnisse und Lichtverhältnisse des Standortes errechnet. Der Zeigerwert 1 bedeutet immer den geringsten Wert des betreffenden Indikators, 5 den höchsten, z.B. Feuchtigkeitswert F1: trockener Standort, F5: überschwemmter Standort (Landolt 1977).

Für die Berechnung der Shannon-Diversität, der Evenness und von Fisher's alpha wurde die Artmächtigkeit der einzelnen Arten gemäss Gigon *et al.* (2004) wie folgt umgerechnet:

Artmächtigkeit	r	+	1	2	3	4	5
Mittlerer Deckungsgrad %	0.01	0.1	3	15	37.5	62.5	87.5

### Lichtfang der Makrolepidopteren

In beiden Studiengebieten wurden je zwei charakteristische Versuchsflächen ausgewählt; die Waldflächen auf dem Bruggerberg werden im Folgenden als «Wald 1» (Koordinaten: 47°29'44'' N, 8°12'15'' E) und «Wald 2» (47°29'52'' N, 8°12'17'' E) bezeichnet, jene im Sturmhabitat bei Habsburg als «Sturm 1» (47°28'11'' N, 8°12'12'' E) und «Sturm 2» (47°28'09'' N, 8°12'12'' E) (Abb.1).

Vom 4. Mai 2011 bis zum 27. Juni 2011 wurde an jedem Fallenstandort mit je zwei automatischen Lichtfallen gleichzeitig Nachtfalter gefangen. Jede Falle bestand aus vier UV emittierenden Schwarzlichtröhren (15 W) und wurde aus einer Lithiumbatterie (12V) mit Strom versorgt. Eine Trichtervorrichtung leitete die vom UV-Licht angelockten Nachtfalter in ein Gefäss, das mit mehreren Tüchern, die mit einem pyrethrinhaltigen Kontaktgift (Tyra-X, Verhältnis Tyra-X : Wasser, 1 : 10) behandelt worden waren, ausgekleidet war.

Um ein Herumfliegen von gefangenen Faltern in der Falle und somit eine übermässige Abnutzung oder gar Zerstörung der oft charakteristischen Flügelmuster zu verhindern, befanden sich in jedem Fallengefäss mehrere halbe Eierkartons, die für die gefangenen Nachtfalter einen Rückzugsort darstellten.

Alle Fallen wurden 1.5 m über dem Boden installiert. Eine mögliche Überlappung der Fallenlichtkegel wurde minimiert. Jede Falle wurde zwischen 19 und 20 Uhr manuell eingeschaltet und leuchtete während acht Stunden. Um den Einfluss von Mondlicht auf die Fangrate zu minimieren, wurden im Zeitraum von jeweils fünf Tagen vor und nach Vollmond keine Nachtfalter gefangen (mit Ausnahme von Nächten, in denen der Himmel stark bewölkt war, siehe Yela & Holyoak 1997).

Um allfälligen systematischen Fehlern vorzubeugen, welche die Fangrate beeinflussen könnten, wurden höchstens zweimal pro Woche Nachtfalter gefangen. Jede Falle wurde somit je achtmal pro Monat aktiviert. Insgesamt fanden während der ganzen Fangperiode 64 Fangdurchgänge statt.

Die Arten-Akkumulationskurven von Abb. 2 steigen anfangs stark an, flachen aber mit einer zunehmenden Anzahl an Fallen deutlich ab. Dies weist darauf hin, dass ein Grossteil der Nachtfalterarten, die im Mai und Juni im Sturm- bzw. im Waldhabitat vorkamen, während unserer Studie gefangen wurde.

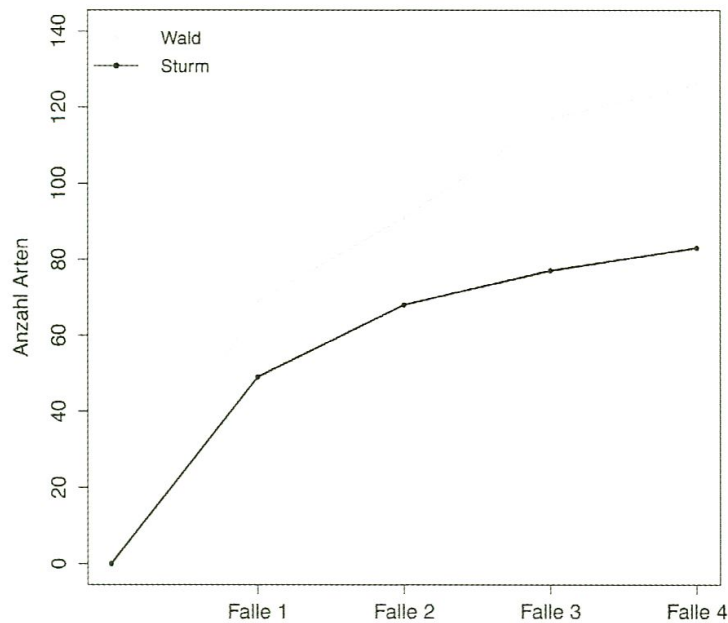


Abb. 2. Kumulative Anzahl an Nachtfalterarten pro Falle, die während der gesamten Fangperiode gefangen wurden.

### *Bestimmung der nachtaktiven Makrolepidopteren*

Die Einteilung der Schmetterlinge in Grossschmetterlinge (Macrolepidoptera) und Kleinschmetterlinge oder Motten (Microlepidoptera) ist bekanntlich aus phylogenetischen Gründen nicht haltbar. Aus praktischen und traditionellen Gründen wird sie aber immer noch verwendet, so auch in der vorliegenden Arbeit über die nachtaktiven Macrolepidoptera (Macroheterocera, im Folgenden als Makrolepidoptera oder einfach als Nachtfalter bezeichnet). Dies ist eine sehr artenreiche Gruppe, die in der Schweiz mit etwa 1300 Arten (SwissLepTeam 2010) vertreten ist, und von der in einem einzigen natürlichen, abwechslungsreichen Lebensraumkomplex bis weit über 500 Arten nachgewiesen werden können (siehe z.B. Rezbanyai-Reser 1984, 2007).

Wegen zahlreicher paralleler, unabhängiger Forschungsansätze existieren derzeit für die Makrolepidopteren mehrere publizierte Systeme, die zum Teil sehr unterschiedlich aufgebaut sind. Auch die dabei angewandte Nomenklatur zeigt manchmal grosse Unterschiede. Obwohl die meisten Artnamen heute ziemlich stabil festgelegt sind, gibt es vor allem bei der Kombination von Gattungs- und Artname etliche Unsicherheiten und dementsprechende Abweichungen. In der vorliegenden Arbeit folgen wir in System und Nomenklatur der europäischen Artenliste von Karsholt & Razowski (1996) bzw. dem SwissLepTeam (2010), unabhängig davon, welche Änderungen in der Fachliteratur seither vorgeschlagen worden sind. Äusserlich schwer bestimmbare Arten wurden aufgrund ihrer Paarungsorgane determiniert.

#### *Berechnung der Diversitäts- und der Ähnlichkeits-Indizes*

Die Diversität der gefangenen Nachtfaltergemeinschaften und der Vegetationsaufnahmen wurde für jede Versuchsfläche mit dem Shannon-Index (Shannon & Weaver 1949) und mit Fisher's alpha (Fisher *et al.* 1943) charakterisiert (Tab. 1).

Der Shannon-Index ist einer der populärsten Diversitätsindizes und wird in vielen pflanzenökologischen und entomologischen Studien angewendet (z.B. Thimonier *et al.* 2011; Wermelinger *et al.* 2002). Er berücksichtigt sowohl Artenzahl als auch Abundanz (Anzahl Individuen pro Art) und beschreibt den mittleren Grad der Ungewissheit, eine bestimmte Art bei zufälliger Probeentnahme anzutreffen. Um erkennen zu können, ob ein Shannon-Diversitätswert mehrheitlich durch die Artenzahl oder durch die Dominanzverhältnisse zwischen den Arten beeinflusst wird, wurde auch die Äquitabilität (Evenness), basierend auf dem Shannon-Index, für jede Versuchsfläche berechnet. Die Äquitabilität widerspiegelt die Dominanzverhältnisse zwischen verschiedenen Arten derselben Fläche. Der Wert schwankt zwischen 1, wenn alle Arten einer Fläche gleich häufig vorkommen, und Null.

Fisher's alpha hat sich als zuverlässiger Diversitätsindex bei unvollständigen Bestandsaufnahmen erwiesen (Beck & Schwanghart 2010), unter anderem auch in Studien der hochdiversen Familie der Lepidopteren (siehe z.B. Holloway *et al.* 1992, Axmacher *et al.* 2004). Fisher's alpha benutzt den Parameter  $\alpha$  der logarithmischen Normalverteilung, um die Diversität einer Probe zu beschreiben. Er basiert auf der Annahme, dass die Häufigkeitsverteilung von Arten in einer Probe der logarithmischen Normalverteilung folgt. Die parametrische Beziehung zwischen Anzahl Individuen und Anzahl Arten ist durch  $\alpha$  gegeben (Robinson 1998).

Die Ähnlichkeit zwischen den Versuchsflächen bezüglich der vorkommenden Pflanzen- bzw. der gefangenen Nachtfalterarten wurden sowohl mit dem Bray-Curtis Index (Bray & Curtis 1957, abhängig von der Häufigkeit der Arten) als auch dem Sørensen-Index (Sørensen 1948) (unabhängig von der Häufigkeit der Arten) berechnet. Beide Indizes nehmen den Wert 1 für völlige Übereinstimmung und 0 für völlige Unähnlichkeit an. Die Indizes wiesen ähnliche Resultate auf, weswegen im Folgenden nur die Ergebnisse des Bray-Curtis Index diskutiert werden. Für die Berechnung der Indizes, wurde das Programm EstimateS (Version 8.2.0) verwendet. Die Äquitabilität wurde gemäss Gigon *et al.* (2004) berechnet.



Abb. 3. — a: Eine vom Sturm Lothar unberührte Waldfläche. — b: Die braunen Überreste von Brombeere (*Rubus fruticosus*) und Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*) dominieren im Frühling grosse Teile der Sturmflächen — c und d: Vom Sturm umgeworfene Bäume schufen Vegetationslücken. Sandige Bereiche um Wurzelstöcke sowie Überbleibsel des ursprünglichen Waldes ergaben unzählige Mikrohabitate.

## ERGEBNISSE

### *Vegetation der Probestflächen*

In beiden Ökosystemen waren vor allem die Rotbuche *Fagus sylvatica*, zum Teil auch Bergahorn *Acer pseudoplatanus*, Weissstanne *Abies alba* und die Weissbuche *Carpinus betulus* dominant, in den Sturmflächen ausserdem noch Rottanne *Picea abies*, Hängebirke *Betula pendula*, Salweide *Salix caprea*, Brombeere *Rubus fruticosus*, Adlerfarn *Pteridium aquilinum* und Spätblühende Goldrute *Solidago gigantea* (siehe Appendix 1). Im Wald waren Waldmeister *Galium odoratum* und Buschwindröschen *Anemone nemorosa* sehr häufig. In den Sturmflächen hatten fast 80 % der Arten eine Artmächtigkeit von 1, also einen Deckungsgrad von 1–5 % und darunter; in den Waldflächen betrug dieser Anteil etwa 60 %.

Pflanzensoziologisch dürften alle vier Flächen zum Waldmeister-Buchenwald *Asperulo odorati*-Fagetum gehören (Keller *et al.* 1998); darauf deuten auch die mittleren Zeigerwerte hin (siehe unten). Alle Flächen waren in den vergangenen Jahrzehnten durch forstliche Eingriffe mit Nadelbäumen angereichert worden. Auffallend ist, dass, wie Appendix 1 zeigt, in den Sturmflächen mit 57 bzw. 71 mehr als doppelt so viele Arten von Farn- und Blütenpflanzen vorkamen als im Wald (24



bzw. 28 Arten). Insgesamt 29 Arten kamen zumindest jeweils einmal in beiden Ökosystemtypen vor: Dies waren fast ausschliesslich typische Waldarten. 26 weitere Arten wurden ausschliesslich in den beiden Sturmflächen festgestellt, jeweils die Hälfte Waldarten bzw. Arten des Offenlandes, also von Wiesen, Brachland und Ruderalflächen. Von den Arten, die nur ein einziges Mal festgestellt wurden, kamen 34 in jeweils einer der Sturmflächen vor: 20 davon können als Offenland-Arten bezeichnet werden. Bei den sechs Arten, die nur ein einziges Mal im Wald festgestellt wurden, handelte es sich ausschliesslich um Waldarten.

Zusammenfassend kann man sagen, dass in den beiden Waldflächen mit insgesamt 37 relativ wenige und zwar fast ausschliesslich Waldarten festgestellt wurden, wogegen in den Sturmflächen mit 89 mehr als doppelt so viele Arten vorkamen, je etwa zur Hälfte Wald- und Offenland-Arten.

In den Sturmflächen waren 38 (42 %) Arten Windverbreiter; in den Waldflächen nur 9 (24 %). Die Abb. 3a–d verschaffen einen Gesamtüberblick und einen Eindruck über die Nischendiversität im Wald- und im Sturmhabitat.

*Mittlere Zeigerwerte der Vegetation*

Die mittleren Zeigerwerte der Vegetation der Sturm- und der Waldflächen bewegen sich alle zwischen 2.9 und 3.4, das heisst, es herrschten sogenannte mittlere Verhältnisse und die Flächen unterschieden sich bezüglich Feuchtigkeit, Säuregrad und Nährstoffgehalt des Bodens sowie in den Temperaturverhältnisse nicht wesentlich voneinander. Einzige Ausnahme waren, wie erwartet, die Lichtverhältnisse, die in den Sturmflächen mit 2.8 leicht besser waren als im Wald (L-Werte 2.5 und 2.6).

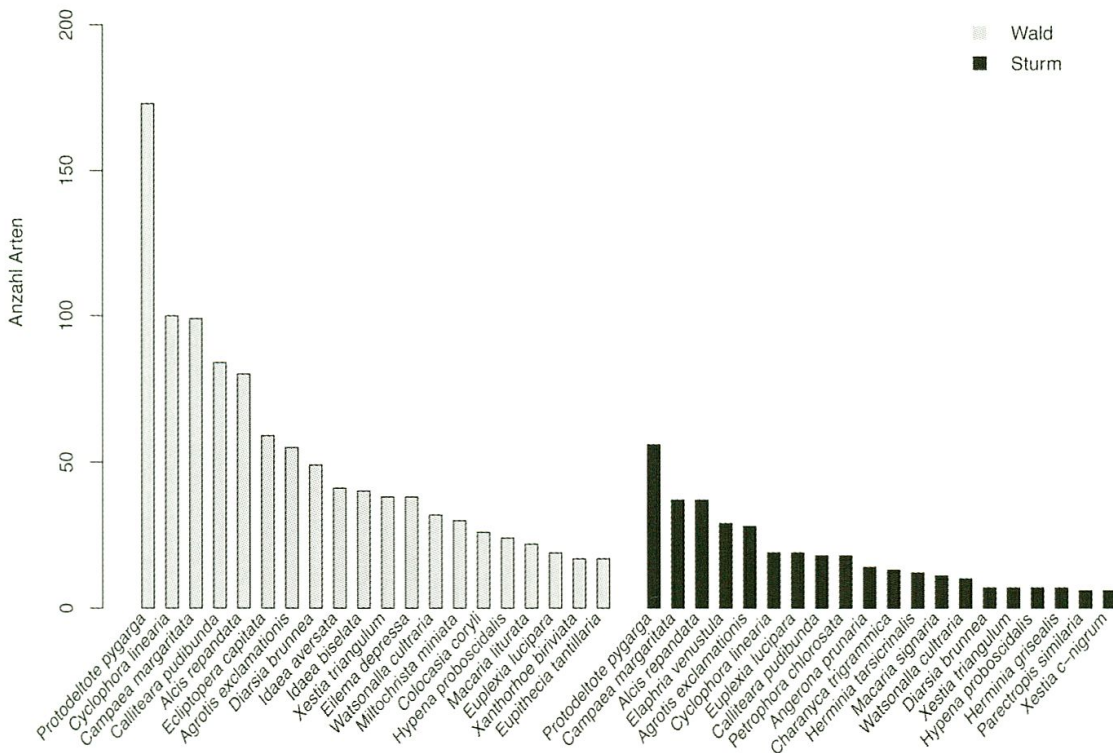


Abb. 4. Häufigkeitsverteilung der 20 häufigsten Nachtfliegenarten, welche im Wald- bzw. im Sturmhabitat gefangen wurden.

*Makrolepidopteren der Sturm- und der Waldflächen*

Auf den Sturmflächen wurden insgesamt 491 Nachtfalter aus 84 Arten gefangen, auf den Waldflächen 1534 aus 125 Arten (Appendix 2). Die 20 häufigsten Arten beider Habitats sind in Abb. 4 in Häufigkeitsdiagrammen dargestellt. Die Anzahl der 20 häufigsten Nachtfalter, welche im Waldhabitat gefangen wurden, machen 68 % aller Arten der Waldflächen aus; in den Sturmflächen liegt der entsprechende Anteil bei 73.5 %.

Die häufigsten Arten der Waldflächen waren: *Protodeltote pygarga* (11.3 % aller Nachtfalter, die auf den Waldflächen gefangen wurden), *Cyclophora linearia* (6.5 %), *Campaea margaritata* (6.5 %), *Calliteara pudibunda* (5.5 %) und *Alcis repandata* (5.2 %). Die häufigsten Arten auf der Sturmflächen waren: *Protodeltote pygarga* (11.4 % aller Nachtfalter, die auf den Sturmflächen gefangen wurden), *C. margaritata* (7.5 %), *A. repandata* (7.5 %), *Elaphria venustula* (5.9 %) und *Agrotis exclamationis* (7.4 %). Elf der 20 häufigsten Arten der Sturm- und der Waldflächen konnten in beiden Habitats nachgewiesen werden. Zwei der 20 häufigsten Sturmflächen-Arten, *Petrophora chlorosata* und *E. venustula* wurden nie im Wald gefangen. Hingegen wurde *Ecliptopera capitata*, die sechsthäufigste Waldart, nicht auf der Sturmfläche nachgewiesen. Sowohl von *Xanthorhoe biriviata* als auch von *Eilema depressa* konnte jeweils nur ein einziges Individuum auf den Sturmflächen gefangen werden. Von besonderem Interesse ist der Nachweis von *Catephia alchymista* (Weisses Ordensband) im Sturmflächenhabitat. Diese Art bevorzugt ein warm-gemäßigtes Klima und ist daher in Südeuropa weitverbreitet. In der Nordschweiz hingegen ist sie extrem selten. Ob dieser Nachtfalter nur als temporärer Migrant in der Nordschweiz anzutreffen ist oder ob sich hier stabile Populationen etablieren konnten, ist uns nicht bekannt.

Tab. 1. Anzahl Arten, Shannon-Diversität, Äquitabilität und Fisher's alpha Diversität der Pflanzengemeinschaften (berechnet mittels konvertierter Braun-Blanquet Werte) und der Makrolepidopteren-Gemeinschaften.

Versuchsfläche	Sturm 1	Sturm 2	Wald 1	Wald 2
<b>Pflanzen</b>				
Anzahl Arten	57	71	24	28
Shannon-Diversität	2.23	2.31	2.06	1.84
Äquitabilität	0.58	0.54	0.65	0.55
Fisher's alpha	7.08	9.34	2.92	3.25
<b>Makrolepidoptera</b>				
Anzahl Arten	69	58	89	112
Shannon-Diversität	3.62	3.46	3.81	3.82
Äquitabilität	0.85	0.85	0.84	0.81
Fisher's alpha	30.16	25.39	29.29	32.97

### *Diversität, Äquitabilität und Ähnlichkeitsindizes der Pflanzen- und der Nachtfaltergemeinschaften*

Die Shannon-Diversitätswerte der Pflanzengemeinschaften der Sturmflächen (beide ca. 2.3) sind nur leicht höher als jene der Waldflächen (beide ca. 2). Die Äquitabilitätswerte (Evenness) aller Flächen sind relativ niedrig (zwischen 0.54 und 0.65) und weisen kein klar erkennbares Muster auf. Die Fisher's alpha-Diversitätswerte der Sturmflächen unterscheiden sich mit 7.08 und 9.34 klar von den tieferen Werten der Waldflächen (beide ca. 3) (Tab. 1).

Die Shannon-Diversitätswerte der Nachtfaltergemeinschaft der Waldflächen sind nahezu identisch (ca. 3.8), jene der Sturmflächen sind mit 3.62 und 3.46 leicht niedriger. Die Äquitabilität der vier Versuchsflächen weisen alle einen Wert um 0.84 auf. Für die Waldfläche 2 wurde mit 32.97 der höchsten Fisher's alpha Diversitätswert errechnet. Ähnlich hohe Werte weisen die Flächen Sturm 1 (30.16) und Wald 1 (29.29) auf. Klar den niedrigsten Wert zeigt Sturm 2 (25.39) (Tab. 1).

Erwartungsgemäss ist für die botanische bzw. die Makrolepidopteren-Gemeinschaften die Ähnlichkeit zwischen den Waldflächen (0.5 bzw. 0.67) grösser als jene zwischen Wald- und Sturmflächen (Werte zwischen 0.13–0.45 bzw. 0.29–0.44) (Tab. 2). Ebenso ist die Ähnlichkeit bezüglich botanischer bzw. Makrolepidopteren-Gemeinschaft zwischen den Sturmflächen grösser (0.46 bzw. 0.69) als jene zwischen Sturm- und Waldflächen.

Tab. 2. Oben: Ähnlichkeitsmatrix der Pflanzengemeinschaften der vier Versuchsflächen basierend auf dem Bray-Curtis Index. Unten: Ähnlichkeitsmatrix der Nachtfaltergemeinschaften der vier Versuchsflächen basierend auf dem Bray-Curtis Index.

	<b>Sturm 1</b>	<b>Sturm 2</b>	<b>Wald 1</b>	<b>Wald 2</b>
<b>Sturm 1</b>	1	0.46	0.17	0.13
<b>Sturm 2</b>		1	0.45	0.43
<b>Wald 1</b>			1	0.5
<b>Wald 2</b>				1

	<b>Sturm 1</b>	<b>Sturm 2</b>	<b>Wald 1</b>	<b>Wald 2</b>
<b>Sturm 1</b>	1	0.69	0.44	0.35
<b>Sturm 2</b>		1	0.39	0.29
<b>Wald 1</b>			1	0.67
<b>Wald 2</b>				1

### *Nahrungspflanzen- und Habitatspräferenzen der Makrolepidopteren und ihrer Raupen*

Die folgenden Informationen über die Nahrungspflanzenpräferenzen der Raupen der festgestellten Nachtfalterarten basieren auf Angaben in Ebert (1994–2005) und auf Beobachtungen von Rezbanyai-Reser.

Von den Nachtfalterarten der Waldflächen werden 13 der 20 häufigsten als klar polyphag beschrieben. Die zweithäufigste Art *Cyclophora linearia*, weist eine hohe Präferenz für Buche *Fagus sylvatica* auf. Es ist jedoch sicher, dass die Raupen dieser Nachtfalterart sich auch von Blättern der Eichen *Quercus* sp. und anderer Laubbäume ernähren. Ähnliches gilt auch für *Watsonalla cultraria*. Die einzige bekannte Nahrungspflanze von *Ecliptopera capitata* ist das Wald-Springkraut *Impatiens noli-tangere*. Wahrscheinlich akzeptiert *E. capitata* aber auch das Kleine Springkraut *I. parviflora* und das eingeschleppte Drüsige Springkraut *I. glandiflora*. Eine Futterpräferenz für Springkräuter wurde auch für die oligophage Art *Xanthorhoe biriviata* beschrieben. Die zwei Arctiidae *Eilema depressa* und *Miltochrista miniata* fressen verschiedene Flechten. *Hypena proboscidalis* weist eine klare Präferenz für die Grosse Brennessel *Urtica dioica* auf, frisst aber vermutlich auch andere Pflanzenarten.

Für die Nachtfalterarten der Sturmflächen werden ebenfalls 13 der 20 häufigsten als polyphag beschrieben. Unter den Arten, die vermutlich polyphag sind, befinden sich *C. linearia*, *W. cultraria* und *H. proboscidalis* (siehe oben). *Petrophora chlorosata* ernährt sich von Adlerfarn *Pteridium aquilinum* und vermutlich weiteren Farnarten. Die Raupen von *Charanyca trigrammica* ernähren sich von verschiedenen krautartigen Pflanzen. Für *Herminia tarsicrinalis* stellen vermoderte Blätter, unter anderem von Brombeeren und Himbeeren also *Rubus* sp., die Hauptnahrungsquelle dar. *Macaria signaria* ernährt sich mehrheitlich von Nadeln der Rotanne *Picea abies*, aber auch anderer Nadelhölzer.

#### DISKUSSION

Die Vegetationsuntersuchungen, insbesondere auch die mittleren Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen, zeigen, dass die Wald- und die Sturmflächen standortskundlich sehr ähnlich sind. Die im Folgenden diskutierten Unterschiede zwischen den beiden Ökosystemtypen sind also auf den Sturm Lothar zurückzuführen. Unser Untersuchungsansatz ist somit ein sogenanntes Natur-Experiment (siehe z.B. Diamond 1983).

Die Sturmflächen wiesen deutlich mehr Pflanzenarten auf als die Waldflächen. Sowohl Shannon als auch Fisher's alpha Diversität sind im Sturmhabitat grösser als im Wald (Tab. 1). Da die Äquitabilitätswerte der Sturmflächen sehr ähnlich wie jene der Waldflächen sind, beruhen die Unterschiede der Shannon-Diversitätsindizes vor allem auf dem grösseren Artenreichtum der Sturmflächen.

Die Mehrheit der Pflanzenarten der Sturmflächen hatte einen Deckungsgrad von  $\leq 1\%$  (Appendix 1). Das Waldhabitat hingegen wies weniger und dominantere Arten auf. Diese Befunde stimmen mit der Sukzessionstheorie überein, welche einen grösseren Artenreichtum und ausgeglichene Dominanzverhältnisse zwischen den Arten in der Sekundärsukzessions-Vegetation, also den Sturmflächen, als in der Klimax-Vegetation, also dem Wald, beschreibt (siehe z.B. Townsend *et al.* 2009). Unsere Ergebnisse bestätigen somit die in der Einleitung formulierte diesbezügliche Hypothese. Die grosse Artenzahl auf den Sturmflächen dürfte auf der grossen Anzahl an verschiedenen Mikrohabitaten und somit Mikroklimaten beruhen. Es ist nicht erstaunlich, dass typische pflanzliche Pionierarten (Einjährige, fakultativ Einjährige sowie Hemikryptophyten), welche einen grossen Anteil des Artenreichtums der Sturmflächen ausmachten, fast nur im Sturmhabitat vorkamen.

Im Gegensatz zu den Pflanzen war die Anzahl an Nachtfalterarten auf den Waldflächen deutlich grösser als auf den Sturmflächen. Tendenziell sind Shannon- und Fisher's alpha-Diversität der Nachtfaltergemeinschaften im Waldhabitat grösser als im Sturmhabitat und generell grösser als in den Pflanzengemeinschaften. Die Äquitabilitätswerte sind für alle Versuchsflächen ähnlich und deutlich grösser als jene der Pflanzengemeinschaften. Somit sind die Unterschiede der Diversitäts- und der Äquitabilitätswerte zwischen den Pflanzen- und den Nachtfaltergemeinschaften auf die viel grösseren Artenzahlen bei den Nachtfaltern zurückzuführen.

Die Hypothese, dass die Artenzahlen an Nachtfaltern und an Pflanzen positiv korrelieren, wird durch unsere Resultate nicht bestätigt. Dies ist einerseits erstaunlich, da viele analoge Untersuchungen eine positive Korrelation festgestellt haben (Southwood *et al.* 1979; Knopps *et al.* 1999; Haddad *et al.* 2001). Andererseits zeigen mehrere Studien, dass die Beziehung zwischen der Artenzahl an Pflanzen und jener an Insekten von einer Vielzahl an Umweltparametern, zeitlichen und räumlichen Faktoren, sowie Prädatoren- und Parasitendiversität beeinflusst wird, so dass nicht in jedem Fall eine einfache positive Korrelation zu erwarten ist (Sharp *et al.* 1974; Siemann *et al.* 1998; Hawkins & Porter 2002).

Eine Erklärung für das Fehlen einer Korrelation zwischen den Artenzahlen an Pflanzen und Nachtfaltern könnte sein, dass von letzteren nicht alle Arten erfasst wurden. Darauf deuten die Arten-Akkumulationskurven hin (Abb. 2). Die Tatsache, dass die Kurven für die Wald- und die Sturmflächen einen ähnlichen Verlauf aufweisen, zeigt allerdings, dass Vergleiche der Artenzahlen zwischen den beiden Habitaten zulässig sind.

Eine Ursache für die vergleichsweise niedrigen Nachtfalterartenzahlen auf den Sturmflächen könnte sein, dass ein Einflug von Pionier-Makrolepidopteren in diese Flächen infolge ihrer Isolation in der Landschaft erschwert ist. Tatsächlich waren unsere Sturmflächen vollständig von dichtem Wald umgeben (Abb. 1). Die für eine Besiedelung der Sturmflächen nötige Vernetzung mit anderen Pionierstandorten fehlte somit. Zudem kann eine mögliche Ausbreitung von Pionierarten über Habitats-Korridore in unsere Sturmflächen praktisch ausgeschlossen werden. Die Ausbreitung von Nachtfaltern mit dem Wind dürfte für unsere Situation eine untergeordnete Rolle spielen. Diese Windverbreitung (Anemochorie) und jene über Tiere (Zoochorie) sind andererseits für Pflanzen von grosser Bedeutung. So ist es nicht erstaunlich, dass 38 Pflanzenarten des Sturmhabitats Windverbreiter waren, während es im Waldhabitat lediglich neun waren.

Die festgestellte geringe Artenzahl an Nachtfaltern in den Sturmflächen kann eventuell auch mit dem Eidgenössischen Forstpolizeigesetz von 1876 und seiner Aktualisierung von 1902 zusammenhängen. Dieses Gesetz verbietet die Beweidung und den Kahlschlag von Wäldern, was eine Abnahme an Pionierflächen und sogenannter «Lichter Wälder» zur Folge hat. Dies kann zu einer grossen Abnahme (bis zum lokalen Aussterben) von Arten führen, die auf solche Habitate angewiesen sind (Bertiller *et al.* 2006). Ein Beispiel einer solchen Art ist der heute in der Schweiz stark gefährdeten Gelbringfalter *Lopinga achine* (Cordillot & Klaus 2011). Analoges könnte auch auf mehrere Nachtfalterarten zutreffen. Mehrere Nachtfalterarten, welche Sukzessionshabitat-Spezialisten sind und somit das neu geschaffene Sturmhabitat hätten besiedeln können, kommen in unserem Untersuchungsgebiet möglicherweise gar nicht mehr vor.

Neben räumlichen Aspekten hängen die geringen Nachtfalterartenzahlen im Sturmhabitat wohl auch mit zeitlichen Faktoren zusammen. Es ist denkbar, dass bis heute noch nicht genug Zeit vorhanden war, damit sich bei gewissen Pionier-Nachtfalterarten eine so genannte kleinste überlebensfähige Population (siehe Primack 2010) etablieren konnte. Während Pflanzen sich oftmals mit einer sehr geringen Anzahl Samen und anschliessend mittels vegetativer Vermehrung in einem Habitat etablieren können, benötigen Falter neben einem Paarungspartner oft auch unterschiedliche Nahrungspflanzen und Mikrohabitate im Laufe ihrer Entwicklung. All dies erschwert den Aufbau einer überlebensfähigen Population.

Im Waldhabitat könnten die grösseren Arten- und Individuenzahlen von Nachtfaltern neben den bereits diskutierten Einflüssen auch auf die hier stabileren Umweltbedingungen bezüglich Mikroklima und Nahrungsangebot zurückzuführen sein, wie dies bereits Southwood *et al.* (1979) darlegten. Zudem könnte die hier grössere strukturelle Diversität (mehrere Schichten und Altersstufen der Holzpflanzen usw.) eine Rolle spielen.

Die Diskrepanz zwischen Pflanzen- und Nachtfalter-Artenreichtum könnte weiter auch darauf zurückzuführen sein, dass die Mehrheit der Pflanzen im Sturmhabitat nur in geringer Dichte vorkam (Deckungsgrad  $\leq 1\%$ ) und vielfach durch sehr dominante Arten wie Adlerfarn *Pteridium aquilinum* oder Brombeere *Rubus fruticosus* überwuchert wurde. Vermutlich konnten sich viele Nachtfalter, die auf die im Sturmhabitat selten vorkommenden Pflanzenarten spezialisiert sind, wegen des geringen Nahrungsangebotes keine überlebensfähigen Populationen bilden. Diese Überlegungen werden durch die folgenden Fakten gestützt: *P. pygarga* oder *C. margaritata* konnten sowohl im Sturm- als auch im Waldhabitat relativ häufig vorkommen, da sie polyphag sind. Im Gegensatz dazu waren die wenigen Nachtfalter, die ausschliesslich auf den Sturmflächen gefangen wurden, *E. venustula* und *P. chlorosata*, auf Nahrungspflanzen spezialisiert, die nur dort in grossen Mengen wuchsen, nämlich Brombeere *Rubus fruticosus* bzw. Adlerfarn *Pteridium aquilinum*.

Was die Anzahl gefangener Nachtfalter Individuen betrifft, wurden im Waldhabitat gut dreimal mehr Tiere gefangen als im Sturmhabitat. Vermutlich ist das Waldhabitat produktiver als das Sturmhabitat (mindestens in den ersten paar Jahren nach dem Sturm). In diesem Fall könnte die grössere Anzahl und Diversität der Nachtfalter im Waldhabitat durch die «More Individuals Hypothesis» (Evans *et al.* 2005, Clarke & Gaston 2006) erklärt werden. Diese besagt, dass eine hohe Produktivität Voraussetzung für eine hohe Individuenzahl ist, was letztlich das langfristige Überleben der betreffenden Arten ermöglicht.

#### *Fazit und Empfehlungen für den Naturschutz*

Wir haben gezeigt, dass der Reichtum an Pflanzenarten im Sturmhabitat, also im Sekundärsukzessions-Habitat grösser ist als im Waldhabitat, d.h. im Klimax-Habitat. Bei den Nachtfalterarten ist genau das Gegenteil der Fall. Es besteht offenbar kein direkter Zusammenhang zwischen Nachtfalter- und Pflanzenartenreichtum. Vielmehr beeinflusst eine Vielzahl unterschiedlicher Faktoren den lokalen Artenreichtum der betreffenden Gruppe. So scheinen stabile Umweltbedingungen sowie ein ausreichendes Nahrungsangebot über einen längeren Zeitraum für die Entstehung und die Erhaltung eines grossen Reichtums an Nachtfalterarten von grosser

Bedeutung zu sein. Die vergleichsweise geringe Zahl an Nachtfalterarten im Sturmhabitat kann vermutlich unter anderem auf den Mangel an Zeit für die Kolonisierung dieses Habitats, auf die Isolation der einzelnen Sturmflächen sowie auf ein zu geringes spezifisches Nahrungsangebot in diesen zurückgeführt werden.

Um eine grosse Artenzahl an Nachtfaltern zu gewährleisten, kommen wir zu einem ähnlichen Fazit wie die Studie von Ober & Hayes (2010). Diese Autoren fordern für die Erhaltung einer grossen Vielfalt an Nachtfaltern in der industrieller Waldbewirtschaftung statt einer intensiven Nutzung auf kleinen Flächen eine weniger intensive aber dafür grossflächigere Bewirtschaftung. In diesem Sinn und aufgrund der dargelegten Ergebnisse empfehlen wir für die Förderung und Erhaltung von Makrolepidopteren in Wäldern wie den von uns untersuchten eine alle paar Jahre stattfindende Schaffung von miteinander vernetzten offenen, d.h. wenig bestockten Waldflächen. Dies entspricht auch dem z.B. von der Fachstelle Naturschutz des Kantons Zürich realisierten Programm «Lichte Wälder» (siehe Bertiller *et al.* 2006).

#### ZUSAMMENFASSUNG

In zwei, vom Orkan Lothar am 26. Dezember 1999 getroffenen, seither nicht «aufgeräumten» Buchenwald-Windwurfflächen bei Habsburg und in zwei entsprechenden, unbeeinflussten Waldflächen bei Brugg (AG) wurden zwischen 14. April und 27. Juni 2011 die Vegetation nach der Braun-Blanquet-Methode sowie die nachtaktiven Makrolepidopteren in insgesamt 64 Lichtfallen-Nächten erfasst. In den Sturmflächen wurden insgesamt 89 Arten von Pflanzen und 84 von Makrolepidopteren festgestellt (insgesamt 481 Individuen), in den Waldflächen 37 bzw. 125 (1534 Individuen). Für die Vegetation entspricht diese Artverteilung der Sukzessionstheorie, gemäss welcher Pionierstadien wie die Sturmflächen mehr Arten aufweisen als (Klimax-)Wälder; für die Makrolepidopteren hingegen nicht. Auch könnte man erwarten, dass mehr Pflanzenarten mehr Arten von Makrolepidopteren-Raupen Nahrung bieten. Mögliche Ursachen für die, trotz grosser Pflanzenartenzahl geringe Arten- und Individuenzahl an Makrolepidopteren in den Sturmflächen sind: (i) Die wegen des umgebenden dichten Waldes schlechte Erreichbarkeit dieser Flächen für typische Pionierarten, (ii) Die seit dem Orkan mit 12 Jahren wohl zu kurze Zeitspanne für den Aufbau überlebensfähiger Populationen, (iii) Ein Fehlen der für die Besiedlung der Sturmflächen in Frage kommenden Pionier-Makrolepidopterenarten in der weiteren Umgebung, (iv) Ein zu geringer Deckungsgrad, also zu geringe Masse an Futterpflanzen für oligophage Nachtfalterarten. Die trotz kleiner Pflanzenartenzahl grosse Makrolepidopteren-Artenzahl in den untersuchten Waldflächen dürfte mit der hier grossen Nischenvielfalt und den langfristig stabilen Umweltbedingungen zusammenhängen. Um im Wald eine möglichst grosse Artenvielfalt an Nachtfaltern zu gewährleisten, wird eine wenig intensive Bewirtschaftung sowie das regelmässige Schaffen von miteinander vernetzten offenen Habitaten («Lichte Wälder») empfohlen.

#### VERDANKUNGEN

Michael Curran, ETH Zürich, und Jan Beck, Universität Basel, danken wir für Beratung in statistischen Fragen, Michael Curran auch für das Erstellen von Abb. 1 und Jan Beck für die Ausleihe der Lichtfallen. Beat Wermelinger, WSL Birmensdorf, führte uns in das Untersuchungsgebiet ein. Den Förstern der Gebiete Habsburg und Bruggerberg danken wir die Möglichkeit, die Untersuchungen in ihren Wäldern durchführen zu dürfen, und Daniel Schmutz vom letztgenannten Forstgebiet für Hilfe mit den Lichtfallen.

#### LITERATUR

- Axmacher, J.C., Tünte, H., Schrupf, M., Müller Hohenstein, K., Lyaruu, H.V.M. & Fiedler, K. 2004. Diverging diversity patterns of vascular plants and geometrid moths during forest regeneration on Mt. Kilimanjaro, Tanzania. — *Journal of Biogeography* 31: 895–904.
- Beck, J. & Schwanghart, W. 2010. Comparing measures of species diversity from incomplete inventories: an update. — *Methods in Ecology and Evolution* 1: 38–44.
- Bouget, C. & Duelli, P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. — *Biological Conservation* 118: 281–299.

- Bray, J.R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. — *Ecological Monographs* 27: 325–349.
- Cordillot, F. & Klaus, G., 2011. Gefährdete Arten in der Schweiz. Synthese Rote Listen, Stand 2010. — Bundesamt für Umwelt, Bern. Umwelt-Zustand 1120: 1–111.
- Diamond, J.M. 1983. Ecology: Laboratory, field and natural experiments. — *Nature* 304: 586–587.
- Ebert, G. (Hrsg.) 1994–2005. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bände 3–10. Ulmer, Stuttgart.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. — *The Journal of Animal Ecology* 12: 42–58.
- Gadgil, P.D. & Bain, J. 1999. Vulnerability of planted forests to biotic and abiotic disturbances. — *New Forests* 17: 227–238.
- Gigon, A., Marti, R. & Scheiwiller, T. 2004. Kurzpraktikum Terrestrische Ökologie. 2. Aufl. — Vdf, Zürich, 157 pp.
- Haddad, N.M., Tilman, D., Haarstad, J. & Knops, J.M.H. 2001. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. — *American Naturalist* 158:17–35.
- Hawkins, B. A & Porter, E.E. 2002. Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. — *American Naturalist* 161:40–49.
- Holloway, J.D., Kirk-Spriggs, A.H. & Khen, C.V. 1992. The response of some rain forest insect groups to logging and conversion to plantation. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 335: 425–436.
- Hutchinson, G. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? — *American Naturalist* 93: 145–159.
- Karsholt, O. & Razowski, J. 1996. The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. — Apollo Books, Stenstrup, Dänemark, 380 pp.
- Keller, W., Wohlgemuth, T., Kuhn, N., Schütz, M. & Wildi, O. 1998. Waldgesellschaften der Schweiz auf floristischer Grundlage. — *Schweizerische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen, Mitteilungen* 73 (2): 1–357.
- Kelty, M.J. 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. — *Forest Ecology and Management* 233:195–204.
- Knops, J.M.H., Tilman, D., Haddad, N.M., Naeem, S., Mitchell, C.E., Haarstad, J. & Ritchie, M.E. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. — *Ecology Letters* 2: 286–293.
- Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F. & Sanjayan, M.A. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. — *Conservation Biology* 7: 796–808.
- Landolt, E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora — *Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts ETH, Zürich* 64: 1–208.
- Lauber, K., Wagner, G. & Gygax, A. 2012. *Flora Helvetica*. 5. Aufl. Haupt, Bern, 1565 pp.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. — Wiley, New York, 547 pp.
- Mühlenberg, M. 1989. *Freilandökologie*. 2. Aufl. — Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden, 430 pp.
- Ober, H.K. & Hayes, J.P. 2010. Determinants of nocturnal Lepidopteran diversity and community structure in a conifer-dominated forest. — *Biodiversity and Conservation* 19: 761–774.
- Primack, R.B. 2010. *Essentials of conservation biology*. 5. Aufl. — Mac Millan Science, Houndsville, 601 pp.
- Rezbanyai-Reser, L. 1984. Zur Insektenfauna von Gersau-Oberholz, Kanton Schwyz. III. Lepidoptera 1: «Macrolepidoptera» («Grossschmetterlinge»). — *Entomologische Berichte (Luzern)*, 12: 1–127.
- Rezbanyai-Reser, L. 2007: Zur Nachtgrossfalterfauna der Umgebung von Biasca-Loderio, 355–360 m, Val Blenio, Kanton Tessin (Lepidoptera: Macroheterocera). — *Entomologische Berichte (Luzern)*, 58: 59–158.
- Robinson, G.S. 1998. Bugs, hollow curves and species-diversity indexes. — *Stats Magazine for the Students of Statistics* 21: 8–13.
- Shannon, C.E. & Weaver W. 1949. *The mathematical theory of communication*. — University of Illinois Press, Illinois, 163 pp.
- Sharp, M., Parks, D.R. & Ehrlich, P.R. 1974. Plant resources and butterfly habitat selection. — *Ecology* 55: 870–875
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J. & Ritchie, M. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity — *American Naturalist* 152: 738–750.



- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. — *Biologiske skrifter* 5: 1–34.
- Southwood, T.R.E., Brown, V.K. & Reader, P.M. 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. — *Biological Journal of the Linnean Society* 12: 327–348.
- SwissLepTeam 2010. Die Schmetterlinge (Lepidoptera) der Schweiz. Eine kommentierte, systematisch-faunistische Liste. — *Fauna Helvetica* 25: 1–349.
- Thimonier, A., Kull, P., Keller, W., Moser, B. & Wohlgemuth, T. 2011. Ground vegetation monitoring in Swiss forests: comparison of survey methods and implications for trend assessments. — *Environmental Monitoring and Assessment* 174: 47–63.
- Townsend, C.R., Harper, J.L. & Begon, M. 2009. *Ökologie*. 2. Aufl. — Springer, Berlin. 640 pp.
- Usbeck, T., Waldner, P., Dobbertin, M., Ginzler, C., Hoffmann, C., Sutter, F., Steinmeier, C., Volz, R., Schneiter, G., & Rebetez, M. 2011. Relating remotely sensed forest damage data to wind data: storms Lothar (1999) and Vivian (1990) in Switzerland. — *Theoretical and Applied Climatology* 108: 451–162.
- Wermelinger, B., Duelli, P. & Obrist, M. K. 2002. Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests. — *Forest, Snow and Landscape Research* 77, 133–148.
- Wichmann, L. & Ravn, H.P. 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. — *Forest Ecology and Management* 148: 31–39.
- Yela, J.L. & Holyoak, M. 1997. Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae). — *Environmental Entomology* 26: 1283–1290.

(erhalten am 15. Februar 2013; angenommen am 16. Mai 2013; publiziert am 30. Juni 2013)

Appendix. 1: Vegetationstabelle der zwei Sturm- und der zwei Waldflächen mit Angaben der Artmächtigkeit und Stetigkeit nach Braun-Blanquet (siehe Methoden).

Pflanzenart	Sturm 1	Sturm 2	Wald 1	Wald 2	Stetigkeit
<i>Abies alba</i>	+	2	2	1	4
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	1	2	1	4
<i>Carpinus betulus</i>	+	2	1	1	4
<i>Deschampsia cespitosa</i>	+	+	+	1	4
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	1	+	+	4
<i>Fagus sylvatica</i>	2	4	3	4	4
<i>Galium odoratum</i>	1	1	1	3	4
<i>Oxalis acetosella</i>	+	+	+	2	4
<i>Rubus fruticosus s.l.</i>	3	3	1	1	4
<i>Viola riviniana</i>	+	+	1	+	4
<i>Anemone nemorosa</i>	+		2	3	3
<i>Carex sylvatica</i>		+	1	+	3
<i>Circaea lutetiana</i>	+	+		+	3
<i>Fraxinus excelsior</i>	+		1	1	3
<i>Picea abies</i>	2	1		+	3
<i>Ajuga reptans</i>	+	+			2
<i>Betula pendula</i>	2	+			4
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1	1			2
<i>Carex remota</i>	+	+			2
<i>Crataegus laevigata</i>	r	+			2
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+			2
<i>Epilobium montanum</i>	+	+			2
<i>Eupatorium cannabinum</i>	+	+			2
<i>Fragaria vesca</i>	1	+			2
<i>Galium aparine</i>	+	+			2
<i>Hypericum perforatum</i>	+	+			2
<i>Impatiens noli-tangere</i>	r	+			4
<i>Impatiens parviflora</i>	+	+			2
<i>Lolium perenne</i>	+	+			2
<i>Luzula pilosa</i>	+	+			2
<i>Pinus sylvestris</i>	+	+			2
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+			2
<i>Pteridium aquilinum</i>	4	1			2
<i>Ranunculus repens</i>	+	+			2
<i>Rumex conglomeratus</i>	+	+			2
<i>Salix caprea</i>	2	1			2
<i>Salix purpurea</i>	1	+			4
<i>Solidago gigantea</i>	3	2			2
<i>Sorbus aria</i>	+	+			2
<i>Tussilago farfara</i>	+	+			2
<i>Urtica dioica</i>	1	1			2
<i>Lysimachia nemorum</i>			+	+	2
<i>Viburnum opulus</i>			1	+	2
<i>Acer platanoides</i>	+			+	2
<i>Athyrium filix-femina</i>	+			+	2
<i>Geranium robertianum s.str.</i>		+		+	2
<i>Geum urbanum</i>		+	r		2
<i>Glechoma hederacea s.str.</i>		+	+		2
<i>Juncus effusus</i>		+	+		2
<i>Lonicera xylosteum</i>		+	r		2
<i>Polygonatum multiflorum</i>	+			+	2
<i>Potentilla sterilis</i>	+			r	2
<i>Prunus avium</i>		1		+	2
<i>Quercus robur</i>		+		+	2
<i>Rubus caesius</i>		1	+		2
<i>Sambucus nigra</i>		+		r	2
<i>Larix decidua</i>	1		1		2
Artenzahl (inkl. unten stehenden Arten)	57	71	24	28	

Arten mit Stetigkeit 1 in den Sturmflächen (S) oder in den Waldflächen (W): *Ranunculus ficaria* W1+, *Achillea millefolium* S2+, *Arrhenatherum elatius* S1+, *Buddleja davidii* S2r, *Carex alba* W21, *Carex umbrosa* S2+, *Cirsium arvense* S2+, *C. vulgare* S2+, *Clematis vitalba* S2+, *Daucus carota* S2+, *Dryopteris carthusiana* S2+, *Erigeron annuus* S1+, *Festuca gigantea* S1+, *F. rubra* S1+, *Hedera helix* W21, *Holcus lanatus* S1+, *Lapsana communis* S2+, *Ligustrum vulgare* S1+, *Lotus corniculatus* S2+, *Luzula luzuloides* W2, *Milium effusum* S1+, *Mycelis muralis* S2+, *Myosotis arvensis* S2+, *Origanum vulgare* S2+, *Plantago major* S2+, *Poa nemoralis* S2+, *Primula elatior* W1+, *Prunus spinosa* S2+, *Ranunculus friesianus* S2+, *Rubus idaeus* S11, *Sambucus racemosa* S21, *Scrophularia nodosa* S2+, *Solanum dulcamara* S1+, *Stachys sylvatica* W1+, *Taraxacum officinale* S2+, *Trifolium pratense* S1+, *T. repens* S2+, *Ulmus glabra* S2+, *Verbena officinalis* S1+, *Veronica officinalis* S2+.

Appendix 2: Makrolepidoptera-Arten und Anzahl Individuen pro Art, die auf den vier Versuchsflächen gefangen wurden.

Taxa (Anzahl Arten)	Sturm 1	Sturm 2	Wald 1	Wald 2
<b>Limacodidae (1)</b>				
<i>Apoda limacodes</i>	0	3	1	2
<b>Lasiocampidae (1)</b>				
<i>Dendrolimus pini</i>	0	0	2	5
<b>Sphingidae (3)</b>				
<i>Mimas tiliae</i>	1	0	0	0
<i>Laothoe populi</i>	0	0	0	1
<i>Hyloicus pinastri</i>	0	0	0	1
<b>Drepanidae (4)</b>				
<i>Thyatira batis</i>	0	3	7	9
<i>Watsonalla binaria</i>	1	0	1	2
<i>Watsonalla cultraria</i>	8	2	17	15
<i>Sabra harpagula</i>	0	0	2	0
<b>Geometridae (61)</b>				
<i>Lomaspiis marginata</i>	3	0	0	3
<i>Ligdia adustata</i>	1	0	0	0
<i>Macaria alternata</i>	0	2	0	1
<i>Macaria signaria</i>	9	2	0	3
<i>Macaria liturata</i>	2	1	10	12
<i>Cepphis advenaria</i>	0	0	0	3
<i>Petrophora chlorosata</i>	10	8	0	0
<i>Opisthograptis luteolata</i>	1	2	0	0
<i>Epione repandaria</i>	1	0	1	0
<i>Apeira syringaria</i>	0	0	0	1
<i>Ennomos quercinaria</i>	0	0	2	11
<i>Angerona prunaria</i>	8	6	7	8
<i>Biston betularia</i>	0	0	1	0
<i>Peribatodes rhomboidaria</i>	0	0	1	0
<i>Peribatodes secundaria</i>	0	0	0	2
<i>Deileptenia ribeata</i>	0	0	2	4
<i>Alcis repandata</i>	18	19	31	49
<i>Hypomecis roboraria</i>	0	0	4	5
<i>Hypomecis punctinalis</i>	2	3	5	3
<i>Ectropis crepuscularia</i>	0	0	0	2
<i>Parectropis similaria</i>	3	3	6	7
<i>Bupalus piniaria</i>	1	0	0	0
<i>Cabera pusaria</i>	1	1	0	0
<i>Cabera exanthemata</i>	2	1	0	1
<i>Lomographa temerata</i>	1	1	6	1
<i>Campaea margaritata</i>	17	20	34	65
<i>Hylaea fasciaria prasinaria</i>	0	1	1	2
<i>Geometra papilionaria</i>	1	0	0	0
<i>Thalera fimbrialis</i>	0	0	1	0
<i>Cyclophora annularia</i>	0	0	2	0
<i>Cyclophora punctaria</i>	1	2	3	0
<i>Cyclophora linearia</i>	9	10	55	45
<i>Timandra comae</i>	1	0	1	1
<i>Idaea rusticata</i>	0	0	1	0
<i>Idaea biselata</i>	1	1	11	29
<i>Idaea aversata</i>	1	1	12	29
<i>Xanthorhoe biriviata</i>	1	0	5	12

<i>Xanthorhoe montanata</i>	0	0	0	1
<i>Catarhoe cuculata</i>	1	0	0	0
<i>Epirrhoe alternata</i>	0	0	1	2
<i>Camptogramma bilineata</i>	0	0	2	1
<i>Mesoleuca albicillata</i>	0	0	1	1
<i>Lampropteryx suffumata</i>	0	0	0	3
<i>Eulithis pyraliata</i>	1	0	4	2
<i>Ecliptopera silaceata</i>	0	0	12	3
<i>Ecliptopera capitata</i>	0	0	19	40
<i>Chloroclysta truncata</i>	2	2	6	8
<i>Thera variata</i>	0	0	0	1
<i>Thera britannica</i>	1	1	3	8
<i>Thera vetustata</i>	0	0	1	3
<i>Electrophaes corylata</i>	0	0	1	0
<i>Colostygia pectinataria</i>	1	1	6	6
<i>Melanthia procellata</i>	0	0	0	3
<i>Eupithecia abietaria</i>	0	0	0	1
<i>Eupithecia selinata</i>	0	0	1	0
<i>Eupithecia subfuscata</i>	0	2	1	1
<i>Eupithecia tantillaria</i>	1	2	5	12
<i>Chloroclystis v-ata</i>	2	0	3	7
<i>Rhinoprora rectangulata</i>	0	1	1	1
<i>Asthena albulata</i>	2	1	0	0
<i>Hydrelia flammeolaria</i>	0	0	2	1
<b>Notodontidae (7)</b>				
<i>Drymonia dodonaea</i>	0	0	1	2
<i>Drymonia obliterata</i>	2	1	3	5
<i>Ptilodon capucina</i>	1	2	2	4
<i>Ptilodon cucullina</i>	0	0	0	1
<i>Phalera bucephala</i>	0	0	5	6
<i>Peridea anceps</i>	0	0	1	1
<i>Stauropus fagi</i>	0	0	1	2
<b>Noctuidae (47)</b>				
<i>Moma alpium</i>	0	1	0	0
<i>Craniophora ligustri</i>	0	1	3	1
<i>Herminia tarsicrinalis</i>	6	6	2	3
<i>Herminia grisealis</i>	4	3	7	8
<i>Zanclognatha tarsipennalis</i>	0	0	0	1
<i>Catephia alchymista</i>	0	1	0	0
<i>Laspeyria flexula</i>	1	0	9	5
<i>Hypena proboscidalis</i>	5	2	13	11
<i>Hypena rostralis</i>	0	0	0	1
<i>Rivula sericealis</i>	0	0	3	2
<i>Diachrysia chrysitis</i>	0	0	1	0
<i>Abrostola triplasia</i>	0	0	0	1
<i>Protodeltote pygarga</i>	27	29	51	122
<i>Trisateles emortualis</i>	1	0	5	8
<i>Shargacucullia prenanthis</i>	0	0	0	1
<i>Elaphria venustula</i>	13	16	0	0
<i>Hoplodrina octogenaria</i>	0	0	0	6
<i>Hoplodrina blanda</i>	0	0	0	1
<i>Hoplodrina ambigua</i>	0	0	0	2
<i>Charanyca trigrammica</i>	2	11	2	4

<i>Rusina ferruginea</i>	1	3	0	1
<i>Euplexia lucipara</i>	9	10	8	11
<i>Callopietria juvenina</i>	1	0	0	0
<i>Cosmia trapezina</i>	0	0	0	1
<i>Apamea monoglypha</i>	0	0	3	3
<i>Apamea anceps</i>	0	1	0	0
<i>Apamea sordens</i>	1	0	0	0
<i>Apamea scolopacina</i>	0	0	1	4
<i>Oligia strigilis</i>	0	4	2	2
<i>Oligia versicolor</i>	0	0	2	1
<i>Oligia latruncula</i>	5	0	0	1
<i>Melanchra persicariae</i>	1	0	4	1
<i>Polia nebulosa</i>	1	0	0	1
<i>Mythimna albipuncta</i>	0	1	0	1
<i>Mythimna pallens</i>	1	0	0	0
<i>Axylia putris</i>	1	0	1	1
<i>Ochropleura plecta</i>	1	2	3	12
<i>Diarsia mendica</i>	0	0	3	5
<i>Diarsia brunnea</i>	4	3	18	31
<i>Noctua pronuba</i>	0	0	1	1
<i>Noctua comes</i>	0	0	1	0
<i>Noctua fimbriata</i>	0	0	2	1
<i>Xestia c-nigrum</i>	4	2	0	2
<i>Xestia ditrapezium</i>	5	0	1	16
<i>Xestia triangulum</i>	5	2	16	22
<i>Agrotis exclamationis</i>	21	7	13	42
<i>Agrotis segetum</i>	0	1	0	2
<b>Pantheidae (2)</b>				
<i>Panthea coenobita</i>	0	0	1	0
<i>Colocasia coryli</i>	1	1	13	13
<b>Lymantriidae (3)</b>				
<i>Lymantria monacha</i>	0	0	5	11
<i>Calliteara pudibunda</i>	15	3	32	52
<i>Arctornis l-nigrum</i>	1	0	2	3
<b>Nolidae (2)</b>				
<i>Nycteola revayana</i>	0	1	0	1
<i>Pseudoips prasinana</i>	2	1	1	2
<b>Arctiidae (12)</b>				
<i>Mitochondria miniata</i>	3	2	9	21
<i>Atolmis rubricollis</i>	0	0	0	2
<i>Lithosia quadra</i>	0	0	0	2
<i>Eilema depressa</i>	1	0	16	22
<i>Eilema griseola</i>	2	0	0	0
<i>Eilema lurideola</i>	1	2	9	6
<i>Eilema complana</i>	1	0	0	1
<i>Eilema sororcula</i>	0	0	0	1
<i>Phragmatobia fuliginosa</i>	0	1	0	0
<i>Spilosoma lutea</i>	1	2	3	6
<i>Spilosoma lubricipeda</i>	0	0	2	5
<i>Callimorpha dominula</i>	0	0	0	5
Artenzahl	69	58	89	112