©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 29: 277–296. Göttingen 2009.

Vegetationsdynamik verlandeter Biberteiche auf der Insel Navarino (Feuerland-Archipel, Chile)

– Romy Werner, Kurt Jax, Hans Jürgen Böhmer –

Zusammenfassung

Die vorliegende Fallstudie veranschaulicht die Auswirkungen des invasiven Nordamerikanischen Bibers (*Castor canadensis*) auf den autochthonen *Nothofagus*-Wald der ca. 2500 km² großen Insel Navarino im Feuerland-Archipel (Archipiélago de Tierra del Fuego), Chile. Dazu wurden auf den Sukzessionsflächen verlandeter Biberteiche (1) Diversität (absolute Artenzahl, mittlere Artenzahl, Artendichte, Shannon-Wert und Evenness), (2) Artenzusammensetzung, (3) Anteil gebietsfremder Pflanzenarten, (4) Baumartenzusammensetzung, (5) Dichte, (6) Stammdurchmesser und (7) die Wuchshöhe der Gehölzverjüngung untersucht. Die Ergebnisse zeigen auf den Sukzessionsflächen eine deutliche Zunahme der Diversität mit Ausnahme der mittleren Artenzahl. Die ehemaligen Biberteiche zeichnen sich durch eine charakteristische Artenzusammensetzung aus, die insbesondere durch Weide- und Überschwemmungszeiger bestimmt wird und sich erheblich von biberfreien Waldflächen unterscheidet. Der Anteil gebietsfremder Pflanzenarten variiert stark, wofür noch keine Determinanten festgestellt werden konnten. Im Unterschied zu von Bibern unbeeinflussten *Nothofagus*-Wäldern wird die Verjüngung auf den Sukzessionsflächen von *Nothofagus antarctica* dominiert. Es wurden folgende fünf Faktoren identifiziert, die als wesentliche Steuergrößen für die Etablierung von *Nothofagus* in Betracht gezogen werden können: (1) relative Lage des Spenderbiotops, (2) Vorkommen von Totholz, (3) Beweidung, (4) Konkurrenz und (5) Überschwemmung.

Abstract: Vegetation dynamics on abandoned beaver ponds on Navarino Island (Fuegian Archipelago, Chile)

The main objective of the present case study is to analyse the effects of the invasive North American beaver *(Castor canadensis)* on the autochtonous *Nothofagus* forest on Navarino Island in the Fuegian Archipelago (Archipiélago de Tierra del Fuego), Chile. On the study sites, (1) plant species diversity (absolute and mean species number, species density, Shannon value and evenness), (2) plant species composition, (3) proportion of exotic plant species, (4) tree species composition, (5) tree density, (6) trunk diameter, and (7) height of newly established trees were surveyed. Our results show that the invasive beaver causes a significant increase in diversity (except for mean species number) on abandoned beaver ponds as compared to beaver-free forest sites. Moreover, every single succession site is characterised by a specific species composition, which is primarily influenced by cattle grazing and/or flooding. The proportion of exotic species varies strongly between the sites. The factors for this variation could, however, not be determined with final certainty. In contrast to *Nothofagus* forests uninfluenced by beavers, regeneration on the abandoned ponds shows a pronounced dominance of *Nothofagus antarctica*. The following five factors were identified that presumably control the establishment of *Nothofagus*, (1) relative location of a source patch, (2) presence of woody debris, (3) grazing, (4) competition and (5) flooding.

Keywords: succession, regeneration, biological invasion, species diversity, exotic species.

1. Einführung

Die *Nothofagus*-Wälder des Feuerland-Archipels sind die südlichsten Waldökosysteme der Erde (ROZZI et al. 2003) und eines der letzten naturnahen, nicht fragmentierten Waldgebiete der gemäßigten Breiten (ANDERSON et al. 2006b). Ihre Dynamik wird vornehmlich durch natürliche Störungen, insbesondere periodisch auftretende Stürme gesteuert (VEBLEN et al. 1996). Auf den Störflächen setzt eine großflächige Sekundärsukzession ein, die die Bildung gleichaltriger Bestände (Kohorten, vgl. MUELLER-DOMBOIS 1987) zur Folge hat (REBERTUS et al. 1997). Das Resultat ist ein Mosaik unterschiedlich alter *Nothofagus*-Bestände.

Seit wenigen Jahrzehnten wird diese Walddynamik durch den invasiven Nordamerikanischen Biber (*Castor canadensis*) beeinflusst (ANDERSON et al. 2006b). Nachdem 25 Paare der gebietsfremden Art bereits im Jahr 1946 auf Isla Grande, der größten Insel des Feuerland-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

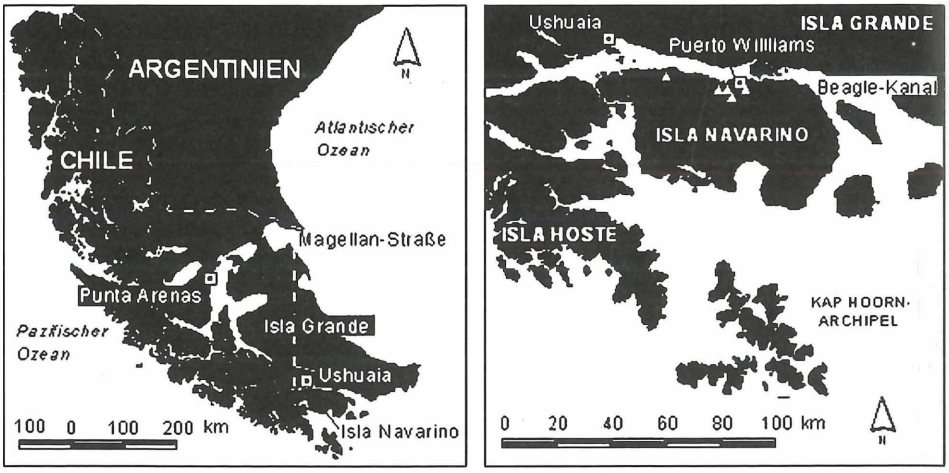


Abb. 1: Das Feuerland-Archipel bildet die Südspitze Südamerikas (Übersichtskarte links). Isla Navarino mit der Hauptstadt Puerto Williams liegt zwischen Isla Grande und dem Kap Hoorn-Archipel (Ausschnitt rechts). Die Dreiecke markieren die Lage der Untersuchungsflächen.

Fig. 1: The location of the Fuegian Archipelago at the southern tip of South America (left side). Isla Navarino is situated between Isla Grande and the Cape Horn Archipelago (detailed map, right side). The triangles mark the location of the plots.

Archipels, eingeführt wurden (LIZARRALDE 1993), erreichten einige Tiere im Jahr 1962 nach der Überquerung des Beagle-Kanals erstmals die Nordküste der Insel Navarino (SIELFELD & VENEGAS 1980; s. Abb. 1). Seither ist die Biberpopulation auf Navarino stark angewachsen. Ihr Areal erstreckt sich inzwischen über die gesamte Insel und erreicht eine Dichte von 2,05 Biberkolonien je km Gewässerlauf (ANDERSON et al. im Druck). Im Feuerland-Archipel existieren derzeit schätzungsweise über 100.000 Individuen (CHOI 2008).

Die Auswirkungen biologischer Invasionen sind generell hochdivers und müssen fallspezifisch beurteilt werden (BÖHMER 2008). Invasive Arten können beispielsweise die Abundanz von Arten innerhalb einer Pflanzengemeinschaft sowie die physischen Eigenschaften eines Ökosystems grundlegend modifizieren (JONES et al. 1994, MACK et al. 2000). Biber verändern die Landschaftsstruktur und die Artenzusammensetzung der Südbuchen-Wälder durch Herbivorie und Dammbau (LIZARRALDE et al. 1996). Mit Hilfe der Dämme soll der schwankende Wasserstand von Flüssen reguliert werden, was die Überstauung auenaher Standorte zur Folge hat. Ein Biberteich bietet zudem Schutz vor Feinden und dient als Vorratsspeicher; er wird in der Regel von einer Biberkolonie, bestehend aus einem Elternpaar und den bis zu zwei Jahre alten Jungtieren, bewohnt. Die Größe eines Biberteiches variiert in Abhängigkeit vom Relief; sie beträgt in den Hochebenen Feuerlands durchschnittlich 2660 m² und im Tiefland bis zu 160000 m² (LIZARRALDE 1993). Die Umgebung eines Teiches wird stark von der Biberkolonie herbivorisiert. Biber ernähren sich hauptsächlich von der Rinde und dem Kambium holziger Arten sowie von Blättern und Zweigen (SIELFELD & VENEGAS 1980). Im Feuerland-Archipel bilden die drei *Nothofagus*-Arten *Nothofagus pumilio, N. antarctica* und *N. betuloides* die Nahrungsgrundlage des Bibers (SAG 2003).

VEBLEN et al. (1996) gehen davon aus, dass durch den Biber initiierte Überschwemmung und damit einher gehende Bodenvernässung eine größere Gefahr für *Nothofagus*-Wälder darstellen als Herbivorie. Keine der im Feuerland-Archipel vorkommenden *Nothofagus*-Arten überlebt die permanente Überstauung der Stammbasis (SIELFELD & VENEGAS 1980). Zudem sterben nicht nur unmittelbar im Wasser stehende Bäume ab; vielmehr sind die *Nothofagus*-Bestände in der Umgebung eines Biberteiches oftmals großflächig von der Anhebung des Grundwasserspiegels betroffen und gehen in Folge der Bodenvernässung

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Abb. 2: Verlassener Biberteich bei Guerríco, Insel Navarino.
Fig. 2: Abandoned beaver pond near Guerríco, Navarino Island.



Abb. 3: *Nothofagus*-Aufwuchs auf ehemaligem Biberteich, Insel Navarino.
Fig. 3: *Nothofagus* saplings on a former beaver pond, Navarino Island.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

ebenfalls zu Grunde. SILVA (2003) geht davon aus, dass bisher 40,5%–51,6% des gesamten Waldvorkommens auf Navarino in irgendeiner Weise durch den Biber geschädigt wurden.

Die Anlage eines Biberteiches hat zudem weitreichende Auswirkungen auf eine Reihe von Umweltfaktoren, die für andere Organismen bedeutend sind (JONES et al. 1994). Ein Damm verändert die Dynamik des Fließgewässers und bewirkt die Akkumulation von Sediment und organischem Material (SIELFELD & VENEGAS 1980). Organisches Material verändert die biochemische Zusammensetzung von Sediment, Wasser und Boden (LIZARRALDE 1993). Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor reichern sich im Sediment an; sie werden vermutlich langfristig gebunden und modifizieren nachhaltig den Nährstoffkreislauf in *Nothofagus*-Wäldern (LIZARRALDE et al. 1996). Wenn die Nahrungsgrundlage in der Umgebung erschöpft ist oder Revierkonflikte auftreten, wird der Teich aufgegeben. Die nicht mehr gepflegten Dämme brechen nach einiger Zeit und es bildet sich erneut ein Gerinnebett; die vormalige Teichfläche verlandet. Die auf dem neuen Standorttyp einsetzende Sukzession (s. Abb. 2, Abb. 3) wird maßgeblich durch Nährstoffanreicherung beeinflusst (SIELFELD & VENEGAS 1980). Auf Grund des hohen Lichteinfalls, der Akkumulation von organischem Material und der hohen Bodenfeuchtigkeit kann davon ausgegangen werden, dass sich auf verlandeten Biberteichen produktive Wiesengesellschaften einstellen (LIZARRALDE 1993, vgl. NAIMAN et al. 1994).

Während die Sukzessionsfolgen auf Biberteichen in der Heimat des Nordamerikanischen Bibers bereits mehrfach untersucht wurden (vgl. z. B. NAIMAN et al. 1988, SNODGRASS 1997, MCMASTER & MCMASTER 2000, MCMASTER & MCMASTER 2001), ist über die Auswirkungen des *invasiven* Bibers auf die Vegetation im Feuerland-Archipel wenig bekannt. Der Biber trifft hier auf Arten, mit denen er keine gemeinsame (evolutionäre) Geschichte hat; es entstehen bisher nicht dagewesene „neue" Ökosysteme (HOBBS et al. 2006), in denen der Wald sich in völlig anderer Weise „regenerieren" könnte als bisher. Die vorliegende Untersuchung geht daher der Frage nach, welche Auswirkungen des invasiven Bibers auf den *Nothofagus*-Wald im Feuerland-Archipel aktuell nachweisbar sind. Regeneriert sich der Wald überhaupt? Wenn ja, gleicht der Sukzessionsverlauf bekannten Mustern bzw. der neu entstehende Wald dem ursprünglichen Wald? Basierend auf der Annahme, dass die durch Biber ausgelösten Standortveränderungen langfristig Einfluss auf Pflanzengesellschaften nehmen, werden unterschiedliche Sukzessionsstadien hinsichtlich ihrer Diversität und Artenzusammensetzung analysiert. In diesem Zusammenhang wird der Anteil gebietsfremder Pflanzenarten gesondert betrachtet. Einen weiteren Schwerpunkt der Untersuchung bildet das Regenerationsverhalten der *Nothofagus-Arten.*

2. Untersuchungsgebiet

Das kalt-gemäßigte Klima Navarinos ist durch starke Westwinde und ganzjährige Niederschläge geprägt (TUHKANEN et al. 1989, GUTIÉRREZ et al. 1991). Der Jahresniederschlag in Puerto Williams beträgt 467,3 mm bei einer mittleren Temperatur von 6,0° C (MOORE 1983).

Turbidite, die vornehmlich von braunen Podsol-Böden mit geringer Mächtigkeit überprägt werden, bilden den geologischen Untergrund des Untersuchungsgebietes (vgl. TUHKANEN et al. 1989).

Die Vegetation der Insel wird großflächig von reinen *Nothofagus*-Wäldern auf der Nordhälfte und Mooren im Süden bestimmt. *Nothofagus pumilio* (span.: lenga) und die immergrüne Baumart *N. betuloides* (span.: coigue) bilden die vorherrschenden Mischwälder, die bisweilen von sommergrünen *Nothofagus*-Wäldern mit *N. pumilio* als Hauptbestandsbildner abgelöst werden. *N. antarctica* (span.: ñirre) wird auf ungünstigere Standorte abgedrängt (VEBLEN et al. 1996). Die Bestandsbegründung auf Windwurfflächen erfolgt in der Regel durch die vor der Störung dominante Baumart (VEBLEN et al. 1996), im *Nothofagus pumilio*-Wald vorwiegend durch Samenniederschlag angrenzender Bestände oder überlebender Bäume (REBERTUS et al. 1997). Sofern im *Nothofagus betuloides*-Wald nicht arteigener Unterwuchs die Bestandsbegründung übernimmt, vermag vor allem in flachen

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Küstengebieten die Baumart *Drimys winteri* die Regeneration von *N. betuloides* nahezu vollständig zu unterdrücken (REBERTUS & VEBLEN 1993, GUTIÉRREZ et al. 1991). In gemischten Beständen (*N. betuloides, N. pumilio*) etablieren sich beide vormaligen Bestandsbildner und koexistieren. Treten keine weiteren Störungen auf, geht ein *Nothofagus*-Bestand im Alter von 225–250 Jahren allmählich in Alterswald über (REBERTUS et al. 1997).

Die Gesamtzahl der Gefäßpflanzen auf Navarino beschränkt sich auf ca. 239 Arten einschließlich 17% gebietsfremder Pflanzenarten (DOLLENZ et al., in Bearbeitung, zit. in ROZZI et al. 2004). Letztere wurden vornehmlich zu Beginn des 20. Jahrhunderts von europäischen Viehzüchtern eingeführt, um Weiden zu kultivieren (ROZZI et al. 2004).

Die Insel wird bis heute durch ein hohes Maß an Naturnähe geprägt, da das Gebiet kaum erschlossen ist; neben einer Schotterstraße entlang der Nordküste existieren lediglich einzelne wenig begangene Fußwege ins Inselinnere. Die Bevölkerung der etwa 2528 km^2 großen Insel (ca. 2500 Einwohner) konzentriert sich auf den Ort Puerto Williams (55.08°S, 67.67°W; s. Abb. 1). Landnutzung wird zum einen in Form unkontrollierter Rinderbeweidung entlang der Nordküste praktiziert. Zum anderen wird auf wenigen ausgewiesenen Flächen in Siedlungsnähe Forstwirtschaft betrieben, die der Brennholznutzung zur Versorgung der einheimischen Bevölkerung dient.

Von den verlandeten Biberteichen auf Navarino kann angenommen werden, dass sich die ältesten im Norden der Insel befinden, von wo aus sich die Biberpopulation weiter ausbreitete. Details zum genauen Verlauf der Ausbreitung des Bibers bzw. zum Alter der ehemaligen Biberteiche liegen nicht vor. Die Untersuchungsflächen (Sukzessions- und Referenzflächen) befinden sich ausschließlich im nördlichen Teil der Insel in den äußeren, von Wald gesäumten Gebieten, maximal 25 km von Puerto Williams entfernt. Von den fünf untersuchten Sukzessionsflächen sind zwei Flächen (T3, T6) mit dichter *Nothofagus*-Verjüngung bestanden, während Fläche T2 von einzelnen *Nothofagus*-Schösslingen besiedelt wird (s. Tab. 1). Sukzessionsfläche T4 zeichnet sich durch einen ausgeprägten Weidecharakter aus und Fläche T5 wird von verschlämmten Gerinnen durchzogen. Alle Sukzessionsflächen sind

Tabelle 1: Kurzcharakteristik der Sukzessionsflächen (T2–T6)

Table 1: Characteristics of succession sites (T2–T6)

Fläche	**Lage**	***Nothofagus*-Verjüngung**	**Vegetation (dominante Arten, Gattungen, Lebensformen etc.)**	**Vernässungsgrad**	**Besonderheiten**
T2	*Nothofagus betuloides*-Bestand	einzelne Jungpflanzen	*Carex curta*, Lebermoose	feucht, einzelne Wasserstellen	Altgras, dichte Vegetationsdecke aus *Carex curta*
T3	*Nothofagus betuloides*-Bestand	*Nothofagus antarctica* - *Bestand*	Characeen, Zwergsträucher, Sträucher	mäßig feucht bis trocken	Altgras
T4	gemischter *Nothofagus*-Bestand (*N. betuloides, N. pumilio*)	Offenfläche	Weidearten	trocken, fortgeschrittene Bodengenese, stark eingetieftes Bachbett	Rinderbeweidung
T5	gemischter Bestand (*Drimys winteri, N. betuloides*)	einzelne Jungpflanzen	Gramineen, Wasserpflanzen	nass bis trocken, Wasserstellen, verschlämmte Bachabschnitte	ausgeprägtes Mikrorelief
T6	Ökoton (*N. pumilio*-Bestand, Moor)	*Nothofagus antarctica* - *Bestand*	Gramineen, Ruderalarten, fakultative Moorarten, *Sphagnum* spec.	nass bis feucht, regelmäßige Überschwemmungen	-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

mehr oder weniger stark mit Totholz übersät, vermutlich vorwiegend Überreste der ehemaligen Bestände. Für einen Teil der Sukzessionsflächen wurden Vernässungen durch hoch anstehendes Grundwasser (T2, T3) bzw. Überschwemmungen (T6) beobachtet. Dagegen weist die beweidete Fläche (T4) ausgesprochen trockene Bodenbedingungen sowie eine fortgeschrittene Bodengenese auf. Überschwemmungen sind hier auf Grund des stark eingetieften bzw. verlagerten Flusslaufs (T2 und T3) wenig wahrscheinlich. Dementsprechend halten sich auf diesen Flächen bzw. in deren Umgebung vermutlich keine Biber mehr auf; vorstellbar wäre dies unter den gegebenen Bedingungen lediglich in der Nähe von T6. Die Sukzessionsflächen sind unmittelbar von Wald bzw. im Fall von T6 von einem Moor umgeben. Meist ist von den Sukzessionsflächen zum Wald hin ein leichter Höhenanstieg zu verzeichnen.

Bei den Referenzflächen handelt es sich um zwei immergrüne *Nothofagus betuloides*-Bestände (W2, W3), einen gemischten Bestand (*N. betuloides* und *N. pumilio*, W4) sowie um einen reinen *Nothofagus pumilio*-Bestand (W6, s. Tab. 1), die weitgehenden Kronenschluss aufweisen. Eine Ausnahme stellt Referenzfläche W5 dar. Der scheinbar von Windwurf beeinträchtigte Bestand wird lediglich von wenigen adulten *N. betuloides*-Individuen geprägt. Vorherrschend ist die von *Drimys winteri* dominierte Verjüngung.

Für alle Sukzessions- und Referenzflächen wird forstwirtschaftliche Nutzung definitiv ausgeschlossen. Rinderbeweidung wurde allein auf T4 nachgewiesen; auf allen anderen Flächen waren keinerlei Spuren von Weidetieren (Biss-, Trittspuren, Exkremente) oder sonstige Anzeichen irgendeiner Nutzung erkennbar.

3. Methoden

3.1. Aufnahmedesign

Die Sukzessionsflächen befinden sich auf fünf verlandeten Biberteichen, die nach den Kriterien (1) Vegetationsstruktur und (2) Größe des Biberteiches (0,1ha < x < 1ha) ausgewählt wurden. Es wurden lediglich Flächen mit einer relativ einheitlichen Vegetationsstruktur einbezogen, um die Charakterisierung eines einzelnen Sukzessionsstadiums zu erleichtern. Flächen, die verschiedene Sukzessionsstadien auf Grund einer abschnittsweisen Verlandung aufweisen, wurden nicht berücksichtigt.

Das Aufnahmedesign der Sukzessionsflächen besteht aus jeweils 12 quadratischen, rasterförmig angeordneten Aufnahmeflächen (3 x 3 m). Das Raster wurde in Anpassung an die Form des Teiches variabel ausgerichtet (2 x 6 bzw. 3 x 4 Aufnahmeflächen). Der Rasterabstand beträgt 10 m in Richtung des Dammverlaufs und 8 m in Richtung des Gewässerlaufs.

Die Verjüngung auf den Sukzessionsflächen wurde an Hand der Artmächtigkeit der Juvenile I (Wuchshöhe < 20 cm) bzw. mittels der Anzahl der Juvenile II (Wuchshöhe > 20 cm) erfasst. Bei den Letztgenannten wurden zudem der Stammdurchmesser (STD) in 20 cm Höhe sowie die Wuchshöhe gemessen.

Weiterhin wurde auf den Sukzessionsflächen T2, T3 und T6 eine Jahrringanalyse durchgeführt, um Anhaltspunkte über das Alter der Verjüngung zu erhalten. Dazu wurden stichprobenartig je Sukzessionsfläche drei Jungbäume in der Größenordnung der jeweils maximalen STD neben den Aufnahmequadraten an der Bodenoberfläche abgesägt. Das ermittelte Alter bezeichnet das Mindestalter der Verjüngung. Zu berücksichtigen ist, dass einerseits häufig eine Korrelation zwischen dem Alter und dem Stammdurchmesser der Bäume besteht. Andererseits können sich abhängig von der *Nothofagus*-Art und dem Standort große Unterschiede ergeben; dies muss für jeden einzelnen Bestand genau geprüft werden (vgl. GUTIÉRREZ et al. 1991, MARTÍNEZ PASTUR & FERNANDEZ 1997). Unter diesem Gesichtspunkt sind Aussagen bezüglich des Alters einer Verjüngung sowie Vergleiche der verschiedenen Bestände nur begrenzt möglich.

Zusätzlich wurden je Sukzessionsfläche zwei Referenzflächen (10 x 10 m) jeweils im Randbereich sowie im Bestandsinneren des angrenzenden bzw. nahegelegenen (T6) *Nothofagus*-Waldes platziert, wo keine sichtbare Beeinflussung durch den Biber nachgewiesen werden konnte. Diese Vorgehensweise ermöglicht die Identifizierung möglicher Randwirkungen basierend auf der Annahme, dass Arten von einer Sukzessionsfläche ausgehend in die Waldbestände vordringen.

Die fünf Sukzessionsflächen auf den Biberteichen werden im Folgenden als T2 bis T6 bezeichnet, die unbeeinflussten Referenzflächen im Wald als W2 bis W6. Die Gesamtheit der Referenzflächen wird als „W_{ges}" abgekürzt. Die Vegetationsaufnahmen erfolgten in den Sommermonaten von Anfang Februar bis Mitte März 2005.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

3.2. Auswertung

Für jede Pflanzenart wurde die Artmächtigkeit nach der erweiterten 8-stufigen Skala in Anlehnung an Braun-Blanquet visuell geschätzt (vgl. BEMMERLEIN et al. 1990). Berücksichtigung fanden dabei alle Samenpflanzen (*Spermatophyta*) und Farnpflanzen (*Pteridophyta*). Zudem wurde die Artmächtigkeit von Torfmoosen der Gattung *Sphagnum* (*Bryophyta*) registriert, nicht aber deren artspezifische Erfassung. Angaben zur Herkunft der Arten (heimisch, gebietsfremd) wurden von MOORE (1983) und DOLLENZ (2001 zit. in SAG 2004) übernommen.

Als Diversitäts-Indices wurden absolute Artenzahl (Artenzahl pro Untersuchungsfläche), mittlere Artenzahl (Artenzahl pro Aufnahmefläche) sowie Artendichte (Artenzahl pro m²) neben Shannon-Wert und Evenness verwendet. Evenness stellt den Shannon-Wert H'gemessen an H_{max} dar. (vgl. DIERSCHKE 1994)

Shannon- Index: $H' = -\sum_{i=1}^{n} pi \quad \ln pi$

pi = relative Häufigkeit einer Art i, pi = ni / Ni
ni = Bedeutungswert der Art i
Ni = Summe der Bedeutungswerte aller Arten

Evenness: $E = H' / H_{max}$

Die Gradientenanalyse wurde mit dem Programm PC-ORD Version 4 in Form einer DCA (Detrended Correspondence Analysis) unter Relativierung des Datensatzes („relativization by maximum") und der geringeren Gewichtung seltener Arten („downweight rare species") durchgeführt (vgl. MCCUNE & MEFFORD 1999). Für die weitere statistische Auswertung der Daten wurde die Software SPSS Version 14 verwendet. Der Test von Kolmogorov-Smirnov ermöglicht die Feststellung der Normalverteilung (Signifikanzniveau $p < 0,05$). Das Auftreten von Gruppensignifikanz wurde vorab mit dem H-Test nach Kruskal-Wallis und anschließend beim Vergleich zweier Gruppen mit dem t-Test nach Student (zweiseitige Signifikanz) bzw. mit dem U-Test nach Mann und Whitney (asymptotisch-einseitige Signifikanz) getestet (vgl. BÜHL & ZÖFEL 2005). Bei beiden Testvarianten, t-Test und U-Test, wurden drei Signifikanzniveaus ($p < 0,05$, $p < 0,01$ und $p < 0,001$) differenziert.

4. Ergebnisse

4.1. Diversität

Die Gesamtartenzahl über alle Untersuchungsflächen beträgt 95 Arten (s. Tab. 4). Die Sukzessionsflächen verzeichnen deutlich mehr Arten (N = 78) als die Referenzflächen im *Nothofagus*-Wald (N = 47). Diese höhere Artenzahl resultiert aus der Ansiedlung von 48 Arten, die sich zusätzlich zu den Waldarten eingestellt haben, bei gleichzeitiger Abwesenheit

Tabelle 2: Ergebnisse der Diversität-Indices der Sukzessionsflächen (T2–T6) und der Referenzflächen (W_{ges}). Die Werte bezeichnen Mittelwerte mit Standardfehler.

Table 2: Results of diversity indices on succession sites (T2–T6) and reference sites (W_{ges}). Average values and standard errors are given.

(*) $N_{(W2)} = 28$; $N_{(W3)} = 16$; $N_{(W4)} = 16$; $N_{(W5)} = 30$; $N_{(W6)} = 17$

Untersuchungsfläche	Absolute Artenzahl [N/ Untersuchungsfläche]	Mittlere Artenzahl [N/ Aufnahmefläche]	Artendichte [N/ m²]	Shannon-Wert [H']	Evenness [%]
T2	34	11,8 ± 0,9	1,3 ± 0,1	1,7 ± 0,1	67,9 ± 4,4
T3	30	15,0 ± 0,6	1,7 ± 0,1	1,7 ± 0,1	64,4 ± 2,1
T4	45	18,5 ± 0,6	2,1 ± 0,1	2,0 ± 0,1	69,0 ± 2,9
T5	37	13,9 ± 0,8	1,5 ± 0,1	2,2 ± 0,1	83,8 ± 2,1
T6	38	18,3 ± 1,0	2,0 ± 0,1	1,9 ± 0,1	65,1 ± 2,1
W_{ges}	(*)	15,9 ± 2,1	0,2 ± 0,02	1,2 ± 0,2	41,7 ± 6,4

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

von 17 Waldarten. Die übrigen Indices (mit Ausnahme der mittleren Artenzahl) zeigen durchweg eine deutliche Zunahme der Diversität auf den Verlandungsflächen gegenüber den Waldflächen (s. Tab. 2). T4 stellt bezüglich absoluter Artenvielfalt, mittlerer Artenzahl sowie Artendichte die Sukzessionsfläche mit der größten Diversität dar. Dagegen wurden bei Shannon-Wert und Evenness jeweils maximale Mittelwerte auf T5 und Minima auf den Referenzflächen erzielt.

4.2. Artenzusammensetzung

Die Untersuchungsflächen weisen eine sehr unterschiedliche Artenzusammensetzung auf (s. Abb. 4). Insbesondere die weitgehend gehölzfreien Sukzessionsflächen T4 und T5 grenzen sich von allen anderen Flächen ab. Auf T4 fördert Rinderbeweidung das Vorkommen typischer Weidezeiger bzw. Arten gestörter Standorte (z.B. *Poa annua*, *Trifolium dubium*, *Rumex crispus*). Fläche T5, ein letztmals im Jahr 2000 von Bibern bewohnter Teich (McGHEHEE mündl.), wird stark von Arten feuchter bis nasser Standorte (z.B. *Ranunculus fuegianus*, *R. hydrophilus* und *Epilobium ciliatum*) bestimmt. Im Gegensatz dazu ähnelt sich das Artenspektrum der Sukzessionsflächen T3 und T6, die durch ein fortgeschrittenes Sukzessionsstadium mit *Nothofagus*-Verjüngung charakterisiert werden.

4.3. Gebietsfremde Pflanzenarten

Am stärksten wird die beweidete Sukzessionsfläche T4 von gebietsfremden Pflanzenarten frequentiert (Mittelwert 8,25±0,5 Arten/ Aufnahmefläche), während T3 (1,6±0,2 Arten/ Aufnahmefläche) den geringsten Anteil dieser Artengruppe verzeichnet (s. Abb. 5). Der *Nothofagus*-Wald nimmt den zweitniedrigsten Wert ein (W_{ges} = 2,0±0,7). Betrachtet man auf den ehemaligen Teichen die zusätzlich zu den Waldarten hinzugekommenen Arten, lassen

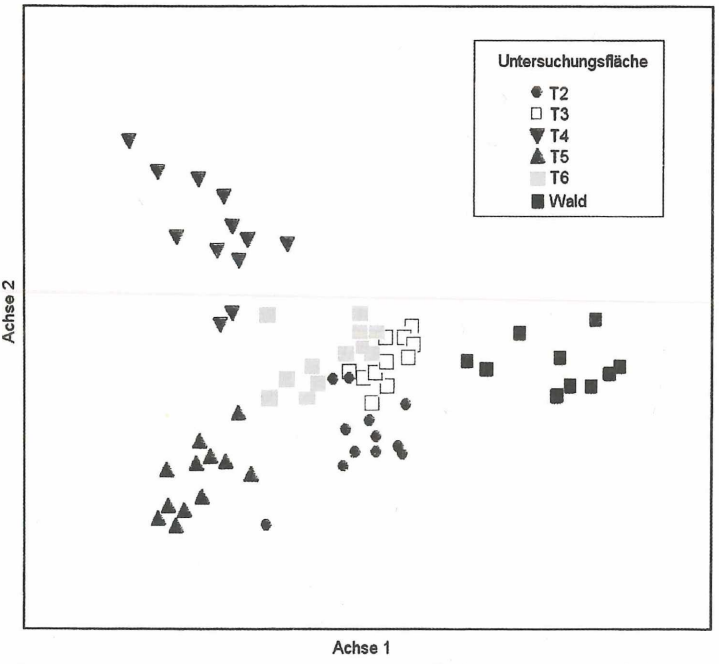


Abb. 4: Ordinationsdiagramm (DCA) der Sukzessionsflächen (T2–T6) und der Referenzflächen (Wald). Eine Aufnahmefläche wird durch ein einzelnes Symbol dargestellt. Gesamtvarianz 7.8760.

Fig. 4: Ordination diagram (DCA) of succession sites (T2–T6) and reference sites in the *Nothofagus* forest. One symbol represents one single plot. Total variance 7.8760.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

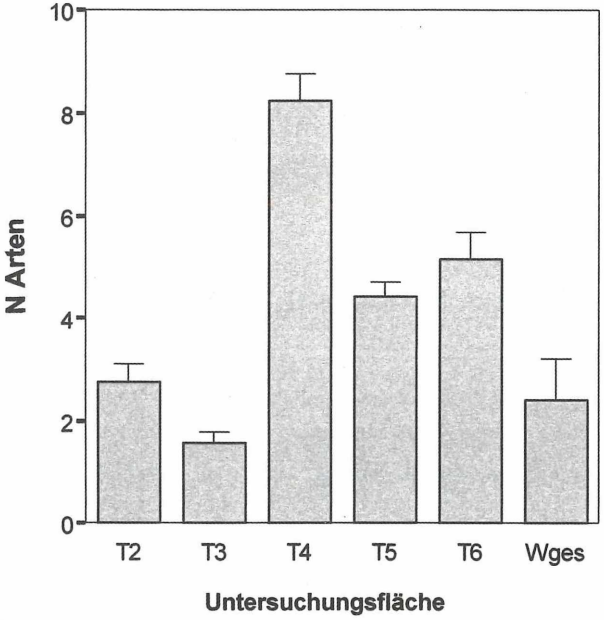


Abb. 5: Mittlere Anzahl gebietsfremder Pflanzenarten mit Standardfehler auf den Sukzessionsflächen (T2–T6) und den Referenzflächen (W_{ges}).

Fig. 5: Average number and standard error of exotic plant species on succession sites (T2–T6) and reference sites (W_{ges}).

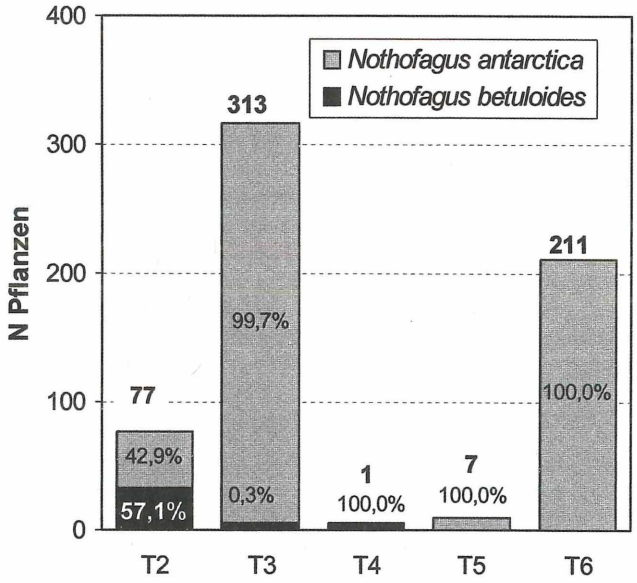


Abb. 6: Gesamtzahl der Gehölzverjüngung (Juvenile II, fett) und deren prozentuale Artenverteilung auf den Sukzessionsflächen (T2–T6).

Fig. 6: Total number (bold) and species composition as percentage of saplings on succession sites (T2–T6).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

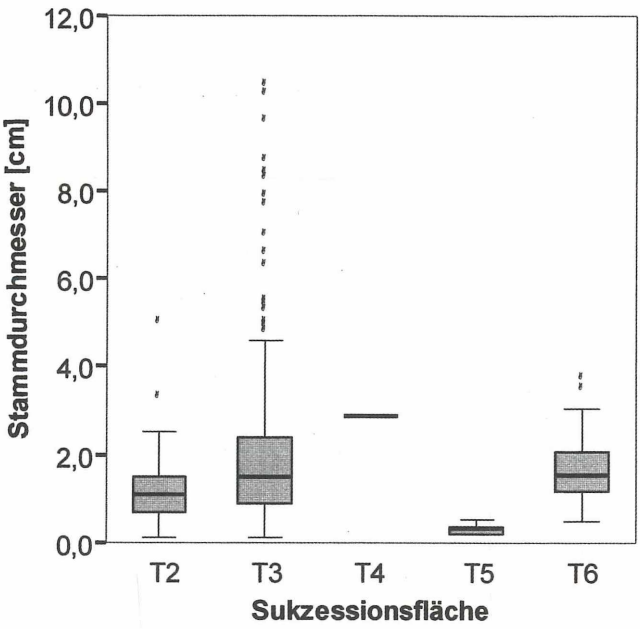


Abb. 7: Stammdurchmesser der Gehölzverjüngung (Juvenile II) auf den Sukzessionsflächen (T2–T6).
Fig. 7: Trunk diameter of saplings on succession sites (T2–T6).

sich deutlich mehr heimische (N=39) als gebietsfremde Arten (N=9) nachweisen. Alle gebietsfremden Arten sind Bestandteil der mitteleuropäischen Flora (s. Tab. 4). Unter ihnen dominieren Poaceen wie *Phleum pratense* und *Anthoxanthum odoratum*.

4.4. Baumartenzusammensetzung und Verjüngungsdichte

Die Gehölzverjüngung (Juvenile II) auf den Sukzessionsflächen wird lediglich durch zwei der drei regional vorkommenden *Nothofagus*-Arten bestimmt (s. Abb. 6). Insgesamt dominiert *Nothofagus antarctica* mit 94,3%, während *N. betuloides* einen geringen Anteil von lediglich 5,7% stellt. Auf vier Sukzessionsflächen ist ausschließlich bzw. nahezu ausschließlich eine der beiden Arten vertreten. Allein T2 verfügt über einen gemischten Bestand, in dem *N. antarctica* (42,9%) und *N. betuloides* (57,1%) mit annähernd gleichen Anteilen vertreten sind. Regeneration hat auf den einzelnen Sukzessionsflächen in unterschiedlichem Maß stattgefunden. Während T3 und T6 eine relativ dichte Verjüngung mit N = 313 bzw. N = 211 Pflanzen aufweisen (Mittelwert 28981 Pflanzen/ ha bzw. 19537 Pflanzen/ ha), ist die Regeneration auf der beweideten Fläche T4 und der mehrmals überschwemmten Sukzessionsfläche T5 mit N = 1 bzw. N = 7 Pflanzen (93 Pflanzen/ ha bzw. 648 Pflanzen/ ha) bislang weitgehend ausgeblieben.

4.5. Stammdurchmesser, Wuchshöhe und Demographie

Die Sukzessionsflächen T3 und T6 weisen die größten mittleren Stammdurchmesser (STD) der *Nothofagus*-Verjüngung auf (1,9±0,1 cm bzw. 1,6±0,04 cm; s. Abb. 7), den Einzelwert auf T4 ausgenommen. Auffällig sind die relativ großen STD einiger Jungbäume auf T3 (Maximum 10,3 cm). Ähnlich wie der STD ist die mittlere Wuchshöhe auf T5 am geringsten (0,48±0,04 m). Letztere nimmt über T2 und T3 zu und erreicht auf T6 ihre größten Werte (1,63±0,04 m). Die stichprobenartige Altersanalyse der Verjüngung ergab für T2 ein maximales Alter von 8 Jahren. Auf T3 wurden Jungbäume mit maximal 13 Jahren, auf T6 mit 19 Jahren dokumentiert.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

5. Diskussion

5.1. Diversität

Die Gesamtartenzahl der Untersuchungsflächen hat sich unter dem Einfluss des Bibers deutlich stärker erhöht (N=31), als dies MARTÍNEZ PASTUR et al. (2006) auf den maximal 20 Jahre alten verlandeten Biberteichen auf Isla Grande dokumentiert haben (N=15). Dagegen sind bezüglich des Artenschwundes große Ähnlichkeiten mit den Untersuchungen auf Isla Grande zu verzeichnen: zum einen haben MARTÍNEZ PASTUR et al. (2006) eine vergleichbare Zahl an Arten (N = 13) ermittelt, die sich vorerst nicht wieder etabliert haben. Zum anderen sind diese Arten bei beiden Untersuchungen weitgehend identisch. Es handelt sich hierbei unter anderem um *Uncinia lechleriana* (Cyperaceae), *Macrachaenium gracile* (Asteraceae) und um die Orchideenarten *Codonorchis lessonii* und *Gavilea lutea*. Die im Vergleich zu den Sukzessionsflächen äußerst geringe Artendichte des Waldes (Mittelwert W_{ges} = 0,16 Arten/m²) ist nicht außergewöhnlich. Einen ähnlichen Wert (0,17 Arten/ m²) geben DAMASCOS & RAPOPORT (2002) für einen *Nothofagus pumilio*-Bestand in Argentinien (41°08'S, 71°18'W) an.

Die lokale Zunahme der Diversität auf den ehemaligen Biberteichen, die abhängig vom jeweiligen Diversitäts-Index auf T4 bzw. T5 besonders ausgeprägt ist, könnte durch verschiedene Faktoren herbeigeführt worden sein; insbesondere wird eine hohe und kleinräumig variierende Standortheterogenität vermutet. Diese konnte vor allem auf der beweideten Fläche (T4) beobachtet werden, wo sich von Rindern stark frequentierte Bereiche mit wenig oder nicht betretenen Bereichen, beispielsweise in der Umgebung von Totholz, abwechseln. Im Falle des frühen Sukzessionsstadiums (T5) sind es kleinräumig vernässte Stellen oder Rinnsale, die eine hohe Standortheterogenität ausmachen.

5.2. Artenzusammensetzung

Die Sukzessionsflächen weisen, wie zu erwarten, insgesamt eine stark veränderte Artenzusammensetzung gegenüber dem autochthonen *Nothofagus*-Wald auf (vgl. ANDERSON et al. 2006a). Beweidung und Überschwemmung scheinen in diesem Zusammenhang eine wichtige Rolle zu spielen. Auf der beweideten Sukzessionsfläche werden Arten gefördert, die Resistenz gegenüber Trittbelastung und Verbissschäden durch Rinder aufweisen. Zudem zeigen zahlreiche dieser Weidearten kompensatorische Reaktionen (vgl. BEGON et al. 1998) in Form von Ausläuferbildung bzw. einer Modifikation der Wuchsform (Zwergwuchs, Rosettenbildung und Kriechwuchs). Auf T5 haben die wiederholte Besiedlung durch den Biber und die dadurch bedingten mehrfachen Überschwemmungen (MCGHEHEE mündl.) ein äußerst abwechslungsreiches Mikrorelief erzeugt. Dieses wird durch unregelmäßig akkumulierte Sedimente, durch von Bibern zurückgelassene Holzvorräte sowie durch zahlreiche Rinnsale und das teils mit Schlamm gefüllte, teils trockengefallene und erodierte Bachbett gebildet. Daraus resultiert ein Vegetationsmosaik aus Hydrophyten (z. B. *Ranunculus fuegianus*) und terrestrischen Arten (z. B. *Poa trivialis*). Die Lage im Wald-Moor-Ökoton (T6) übt offensichtlich keinen entscheidenden Einfluss auf die Artenzusammensetzung aus. Hier hat bislang keine Torfbildung stattgefunden, entsprechend haben sich neben *Sphagnum* spec. nur wenige fakultative Moorarten angesiedelt.

5.3. Gebietsfremde Pflanzenarten

Die gebietsfremden Arten auf Navarino sind Charakterarten der europäischen Wiesen- und Weidegesellschaften (vgl. ROZZI et al. 2004) und verfügen über diverse Anpassungsstrategien an Beweidung. Dies erklärt ihr dominantes Auftreten auf der beweideten Sukzessionsfläche T4. ROZZI et al. (2004) und ANDERSON et al. (2006a) kommen ebenfalls zu dem Ergebnis, dass der Anteil gebietsfremder Pflanzenarten auf Weiden deutlich höher ist als im ursprünglichen *Nothofagus*-Wald. Da auch die unbeweideten Sukzessionsflächen in unterschiedlichem Maße von gebietsfremden Arten frequentiert werden, scheinen die Standortbedingungen für Neophyten insgesamt günstig. Ein wesentlicher Standortvorteil für die gene-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

rell lichtbedürftigen Neophyten gegenüber den tendenziell schattenliebenden Waldarten ist der erhöhte Lichteinfall, der die Sukzessionsflächen auszeichnet. Außerdem tragen die indirekt durch den Biber initiierte Vernässung und Nährstoffanreicherung vermutlich zur verstärkten Ansiedlung von Weidearten bei. Dass sich letztlich ein offener Weidecharakter auf den Sukzessionsflächen ausbildet, bedarf jedoch offensichtlich weiterer Einflussfaktoren. Die von MARTÍNEZ PASTUR et al. (2006) geäußerte Vermutung, dass gebietsfremde Pflanzenarten von ehemaligen Biberteichen ausgehend in angrenzende Wälder vordringen könnten, lässt sich an Hand der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigen.

5.4. Baumartenzusammensetzung, Verjüngungsdichte und Ausbreitung

Die Sukzessionsflächen werden nahezu ausschließlich von *N. antarctica* besiedelt, die gleichzeitig die Baumart mit der höchsten Verjüngungsdichte ist, obwohl sie in den umliegenden *Nothofagus*-Beständen kaum präsent ist. Bezüglich der Dominanz von *N. antarctica* werden zwei Erklärungsansätze in Betracht gezogen: Erstens besteht die Möglichkeit, dass sich *N. antarctica* gegenüber den beiden anderen *Nothofagus*-Arten durchsetzt. Zweitens könnte das Prinzip der gründerkontrollierten Lebensgemeinschaft gelten (vgl. YODZIS 1989). Dieses besagt, dass die erste Art, die auf einer Pionierfläche ankommt, über Konkurrenzvorteile verfügt. Relevant ist hierbei unter anderem, ob die Vermehrung vegetativer oder generativer Art ist, welche Spenderbiotope und Verbreitungsrouten existieren etc.

Grundsätzlich vermag sich *N. antarctica* durchaus in Flusstälern als Pionierart anzusiedeln und dort reine Bestände zu bilden, die sich durch Selbstverjüngung erhalten (ARMESTO et al. 1992). Dies hängt damit zusammensammen, dass die Art zum einen wassergesättigte Böden zu besiedeln vermag (PISANO 1974 zit. in ARMESTO et al. 1992) und zum anderen über das am stärksten ausgeprägte vegetative Regenerationsvermögen unter den südamerikanischen *Nothofagus*-Arten verfügt (VEBLEN et al. 1996). Die Vermutung, dass sich *N. antarctica* nicht generativ, sondern *vegetativ* vermehrt haben könnte, wird durch die Beobachtung gestützt, dass häufig mehrere Stämme an der Stammbasis zusammengewachsen sind, weshalb einzelne Individuen zum Teil kaum abzugrenzen waren. Eine interessante Frage wäre daher, ob auf dem Biberteich zurück gebliebenes Totholz, Treibholz oder benagte Baumstümpfe über Austriebspotenzial verfügen bzw. auf welche Weise sich die Bestände etabliert haben könnten.

Wie SIELFELD & VENEGAS (1980) festgestellt haben, ist *N. antarctica* tatsächlich die einzige unter den drei *Nothofagus*-Arten, die auszutreiben vermag, nachdem sie vom Biber gefällt wurde. Dies wurde allerdings lediglich für Individuen festgestellt, die *nicht* überstaut wurden. So ergeben sich zwei weitere Fragen: Sind vom Biber benagte Baumstümpfe auch dann austriebsfähig, wenn sie überstaut wurden? Sind *Nothofagus*-Bäume austriebsfähig, die ausschließlich durch Überstauung, nicht aber durch Herbivorie geschädigt wurden? Ähnlich wie in der vorliegenden Untersuchung haben MARTÍNEZ PASTUR et al. (2006) reine *N. antarctica*-Bestände auf verlandeten Biberteichen beobachtet, in deren Umgebung die Art zuvor nicht dominant war. Jedoch weist die Verjüngungsdichte deutlich geringere Werte auf (13300 Pflanzen/ ha bzw. 1700 Pflanzen/ ha) als bei der vorliegenden Untersuchung (T3 = 28983 Pflanzen/ ha, T6 = 19525 Pflanzen/ ha). Anders als hier vermutet, gehen MARTÍNEZ PASTUR et al. (2006) von generativer Vermehrung aus.

Welche Ursachen die gänzlich ausgebliebene Regeneration von *N. pumilio* hat, ist unklar. Angesichts der Vorliebe von *N. pumilio* für podsolierte Böden (vgl. MOORE 1983) stellen die edaphischen Bedingungen eines Biberteiches vermutlich einen ungünstigen Standortfaktor dar. Zum anderen ist *N. pumilio* in den angrenzenden *Nothofagus*-Beständen mit Ausnahme der Referenzfläche W6 nicht oder nur vereinzelt vertreten.

Nothofagus betuloides regeneriert sich auf verlandeten Biberteichen in deutlich geringerem Maße im Vergleich zu *Nothofagus*-Wäldern auf herkömmlichen Waldstandorten. Während bei der vorliegenden Untersuchung lediglich 4074 Pflanzen/ha auf den Sukzessionsflächen verzeichnet wurden, haben REBERTUS & VEBLEN (1993) in Bestandslücken eines gemischten und eines immergrünen *Nothofagus*-Waldes 18500 Pflanzen/ha bzw. bis zu

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

50000 Pflanzen/ha in einer vergleichbaren Größenklasse erfasst. Noch extremer wird die Differenz, wenn ein unbeeinflusster *Nothofagus betuloides*-Bestand unter geschlossenem Kronendach betrachtet wird, wo bis zu 70360 Pflanzen/ ha gezählt wurden (vgl. ebd.).

5.5. Stammdurchmesser, Wuchshöhe und Demographie

Die Ergebnisse zeigen einen deutlichen Zusammenhang zwischen dem Stammdurchmesser bzw. der Wuchshöhe und dem Alter der Verjüngung. Die Jungbäume mit den größten mittleren STD und der größten Wuchshöhe auf T3 und T6 wurden gemäß der Jahrringanalyse gleichzeitig als die ältesten identifiziert, während die Verjüngung auf T2 sowie auf T5 deutlich jünger und niedriger ist und zudem einen geringeren mittleren STD aufweist. Warum allerdings einzelne Jungbäume auf T3 über ausgesprochen große STD verfügen, bleibt unklar. Generell variiert der STD und die Wuchshöhe von *N. antarctica* stark in Abhängigkeit vom Standort. Die Wuchshöhe reicht vom zwergwüchsigen Habitus (< 1m) im Moor bis zu einer Höhe von 10-15m im geschlossenen Bestand (VEBLEN et al. 1996). Jedoch wird laut NICHOLAS & ZEDAKER (1992 zit. in MARTÍNEZ PASTUR & FERNÁNDEZ 1997) die Zunahme des Stammdurchmessers nicht allein durch Standort und Alter, sondern auch durch Konkurrenz und Bestockungsgrad bestimmt. Gemäß dem Wachstumsmodell von MARTÍNEZ PASTUR & FERNÁNDEZ (1997) würden die *N. antarctica*-Individuen vom aktuellen STD und unter gleich bleibender Standorteignung ausgehend maximal einen STD von 20 cm gemessen in 30 cm Höhe erreichen (vgl. MARTÍNEZ PASTUR & FERNÁNDEZ 1997). Für die kleinen *Nothofagus*-Jungpflanzen auf T5 kann ein maximales Alter von fünf Jahren angenommen werden, da der ehemalige Teich letztmals im Jahr 2000 von Bibern bewohnt wurde (MCGHEHEE mündl.). Nach MARTÍNEZ PASTUR et al. (2006) haben sich *Nothofagus*-Keimlinge bereits innerhalb von ein bis drei Jahren, nachdem die Biber ihren Habitat verlassen hatten, auf den Sukzessionsflächen etabliert.

5.6. Überlegungen zu den Steuergrößen der Vegetationsdynamik auf verlandeten Biberteichen

Die Sukzession auf verlandeten Biberteichen wird entscheidend durch *Nothofagus* geprägt. Bei der vorliegenden Untersuchung wurden fünf Faktoren identifiziert, die potenziell Einfluss auf die Ansiedlung und Etablierung von *Nothofagus* nehmen können und im Weiteren beschrieben sind: (1) relative Lage des Spenderbiotops, (2) Vorkommen von Totholz, (3) Beweidung, (4) Konkurrenz und (5) Überschwemmung (s. u.). Generell werden Faktoren mit positivem Einfluss auf die Regeneration (Spenderbiotop, Totholz) von solchen mit negativem Einfluss (Beweidung, Konkurrenz) unterschieden. Überschwemmung kann gleichzeitig sowohl positiven als auch negativen Einfluss auf die Regeneration von *Nothofagus* ausüben (s. Tab. 3). Ein einzelner Faktor darf allerdings nicht isoliert betrachtet werden, da auf einer Fläche häufig verschiedene Faktoren zusammenwirken.

1) Die Existenz eines nahegelegenen Spenderbiotops ist Grundvoraussetzung für eine generative Verjüngung, da die *Nothofagus*-Arten in Südamerika keine persistente Samenbank bilden (VEBLEN et al. 1996, CUEVAS & ARROYO 1999 zit. in CUEVAS 2002). Für *N. betuloides* wurde bei dieser Untersuchung eine Ausbreitungsdistanz von maximal 15 m ermittelt. Generell beträgt die durchschnittliche Distanz generativer Ausbreitung von *Nothofagus* 50–80 m (REBERTUS et al. 1997).

2) Von Totholz wird angenommen, dass es sich in zweierlei Hinsicht vorteilhaft auf die Regeneration auswirkt. Zum einen dient es ähnlich wie in geschlossenen Waldbeständen als bevorzugter Ammenstandort für die Keimung von *Nothofagus betuloides*, wie dies auf den Flächen T2 und T4 beobachtet wurde (vgl. VEBLEN 1979, VEBLEN et al. 1996). Andererseits indizieren die mehrstämmigen *N. antarctica*-Jungbäume, dass sich diese Art auch vegetativ auf ehemaligen Biberteichen regenerieren kann.

3) Rinderbeweidung wirkt sich abträglich auf die Verjüngung von *Nothofagus* aus (VEBLEN et al. 1996, BAVA 1998, BAVA & PUIG 1992 zit. in BAVA 1998). Als potenzielle Ursachen kommen unter anderem Trittschäden, Herbivorie oder Bodenverdichtung in Frage. Zudem

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 3: Faktoren, die potenziell Einfluss auf die Regeneration von *Nothofagus* ausüben, die Art ihres Einflusses (positiv, negativ) sowie ihre Präsenz auf den Sukzessionsflächen (T2–T6).
(1) Überschwemmung auf Grund des hoch anstehenden Grundwasserspiegels.

Table 3: Factors presumably influencing the regeneration of *Nothofagus*, their direction of influence (positive, negative) and their presence on succession sites (T2–T6).
(1) Flooding due to a high ground-water table.

Faktor	Einfluss		Präsenz auf Sukzessionsfläche x = präsent, - = nicht präsent				
	positiv	negativ	T2	T3	T4	T5	T6
Nähe zu Spenderbiotop	X		X	X	X	X	
Totholz	X		X	X	X	X	X
Konkurrenz		X	X	X	X		
Rinderbeweidung		X			X		
Überschwemmung	X	X				X	X(1)

könnte Konkurrenz eine Rolle spielen (s.u.). Ob Beweidung tatsächlich die Ursache für die ausbleibende Verjüngung oder vielmehr deren Folge ist, konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht eindeutig nachgewiesen werden.
4) Die Regeneration von *Nothofagus* wird vermutlich durch interspezifische Ressourcenkonkurrenz oder Interferenz eingeschränkt. So scheint die starke Dominanz von *Carex curta* eine nur sehr geringe Artenvielfalt zuzulassen. Ähnliches gilt offensichtlich für verfilzte Altgrasbestände. Auf beweideten Flächen ist die Grasnarbe sehr dicht.
5) Wiederholte Überschwemmung ermöglicht einerseits den Eintrag von *Nothofagus*-Samen auf einen Biberteich, andererseits besteht die Gefahr, dass Samen oder Keimlinge weggespült werden bzw. dass Samen im frischen Substrat zusedimentiert und keimunfähig werden. Zudem wird Bodenvernässung als mögliche Ursache für das Absterben bereits etablierter Keimlinge angesehen.

6. Der Biber als Steuergröße der Vegetationsdynamik und Problem des Naturschutzes

Die Sukzession der Südbuchen-Wälder auf Navarino wurde bisher von der Populationsdynamik der bestandsbildenden *Nothofagus*-Arten und natürlichen Störungen gesteuert (PICKETT & WHITE 1985, VEBLEN et al. 1996). Windwurf und Hangrutschungen erzeugen natürliche Bestandslücken mittlerer Größe in den sonst weithin geschlossenen Wäldern (VEBLEN et al. 1996, BÖHMER & RICHTER 1997: meso-disturbances). Der invasive Biber stellt einen neuen Störfaktor dar, der nicht nur Bestandslücken bislang ungekannter Größe schafft, sondern auch durch selektive Holzentnahme die Populationsdynamik angrenzender Baumbestände beeinflusst. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber Windwurf sind dauerhafte Veränderungen durch vom Biber initiierte Überflutungen herkömmlicher auenaher Waldstandorte. Bisher schnell fließende Gewässerabschnitte werden zu Stillgewässern aufgestaut und gleichzeitig werden Waldbestände zurückgedrängt. Das bedeutet, dass einerseits neue Habitate geschaffen und andererseits bestehende Habitate zerstört werden (vgl. ANDERSON 2005). Arten, die direkt oder indirekt die Verfügbarkeit von Ressourcen für andere Arten steuern, bezeichnen JONES et al. (1994) als *ecosystem engineers*; die Biber auf Navarino sind ein klassisches Beispiel für einen gebietsfremden *ecosystem engineer*.

Die Untersuchung zeigt, dass sich einige heimische Waldarten auf den Sukzessionsflächen zunächst nicht wieder ansiedeln. Mit beginnender Verlandung siedeln sich nicht nur heliophile Pflanzenarten an, wie dies für Windwurfflächen anzunehmen ist. Vielmehr profitieren tendenziell auch solche Arten, die feuchte und nährstoffhaltige Standorte bevorzugen (z.B. Arten der Wiesen- und Weidegesellschaften) und die gegebenenfalls Überschwemmungen zu überdauern vermögen. Jedoch beschränken sich sowohl Artenverluste als auch

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

die verzeichnete Zunahme der Diversität auf die lokale Maßstabsebene. Anders als bei der Regeneration von Windwurfflächen auf Waldstandorten zeichnet sich auf ehemaligen Biberteichen ein Baumartenwechsel hin zu *Nothofagus antarctica* ab. Für deren Verjüngung werden mit fortschreitender Sukzession folgende zwei Szenarien in Betracht gezogen: (1) Die *Nothofagus antarctica*-Bestände bleiben bestehen und verjüngen sich vegetativ. (2) Die *N. antarctica*-Bestände bilden ein Vorwald-Stadium und werden von *N. pumilio* oder *N. betuloides* bzw. von gemischten *Nothofagus*-Beständen abgelöst. Die Schlussfolgerung von ANDERSON et al. (2006a), ehemalige Biberteiche müssten aufgrund der schleppenden Wiederbesiedlung durch *Nothofagus pumilio* und *N. betuloides* aufgeforstet werden, ist jedoch verfrüht. Auf Grund der hohen Dichte der Biberpopulation ist zudem eine Wiederbesiedlung ehemaliger Biberteiche durch *Castor canadensis* wahrscheinlich (regressive Sukzession). Insgesamt stellt sich die Frage, ob die beobachteten Arten- und Diversitätsverschiebungen temporärer Art sind (das festgestellte maximale Alter einer Sukzessionsfläche beträgt 19 Jahre) oder ob sie langfristig den Charakter und die Vegetationsdynamik der *Nothofagus*-Wälder prägen.

In der Diskussion über negative Umweltveränderungen durch den Biber sollte auch bedacht werden, dass Wasservögel den neuen Lebensraumtyp „Biberteich" als Refugien, Brutstätten und zur Jungtieraufzucht (SIELFELD & VENEGAS, 1980) nutzen. In diesem Zusammenhang wird deutlich, dass die Bewertung der Biber-Invasion bei differenzierter Betrachtung auch aus Sicht des Naturschutzes nicht so eindeutig ausfällt, wie es zunächst scheinen mag (vgl. HAIDER & JAX 2007).

Die eindrucksvollen und komplexen Konsequenzen des Invasionsprozesses auf Navarino geben auch im Hinblick auf die Situation in Europa zu denken. In nahezu 20 mittel- und osteuropäischen Ländern wurde in den letzten Jahrzehnten sowohl die heimische Biberart *Castor fiber* (u. a. in der Schweiz, Lettland, Dänemark) als auch der Nordamerikanische Biber *Castor canadensis* (u. a. in Österreich, Ukraine, Frankreich) im Rahmen von Naturschutzprojekten ausgesetzt (NITSCHE 2003). Im Unterschied zu Navarino ist Europa großteils eine alte Kulturlandschaft, doch auch hier wird angesichts der teils raschen, wenig prognostizierbaren Ausbreitung des Bibers sowie den damit verbundenen Schäden an Infrastruktur und im Bereich der Gewässer- und Landnutzung (z. B. LUDING 1997, SCHWAB & LUTSCHINGER 2001) immer wieder der Umgang mit dem unter Schutz stehenden Biber (Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie bzw. länderbezogene Unterschutzstellungen) diskutiert. Welche Entwicklungsmöglichkeiten sollen den europäischen Biberpopulationen zukünftig eingeräumt werden bzw. sollen diese lokal begrenzt werden? Welche Auswirkungen hat das Vorkommen des Bibers auf die Arten jener anthropogenen Pflanzengesellschaften, die – anders als die natürlichen europäischen Wälder – keine evolutive Koexistenz mit dem Biber entwickelt haben? Beispielsweise wäre von Interesse, ob durch eine gezielte Baumartenwahl im Bereich von Fließgewässern das Vorkommen des Bibers und seine Auswirkungen auf Regeneration, Artenvielfalt und Artenbestand beeinflusst werden könnte. Und schließlich: Ähnlich wie auf Navarino entstehen durch die Biber-Ausbreitung Synergieffekte mit anderen Invasionsprozessen, und zwar nicht nur – wie gezeigt – mit gebietsfremden Pflanzenarten, sondern auch mit gebietsfremden Prädatoren wie dem Amerikanischen Mink (*Mustela vison*), der hier wie auf Navarino eine ernste Bedrohung u. a. für einheimische Vogelarten darstellt (BÖHMER et al. 2001, ANDERSON et al. im Druck, SCHÜTTLER et al. im Druck).

Danksagung

Unser Dank gilt der Stiftung Omora in Puerto Williams, Chile sowie dem Helmholtz Zentrum für Umweltforschung Leipzig – UFZ, die die vorliegende Untersuchung im Rahmen des BMBF-Projekts *Bewertung biologischer Vielfalt unter der Perspektive des Ökosystemansatzes der Biodiversitäskonvention am Beispiel der südchilenischen Insel Navarino, Feuerland, Kap Hoorn Archipel* (BIOKONCHIL; FKZ 01LM0208) ermöglichten. Weiterhin möchten wir uns bei Steven M. McGhehee für die technische und logistische Unterstützung während der dreimonatigen Feldarbeit auf Navarino bedanken.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 4: Artenliste der Sukzessions- (T2–T6) und Referenzflächen (W2–W6)

Table 4: List of plant species on succession sites (T2–T6) and reference sites (W2–W6)

Artname	Familienname	Gebiets-fremde Art[1]	T2-T6	W2-W6
Agrostis leptotricha Desv.	Poaceae		X	
Agrostis magellanica Lam.	Poaceae		X	
Agrostis uliginosa Phil.	Poaceae		X	
Agrostis spec. 1	Poaceae		X	
Agrostis spec. 2	Poaceae		X	
Alopecurus magellanicus Lam.	Poaceae		X	
Alopecurus spec. 1	Poaceae		X	
Caltha sagittata Cav.	Ranunculaceae		X	
Carex curta var. *robustior* (Blytt ex Andersson) D.M. Moore & Chater	Cyperaceae		X	
Carex fuscula D'Urv.	Cyperaceae		X	
Carex gayana Desv.	Cyperaceae		X	
Carex magellanica ssp. *magellanica* Lam.	Cyperaceae		X	
Carex spec. 1	Cyperaceae		X	
Carex spec. 2	Cyperaceae		X	
Deschampsia antarctica Desv.	Poaceae		X	
Empetrum rubrum Vahl ex Willd.	Empetraceae		X	
Euphrasia antarctica Bentham	Scrophulariaceae		X	
Geum magellanicum Comm. ex Pers.	Rosaceae		X	
Hierochloe redolens (Vahl) Roemer & Schultes	Poaceae		X	
Hippuris vulgaris L.	Hippuridaceae		X	
Juncus scheuchzerioides ssp.	Juncaceae		X	
Leptinella scariosa Cass.	Asteraceae		X	
Luzula spec. 1	Juncaceae		X	
Marsippospermum grandiflorum (L.f.) Hooker f.	Juncaceae		X	
Misodendrum punctulatum Banks ex DC.	Misodendraceae		X	
Oxalis magellanica Forster f.	Oxalidaceae		X	
Pratia repens Gaudich.	Campanulaceae		X	
Ranunculus hydrophilus Gaudich.	Ranunculaceae		X	
Ranunculus fuegianus Speg.	Ranunculaceae		X	
Scirpus cernuus Vahl	Cyperaceae		X	
Sisyrinchium patagonicum Phil. ex Baker	Iridaceae		X	
Spec. 1			X	
Spec. 2			X	
Spec. 3			X	
Spec. 4			X	
Spec. 5			X	
Spec. 6	Poaceae		X	
Triglochin palustre L.	Juncaginaceae		X	
Trisetum spicatum (L.) K. Richter	Poaceae		X	
Alopecurus geniculatus L.	Poaceae	X	X	
Anthoxanthum odoratum L.	Poaceae	X	X	
Holcus lanatus L.	Poaceae	X	X	
Leucanthemum vulgare	Asteraceae	X	X	
Poa annua L.	Poaceae	X	X	
Rumex acetosella L.	Polygonaceae	X	X	
Rumex crispus L.	Polygonaceae	X	X	
Trifolium dubium Sibth.	Fabaceae	X	X	
Trifolium repens L.	Fabaceae	X	X	
Acaena magellanica (Lam.) Vahl	Rosaceae		X	X
Acaena ovalifolia Ruiz & Pavón	Rosaceae		X	X
Adenocaulon chilense Less.	Asteraceae		X	X
Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Poaceae		X	X
Berberis buxifolia Lam.	Berberidaceae		X	X
Berberis ilicifolia L.f.	Berberidaceae		X	X
Blechnum penna-marina (Poiret) Kuhn	Blechnaceae		X	X
Cardamine glacialis (Forster f.) DC.	Brassicaceae		X	X
Carex banksii Boott	Cyperaceae		X	X
Chiliotrichum diffusum (Forster f.) O. Kuntze	Asteraceae		X	X
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.	Poaceae		X	X

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Artname	Familienname	Gebiets-fremde Art[1]	T2-T6	W2-W6
Epilobium ciliatum ssp. *ciliatum* Rafin	Onagraceae		X	X
Gunnera magellanica Lam.	Gunneraceae		X	X
Maytenus disticha (Hooker f.) Urban	Celastraceae		X	X
Nothofagus antarctica (Forster f.) Oersted	Fagaceae		X	X
Nothofagus betuloides (Mirbel) Oersted	Fagaceae		X	X
Pernettya mucronata (L.f.) Gaudich. ex G.Don.	Ericaceae		X	X
Pernettya pumila (L.f.) Hooker	Ericaceae		X	X
Phleum alpinum L.	Poaceae		X	X
Ranunculus minutiflorus Bert.ex. Phil.	Ranunculaceae		X	X
Ribes magellanicum Poiret	Saxifragaceae		X	X
Veronica serpyllifolia L.	Scrophulariaceae		X	X
Bellis perennis L.	Asteraceae	X	X	X
Cerastium fontanum Baumg.	Caryophyllaceae	X	X	X
Phleum pratense L.	Poaceae	X	X	X
Poa nemoralis L.	Poaceae	X	X	X
Poa pratensis L.	Poaceae	X	X	X
Poa trivialis L.	Poaceae	X	X	X
Sagina procumbens L.	Caryophyllaceae	X	X	X
Taraxacum officinale Weber	Asteraceae	X	X	X
Agrostis spec. 3	Poaceae			X
Bromus spec.1	Poaceae			X
Carex spec.3	Cyperaceae			X
Codonorchis lessonii (D'Urv.) Lindley	Orchidaceae			X
Deschampsia kingii (Hooker f.) Desv.	Poaceae			X
Drimys winteri Forster & Forster f.	Winteraceae			X
Galium aparine L.	Rubiaceae			X
Gavilea spec.1	Orchidaceae			X
Geranium magellanicum Hooker f.	Geraniaceae			X
Lebethantus myrsinites (Lam.) Dusén	Epacridaceae			X
Macrachaenium gracile Hooker f.	Asteraceae			X
Maytenus magellanica (Lam.) Hooker f.	Celastraceae			X
Nothofagus pumilio (Poeppig & Endl.) Krasser	Fagaceae			X
[2]*Osmorhiza* spec. 1	Apiaceae			X
Rubus geoides Sm.	Rosaceae			X
Uncinia lechleriana Steudel	Cyperaceae			X
[3]*Viola* spec. 1	Violaceae			X

[1] nach DOLLENZ (2001 zit. in SAG 2004) und MOORE (1983)
[2] *Osmorhiza chilensis* Hook & Arn. oder *O. depauperata* Phil. (beide heimisch)
[3] *Viola reichei* Skottsb.oder *V. magellanica* Forster f. (beide heimisch)

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Literatur

ANDERSON, C.B. (2005): Invaders in an invadable land: The case of the North American beaver (*Castor canadensis*) in the Tierra del Fuego-Cape Horn region of South America. Case Study 9.1. – In: GROOM, M. J., MEFFE, G. K. & CARROLL, C. R. (Edit.): Principles of Conservation Biology. 3rd Edition. Sinauer and Associates, Boston, M.A.

–, GRIFFITH, C. R., ROSEMOND, A. D., ROZZI, R. & DOLLENZ, O. (2006a): The effects of North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile. Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? – Biol. Conserv. 128: 467–474.

–, MARTÍNEZ PASTUR, G., LENCINAS, M. V., WALLEM, P. K., MOORMAN, M. C. & ROSEMOND, A. D. (im Druck): Do introduced North American beavers (*Castor canadensis*) engineer differently in southern South America? An overview with implications for restoration. – Mammal Review 2008.

–, ROZZI, R., TORRES-MURA, J. C., MCGEHEE, S. M., SHERRIFFS, M. F., SCHÜTTLER, E. & ROSEMOND, A. D.(2006b): Exotic vertebrate fauna in the remote and pristine sub-Antarctic Cape Horn Archipelago, Chile. – Biodiv. Conserv. 15: 3295–3313.

ARMESTO, J. J., CASASSA, I. & DOLLENZ, O. (1992): Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. – Vegetatio 98: 13–22.

BAVA, J. (1998) Los bosques de lenga en el sector argentino de Tierra del Fuego. – Patagonia Forestal, Ficha Técnica Año IV (6): 5–8.

BEGON, M. E., HARPER, J. L. & TOWNSED, C.R. (1998): Ökologie. – Spektrum Akademischer Verlag, Berlin.

BEMMERLEIN, F., FISCHER, H. & LINDACHER, R. (1990): Aufnahmemethoden. Multivariate Methoden in der Ökologie 2. Teil. – IFANOS Institut für angewandte ökologische Studien, Nürnberg und Geographisches Institut ETH Zürich, Zürich.

BÖHMER, H. J. (2008): Biologische Invasionen – globale Herausforderung oder lokales Problem? – Natur und Landschaft 83: 394–398.

–, HEGER, T. & TREPL, L. (2001): Fallstudien zu gebietsfremden Arten in Deutschland. *Robinia pseudoacacia*, *Reynoutria japonica*, *Senecio inaequidens*, *Dreissena polymorpha*, *Ondatra zibethicus*, *Mustela vison*. – UBA-Texte 13/01 (= Forschungsbericht 363 01 026). Umweltbundesamt, Berlin.

– & RICHTER, M. (1997): Regeneration of Plant Communities. An Attempt to establish a Typology and Zonal System. – Plant Research and Development 45: 74–88.

BÜHL, A. & ZÖFEL, P. (2005): SPSS 12. Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. – Pearson Studium, München.

CHOI, C. (2008): Tierra del Fuego: Beavers must die. – Nature 453: 968.

CUEVAS, J. G. (2002): Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. – Journ. Ecology 90: 52–60.

DAMASCOS, M. A. & RAPOPORT, E. H. (2002): Diferencias en la flora herbácea y arbustiva entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. – Rev. Chilena Hist. Nat. 75: 465–472.

DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

GUTIÉRREZ, E., VALLEJO, R. V., ROMANA, J. & FONS, J. (1991): The subantarctic *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego: distribution, structure and production. – Oecol. aquatica 10: 351–366.

HAIDER, S. & JAX, K. (2007): The application of environmental ethics in biological conservation: study from the southernmost tip of the Americas. – Biodiv. Conserv. 16: 2559–2573.

HOBBS, R. J., ARICO, S., ARONSON, J., BARON, J. S., BRIDGEWATER, P., CRAMER, V. A., EPSTEIN, P. R., EWEL, J. J., KLINK, C. A., LUGO, A. E., NORTON, D., OJIMA, D., RICHARDSON, D. M., SANDERSON, E. W., VALLADARES, F., VILA, M., ZAMORA, R. & ZOBEL, M. (2006): Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. – Global Ecol. and Biogeogr. 15: 1–7.

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

LIZARRALDE, M. S. (1993): Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. – Ambio 22 (6): 351–358.

–, DEFERRARI, G. A., ALVAREZ, S. E. & ESCOBAR, J. M. (1996): Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the Southern Beech forest of Tierra del Fuego. – Ecol. Austral 6: 101–105.

LUDING, H. (1997): Probleme mit dem Biber in der Kulturlandschaft – ein Überblick. – Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, Seminarveranstaltung: 13–22.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

MACK, R. N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F. (2000): Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences and Control. – Ecol. application 10 (3): 689–710.

MARTÍNEZ PASTUR, G. & FERNÁNDEZ M. C. (1997): Crecimiento diamétrico de *Nothofagus antarctica* en Tierra del Fuego para diferentes sitios y status de competición. – Interciencia 22 (2): 87–91.

–, LENCINAS, V., ESCOBAR, J., QUIROGA, P., MALMIERCA, L. & LIZARRALDE, M.S. (2006): Understorey succession in *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego (Argentina) affected by *Castor Canadensis*. – Appl. Veg. Sci. 9 (1): 143–154.

MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. (1999): PC-Ord. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4 for Windows. – MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.

MCMASTER, R. T. & MCMASTER, N. D. (2000): Vascular flora of beaver wetlands in Western Massachusetts. – Rhodora 102 (910): 175–197.

– & – (2001): Composition, structure, and dynamics of vegetation in fifteen beaver-impacted wetlands in Western Massachusetts. – Rhodora 103 (915): 293–320.

MOORE, D. M. (1983): Flora of Tierra del Fuego. – Anthony Nelson, England and Missouri Botanical Garden, USA.

MUELLER-DOMBOIS, D. (1987): Natural dieback in forests. – BioScience 37 (8): 575–583.

NAIMAN, R. J., JOHNSTON, C. A. & KELLEY, J. C. (1988): Alteration of North American streams by beaver. – BioScience 38: 753–762.

–, PINAY, G., JOHNSTON, C. A. & PASTOR, J. (1994): Beaver influences on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks. – Ecology 75: 905–921.

NITSCHE, K.-A. (2003): Situation des Bibers *Castor fiber* in Europa. – Mitt. Zool. Ges. Braunau 8 (3): 307–314

REBERTUS, A. J., KITZBERGER, T., VEBLEN, T. T. & ROOVERS, L. M. (1997): Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego. – Ecology 78 (3): 678–692.

– & VEBLEN, T. T. (1993): Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. – Journ. Veg. Sci. 4: 641–654.

ROZZI, R., CHARLÍN, R., IPPI, S. & DOLLENZ, O. (2004): Cabo de Hornos: un parque nacional libre de especies exóticas en el confín de América. – Anal. Inst. Patagonia 32: 55–62.

ROZZI, R., MASSARDO, F. & ANDERSON, C. (2003): Reserva de Biosfera *Cabo de Hornos*. Una Propuesta de Conservación y Turismo para el Desarrollo Sustentable en el extremo austral de América. – La prensa Austral. Punta Arenas, Chile.

SAG (2003): Programa Control de Fauna Dañina en la XII Región. – Ministerio de Agricultura, Servicio Agrícola y Ganadero (SAG), Punta Arenas, Chile.

– (2004): El Pastizal Ultima Esperanza y Navarino. Guía de uso, condición actual y propuesto de seguimiento para determinacíon de tendencia. – Gobierno Regional de Magallanes y Antártica Chilena, Ministerio de Agricultura, Servicio Agrícola y Ganadero (SAG), Departamento de Protección de los Recursos Naturales Renovables (DEPROREN), Punta Arenas, Chile.

SCHÜTTLER, E., CÁRCAMO, J. & ROZZI, R. (im Druck): Diet of the American mink Mustela vison and its potential impact on the native fauna of Navarino Island, Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. – Rev. Chilena Hist. Nat. Santiago, Chile.

SCHWAB, G. & LUTSCHINGER, G. (2001): The return of the beaver (*Castor fiber*) to the Danube watershed. – Proc. 2nd European Beaver Symposium Bialowieza, Poland: 47–50.

SIELFELD, W. & VENEGAS, C. (1980): Poblamiento e impacto ambiental de *Castor canadensis* KUHL en Isla Navarino, Chile. – Anal. Inst. Patagonia 11: 247–257.

SILVA, A. (2003): Aprovechamiento y control del castor en islas Tierra del Fuego y Navarino. – Technical Report.

SKEWES, O., GONZÁLEZ, F., RUBILAR, L., QUEZADA, M., OLAVE, R., VARGAS, V. & AVILA, A. (1999): Investigación, aprovechamiento y control del *Castor canadensis* en Islas Tierra del Fuego y Navarino. Informe final. – Servicio de Gobierno Regional XII Región Magallanes y Antártica Chilena, Punta Arenas, Chile.

SNODGRASS, J. W. (1997): Temporal and spatial dynamics of beaver-created patches as influenced by management practices in a south-eastern North American landscape. – Journ. Appl. Ecol. 34: 1043–1056.

TUHKANEN, S., KUOKKA, I., HYVÖNEN, J., STENROOS, S. & NIEMELÄ, J. (1989): Tierra del Fuego as a target for biogeographical research in the past and present. – Anal. Inst. Patagonia, Ser. Ciencias Nat. 19 (2): 1–107.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

VEBLEN, T. T. (1979): Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in South-Central Chile. – Ecology 60 (5): 937–945.

–, DONOSO, C., KITZBERGER, T. & REBERTUS, A. J. (1996): Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* Forests. – In: VEBLEN, T.T., HILL R.S. & READ, J. (Edit.): The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* Forests: 293–353. Yale University Press, New Haven and London.

YODZIS, P. (1989): Introduction to theoretical ecology. – Harper & Row, New York.

Dipl. Ing. Romy Werner
Technische Universität München, Wissenschaftszentrum Weihenstephan
Department für Ökologie und Ökosystemmanagement
Lehrstuhl für Landschaftsökologie,
Am Hochanger 6
D-85350 Freising
E-Mail: romy.werner@gmx.net

Prof. Dr. Kurt Jax
Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung – UFZ
Department Naturschutzforschung
Permoserstr. 15
D-04318 Leipzig
E-Mail: kurt.jax@ufz.de

Priv.-Doz. Dr. Hans Jürgen Böhmer
Interdisziplinäres Lateinamerikazentrum (ILZ)
c/o Zentrum für Entwicklungsforschung (ZEF)
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
Walter-Flex-Straße 3
D-53113 Bonn
E-Mail: HJ.Boehmer@uni-bonn.de

Manuskript eingereicht am 26.05.2008, endgültig angenommen am 08.12.2008.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: NS_29

Autor(en)/Author(s): Werner Romy, Jax Kurt, Böhmer Hans Jürgen

Artikel/Article: Vegetationsdynamik verlandeter Biberteiche auf der Insel Navarino (Feuerland-Archipel, Chile) 277-296