MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Fraßpräferenzen des Europäischen Bibers (*Castor fiber*) im Nationalpark Donau-Auen und deren Auswirkungen auf die Gehölzvegetation gewässernaher Auwaldbereiche"

verfasst von / submitted by

Elisabeth PEHAM BSc
Peter RIEDL BSc

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of

Master of Science (MSc)

Wien, 2018 / Vienna 2018

Betreut von / Supervisor: Dipl.-Biol. Dr. Christian Schulze

© C. Schulze

INHALTSVERZEICHNIS

1. ZUSAMMENFASSUNG - 5 -

2. ABSTRACT - 6 -

3. EINLEITUNG - 7 -

4. MATERIAL UND METHODE - 14 -

4.1 UNTERSUCHUNGSGEBIET - 14 -
4.1.1 KLIMA - 15 -
4.1.2 VEGETATION - 15 -
4.2 AUFNAHME - 16 -
4.3 EXPERIMENT - 19 -
4.4 STATISTIK - 22 -
4.4.1 FRAßPRÄFERENZEN DES EUROPÄISCHEN BIBERS IN DEN DONAU-AUEN - 22 -
4.4.2 AUSWIRKUNGEN DES BIBERFRAßES AUF DIE BAUMARTENZUSAMMENSETZUNG - 23 -
4.4.3 UNTERSUCHUNG DER AUSWIRKUNGEN DES BIBERFRAßES AUF DIE ARTZUSAMMENSETZUNG DER STRAUCHSCHICHT - 23 -
4.4.4 BEEINFLUSSUNG DER STRAUCHSCHICHT INNERHALB DER FÄLLUNGSZENTREN - 24 -
4.4.5 EXPERIMENTELLE ÜBERPRÜFUNG VON FRAßPRÄFERENZEN DES BIBERS MIT BESONDEREM AUGENMERK AUF NEOPHYTEN UND IHRER VERBREITUNG IN DEN FÄLLUNGSZENTREN - 24 -

5. ERGEBNISSE - 26 -

5.1 FRAßPRÄFERENZEN DES EUROPÄISCHEN BIBERS IN DEN DONAU-AUEN - 26 -
5.2 AUSWIRKUNGEN DES BIBERFRAßES AUF DIE ARTZUSAMMENSETZUNG DES AUWALDES - 33 -
5.2.1 UNTERSUCHUNG DER AUSWIRKUNGEN DES BIBERFRAßES AUF DIE ARTZUSAMMENSETZUNG DER STRAUCHSCHICHT - 39 -
5.3 BEEINFLUSSUNG DER VEGETATION DER STRAUCHSCHICHT INNERHALB DER FÄLLUNGSZENTREN - 44 -
5.4 EXPERIMENTELLE ÜBERPRÜFUNG VON FRAßPRÄFERENZEN DES BIBERS MIT BESONDEREM AUGENMERK AUF NEOPHYTEN UND IHRER VERBREITUNG IN DEN FÄLLUNGSZENTREN - 48 -

6. DISKUSSION - 51 -

6.1 FRAßPRÄFERENZEN DES EUROPÄISCHEN BIBERS IN DEN DONAU-AUEN - 51 -
6.2 AUSWIRKUNGEN DES BIBERFRAßES AUF DIE ARTZUSAMMENSETZUNG DES AUWALDES - 58 -
6.3 UNTERSUCHUNG DER AUSWIRKUNGEN DES BIBERFRAßES AUF DIE ARTZUSAMMENSETZUNG DER STRAUCHSCHICHT DES AUWALDES - 59 -
6.4 BEEINFLUSSUNG DER VEGETATION DER STRAUCHSCHICHT INNERHALB DER FÄLLUNGSZENTREN - 62 -
6.5 EXPERIMENTELLE ÜBERPRÜFUNG DER ARTAKZEPTANZ ALS NAHRUNGSQUELLE DES BIBERS MIT BESONDEREM AUGENMERK AUF DIE NEOPHYTEN UND IHRER VERBREITUNG IN DEN FÄLLUNGSZENTREN - 64 -

7. SCHLUSSFOLGERUNG - 66 -

8. LITERATURVERZEICHNIS - 68 -

DANKSAGUNG

Zunächst möchten wir uns bei all jenen Menschen bedanken, die uns bei der Entstehung dieser Arbeit unterstützt haben. Familie und Freunde, ohne deren Hilfe und Verständnis wir nicht die nötige Zeit und Energie aufbringen hätten können.

Unser besonderer Dank gilt auch Dipl.-Biol. Dr. Christian H. Schulze, der die Betreuung unserer Arbeit übernommen hat und uns geduldig mit Rat und ins Besondere in Punkto Statistik auch mit jeder Menge Tat zur Seite gestanden ist.

Weiters möchten wir uns beim Team des Nationalpark Donau-Auen, besonders aber bei Dr. Christian Baumgartner und Mag. Karoline Zsak für die tatkräftige Unterstützung, hilfreichen Tipps und den bereitgestellten Pick-Up bedanken, der das Fraßexperiment erst möglich gemacht hat.

Zu guter Letzt möchten wir noch dem Team der Österreichischen Bundesforste danken, das uns bereitwillig Fahrgenehmigungen ausstellte, um zum Untersuchungsgebiet zu gelangen und bei Dr. phil. Rosemarie Parz-Gollner, welche uns mit interessanter Literatur versorgte.

1. ZUSAMMENFASSUNG

Der Europäische Biber (*Castor fiber*) ernährt sich zu einem großen Teil durch die Fällung von Gehölzen, bei deren Auswahl er diverse Präferenzen zeigt. Diese wurden auf Flächen im Nationalpark Donau-Auen eingehend untersucht. So konnte als bedeutendster Faktor in der Nahrungswahl die Nähe zum Wasser aufgezeigt werden, was als Hinweis gewertet werden kann, dass das Fraßverhalten der ‚*Central-Place-Foraging*' - Theorie entspricht. Außerdem findet eine Selektion für dickere Bäume und ausgewählte Arten statt. *Populus* spp. (Pappel), *Cornus* sp. (Hartriegel) und *Salix* spp. (Weide) wurden bevorzugt.

Des Weiteren wurde der Einfluss dieses selektiven Fraßdruckes auf den Auwald untersucht. Auf die Artzusammensetzung der Bäume konnte (noch) keine Veränderung durch den Biberfraß festgestellt werden, jedoch war ein deutlicher Effekt auf die Strauchschicht nachweisbar. Es konnte gezeigt werden, dass die Biber-Aktivität sowohl die Artenzahl, als auch die Individuenzahl der Gehölze in der Strauchschicht steigert. Die Fraßintensität an den Bäumen hatte einen leicht positiven Einfluss auf die Individuenzahl der Strauchschicht in den Fällungszentren.

Zusätzlich wurde die Akzeptanz des Bibers für die im Nationalpark Donau-Auen vorkommenden Neophyten *Acer negundo* (Eschenahorn)*, Ailanthus altissima* (Götterbaum) und *Robinia pseudoacacia* (Robinie) als Nahrungsquelle experimentell untersucht, um einen möglichen Einfluss auf deren Verbreitung abzuklären. Tatsächlich zeigt der Biber gegenüber diesen neuen Pflanzenarten eine Abneigung, wobei *A. negundo* noch am häufigsten unter diesen drei Arten gefressen wurde.

In Summe macht dies den Biber zu einer bedeutenden Schlüsselart im Nationalpark Donau-Auen. Seine Anwesenheit führt einerseits zur Steigerung der natürlichen Biodiversität, begünstigt aber andererseits invasive Neophyten durch die primäre Entnahme von einheimischen Gehölzen.

Schlagwörter: Biber / *Castor fiber* / Nationalpark Donau-Auen / Central-Place-Foraging / Zusammensetzung der Gehölzpflanzen / Neophyten / Waldstruktur

2. ABSTRACT

The European beaver (*Castor fiber*) is well known to cut down trees for food, a behavior driven by multiple preferences. These preferences were assessed at selected study sites in the Donau-Auen National Park. The distance to the nearest waterbody proved being the most important factor. The nearer a tree was to the water, the higher was the chance to be cut down by the beaver, thereby supporting the *‚central-place-foraging*‘ - theory. In addition, a selection for thicker trees and certain species was shown. *Populus* spp. (poplar), *Cornus* sp. (dogwood) and *Salix* spp. (willow) were favored over other species.

In addition, the influence of this selective foraging behavior on the riparian forest was investigated. No change in tree composition at the selected areas due to beavers browsing was detected. However, the composition of shrubs changed significantly. In the shrub layer species richness and density of shrubs was increased in areas with higher beaver-activity. The intensity of beaver feeding activity on trees was positively related to shrub density.

Furthermore, it was experimentally tested if the beaver uses neophytes like *Acer negundo* (box elder), *Ailanthus altissima* (tree of heaven) and *Robinia pseudoacacia* (black locust) to show a possible interaction between beaver activity and their fast spreading. As predicted, the beaver avoided these new species, with *A. negundo* being the most commonly consumed among them.

The beaver is an important keystone-species in the Donau-Auen National Park. Its presence enhances the biodiversity, but also supports invasive neophytes through the removal of native woody plants.

Keywords: Beaver / *Castor fiber* / Donau-Auen National Park / Central-Place-Foraging /woody plant composition / neophytes / forest structure

3. EINLEITUNG

Vor gut dreißig Jahren gab es in Österreich noch 1469 größere Augewässer, wobei rund ein Drittel davon als naturnahe eingestuft werden konnte. Der Großteil wurde durch Regulierungsmaßnahmen vom Fließwasser abgetrennt und befand sich daher in einem schlechteren Erhaltungszustand (Gepp, 1985). Bei einer fünfstufigen Inventarisierung von mehr als 800 österreichischen Auen im Jahre 2011 wurde festgestellt, dass nur 26 % der Aufläche in die besten beiden Kategorien fallen, also besonders wertvoll sind. Mehr als die Hälfte der Auen wurden der mittleren Stufe zugeordnet und sind damit durchaus von großer naturschutzfachlicher Bedeutung (Lazowski *et al.*, 2011). Die ursprüngliche Dynamik ist jedoch in den meisten Auen verloren, wodurch große Flächen irreversibel entwertet sind. Und selbst mit umfangreichen Renaturierungsmaßnahmen können diese Verluste häufig nicht mehr ausgeglichen werden (Lazowski, 1997). Mit dem Lebensraum verschwinden auch die für den Auwald typischen Arten. Besonders die von der Dynamik abhängige Weichholzau wird an vielen Standorten von der Hartholzau ersetzt (Jelem, 1972, 1974; Janauer, 2006).

Die Baumartzusammensetzung wurde insbesondere durch die österreichische Auwaldwirtschaft nach dem zweiten Weltkrieg verändert. Einerseits pflanzte man gebietsfremde Baumarten (z. B. *Populus canadensis, Robinia pseudoacacia*) an und zum anderen vermehrte man schnellwüchsige Holzarten (z. B. *Fraxinus excelsior* und Hybride), um so eine Steigerung der Holzproduktion zu erzielen (Jelem, 1974). Trotz alledem kann man den Artenreichtum in Österreichs Auwäldern mit ungefähr 12.000 Tier- und Pflanzenarten als sehr hoch bezeichnen (Gepp, 1985). Die Auen sind aber nicht nur ein wichtiger Lebensraum für viele Arten, sondern sie erfüllen außerdem eine bedeutende ökologische Korridorfunktion (Lazowski *et al.*, 2011). Das Fließgewässer ist die Lebensader der Au und damit für sie entscheidend. An Österreichs größtem Fluss, der Donau, befinden sich Auen, die eine Fläche von fast 40.000 Hektar umfassen (Lazowski *et al.*, 2011), wobei der größte Teil davon zum Bundesland Niederösterreich gehört (Jelem, 1974). Auch die größte unverbaute und zusammenhängende Au des Donau-Oberlaufes befindet sich hier, in den östlichen Donau-Auen. Dieses Gebiet zeichnet sich nicht nur durch seine beachtliche Größe, sondern auch durch die noch vorhandene Dynamik, den naturnahen Erhaltungszustand und das Artinventar aus (Manzano, 2014). Umso wichtiger war es, dass diese Auenlandschaft dauerhaft geschützt wurde, indem ein Teil davon 1996 zum Nationalpark Donau-Auen erklärt wurde. Leider sind

die Auenlandschaften auch heute noch stark bedroht. Während die Holzgewinnung wesentlich zurückging, traten andere Bedrohungen in den Vordergrund, wie Flussbau und Uferverbauung. In den letzten Jahren machen sich besonders industrielle Belastungen, wie Umweltgifte und die fortschreitende Sohleintiefung der Donau, welche den Grundwasserspiegel senkt, negativ bemerkbar (Tiefenbach, 1998; Janauer, 2006; Jungwirth *et al.*, 2014).

All diesen zerstörerischen Gefahren versucht man, mit Hilfe von Schutzgebieten und Managementmaßnahmen, entgegenzuwirken. Eine möglichst natürliche Auenlandschaft soll durch Flussrevitalisierung und Uferrückbau gefördert werden. Aber auch die biotischen Effekte eines gesunden Auwaldsystems sollen wiederhergestellt werden (Remmert, 1981). Es wird das Ziel verfolgt, einen Lebensraum zu schützen oder auch zu erschaffen, der dem Zustand vor den vielzähligen anthropogenen Veränderungen möglichst nahekommt. Durch Wiedereinbürgerung von ausgestorbenen Arten wird vielfach versucht ein Ökosystem in einen möglichst ursprünglichen Zustand zu überführen (Nowak, 1981; FISRWG, 1998). Besonders der Einfluss von pflanzenfressenden Großsäugern auf die Landschaft ist hierbei nicht zu unterschätzen (Remmert, 1981).

PEHAM

Der Europäische Biber (*Castor fiber*) hat als der weltweit, nach dem Capybara, zweitgrößte Vertreter in der Ordnung Rodentia und somit als das größte Nagetier der alten Welt (Eurasien, Australien, Afrika) einen massiven Einfluss auf seinen Lebensraum (Kollar & Seiter, 1990). Sein Bestand wurde durch intensive Bejagung zu Beginn des 20. Jahrhunderts auf lediglich acht kleine Populationen mit rund 1200 Individuen reduziert (Nolet & Rosell, 1998). In Österreich wurde der letzte Biber 1869 geschossen. Etwas über hundert Jahre später beschloss man, dass er wegen seiner wichtigen Rolle im Auwald präsent sein sollte und es folgten zwischen 1976 und 1988 zahlreiche Wiederansiedlungsprojekte im Bereich des Nationalparks Donau-Auen. In diesem Zeitraum wurden insgesamt 42 Biber freigelassen. Dabei wurden verschiedene Subspezies vermischt, wie *Castor fiber belarusicus*, *C. f. fiber* und *C. f. osteuropaeus* (Kollar & Seiter, 1990; Sieber, 1998). Die erfolgreiche Wiedereinbürgerung des Bibers führte in den folgenden Jahrzenten zu einem raschen Anwachsen der Population (Sieber, 1998), deren Größe 2003 bereits auf 400 Tiere im Nationalpark Donau-Auen geschätzt wurde (Sieber & Kaltenegger, 2003). Aktuellere Kartierungen aus dem Jahr 2016 bestätigen diese Annahme mit einer Schätzung von 276 Individuen auf niederösterreichischem Nationalparkgebiet, verteilt

auf 74 Biberreviere (Klaus, 2016). Im Wiener Teil des Nationalparks kommen weitere 22 Biberreviere hinzu (Sieber & Kaltenegger, 2003). Diese positive Entwicklung ist unter anderem dem Schutzstatus des Bibers zu verdanken. So ist er auf internationaler Ebene sowohl durch die Berner Konvention (Berner Konvention, BGBI. Nr. 372/1883), als auch durch die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH-RL; RL 92/43/EWG zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen) geschützt. Auf nationaler Ebene ist sein Schutz Ländersache und in den jeweiligen Naturschutz- und Jagdgesetzen verankert.

Durch die Erholung des Bestandes wird nun auch der Einfluss seiner Ernährungsweise als wählerischer, opportunistischer, herbivorer Generalist in seinem Verbreitungsgebiet wieder bemerkbar (Jenkins, 1975; Vorel *et al*., 2015). Das Nahrungsspektrum des Bibers umfasst ausschließlich pflanzliche Komponenten und setzt sich vor allem aus Baumrinden, Zweigen, Sprossen, Blättern, Kräutern und Wasserpflanzen zusammen (Chabreck, 1958; Belzecki *et al.*, 2017). Da sich die Pflanzenzusammensetzung zwischen den verschiedenen geografischen Regionen, in denen der Biber vorkommt, unterscheidet, muss er seine Nahrungswahl an die Verfügbarkeit opportunistisch anpassen. Dennoch zeigt der Biber deutliche Spezialisierungen für bestimmte Arten, die unabhängig vom tatsächlich vorhandenen Nahrungsangebot seines Revieres bestehen (Jenkins, 1975; Vorel *et al.*, 2015). Zusätzlich zeigen sich in der Ernährung des Bibers auch saisonale Schwankungen, die vor allem der sich verändernden Verfügbarkeit geschuldet sind (Svendsen, 1980; Krojerova-Prokesova *et al.*, 2010). Vom Frühjahr bis in den Herbst ernährt er sich von terrestrischen krautigen Pflanzen und vor allem von Wasserpflanzen (Northcott, 1971; Parker *et al.*, 2006; Severud *et al.*, 2013; Law *et al.*, 2014). In der übrigen Zeit des Jahres, in der diese saftige, grüne Vegetation nicht mehr ausreichend verfügbar ist, gewinnt die Rinde der Bäume und Büsche zunehmend an Bedeutung (Svendsen, 1980; Belzecki *et al.*, 2017). Besonders gegen Ende der Vegetationsperiode steigt die Fällungsaktivität, da der Biber Reserven an Baummaterial für den Winter sammelt. Diese werden unter Wasser in Nahrungsflößen gehortet, die auch bei gefrorener Wasserdecke unter der Eisschicht erreichbar bleiben (Busher, 1996; Hartman & Axelsson, 2004).

Dabei fällt der Biber Bäume stets an diskreten Orten in seinem Revier. Auf diesen Flächen, den Fällungszentren, konzentriert sich seine Nageaktivität, während sie zwischen diesen Orten nur minimal zu finden ist (Jenkins, 1975). Diese Flächen sind immer in unmittelbarer Nähe des Wassers (Donkor & Fryxell, 1999), denn die an Land gefällten Bäume werden im Anschluss zurück zum Ufer transportiert, um dort gefressen zu werden. Aus diesem Grund eignet sich

zur Erklärung der Fraß-Präferenzen des Bibers die *‚Central-Place-Foraging'* - Theorie (Orians & Pearson, 1979; Schöner, 1979). Sie wird angewendet, wenn ein Tier seine Nahrung nicht an Ort und Stelle frisst, sondern sie aus diversen Gründen zu einem zentralen Ort transportiert, wo sie konsumiert wird. Sie basiert auf der Annahme, dass das Individuum seine Nahrungspräferenzen so wählt, dass der Netto-Energie-Gewinn pro Zeiteinheit maximiert wird und das Raubfeindrisiko möglichst geringgehalten wird (Jenkins, 1980; Barnes & Mallik, 2001).

Durch seine physikalischen Eingriffe in die Umwelt ist der Biber wohl das bekannteste Beispiel eines *Ecosystem Engineers* (Wright & Jones, 2006), welcher Habitat-Modifikationen durchführt, um die Umwelt seinen Bedürfnissen anzupassen (Power, 1997). Diese Veränderungen sind im Falle des Bibers besonders augenscheinlich. Er fällt Bäume, baut Tunnel und Burgen, staut Wasser durch Dämme und erzeugt so offene Wasserflächen (Broschart *et al.*, 1989), die in weiterer Folge, abhängig von der Intensität seiner Aktivität, diverse Sukzessionsstadien durchlaufen (Logofet *et al.*, 2016). Er verändert seinen Lebensraum gezielt und nimmt damit Einfluss auf die Hydrologie, sowie die biotischen Bestandteile der Landschaft (Gurnell, 1998; Rosell *et al.*, 2005; Franczak & Czarnecka, 2015; Hood & Larson, 2015). Auch die Biogeochemie der Gewässer wird durch die Biberaktivität verändert (Naiman *et al.*, 1986; Vehkaoja *et al.*, 2015; Catalan *et al.*, 2017).

Wegen seinem großen Einfluss auf die Auenlandschaft, nicht zuletzt durch sein selektives Fraßverhalten, wird er außerdem als besonders wichtige Schlüsselart dieses Lebensraumes betrachtet. Darunter wird eine Art verstanden, die im Verhältnis zu ihrer Häufigkeit einen überproportional großen Einfluss auf die Lebensgemeinschaft des Ökosystems hat (Power *et al.*, 1996). Gemäß dieser Definition ist der Biber eindeutig den Schlüsselarten zuzuordnen (Naiman *et al.*, 1986), denn er beeinflusst die Artenzusammensetzung der aquatischen (Parker *et al.*, 2006; Law *et al.*, 2014) und terrestrischen (Martell *et al.*, 2006; Dvorak, 2013) Pflanzen und schafft Lebensraum für neue Pflanzen- (Donkor & Fryxell, 1999) und Tierarten (Harthun, 1999).

RIEDL

Ziel dieser Arbeit ist es einerseits, zu untersuchen ob sich das Fällungsverhalten des Bibers an den ausgewählten Standorten im Nationalpark Donau-Auen durch die Theorie des *‚Central-*

Place-Foraging' erklären lässt und die Fällungen des Bibers an den Fällungszentren vorhersagbar sind. Da die Fortbewegung an Land, die Fällung von Bäumen und der Rücktransport zum Wasser für den Biber mit hohen Energiekosten verbunden sind, müsste er, um den Energiegewinn zu maximieren sein Futter möglichst nahe des *Central-Places*, in diesem Fall des Wassers, generieren. Das würde bedeuten, dass die Anzahl an befressenen Bäumen mit zunehmender Entfernung zu selbigem rapide abnehmen sollte (Donkor & Fryxell, 1999; Gallant *et al.*, 2004; Voelker & Dooley, 2008). Außerdem müsste er Baumgrößen bevorzugen, die in Hinblick auf ihren energetischen Aufwand ein gutes Kosten-Nutzen-Verhältnis aufweisen. Bäume, die in einem Stück nach Fällung zum Wasser transportiert werden können, sollten jenen, die zunächst noch zerkleinert werden müssen, vorgezogen werden. Auch seine Präferenz für bestimmte Baumarten sollte in seiner Nahrungswahl ersichtlich sein. Um bevorzugte Bäume zu fällen sollte er bereit sein, mehr Energie aufzuwenden und sich weiter vom Ufer zu entfernen, als für weniger beliebte Exemplare (Schöner, 1979).

Andererseits ist es Ziel dieser Arbeit zu untersuchen, ob die Fraßaktivität des Europäischen Bibers in den Donau-Auen ähnlich deutliche Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung und die Individuenzahlen von Gehölzpflanzen hat, wie bereits in anderen Studien gezeigt wurde (Donkor & Fryxell, 1999). Es ist anzunehmen, dass sich jene Standorte, an denen der Biber der Nahrungssuche nachgeht, deutlich von solchen unterscheiden, in denen keine Biberfraßspuren zu finden sind. Seit er sich wieder im Nationalpark etabliert hat, fällt er große Bäume, sowie kleine Sträucher und greift damit in die Auwaldstruktur ein. Dadurch kann die Biberaktivität die Heterogenität der Gehölzvegetationsdeckung steigern und somit zu einer Erhöhung der Biodiversität beitragen. Da der Biber erst seit gut 30 Jahren wieder in den österreichischen Donau-Auen heimisch ist (Kollar & Seiter, 1990; Sieber, 1998) und die Waldentwicklung ein sehr langsamer Prozess ist, sollten sich diese Effekte vor allem in der Vegetation der jungen Strauchschicht deutlich erkennen lassen. Außerdem ist von großem Interesse, welche Faktoren in seinen Fällungszentren einen besonders großen Einfluss nehmen. So sollte durch die Fällung großer, alter Bäume ein Verjüngungsprozess eintreten. Als Konsequenz kann sich durch die nachfolgende Sukzession die Dichte der Strauchschicht erhöhen (Voelker & Dooley, 2008).

Solchen positiven Einflüssen der Biberaktivität sind mögliche negative Effekte gegenüberzustellen. Auf Störflächen, wie im Bereich von Fraßzentren, kommt es oftmals zu einer schnellen Ansiedlung invasiver Neophyten, wie *Robinia pseudoacacia, Ailanthus altissima* und *Acer negundo*. *A. negundo* verbreitet sich besonders schnell auf wassernahen und regelmäßig gestörten Flächen, während die Verbreitung von *R. pseudoacacia* maßgeblich von einem verjüngten Bestandsalter begünstigt zu werden scheint (Höfle *et al.*, 2014). Dadurch kann es potentiell zum Verschwinden oder zumindest einer starken naturschutzfachlichen Entwertung streng zu schützender FFH-Lebensräume kommen. Außerdem ist anzunehmen, dass gerade nicht-autochthone Gehölze vom Biber vergleichsweise selten genutzt werden. Dies verschafft ihnen einen Konkurrenzvorteil, wodurch ihre rasche Verbreitung zusätzlich begünstigt werden könnte.

Um zu überprüfen, ob authochtone Gehölzpflanzen gegenüber invasiven Gehölzen bevorzugt werden, wurde ein Fraßexperiment durchgeführt. Derartige Fraßexperimente haben sich bereits in anderen Studien als geeignet für die Untersuchung der Nahrungspräferenzen von Biberpopulationen erwiesen (Basey *et al.*, 1990; Müller-Schwarze *et al.*, 1994; Busher, 1996; Veraart *et al.*, 2006; O'Connell *et al.*, 2008). Um die Akzeptanz gegenüber den im Nationalpark Donau-Auen etablierten neophytischen Gehölzen untersuchen zu können, wurden diese mit den vom Biber im Freiland präferierten Baumarten und einer von ihm abgelehnten Gehölzart gemeinsam getestet. So konnte die Stärke seiner Präferenz oder Abneigung gegenüber den Neophyten relativ zu heimischen Arten beurteilt werden.

Insbesondere wurden folgende Hypothesen getestet

(1.) Die Fällungsaktivitäten des Bibers im Gebiet des Nationalparks Donau-Auen lassen sich mit Hilfe der *‚Central-Place-Foraging'* - Theorie erklären, wobei der Einfluss der Baumart, des Stammumfanges und des Uferabstandes für die Nahrungswahl besonders wichtig ist.

(2.) Im Vergleich zu Flächen, welche nicht zur Nahrungsgewinnung vom Biber genutzt werden, weisen die Fällungszentren deutliche Unterschiede in der Artzusammensetzung und der Häufigkeitsverteilung von Gehölzpflanzen auf.

(3.) Innerhalb der Fällungszentren ist besonders in der Strauchschicht der deutliche Effekt des Biber-Fraßes auf die Pflanzendiversität zu erkennen.

(4.) Der Biber in den Donau-Auen bevorzugt gewisse Arten als Nahrungsquelle und meidet andere. Insbesondere neophytische Gehölze werden eher gemieden, auch wenn sie für ihn besonders günstig zu erreichen sind und in Gewässernähe angeboten werden. Dem zur Folge begünstigt er deren Wachstum, wodurch eine höhere Individuenzahl neophytischer Gehölze auf Fällungszentren gefunden werden kann, als auf Flächen ohne Biberaktivität.

PEHAM & RIEDL

4. MATERIAL UND METHODE

4.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Nationalpark Donau-Auen, welcher sich im Osten Österreichs befindet und eine Fläche von ungefähr 96 km², aufgeteilt auf die Bundesländer Niederösterreich und Wien, umfasst. Die Flusslänge von 36 km im Nationalpark reicht von Wien bis zur Landesgrenze zur Slowakei. Der Nationalpark besteht zu ca. 65 % aus Auwald-, 15 % Wiesen- und 20 % Wasserflächen (Tiefenbach, 1998; Rademacher, 2018).

Der Nationalpark Donau-Auen wurde im Jahre 1996 gegründet (Rademacher, 2018) und 1997 durch die IUCN in Kategorie II eingestuft. Schutzgebiete der Kategorie II sollen möglichst großflächig, ökologische Prozesse oder naturnahe Gebiete, sowie repräsentative und naturschutzfachlich bedeutsame Arten schützen, aber auch für Bildungs-, Erholungs- und Besucherdienste nutzbar sein (IUCN, 1994).

Bis zur Marchmündung ist die Donau ein typischer Gebirgsstrom. Den höchsten Wasserstand hat sie im Frühsommer, die Strömung ist eher stark und verhindert Sedimentation. Die Wasserstände der Donau sind sehr variabel, wobei besonders die Schneeschmelze in den Gebirgen Hochwässer verursacht (Jelem, 1974; Lazowski, 1997). Deshalb wurde die Lobau (Wiener Anteil des Nationalparks) aus Hochwasserschutzgründen komplett von der Donau abgeschnitten. Lediglich bei der angrenzenden Schönau wurde eine Ein- und Ausflussstelle offengelassen (Brix, 1972; Jelem, 1974).

Die Auwälder im niederösterreichischen Teil des Nationalparks können ökologisch in zwei Typen kategorisiert werden: (1.) die offene Au, welche zwar von einem Regulierungsdamm geschützt ist, aber über die offenen Arme überschwemmt werden kann, und (2.) die abgedämmte Au, welche durch den Hochwasserschutzdamm vor direkter Überflutung geschützt ist (Jelem, 1972, 1974). Dennoch sind alle Augebiete über das Grundwasser mit der Donau verbunden, und werden von ihren Schwankungen, wenn auch zeitlich versetzt, beeinflusst (Brix, 1972).

4.1.1 Klima

Im Bereich des Nationalparks herrscht ein vorwiegend pannonisch-kontinentales, niederschlagsarmes Klima mit heißen Sommern und kalten Wintern vor (Österreich Werbung, 2018). Im Jahr 2017 (bei der Messstation Bad Deutsch-Altenburg) betrug der Jahresniederschlag 545 mm, die erreichte Höchsttemperatur lag bei 38.6 °C und das Jahresminimum der Lufttemperatur war -14,5 °C (ZAMG, 2018).

Das Klima führt immer wieder zum Trockenfallen einiger Altarme und Gewässer, besonders in der abgedämmten Au. Oftmals fallen sie erst im Spätherbst oder sogar Winter komplett trocken, wenn der Biber seinen Nahrungsvorrat anlegen sollte. Daher eignen diese sich nicht für ihn als Wohngewässer. Jedoch ist für die Habitatqualität des Bibers die außerordentlich hohe Produktivität dieses Auwaldes bedeutend und sie wird besonders durch das Klima im Auwaldgürtel selbst beeinflusst. Obwohl mehr Wasser verdunstet, als es Niederschlag gibt, steht durch das Grundwasser genügend Wasser für die Pflanzen zur Verfügung. Die wassergesättigte Luft erzeugt in Kombination mit den hohen Temperaturen beinahe tropische Bedingungen (Kollar & Seiter, 1990).

PEHAM

4.1.2 Vegetation

Der Wuchsbezirk im Nationalpark Donau-Auen, welcher zur Marchfeld-Ebene gehört, ist als kontinental zu bezeichnen. Der Boden ist bindig und trocknet im Sommer aus, was die Auwaldvegetation deutlich beeinflusst. Man findet in diesem Wuchsbezirk einige Typen der Weichholzau, wovon drei durch Weiden (Strauchweidenau, feuchte und frische Weidenau) und drei durch Pappeln (trockene, feuchte und frische Pappelau) geprägt sind. Auch in den Hartholzauen unterscheidet man sechs verschiedene Typen, nämlich die feuchte (Weißpappel-)Feldulmen-Au, die frische Eschen-Feldulmen-Au, die trockene Eichen-Feldulmen-Au, die Eichen-Feldahorn-Hainbuchen-Au, die mäßig frische Eichen-Linden-Au und zuletzt die trockene Eichen-Linden-Au. Ein besonderes Merkmal dieser Region und ihrer pannonisch geprägten Vegetation ist, dass *Fraxinus excelsior* sich am Rande ihres natürlichen Verbreitungsgebietes befindet und langsam von *Fraxinus parvifolia* ersetzt wird. Eine weitere Besonderheit ist, dass *Populus alba*, welche sich durch Wurzelsprosse vermehrt, hier äußerst oft vorkommt. Weitere Gehölzarten, die im Gebiet des Nationalparks, verglichen mit anderen

österreichischen Auen, besonders abundant sind, sind *Acer campestre, Juglans regia, Robinia pseudoacacia* und *Acer negundo*. Auch *Ulmus minor* kommt häufig vor, da sie sich erfolgreich sowohl über Wurzelsprosse, als auch Stockausschlag verbreitet. In der abgedämmten Hartholzaue haben sich zusätzlich *Carpinus betulus, Corylus avellana* und *Crataegus monogyna* etabliert. Verschiedenste Arten von *Salix* können sich auf den Schotterbänken der Weichholzaue gut vermehren, während *Populus nigra*, die junge Böden benötigt, trotz ihrer Fähigkeit zu Stockausschlag, immer seltener wird. Auch *Alnus incana* ist eher selten im Bereich des Nationalparks zu finden (Jelem, 1972, 1974).

In der Strauchschicht ist *Cornus sanguinea* mit Abstand am zahlreichsten vertreten, da er sich sehr stark durch Wurzelbruten verbreitet. Dies wird durch Fällung sogar noch begünstigt. Ein weiterer für dieses Gebiet typischer Strauch ist *Euonymus europaeus*, welcher seinen Standort betreffend relativ anspruchslos ist, aber deutlich unter starkem Wildverbiss leidet. Ebenfalls eine äußerst häufige Art ist der stickstoffaffine *Sambucus nigra*. Die wechselfeuchten Standorte bevorzugt *Viburnum opulus* und *Ligustrum vulgare* erobert die trockenen lichten Stellen (Jelem, 1972, 1974).

PEHAM

4.2 Aufnahme

Im Rahmen einer Begehung des Gebietes zu Beginn der Untersuchung wurde nach für die Aufnahme geeigneten Fällungszentren gesucht. Maßgeblich für die Auswahl der Fällungszentren war eine besonders intensive Bibernutzung und das Zentrum musste eine Mindestlänge von 60 m (entlang des Ufers) aufweisen. Des Weiteren wurde darauf geachtet möglichst unterschiedliche Ufertypen (Hauptstrom, Nebenarm) und Vegetationstypen (Weidenau, Pappelau, …) aufzunehmen, um eine möglichst repräsentative Stichprobe zu gewährleisten. Zur Orientierung und um möglichst schnell stark frequentierte Biberplätze zu finden, wurden hierbei vorangegangene Biberkartierungen (Sieber & Kaltenegger, 2003; Klaus, 2016) herangezogen. Die Fällungszentren wurden mittels GPS markiert und anschließend wurden Vergleichszentren, also Plätze ohne aktuellen Biberfraß, welche möglichst nahe an den ausgewählten Fällungszentren lagen, gesucht (Abb. 1).

Abb. 1: Position, der im Nationalpark Donau-Auen untersuchten Biber-Fällungszentren (F) und Vergleichsflächen (V) (Karte erstellt in ArcGIS 10.5; Basemap Source: Esri).

Die Aufnahmeflächen wurden nach der nächstgelegenen Ortschaft benannt und nummeriert, wenn mehrere Plätze im selben Gebiet lagen. Des Weiteren wurden, falls vorhanden, besondere Merkmale (auffallend viel Totholz, dichter Unterwuchs, extrem steile Ufersteigung) des Standortes notiert. Die Freilandarbeiten erfolgten von Mitte September bis Ende Dezember 2017. Insgesamt wurden an 16 Fällungszentren und 12 Vergleichsflächen Daten aufgenommen. Die ausgewählten Flächen verteilten sich über das Nord- und Südufer des gesamten Nationalparks (Tab. 1).

Tab. 1: Liste der Standorte mit Koordinaten, Bundesland, Uferseite und Flächentyp

STANDORT	BUNDESLAND	UFERSEITE	TYP	KOORDINATEN
DECHANTLACKE	Wien	Nord	Fällung	16,482938; 48,184408
ECKARTSAU 1	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,802262; 48,118259
ECKARTSAU 2	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,791792; 48,128729
ECKARTSAU 3	Niederösterreich	Nord	Vergleich	16,791792; 48,122542
ECKARTSAU 4	Niederösterreich	Nord	Vergleich	16,787033; 48,116832
ENGELHARTSTETTEN 1	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,915524; 48,154903
ENGELHARTSTETTEN 2	Niederösterreich	Nord	Vergleich	16,912438; 48,157118
ESSLINGER FURT	Wien	Nord	Fällung	16,529575; 48,195830
HASLAU 1	Niederösterreich	Süd	Fällung	16,740872; 48,126825
HASLAU 2	Niederösterreich	Süd	Vergleich	16,738968; 48,127777
HASLAU 3	Niederösterreich	Süd	Fällung	16,730402; 48,126349
MARIA ELLEND 1	Niederösterreich	Süd	Fällung	16,700897; 48,112549
MARIA ELLEND 2	Niederösterreich	Süd	Vergleich	16,702800; 48,119687
MARIA ELLEND 3	Niederösterreich	Süd	Fällung	16,676626; 48,116356
MARIA ELLEND 4	Niederösterreich	Süd	Vergleich	16,671867; 48,111121
MITTELWASSER	Wien	Nord	Vergleich	16,565743; 48,153951
ÖLHAFEN	Wien	Nord	Vergleich	16,533858; 48,156331
ORTH 1	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,723739; 48,123494
ORTH 2	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,727071; 48,125874
ORTH 3	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,715649; 48,127777
ORTH 4	Niederösterreich	Nord	Vergleich	16,709939; 48,122542
SCHÖNAU 1	Niederösterreich	Nord	Vergleich	16,607622; 48,129205
SCHÖNAU 2	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,638079; 48,126349
SCHÖNAU 3	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,623802; 48,127777
STOPFENREUTH 1	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,890959; 48,145453
STOPFENREUTH 2	Niederösterreich	Nord	Vergleich	16,891172; 48,146457
STOPFENREUTH 3	Niederösterreich	Nord	Fällung	16,903627; 48,143006
WITZELSDORF 1	Niederösterreich	Nord	Vergleich	16,837954; 48,115880

An allen ausgewählten Standorten wurden jeweils 3 bis 5 nebeneinander liegende Untersuchungsflächen entlang des Ufers aufgenommen, je nach Größe des Fällungszentrums bzw. der Vergleichsfläche. Da gemäß Literatur sich die Biberaktivität auf den Bereich bis 20 m vom Ufer aus konzentriert und danach kaum mehr Biberspuren zu finden sind (Stadler, 1996; Barnes & Mallik, 2001), wurde die Größe der einzelnen Untersuchungsflächen mit einer Tiefe und Breite von je 20 m festgelegt. Jede Untersuchungsfläche wurde mit Maßbändern im Gelände abgegrenzt und zur besseren Orientierung, wurde eine Mittellinie bei einem Abstand von 10 m zum Ufer hinzugefügt. Anschließend wurden alle holzigen Pflanzen ab einer Stammdicke von 1 cm aufgenommen, bestimmt und notiert, ob sie von Bibern angefressen waren oder nicht. Es wurden auch gänzlich gefällte Individuen berücksichtigt, sofern der Fraß so frisch war, dass man die Art noch bestimmen konnte. Bis zu einem Stammumfang von 15 cm wurden sie als Strauch definiert und wie bereits in anderen Studien in

Uferabstandskategorien (A = 0-5 m; B = > 5-10 m; C = > 10-15 m; D = > 15-20 m) eingeteilt (Janiszewski *et al.*, 2017). Bei einem Stammumfang > 15 cm wurden die Individuen in die Gruppe der Bäume aufgenommen. Bei diesen wurde der Abstand zum Wasser in Metern erhoben und der genaue Umfang, in Anlehnung an eine Studie von Janiszewski *et al.* (2017) auf einer Höhe von ungefähr 20 cm gemessen.

PEHAM

4.3 Experiment

Zunächst wurden geeignete Fraßplätze des Bibers für das Experiment ausgewählt. Dabei handelte es sich um Plätze, an denen der Biber zuvor an anderen Stellen gefällte Bäume befressen hatte. Solche Orte sind stets direkt am Ufer zu finden und durch eine Vielzahl frisch geschälter Zweige gekennzeichnet. Wichtige Kriterien für die Auswahl waren die gute Erreichbarkeit mit einem PKW, um das Material anzuliefern und das Vorhandensein frischer Biberspuren, die erwarten ließen, dass er hier aktuell regelmäßig anzutreffen ist. Zudem musste die Lokalität einen Aufbau des Experimentes erlauben.

Insgesamt wurden vier nach der jeweils nächstgelegenen Ortschaft benannte Standorte Schönau (16,634573; 48,135040), Orth (16,726895; 48,128166), Witzelsdorf (16,841350; 48,115551) und Engelhartstetten (16,928815; 48,157857) für das Fraßexperiment ausgewählt. Sie lagen alle am Nordufer im niederösterreichischen Teil des Nationalparks (Abb. 2).

Abb. 2: Position der Plätze, an denen das Experiment durchgeführt wurde. S = Schönau, O = Orth, W = Witzelsdorf, E = Engelhartstetten (Karte erstellt in ArcGIS 10.5; Basemap Source: Esri).

Die Gehölzartenauswahl für das Experiment umfasste die drei im Nationalpark gängigen neophytischen Gehölzarten *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia* und *Ailanthus altissima*, die drei vom Biber im Untersuchungsgebiet besonders präferierten Arten *Salix* sp., *Populus alba* und *Cornus sanguinea*, sowie die auffallend gemiedene Art *Sambucus nigra*. So ergab sich eine Gesamtzahl von sieben Gehölzarten, die im Freilandexperiment dem Biber angeboten wurden.

Von jeder dieser sieben ausgewählten Arten wurde bei jedem Experiment ein Zweig angeboten. Dazu wurden frische Äste mit einem Durchmesser von 5 cm geschnitten und überschüssiges Material bis zu seiner Verwendung in einem Wassertank frisch gehalten. Anschließend wurde etwa 10 cm vor der Schnittstelle ein Loch in die Äste gebohrt und selbige auf einen 1,4 mm starken Draht im Abstand von 50 cm in zufälliger Reihenfolge aufgefädelt. Die Enden des Drahtes wurden am jeweiligen Fraßplatz so an Bäumen befestigt, dass die Äste in unmittelbarer Wassernähe zu liegen kamen, ohne dass sie vom Biber wegtransportiert werden konnten (Abb. 3).

Abb. 3: Versuchsaufbau am Standort Schönau an der Donau. Deutlich zu erkennen, sind die sieben auf Draht aufgefädelten Zweige, die an der Wasserkante am Ufer ausgelegt sind.

Die ausgebrachten Zweige wurden im Abstand von 3-4 Tagen kontrolliert und die Fraßspuren, sofern vorhanden, dokumentiert. Dabei wurden vier Kategorien unterschieden (1.) kein Befraß, (2.) Bissspuren, (3.) starker Befraß und (4.) komplett gefressen. Nach jeder Kontrolle, unabhängig des Erfolges, wurden die Proben gegen frische Exemplare in neuer Artenabfolge ausgetauscht.

Das Experiment wurde erstmals am 18.12.2017 in Orth an der Donau durchgeführt. Als am 22.12.2017 befressene Zweige vorgefunden wurden, wurde noch am selben Tag der idente Versuchsaufbau an allen ausgewählten Standorten ausgelegt. Das Experiment wurde vom 22.12.2017 bis 13.02.2018 durchgeführt, wobei ein Hochwasserereignis nach Weihnachten 2017 zu einer etwa zweiwöchigen Unterbrechung führte, da die Fraßplätze nicht zugänglich waren. Dennoch konnten im angegebenen Zeitfenster insgesamt pro Standort 12 Durchgänge durchgeführt werden. Einzig in Orth an der Donau gibt es wegen des vorherigen Testlaufes einen Durchgang mehr. Insgesamt haben so 49 Kontrollen der ausgelegten Äste im angegebenen Zeitraum stattgefunden.

RIEDL

4.4 Statistik

4.4.1 Fraßpräferenzen des Europäischen Bibers in den Donau-Auen

Die Fraßspuren des Bibers an den Bäumen wurden mit verschiedenen Methoden auf Präferenzen untersucht. Zunächst wurden die bevorzugten Arten ermittelt. Hierfür wurde der durchschnittliche Anteil an angefressenen Bäumen für sämtliche Individuen der 14 häufigsten (> 15 Individuen) Arten auf den Fällungszentren berechnet. Anschließend wurde selbiger Wert für jede dieser Arten einzeln ermittelt und mit Hilfe eines Chi-Quadrat-Vierfeldertests wurde berechnet ob die zwei dichotomen Merkmalsverteilungen stochastisch unabhängig voneinander sind (Fahrmeir *et al.*, 2011; Hedderich & Sachs, 2012). Diese Berechnungen wurden in ‚Past' Version 3.20 durchgeführt. Doch dieses multiple Testen innerhalb einer Stichprobe bringt ein Problem mit sich, denn mit zunehmender Anzahl an Hypothesen, die mit demselben Datensatz getestet werden, steigt auch die Wahrscheinlichkeit einer Alphafehler-Kumulierung, die dazu führt, dass Hypothesen fälschlicher Weise abgelehnt werden (FDR, False Discovery Rate). Aus diesem Grund wurde eine FDR-Korrektur der *p*-Werte durchgeführt, die das erwartete vorhergesagte Verhältnis von fälschlicher Weise abgelehnten zu allen abgelehnten Hypothesen berücksichtigt (Benjamini & Hochberg, 1995; Pike, 2011).

Um auf Effekte von Uferabstand, Stammumfang (log-transformiert), Gehölzart, sowie möglichen Interaktionen Art x Stammumfang und Art x Uferabstand auf den Befraß zu testen, wurde ein verallgemeinertes lineares gemischtes Modell (Generalized linear mixed model; GLMM) mit dem Statistikprogramm ‚IBM SPSS Statistics' Version 25 berechnet. Dabei wurden nur bestandbildende Arten (insgesamt mehr als 40 Individuen auf den Fällungszentren) berücksichtigt. Außerdem wurden geringelte Bäume nicht miteinbezogen, da an ihnen nicht mehr festgestellt werden konnte, ob der Biber zuvor daran gefressen hatte oder nicht. Der Status ‚angefressen' vs. ‚nicht angefressen' wurde als binäre Zielvariable definiert. Der Standort wurde als zufällige Variable ausgewählt, um zu verhindern, dass die Variation zwischen diesen in das Ergebnis miteinfließt.

4.4.2 Auswirkungen des Biberfraßes auf die Baumartenzusammensetzung

Um die beiden Gruppen Fällungszentren und Vergleichsflächen auf signifikante Unterschiede hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung zu testen, wurde eine einfaktorielle ANOSIM (Analysis of Similarity) berechnet. Diese Analyse wurde für Bäume und Sträucher separat berechnet. Außerdem wurden die Standorte in Wald-Standorte und Schotterflächen-Standorte eingeteilt, sodass 4 Gruppen entstanden, nämlich ‚Wald Fällung', ‚Wald Vergleich', ‚Schotter Fällung' und ‚Schotter Vergleich' (Tab. 2). Um sich auf den Bereich der größten Fraßaktivität zu konzentrieren, wurde die gleiche Berechnung zusätzlich nur unter Berücksichtigung der Gehölze in den ersten 10 m vom Ufer aus durchgeführt. Zur Visualisierung wurde eine nicht-metrische multidimensionale Skalierung (NMDS) basierend auf den Bray Curtis-Ähnlichkeiten durchgeführt (Clarke, 1993). All diese Berechnungen wurden mit dem Programm ‚Past' Version 3.20 durchgeführt.

Tab. 2: Zuordnung der Untersuchungsstandorte der Gruppen Fällungszentren und Vergleichsflächen zu den beiden Habitattypen Wald und Schotterfläche.

SCHOTTER FÄLLUNG	WALD FÄLLUNG	SCHOTTER VERGLEICH	WALD VERGLEICH
Eckartsau 1	Dechantlacke	Eckartsau 4	Eckartsau 3
Haslau 1	Eckartsau 2	Haslau 2	Engelhartstetten 2
Orth 1	Engelhartstetten 1	Schönau 1	MariaEllend 2
Orth 2	Esslinger Furt		MariaEllend 4
Schönau 2	Haslau 3		Mittelwasser
Schönau 3	MariaEllend 1		Ölhafen
Stopfenreuth 3	MariaEllend 3		Orth 4
	Orth 3		Stopfenreuth 2
	Stopfenreuth 1		Witzelsdorf 1

RIEDL

4.4.3 Untersuchung der Auswirkungen des Biberfraßes auf die Artzusammensetzung der Strauchschicht

Mittels zweier GLMMs wurde auf Effekte von Flächentyp (Fällungszentrum vs. Vergleichsfläche), Uferabstand (vier Abstandskategorien), Stammflächen (Summen der Stammflächen aller Bäume als Indikator für ‚Verdrängung' von Sträuchern durch Bäume aufgrund von Konkurrenz und Ausschattung) und der Interaktion Flächentyp x Abstandskategorien auf (1.) die Individuenzahl und (2.) die Artenzahl an Sträuchern getestet.

Auch bei diesen Berechnungen wurde der Standort als Zufallseffekt berücksichtigt. Im Falle der Individuenzahl wurde ein GLMM mit Poisson-Fehlerverteilung und log-Verknüpfungsfunktion gerechnet.

PEHAM

4.4.4 Beeinflussung der Strauchschicht innerhalb der Fällungszentren

Um den Einfluss des Bibers innerhalb der Fällungszentren genau zu analysieren, wurden in den weiteren Berechnungen nur diese berücksichtigt. Erneut wurden zwei GLMMs berechnet, welche nun für Effekte der Abstandskategorien, der Stammfläche und der Fraßintensität an den Bäumen (Anteil der befressenen Bäume in % pro Abstandskategorie) auf (1.) Individuen- und (2.) Artenzahl an Sträuchern testeten. Der Standort wurde wiederum als Zufallseffekt in die Modelle miteinbezogen. In einem letzten GLMM wurde untersucht, welche Faktoren die Fraßintensität in der Strauchschicht der Fällungszentren beeinflussen. Die Fraßintensität wurde dabei als der prozentuale Anteil der, auf einer Untersuchungsfläche in der jeweiligen Abstandskategorie befressenen, Individuen definiert. Als feste Effekte wurden Fraßdruck an den Bäumen (Druck bezieht sich auf die gesamten Untersuchungsfläche nicht nur auf die Abstandskategorie), die Abstandskategorien, die Interaktion Fraßdruck x Abstandskategorie und die Anteile (in %) der beiden vom Biber präferierten und sehr häufigen Unterwuchsgehölze *Cornus sanguinea* und *Salix* spp., sowie des nicht befressenen *Sambucus nigra* verwendet. Wie bei den Modellen zuvor, wurden wieder die Standorte als zufälliger Effekt berücksichtigt.

PEHAM

4.4.5 Experimentelle Überprüfung von Fraßpräferenzen des Bibers mit besonderem Augenmerk auf Neophyten und ihrer Verbreitung in den Fällungszentren

Zur Auswertung der im Experiment gezeigten Fraßpräferenzen wurde zunächst artspezifisch die prozentuale Verteilung der Holzstücke für die Befraßkategorien ermittelt. Hierfür wurden die Kategorien ‚starker Fraß' und ‚komplett gefressen' zu einer Kategorie zusammengefasst, sodass nur die drei Gruppen ‚kein Fraß', ‚Bissspuren' und ‚starker Fraß' verblieben. Die Berechnung der Wahrscheinlichkeit, mit der eine Baumart im Zuge des Experiments vom Biber befressen wird, erfolgte erneut mit Hilfe eines GLMM (mit binomialer Fehlerverteilung und log-link-Funktion). Die Befraßklassifizierungen wurden dafür in zwei Kategorien zusammengefasst: befressen (beinhaltet ‚komplett gefressen' und ‚starker Fraß') und nicht

befressen (‚Bissspuren‘ und ‚kein Befraß‘). Die Gehölzart wurde als fester Effekt definiert und sowohl der Standort, als auch die jeweiligen Durchgänge wurden im Modell als Zufallseffekte berücksichtigt.

Zusätzlich wurde die Anzahl an Neophyten auf den Fällungszentren und Vergleichsflächen mit einem Mann-Whitney-U-Test auf signifikante Unterschiedlichkeit getestet. Außerdem wurde mit Hilfe einer Spearman Rangkorrelation überprüft, ob die Fraßintensität innerhalb der Fällungszentren mit der Anzahl der Neophyten zusammenhängt.

RIEDL

5. ERGEBNISSE

5.1 Fraßpräferenzen des Europäischen Bibers in den Donau-Auen

Auf den Untersuchungsflächen wurden insgesamt 27 verschiedene Gehölzarten mit einem Stammdurchmesser von > 15 cm vorgefunden. Dabei dominierte *Salix* spp., die mit beinahe doppelt so vielen Individuen vertreten war, wie die zweithäufigste Art, nämlich *Cornus sanguinea*. Auch *Sambucus nigra*, *Acer negundo*, *Populus* spp. und *Crataegus monogyna* waren auffallend oft anzutreffen. Diese sechs häufigsten Arten machten bereits über 80 % des vorgefundenen Bestandes aus. Reiht man die Arten nach der Menge an Individuen die vom Biber angefressen oder gefällt wurden, sind auch hier die beiden Dominanten *Salix* spp. und *C. sanguinea* auf den ersten beiden Rängen und machen zusammen über 70 % des Gesamtfraßes aus. Mit lediglich 8 % des Gesamtfraßes folgt an dritter Stelle *Populus* spp. (Tab. 3).

Tab. 3: Auflistung aller auf den Untersuchungsflächen vorgefundenen Baumarten, mit der jeweiligen Individuenzahl, sowie der Anzahl und dem relativen Anteil an angefressenen Exemplaren.

ARTEN	GESAMT	ANGEFRESSEN	% ANGEFRESSEN
***SALIX* SPP.**	717	397	55,37 %
CORNUS SANGUINEA	391	242	61,89 %
SAMBUCUS NIGRA	228	2	0,88 %
ACER NEGUNDO	121	26	21,49 %
***POPULUS* SPP.**	119	74	62,18 %
CRATAEGUS MONOGYNA	95	33	34,74 %
ROBINIA PSEUDOACACIA	53	22	41,51 %
***PRUNUS* SPP.**	44	23	52,27 %
***ULMUS* SPP.**	38	7	18,42 %
ACER CAMPESTRE	32	18	56,25 %
***FRAXINUS* SPP.**	30	12	40,00 %
JUGLANS REGIA	24	5	20,83 %
***ALNUS* SPP.**	18	6	33,33 %
CORYLUS AVELLANA	17	15	88,24 %
VIBURNUM OPULUS	15	2	13,33 %
EUONYMUS EUROPAEUS	14	1	7,14 %
LIGUSTRUM VULGARE	12	5	41,67 %
LABURNUM ANAGYROIDES	11	5	45,45 %
ACER PSEUDOPLATANUS	9	6	66,67 %
AILANTHUS ALTISSIMA	8	0	0,00 %
BERBERIS VULGARIS	6	0	0,00 %
***TILIA* SPP.**	6	6	100,00 %
***ACER* SP.**	4	2	50,00 %
***ROSA* SP.**	3	2	66,67 %
***BETULA* SP.**	2	1	50,00 %
RHAMNUS FRANGULA	1	0	0,00 %
***THUJA* SP.**	1	0	0,00 %
GESAMTERGEBNIS	**2019**	**912**	**45,17 %**

Für jene Arten, die mit über 15 Individuen auf den Untersuchungsflächen vertreten waren, wurde die jeweilige Abweichung von der mittleren Befraßhäufigkeit analysiert. Von diesen 14 Spezies waren im Durchschnitt 41,96 % der dokumentierten Exemplare angefressen. Dabei zeichneten sich *C. avellana* und *Populus* spp. durch hoch signifikant, *C. sanguinea* und *Salix* spp. gar durch höchst signifikant höhere mittlere Befraßhäufigkeiten aus, während sie bei *A. negundo* und *S. nigra* höchst signifikant, bei *Ulmus* spp. hoch signifikant und bei *J. regia* signifikant darunter lagen. Der größte Anteil an befressenen Individuen wurde dabei bei *C. avellana* dokumentiert. Er war mehr als doppelt so hoch wie im Mittel der Arten. Konträr verhält sich *S. nigra*, bei dem nahezu kein Befraß stattgefunden hatte (Abb. 4).

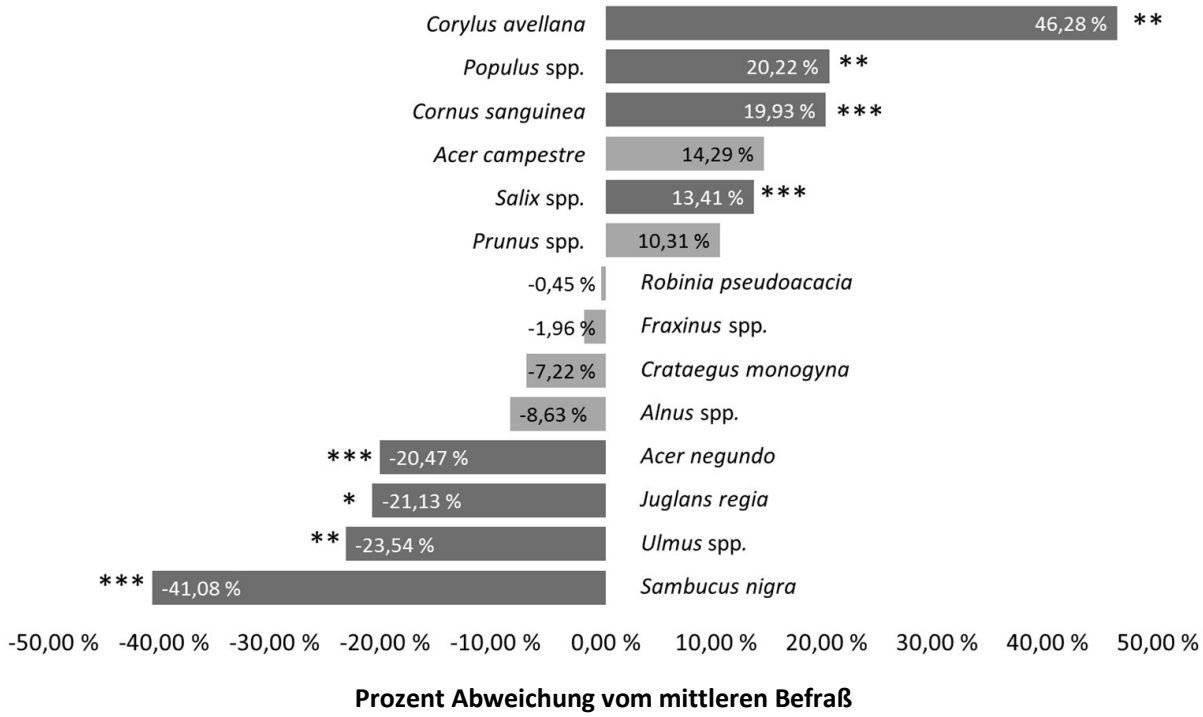

Abb. 4: Grafische Darstellung der Abweichung von der mittleren Befraßhäufigkeit (41,96 %) jener Arten, die mit über 15 Individuen auf den Versuchsflächen anzutreffen waren. Chi-Quadrat-Test auf Abweichungen von mittlerer Befraßwahrscheinlichkeit aller berücksichtigten Individuen: * = signifikant (FRD-korrigiertes $p < 0{,}05$), ** = hochsignifikant (FRD-korrigiertes $p < 0{,}01$), *** = höchstsignifikant (FRD-korrigiertes $p < 0{,}001$).

Zur genaueren Untersuchung der gezeigten Präferenzen wurde ein verallgemeinertes lineares gemischtes Modell unter Berücksichtigung all jener Arten, die bestandbildend auf den Flächen vorkommen (> 40 Individuen) berechnet. Dieses zeigt, dass sowohl die Art, als auch die Interaktion Art x Uferabstand einen signifkanten Einfluss auf den Biberbefraß haben. Der Einfluss des Stammumfanges, sowie der Interaktion Art x Stammumfang ist hoch signifikant, während sich die Rolle des Uferabstandes sogar als höchst signifikant herausstellte. Von entscheidender Bedeutung dafür, ob der Biber einen Baum nutzt oder nicht, scheint dabei vor allem der Uferabstand zu sein, der in diesem Modell den mit Abstand größten Effekt auf das Befraßrisiko hat. Auch der Stammumfang spielt eine wichtige Rolle bei der Baumauswahl durch den Biber. Jedoch ist dessen Einfluss bereits um rund 80 % schwächer als jener der Distanz zum Wasser. Die Art, sowie die Interaktion Art x Uferabstand und Art x Stammumfang beeinflussen die Wahl des Bibers ähnlich stark, jedoch deutlich weniger, als die beiden zuvor angeführten Faktoren (Tab. 4).

Tab. 4: Ergebnisse eines GLMMs, welches auf Effekte von Baumart, Uferabstand, Stammumfang und zweier Interaktionen der Variablen auf die Befraßwahrscheinlichkeit testet. Berücksichtigt wurden nur jene Arten, die mit über 40 Individuen auf den Fällungszentren vertreten waren. * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hoch signifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchst signifikant ($p < 0{,}001$)

EFFEKTE	*F*	*P*
ART	2,464	0,016*
UFERABSTAND	36,079	< 0,001***
LOG_STAMMUMFANG	7,875	0,005**
ART X UFERABSTAND	2,127	0,038*
ART X LOG_STAMMUMFANG	3,368	0,001**

Das sich aus dem Modell ergebende unterschiedliche Befraßrisiko für die acht in die Berechnung eingeflossenen, bestandbildenden Arten bestätigt jene Reihenfolge, die sich bereits aus der Abweichung von der mittleren Befraßhäufigkeit (Abb. 4) ergab. Für *Populus* spp. und *C. sanguinea* ist die Wahrscheinlichkeit vom Biber befressen zu werden am größten. Hoch ist diese auch für *Salix* spp. und *Prunus* spp.. Deutlich niedriger fällt das Risiko für *Robinia pseudoacacia*, *C. monogyna* und *A. negundo* aus, während *S. nigra* beinahe gar nicht vom Biber genutzt wird (Abb. 5).

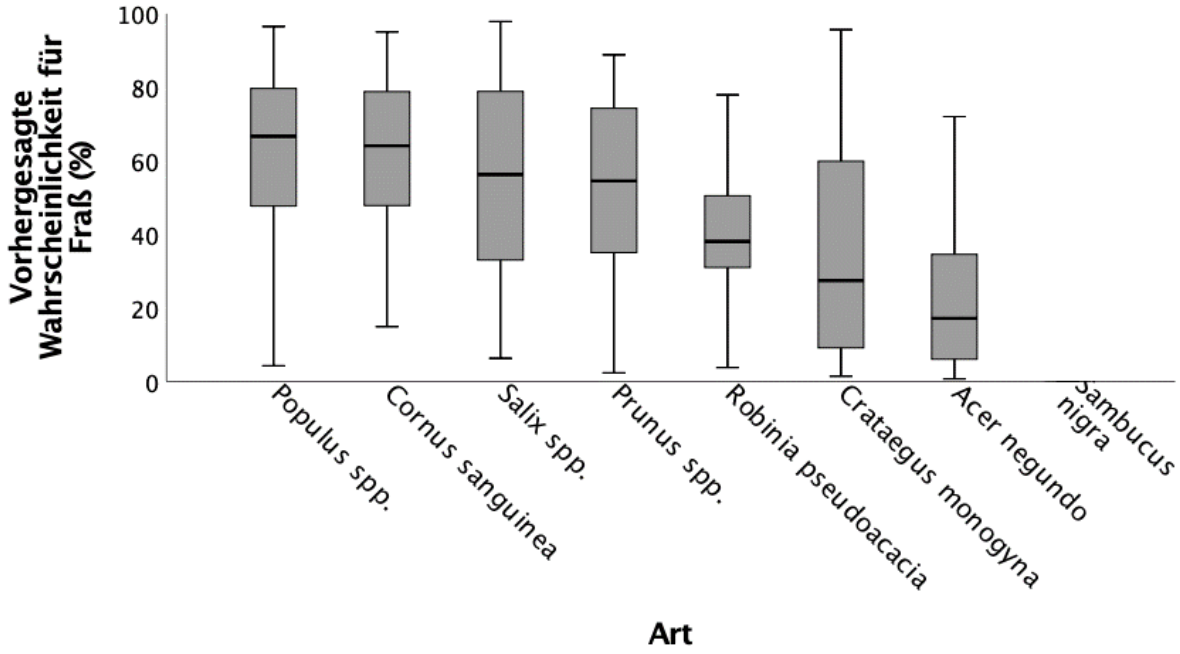

Abb. 5: Grafische Darstellung der Mediane für die vorhergesagte Befraßwahrscheinlichkeit jeder Gehölzart. Die grauen Boxen stellen das obere und untere Quartil dar, während die T-Balken die min. und max. Werte angeben.

Betrachtet man den Einfluss des Uferabstandes auf die vorhergesagte Wahrscheinlichkeit für einen Baum befressen zu werden, so wird deutlich, dass sie mit zunehmender Distanz zum

Wasser abnimmt. Das Befraßrisiko sinkt von unmittelbarer Ufernähe zum weitesten davon entfernten Bereich (20 m Entfernung) um rund zwei Drittel (Abb. 6).

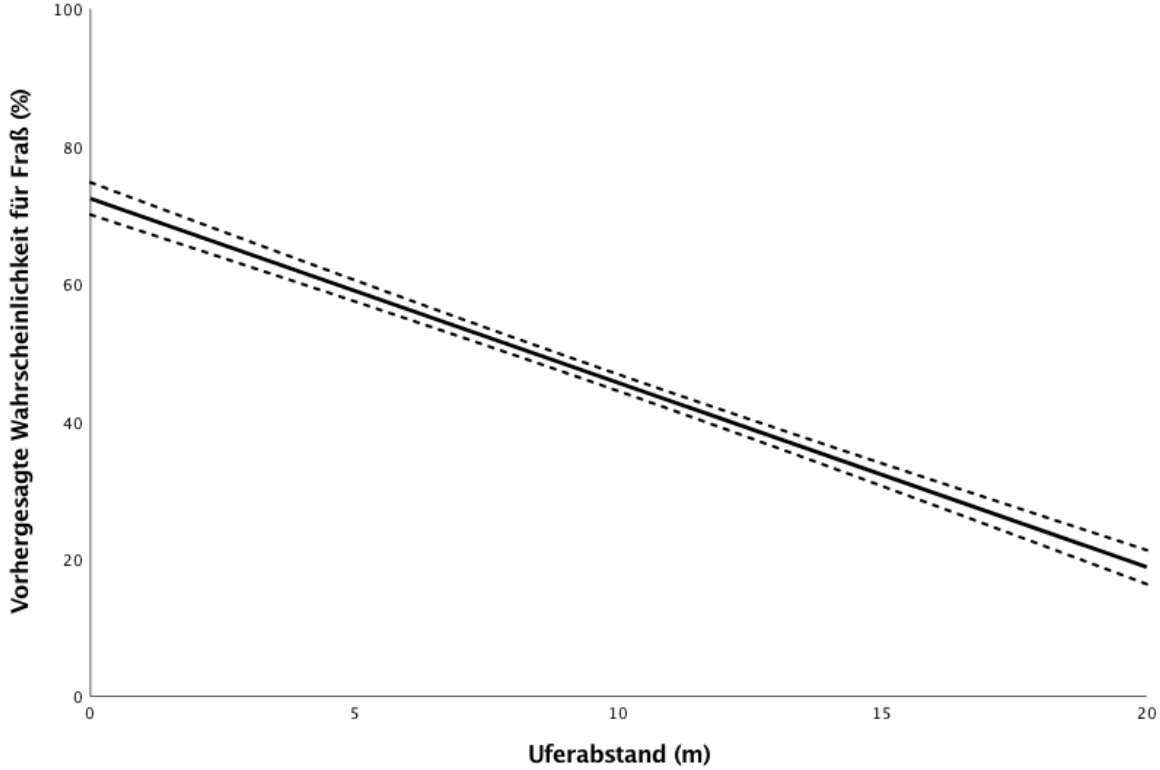

Abb. 6: Zusammenhang zwischen der Befraßwahrscheinlichkeit für einen Baum und dem Uferabstand. Dargestellt ist eine lineare Regression (± 95 % Konfidenzintervall). (R^2 Linear = 0,266)

Sieht man sich den vom Biber bevorzugten Uferabstand in Interaktion mit den jeweiligen Arten an, so sind zwar Unterschiede zu erkennen, jedoch zeigt sich, dass unabhängig von der Art, immer der geringste Abstand zum Wasser bevorzugt wird. Besonders stark zeigt sich der Einfluss des Uferabstandes beim Befraß von *Salix* spp. und *C. monogyna.* In beiden Fällen nimmt die Befraßwahrscheinlichkeit von der Uferlinie bis hin zum 20 m von dieser entfernten Bereich um rund 80 % ab. Bei den übrigen Arten sinkt das Befraßrisiko innerhalb der Untersuchungsfläche um lediglich etwa 25-40 %. Einzig bei *R. pseudoacacia* scheint der Uferabstand kaum einen Einfluss auf den Befraß zu haben. Bei ihr sinkt das vorhergesagte Befraßrisiko vom ufernahen bis zum uferfernen Ende der Untersuchungsflächen nur geringfügig. *S. nigra* wird generell vom Biber nicht konsumiert, weder in Wassernähe noch im hinteren Bereich der Untersuchungsflächen (Abb. 7).

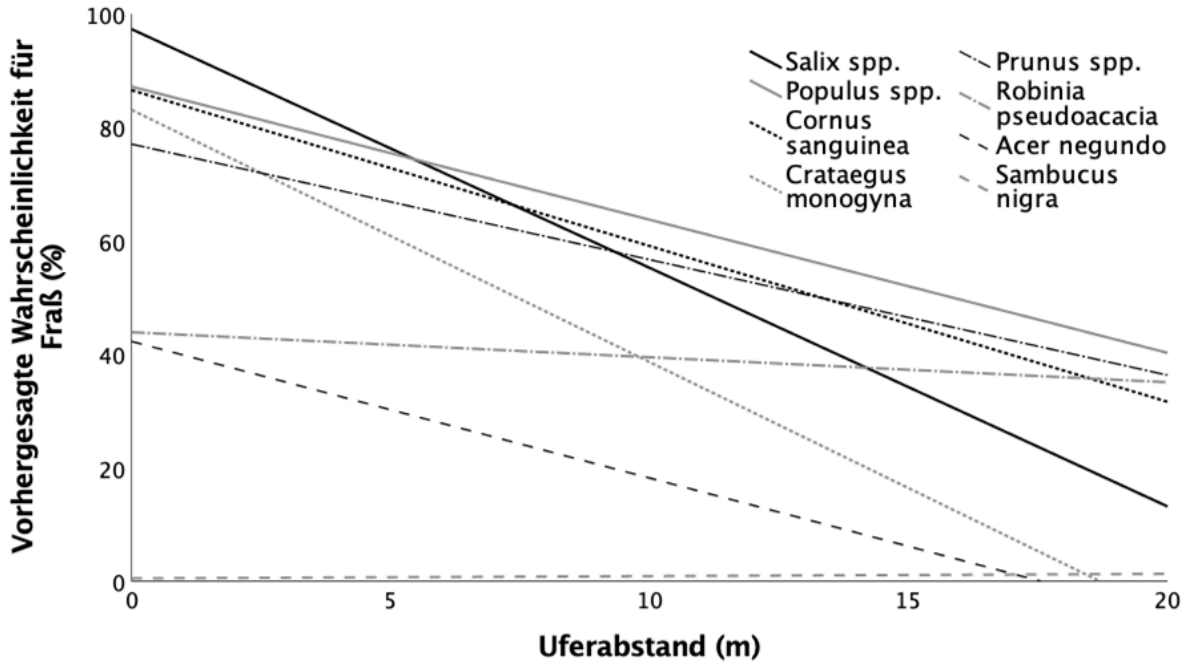

Abb. 7: Einfluss des Uferabstands auf die Befraßwahrscheinlichkeit, getrennt dargestellt für die Gehölzarten *Salix* spp. (R^2 Linear = 0,712), *Populus* spp. (R^2 Linear = 0,440), *Cornus sanguinea* (R^2 Linear = 0,667), *Crataegus monogyna* (R^2 Linear = 0,732), *Prunus* spp. (R^2 Linear = 0,258), *Robinia pseudoacacia* (R^2 Linear = 0,015), *Acer negundo* (R^2 Linear = 0,654) und *Sambucus nigra* (R^2 Linear = 0,041).

Für den Stammumfang zeichnet das berechnete Modell hingegen ein umgekehrtes Bild. Hier steigt das Risiko für einen Baum vom Biber befressen zu werden mit zunehmender Stammdicke. Jene Individuen mit den größten Stammumfängen haben auf den Untersuchungsflächen ein rund doppelt so hohes Befraßrisiko, wie die dünnsten Vertreter (Abb. 8).

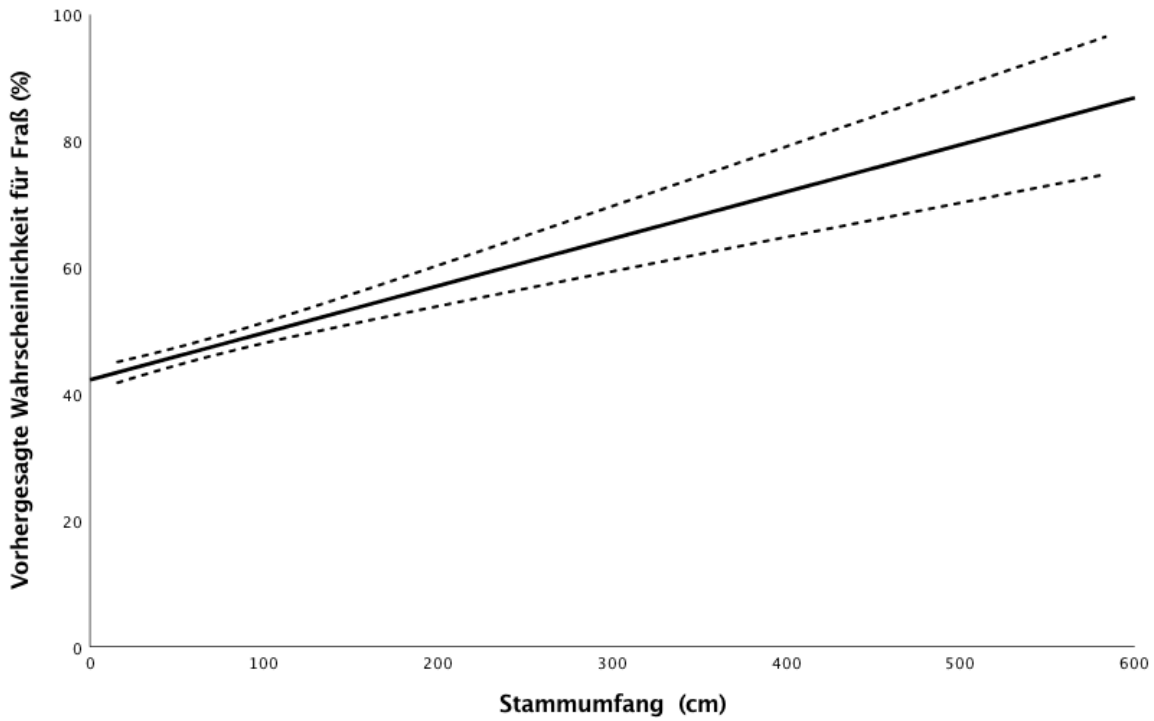

Abb. 8: Die vorhergesagte Wahrscheinlichkeit für einen Baum in Abhängigkeit des jeweiligen Stammumfanges vom Biber genutzt zu werden. Dargestellt ist eine lineare Regression (± 95 % Konfidenzintervall). (R^2 Linear = 0,028)

Betrachtet man den Effekt des Stammumfanges auf Artniveau, so zeigen sich große artspezifische Unterschiede. Während für die vom Biber bevorzugt behandelten Arten *Populus* spp., *Salix* spp. und *C. sanguinea* tatsächlich das Befraßrisiko mit zunehmendem Stammumfang steigt, verläuft der Trend bei allen anderen Arten in die entgegengesetzte Richtung. Besonders drastisch ist die mit zunehmender Baumdicke abnehmende Wahrscheinlichkeit vom Biber genutzt zu werden bei *R. pseudoacacia, C. monogyna* und *Prunus* spp. Ebenso eine Abnahme des Befraßrisikos mit zunehmender Baumdicke, wenn auch mit einem weniger steilen Verlauf, zeigt sich bei *A. negundo. S. nigra* wird unabhängig der Stammdicke nicht vom Biber genutzt (Abb. 9).

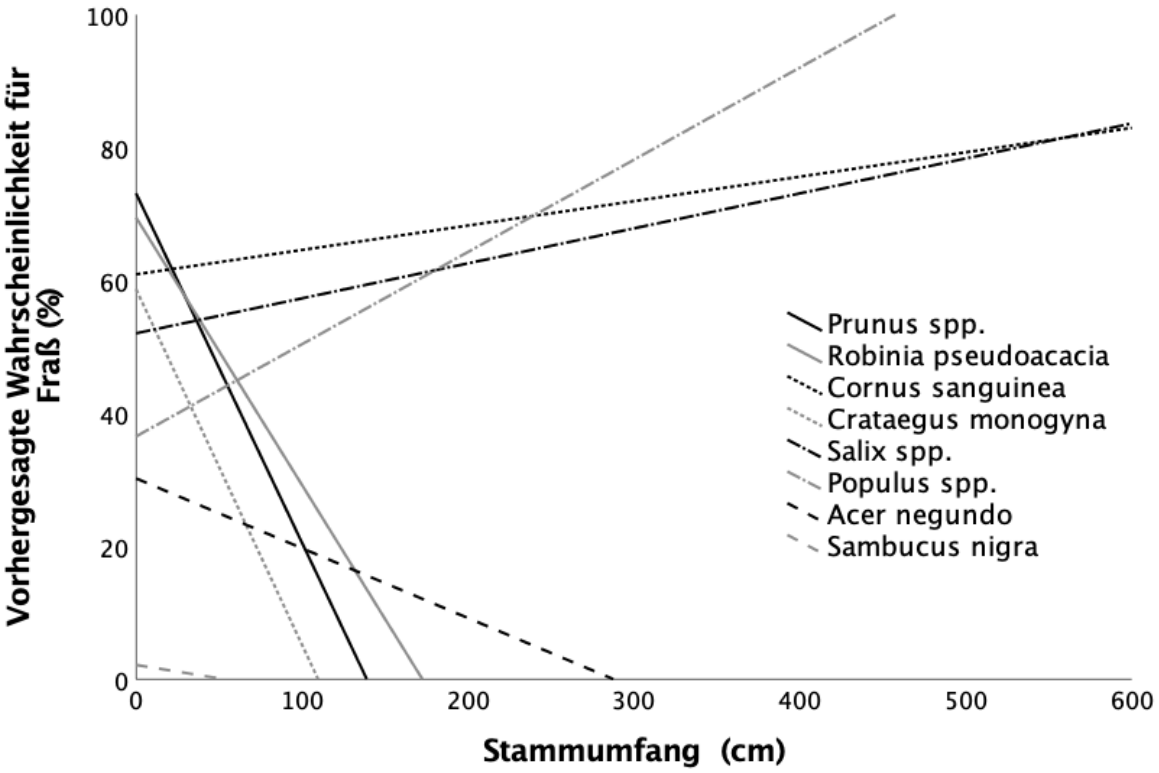

Abb. 9: Darstellung des Einflusses des Stammumfanges auf die vorhergesagte Befraßwahrscheinlichkeit in Abhängigkeit der jeweiligen Art. (*Salix* spp.: R^2 Linear = 0,022, *Populus* spp.: R^2 Linear = 0,375, *Cornus sanguinea*: R^2 Linear = 2,879, *Crataegus monogyna*: R^2 Linear = 0,236, *Prunus* spp.: R^2 Linear = 0,457, *Robinia pseudoacacia*: R^2 Linear = 0,643, *Acer negundo*: R^2 Linear = 0,059, *Sambucus nigra*: R^2 Linear = 0,196)

RIEDL

5.2 Auswirkungen des Biberfraßes auf die Artzusammensetzung des Auwaldes

Die berechneten einfaktoriellen ANOSIMs zeigen zwar deutliche Unterschiede der Artenzusammensetzung der Baumschicht zwischen den Standorten auf Wald- und Schotterboden auf, nicht jedoch zwischen den Fällungszentren und Vergleichsflächen des jeweiligen Standorttyps. Der Biberfraß führt demnach zum aktuellen Zeitpunkt zu keiner signifikanten Beeinflussung der Baumartzusammensetzung (Tab. 5).

Tab. 5: Ergebnisse von paarweisen ANOSIM-Tests auf Ähnlichkeiten der Baumartenzusammensetzung zwischen Fällungszentren und Vergleichsflächen und den beiden Standorttypen Wald und Schotterfläche (unter Berücksichtigung aller Baumindividuen des jeweiligen Standortes). * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hochsignifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchstsignifikant ($p < 0{,}001$).

	WALD FÄLLUNG		**SCHOTTER FÄLLUNG**		**WALD VERGLEICH**		**SCHOTTER VERGLEICH**	
	p	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***
WALD FÄLLUNG			0,0004***	0,8485	0,9002	-0,0542	0,0326*	0,5271
SCHOTTER FÄLLUNG	0,0004***	0,8485			0,0002***	0,8563	0,2556	0,0833
WALD VERGLEICH	0,9002	-0,05418	0,0002***	0,8563			0,0255*	0,5499
SCHOTTER VERGLEICH	0,0326*	0,5271	0,2556	0,08333	0,0255*	0,5499		

Auch die berechnete NMDS-Ordination zeigt keine klare Abgrenzbarkeit der Fällungszentren von den Vergleichsstandorten an den beiden unterschiedlichen Standorttypen Schotter und Wald (Abb. 10).

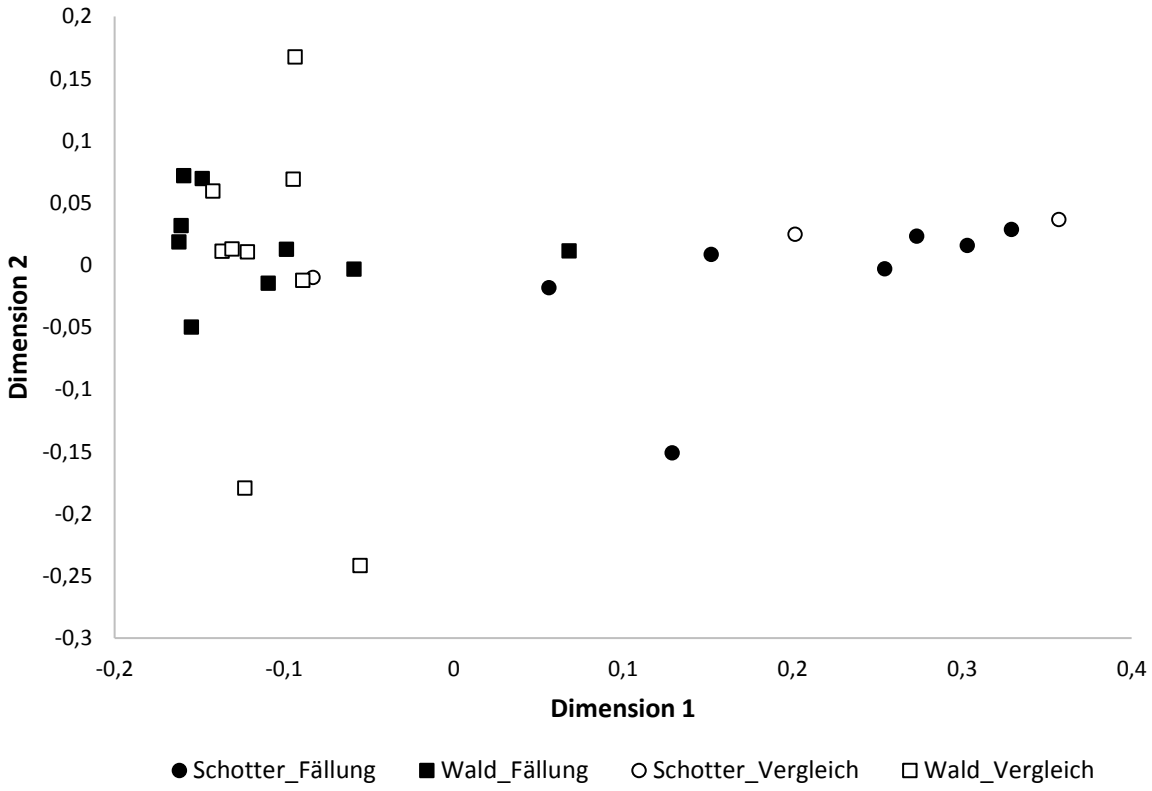

Abb. 10: NMDS-Ordination basierend auf Bray-Curtis-Ähnlichkeitswerten zur Visualisierung der Ähnlichkeitsbeziehungen der Baumartenzusammensetzungen der unterschiedlichen Standorte.

Um zu testen, ob der intensivere Biberbefraß innerhalb der ersten 10 ufernahen Meter möglicherweise einen stärkeren Effekt zeigt, wurden die identischen Analysen nur unter Berücksichtigung der ufernahen Hälfte der Untersuchungsflächen durchgeführt. Bei Betrachtung der Ergebnisse der paarweise berechneten ANOSIMs zeigt sich aber ein weitestgehend unverändertes Bild. Auch für die ufernahen Bereiche zeigt sich kein signifikanter Unterschied zwischen den Fällungszentren und den Vergleichsflächen (Tab. 6).

Tab. 6: Ergebnisse von paarweisen ANOSIM-Tests auf Ähnlichkeiten der Baumartenzusammensetzung zwischen Fällungszentren und Vergleichsflächen und den beiden Standorttypen Wald und Schotterfläche (unter Berücksichtigung lediglich der ufernahen Hälfte des jeweiligen Standortes). * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hochsignifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchstsignifikant ($p < 0{,}001$).

	WALD FÄLLUNG		**SCHOTTER FÄLLUNG**		**WALD VERGLEICH**		**SCHOTTER VERGLEICH**	
	p	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***
WALD FÄLLUNG			0,0007***	0,7371	0,0007***	-0,08299	0,0326*	0,4682
SCHOTTER FÄLLUNG	0,0007***	0,7371				0,8368	0,2906	0,05159
WALD VERGLEICH	0,9805	- 0,08299	0,0002***	0,8368	0,0002***		0,0287*	0,5708
SCHOTTER VERGLEICH	0,0326*	0,4682	0,2906	0,05159	0,2906	0,5708		

RIEDL

Bei dem Test auf Unterschiede in der Artzusammensetzung der Strauchschicht (Individuen ≤ 15 cm Stammumfang) zwischen Fällungszentren und Vergleichsflächen konnten jedoch deutliche Unterschiede festgestellt werden. Die größten Abweichungen bestehen jedoch auch hier zwischen den Wald- und Schotterstandorten. Abgesehen von dem Vergleich der Waldstandorte zueinander, wurde zwischen allen Flächengruppen ein signifikanter Unterschied belegt (Tab. 7).

Tab. 7: Ergebnisse von paarweisen ANOSIM-Tests auf Ähnlichkeiten der Strauchartenzusammensetzung zwischen Fällungszentren und Vergleichsflächen und den beiden Standorttypen Wald und Schotterfläche (unter Berücksichtigung aller Strauchindividuen des jeweiligen Standortes). * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hochsignifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchstsignifikant ($p < 0{,}001$).

	WALD FÄLLUNG		**SCHOTTER FÄLLUNG**		**WALD VERGLEICH**		**SCHOTTER VERGLEICH**	
	p	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***
WALD FÄLLUNG			0,0004***	0,9075	0,1373	0,05727	0,0081**	0,7265
SCHOTTER FÄLLUNG	0,0004***	0,9075			0,0002***	0,8997	0,0088**	0,8016
WALD VERGLEICH	0,1373	0,05727	0,0002***	0,8997			0,0355*	0,4758
SCHOTTER VERGLEICH	0,0081**	0,7265	0,0088**	0,8016	0,0355*	0,4758		

Besonders die Unterschiede zwischen den beiden Standorttypen Wald und Schotter zeigen sich nicht nur durch die Werte, sondern auch sehr deutlich in der NMDS–Ordination. Während die Waldflächen keine Trennung zwischen Vergleichs- und Fällungsflächen zeigen, kann man die beiden Schotterflächenarten deutlich erkennen. Am stärksten setzt sich die Gruppe ‚Schotter Fällung' von allen anderen Standorten in der Darstellung im rechten oberen Bereich ab. Diese vom Biber genutzten Flächen weisen eine deutlich andere Artenzusammensetzung der Strauchschicht auf (Abb. 11).

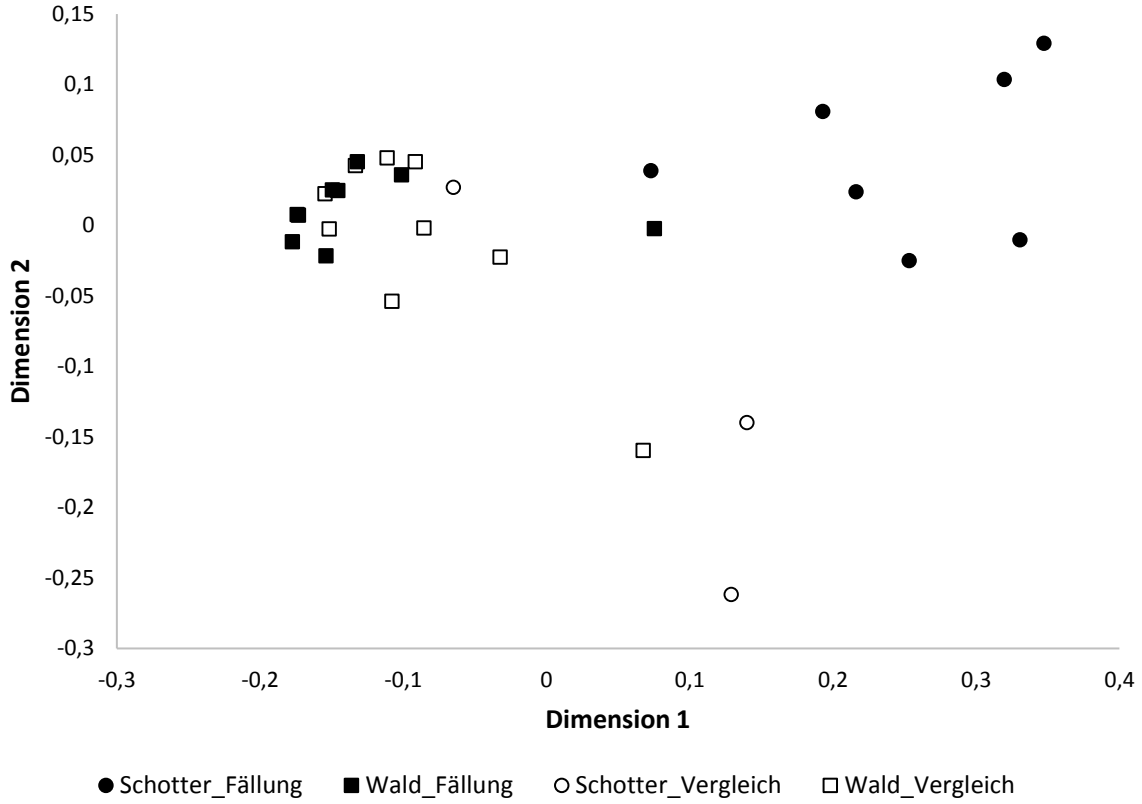

Abb. 11: NMDS-Ordination basierend auf Bray-Curtis-Ähnlichkeitswerten zur Visualisierung der Ähnlichkeitsbeziehungen der Strauchartenzusammensetzungen der unterschiedlichen Standorte.

Betrachtet man nur die ersten beiden Abstandskategorien, also bis 10 Meter vom Ufer, an allen Standorten, so zeigt sich dasselbe Bild, wie unter Berücksichtigung der ganzen Fläche. Der Effekt wird geringfügig deutlicher, aber die Tendenzen bleiben unverändert. Die Unterschiede in der Artzusammensetzung sind ebenfalls zwischen den Standorttypen Wald und Schotter am größten, es ist auf den Waldflächen zueinander kein Unterschied zu erkennen, aber Fällungs- und Vergleichsflächen am Schottertyp weisen eine hoch signifikante und starke Trennung auf (Tab. 8; Abb. 12).

Tab. 8: Ergebnisse von paarweisen ANOSIM-Tests auf Ähnlichkeiten der Strauchartenzusammensetzung zwischen Fällungszentren und Vergleichsflächen und den beiden Standorttypen Wald und Schotterfläche (unter Berücksichtigung der ufernahen Hälfte des jeweiligen Standortes). * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hochsignifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchstsignifikant ($p < 0{,}001$).

	WALD FÄLLUNG		**SCHOTTER FÄLLUNG**		**WALD VERGLEICH**		**SCHOTTER VERGLEICH**	
	p	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***	***p***	***r***
WALD FÄLLUNG			0,0004***	0,9627	0,1458	0,05864	0,0081**	0,7132
SCHOTTER FÄLLUNG	0,0004***	0,9627			0,0002***	1	0,0088**	0,9087
WALD VERGLEICH	0,1458	0,05864	0,0002***	1			0,0191*	0,6277
SCHOTTER VERGLEICH	0,0081**	0,7132	0,0088**	0,9087	0,0191*	0,6277		

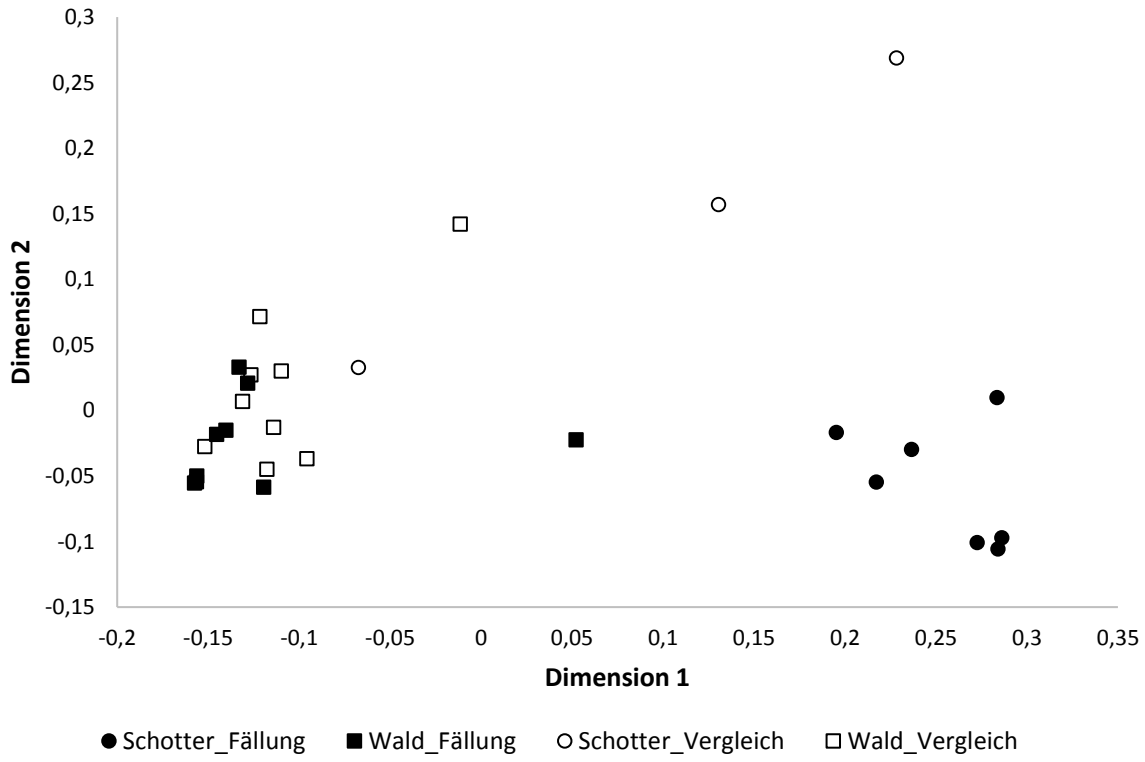

Abb. 12: NMDS-Ordination basierend auf Bray-Curtis-Ähnlichkeitswerten zur Visualisierung der Ähnlichkeitsbeziehungen der Strauchartenzusammensetzungen der unterschiedlichen Standorte (unter Berücksichtigung der vorderen zwei Uferabstandskategorien).

PEHAM

5.2.1 Untersuchung der Auswirkungen des Biberfraßes auf die Artzusammensetzung der Strauchschicht

Mittels eines berechneten GLMMs zeigten sich deutliche Effekte von Flächentyp, Abstand zum Ufer sowie der Interaktion beider Variablen auf die Anzahl an Individuen in der Strauchschicht. Ein Einfluss der Stammfläche der Bäume konnte nicht festgestellt werden (Tab. 9).

Tab. 9: Ergebnisse eines GLMMs, welches auf Effekte der Abstandskategorien, Stammfläche, Flächentyp und Interaktion der beiden Variablen Flächentyp und Abstandskategorien auf die Anzahl an Individuen in der Strauchschicht testet. * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hoch signifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchst signifikant ($p < 0{,}001$)

EFFEKTE	*F*	*P*
ABSTANDSKATEGORIEN	76,362	< 0,001***
STAMMFLÄCHE	2,839	0,093
FLÄCHENTYP X ABSTANDSKATEGORIEN	6,829	< 0,001***
FLÄCHENTYP	9,839	0,002**

In einem Fällungszentrum standen durchschnittlich 277 Individuen in der Strauchschicht, wohingegen auf einer Vergleichsfläche nur 163 Individuen zu finden waren. Durch die Berechnung mit Hilfe eines GLMM unter Berücksichtigung der Untersuchungsflächen und der Abstandskategorien erkennt man ebenfalls eine deutliche Differenz zu Gunsten der Fällungszentren. Es zeigt sich, dass die Flächen mit Biberfraß in der Strauchschicht im Durchschnitt deutlich mehr (ca. 30 %) Individuen aufweisen (Abb. 13).

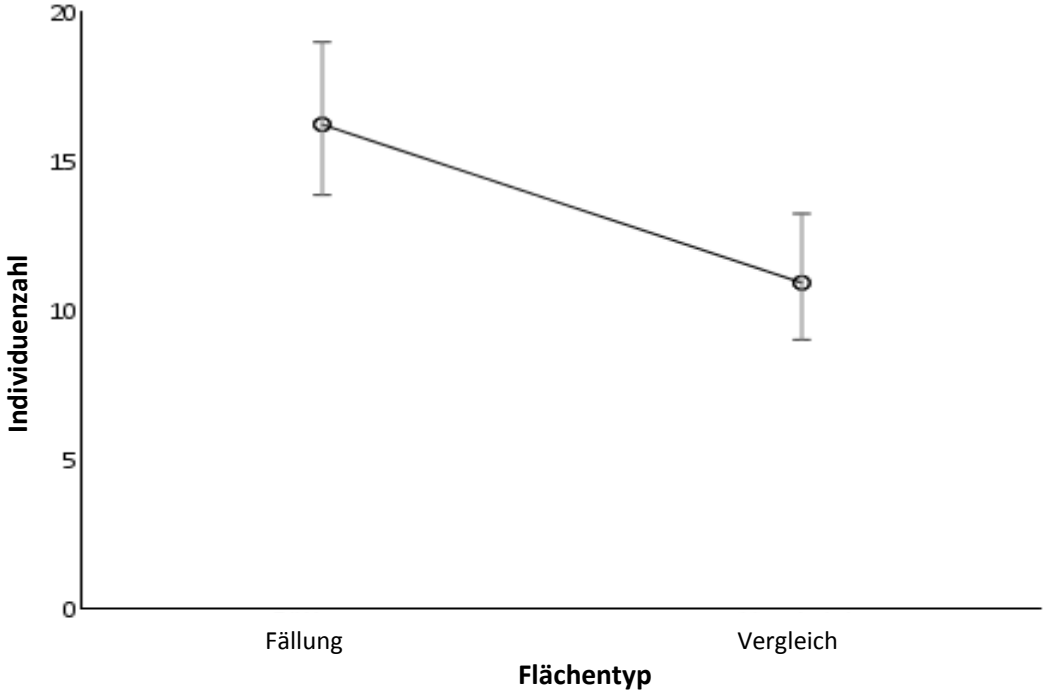

Abb. 13: Geschätzte Mittelwerte der Individuenzahl an Sträuchern (± Konfidenzintervall) für die beiden Flächentypen Fällung und Vergleich.

Bei den Uferabstandskategorien auf allen Flächen ist ein deutlicher, annähernd kontinuierlicher Abfall der Anzahl an Individuen mit der Entfernung zum Ufer zu erkennen. In den ersten 5 m befinden sich durchschnittlich 18 Individuen. Die zweite Kategorie weist noch 16 und die vorletzte nur noch 12 Individuen im Durchschnitt auf. In dem Bereich von > 15-20 m Entfernung zum Wasser sind es lediglich noch 11 Individuen (Abb. 14).

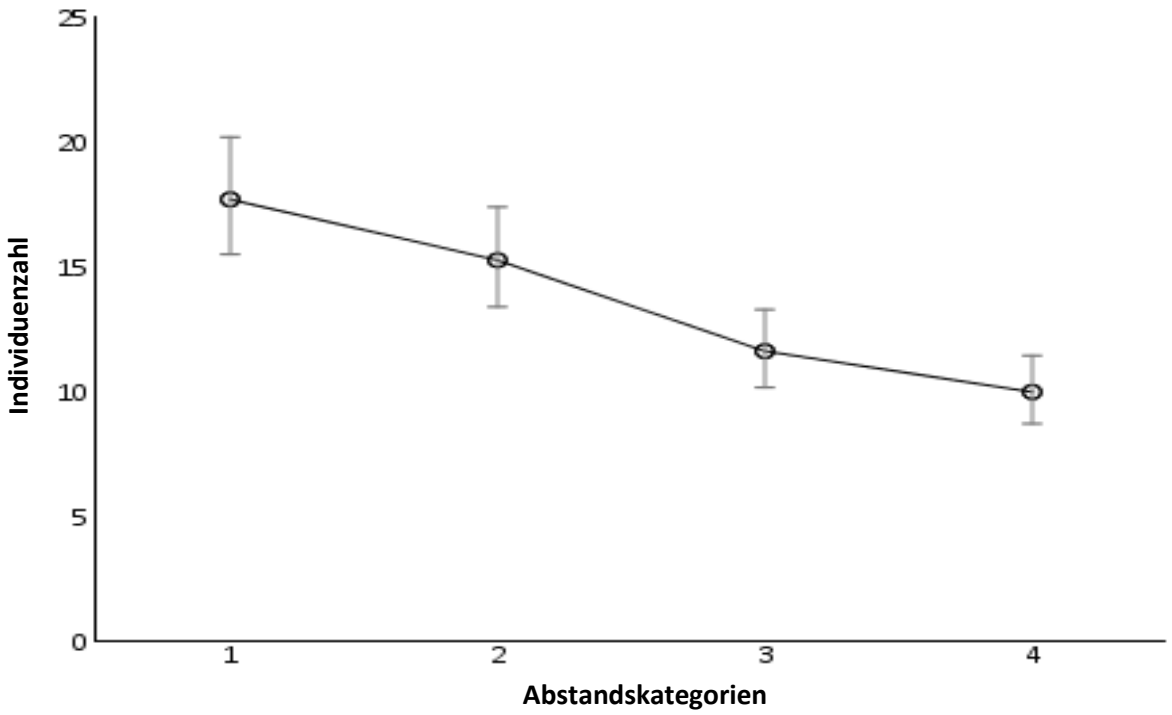

Abb. 14: Geschätzte Mittelwerte der Anzahl an Individuen (± Konfidenzintervall) auf allen Flächen in den einzelnen Abstandkategorien (1 = 0-5 m von der Uferlinie entfernt; 2 = > 5-10 m; 3 = > 10-15 m; 4 = > 15-20 m).

Aufgeschlüsselt nach dem Flächentyp und in den vier Abstandskategorien zeigt die durchschnittliche Individuenzahl deutlich, dass zwar immer weniger Individuen auf den Vergleichsflächen stehen, aber der Effekt in dem ersten Abschnitt mit Abstand am deutlichsten ist. Fast 40 % Reduktion der Individuen zeigen sich in dieser Kategorie von den Fällungszentren zu den Vergleichsflächen. Im Bereich von > 5 bis 10 m ist der Einfluss auf die Anzahl mit fast 30 % Unterschied in etwa so stark wie im Bereich zwischen > 10 und 15 m, wo er etwas über 30 % liegt. In der hintersten Kategorie ist die Anzahl der Individuen nur noch um circa 10 % auf den Vergleichsflächen verringert. Nach hinten hin nimmt also der Effekt des Biberfraßes auf die Anzahl der Individuen ab (Abb. 15).

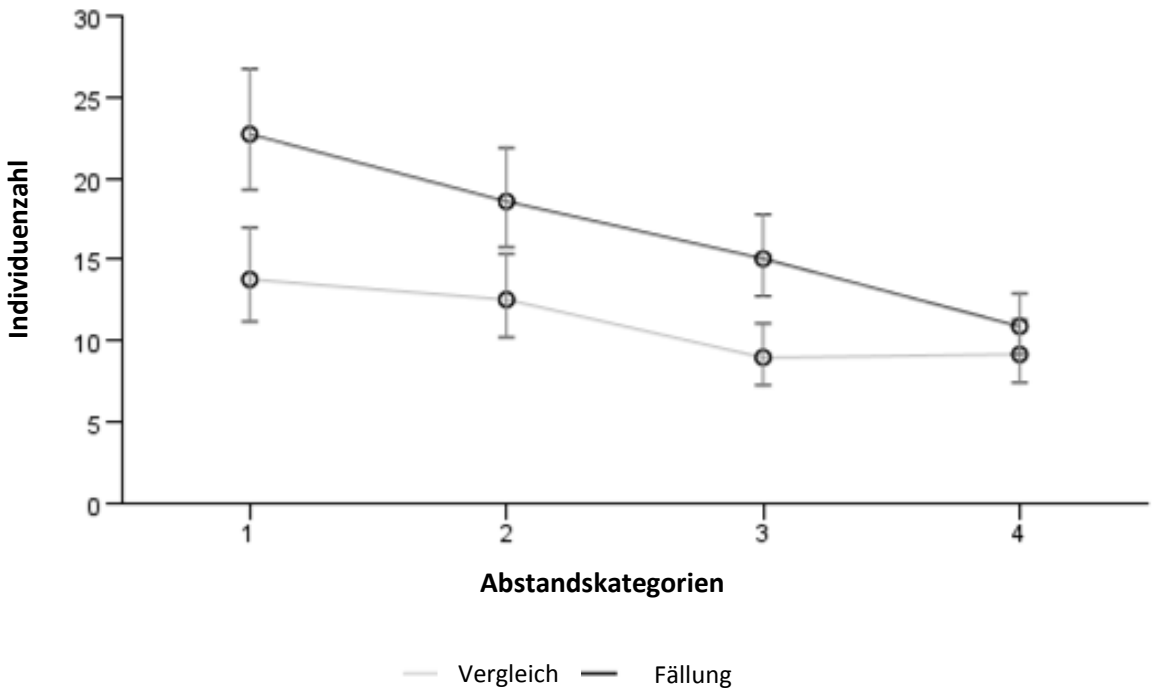

Abb. 15: Geschätzte Mittelwerte der Anzahl an Individuen (± Konfidenzintervall) in den einzelnen Abstandkategorien (1 = 0-5 m von der Uferlinie entfernt; 2 = > 5-10 m; 3 = > 10-15 m; 4 = > 15-20 m) getrennt für die beiden Flächentypen (Fällung und Vergleich) abgebildet.

Insgesamt konnten in der Strauchschicht aller Fällungszentren 27 verschiedene Arten gezählt werden, während hingegen auf den Vergleichsflächen nur 23 gefunden wurden. Die Berechnung des GLMM bestätigt, dass es zwischen den Fällungszentren und den Vergleichsflächen einen hoch signifikanten Unterschied in der Anzahl der Arten gibt. Des Weiteren zeigt die Kombination des Uferabstandes und des Flächentyps im GLMM einen signifikanten Effekt auf die Anzahl an Arten. Der Uferabstand alleine, sowie die Stammfläche der Bäume zeigen keinerlei Beeinflussung der Diversität der Arten (Tab. 10).

Tab. 10: Ergebnisse eines GLMMs, welches auf Effekte der Abstandskategorien, Stammfläche, Flächentyp und Interaktion der beiden Variablen Flächentyp und Abstandskategorien auf die Anzahl an Arten in der Strauchschicht testet. * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hoch signifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchst signifikant ($p < 0{,}001$)

EFFEKTE	*F*	*P*
ABSTANDSKATEGORIEN	1,460	0,225
STAMMFLÄCHE	3,823	0,051
FLÄCHENTYP X ABSTANDSKATEGORIEN	2,748	0,043*
FLÄCHENTYP	8,551	0,004**

Die Artenzahl (logarithmiert) ist ebenfalls auf den Flächen mit Biberfällungen wesentlich höher, als auf jenen Flächen ohne diese Störung. Es ist zu erkennen, dass die beiden Flächentypen deutlich unterschiedlich in ihrer Artenvielfalt sind (Abb. 16).

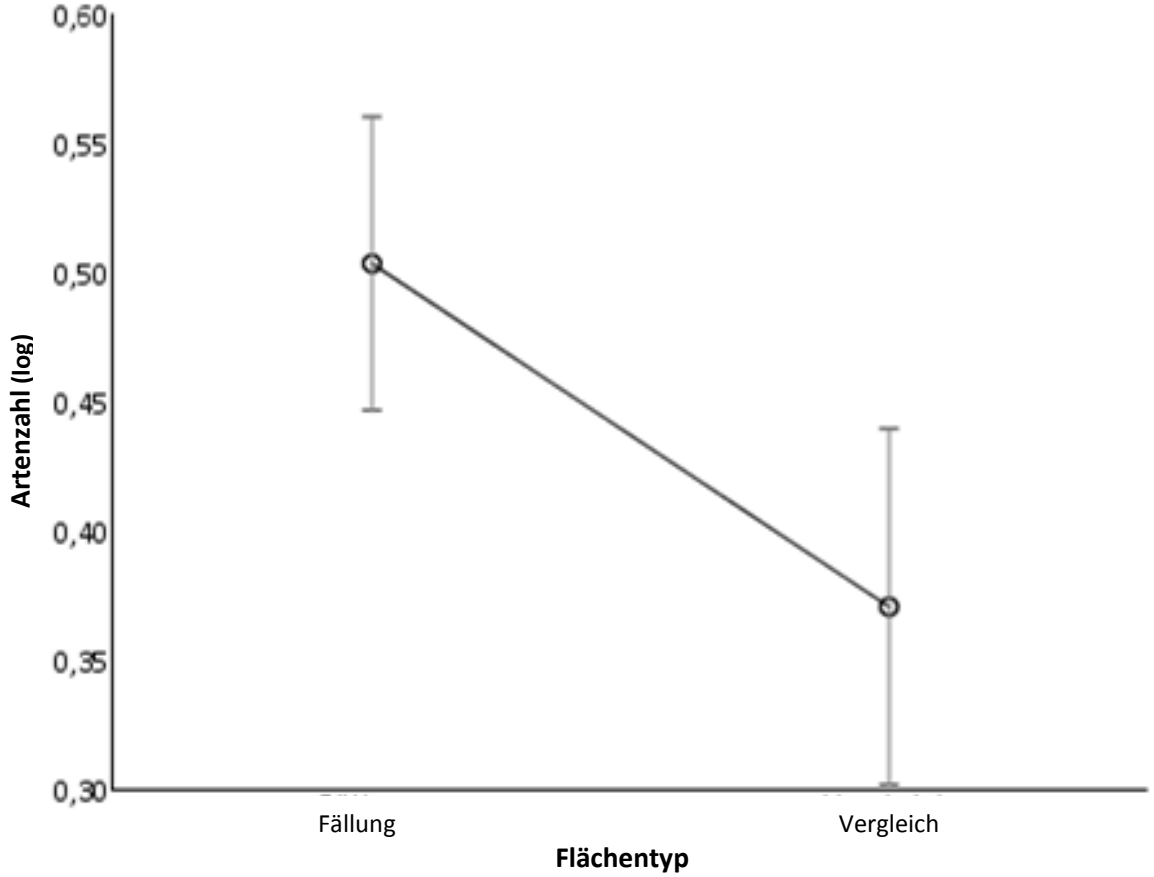

Abb. 16: Geschätzte Mittelwerte der logarithmierten Artenzahl (± Konfidenzintervall) für die beiden Flächentypen (Fällung und Vergleich).

Einzeln aufgezeichnet für die Abstandskategorien kann man einerseits sehen, dass die Fällungszentren in jeder Kategorie mehr Arten aufweisen und nicht nur auf der Gesamtfläche und andererseits ist zu erkennen mit welchem Uferabstand die Biberflächen die größten Unterschiede zu den Vergleichsflächen aufweisen. Die Differenz der Anzahl ist besonders hoch in der dritten Kategorie, also von > 10-15 Metern. In der zweiten und letzten Uferabstandskategorie ist die Reduktion ähnlich stark. Im Gegensatz zur dritten Kategorie überschneiden sich hier die Bereiche der Konfidenzintervalle bereits. Am geringsten jedoch ist der Unterschied der Artenvielfalt zwischen Vergleichsflächen und Fällungszentren in den ersten ufernahen 5 Metern (Abb. 17).

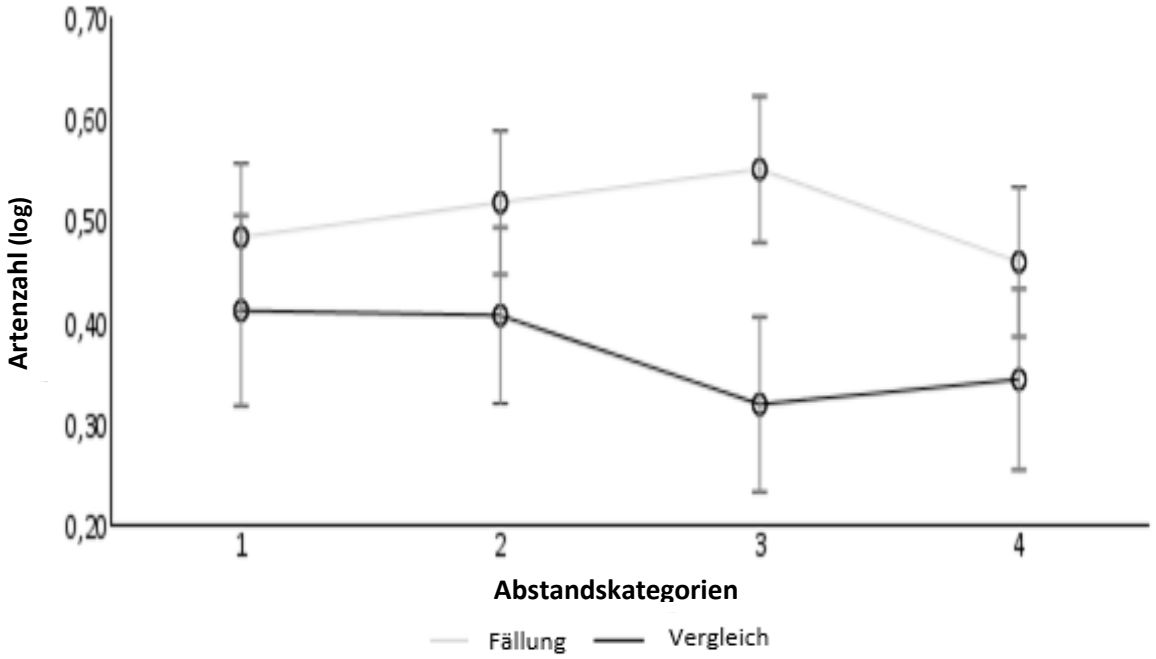

Abb. 17: Geschätzte Mittelwerte der logarithmierten Artenzahl (± Konfidenzintervall) in den einzelnen Abstandkategorien (1 = 0-5 m von der Uferlinie entfernt; 2 = > 5-10 m; 3 = > 10-15 m; 4 = > 15-20 m) getrennt für die beiden Flächentypen (Fällung und Vergleich) abgebildet.

PEHAM

5.3 Beeinflussung der Vegetation der Strauchschicht innerhalb der Fällungszentren

Eine Analyse von Effekten der Uferabstandskategorien, der Stammfläche und der Fraßintensität an den Bäumen in den Fällungszentren mittels eines GLMMs zeigt, dass alle drei Variablen einen signifikanten Einfluss auf die Individuen in der Strauchschicht haben. Besonders auffallend ist jedoch der sehr starke Effekt des Uferabstands, wohingegen die Fraßintensität nur einen schwachen positiven Zusammenhang mit der Individuendichte aufweist. Der negative Effekt der Stammfläche ist ca. doppelt so stark, wie der Einfluss der Fraßintensität (Tab. 11).

Tab. 11: Ergebnisse eines GLMM, welches auf Effekte der Abstandskategorien, Stammfläche und Fraßintensität auf die Anzahl an Individuen in der Strauchschicht der Fällungszentren testet. * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hoch signifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchst signifikant ($p < 0{,}001$)

EFFEKTE	*F*	*P*
ABSTANDSKATEGORIEN	343,161	< 0,001***
STAMMFLÄCHE	9,782	0,002**
FRASSINTENSITÄT	4,865	0,028*

Hinsichtlich der Beeinflussung der Artenvielfalt zeigt lediglich der Abstand zum Ufer einen höchst signifikanten Einfluss auf die Anzahl innerhalb der Fällungszentren. Sowohl die Stammfläche der Bäume, als auch die Fraßintensität an den Bäumen zeigt keinerlei Effekt auf die Menge an Arten in der Strauchschicht (Tab. 12).

Tab. 12: Ergebnisse eines GLMMs, welches auf Effekte der Abstandskategorien, Stammfläche und Fraßintensität auf die Anzahl der Arten in der Strauchschicht der Fällungszentren testet. * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hoch signifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchst signifikant ($p < 0{,}001$)

EFFEKTE	*F*	*P*
ABSTANDSKATEGORIEN	46,430	< 0,001***
STAMMFLÄCHE	1,241	0,266
FRASSINTENSITÄT	0,005	0,944

Die Fraßintensität in der Strauchschicht wird in den Fällungszentren von den Abstandskategorien und den Anteilsprozenten der Arten *C. sanguinea*, *Salix* spp. und *S. nigra* beeinflusst. Der Einfluss sowohl von *Salix* spp., als auch von *S. nigra* ist höchst signifikant und die *F*-Werte zeigen, dass sie auch die stärksten Effekte haben. An erster Stelle steht der Einfluss des Anteils an *Salix* spp., gefolgt von *S. nigra*. Der Fraßdruck in dem Fällungszentrum zeigt keinen Zusammenhang mit der Fraßintensität in der Strauchschicht. Er zeigt auch keinen, wenn man ihn als Interaktion mit den Abstandskategorien in das Modell einbringt, welche alleine betrachtet einen durchaus hoch signifikanten Einfluss haben. Dieser Faktor ist jedoch, wie der hoch signifikante Einfluss von *C. sanguinea* ein nicht besonders bedeutsamer Effekt (Tab. 13).

Tab. 13: Ergebnisse eines GLMMs, welches auf Effekte von Fraßdruck, Abstandskategorien, den Anteilen von *Cornus sanguinea*, *Salix* spp. und *Sambucus nigra*, sowie der Interaktion zwischen den Abstandskategorien und dem Fraßdruck auf die Fraßintensität in der Strauchschicht der Fällungszentren testet. * = signifikant ($p < 0{,}05$), ** = hoch signifikant ($p < 0{,}01$), *** = höchst signifikant ($p < 0{,}001$)

EFFEKTE	*F*	*P*
ABSTANDSKATEGORIEN	4,968	0,001**
FRASSDRUCK	0,698	0,404
ABSTANDSKATEGORIEN X FRASSDRUCK	1,761	0,156
CORNUS SANGUINEA	7,011	0,009**
SALIX SPP.	36,378	< 0,001***
SAMBUCUS NIGRA	16,138	< 0,001***

Es ist ein Trend hingehend einer leicht geringeren Fraßintensität bei einem extrem hohen Prozentsatz an *C. sanguinea* in der Strauchschicht zu erkennen (Abb. 18).

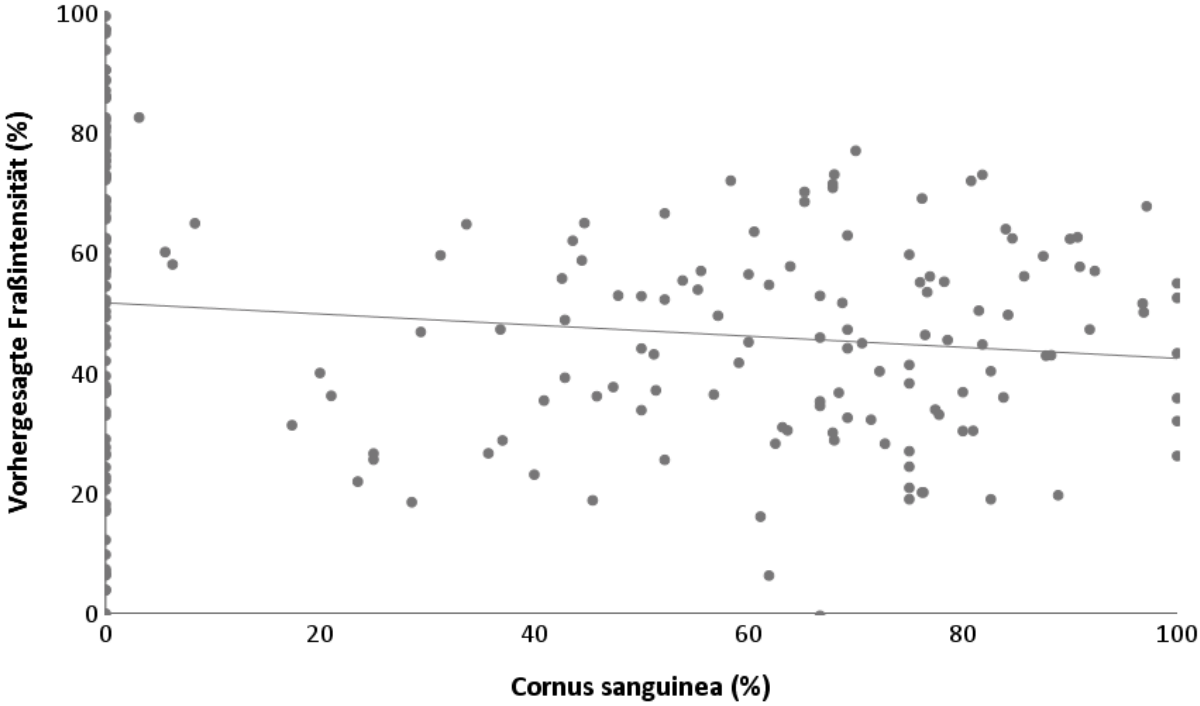

Abb. 18: Vorhergesagte Fraßintensität (%) in der Strauchschicht in Abhängigkeit der Anteile von *Cornus sanguinea* (%) in einem Fällungszentrum.

Desto mehr *Salix* spp. an einem Ort wächst, umso höher ist die Fraßintensität an den Büschen. Ist auf einer Fläche keine *Salix* spp. vorhanden, so liegt die vorhergesagte Fraßintensität bei gut einem Drittel. Ist *Salix* spp. auf einer Fläche alleine vorhanden, sind beinahe drei Viertel der vorhandenen Individuen befressen (Abb. 19).

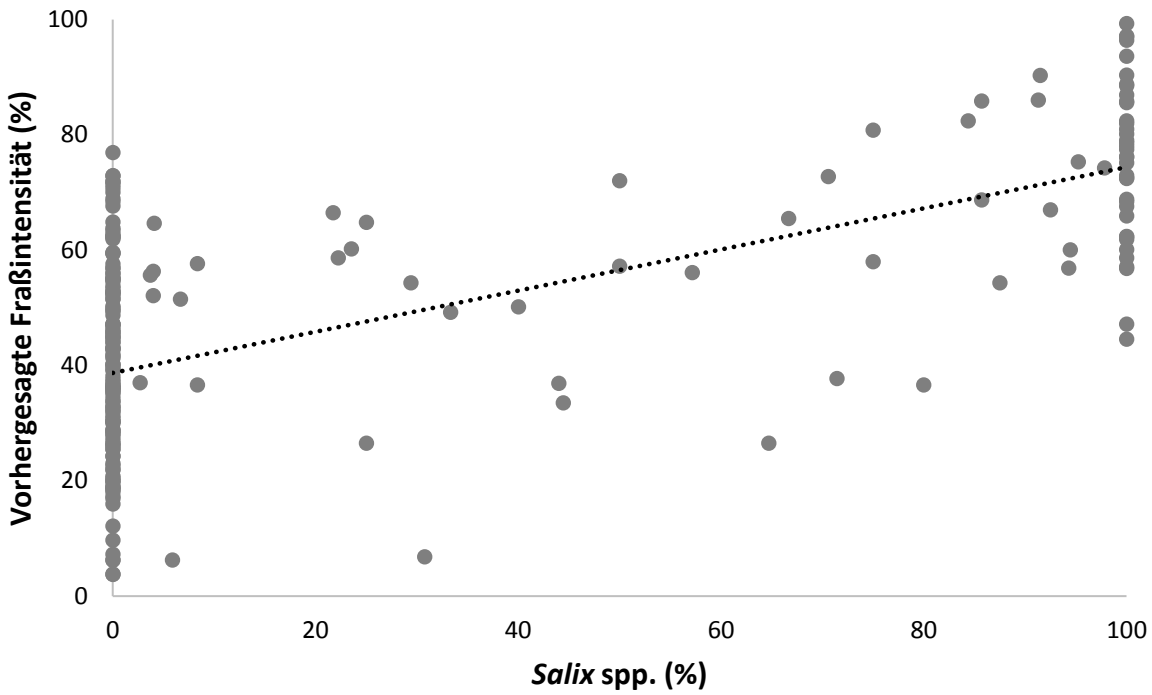

Abb. 19: Vorhergesagte Fraßintensität (%) in der Strauchschicht in Abhängigkeit der Anteile von *Salix* spp. (%) in einem Fällungszentrum.

S. nigra zeigt hingegen deutlich, dass er vom Biber nicht angenommen wird. Es ist ein klarer Zusammenhang zu sehen dahingehend, dass an Flächen wo mehr *S. nigra* wächst, weniger Fällungsaktivität des Bibers in der Strauchschicht vorhanden ist. In Fällungszentren ohne ihn liegt die vorhergesagte Fraßintensität bei über 50 %. Diese Fraßintensität nimmt mit Zunahme von *S. nigra* drastisch ab, bis hin zu keinerlei Fraß der Büsche an Stellen, die ausschließlich ihn in der Strauchschicht aufweisen (Abb. 20).

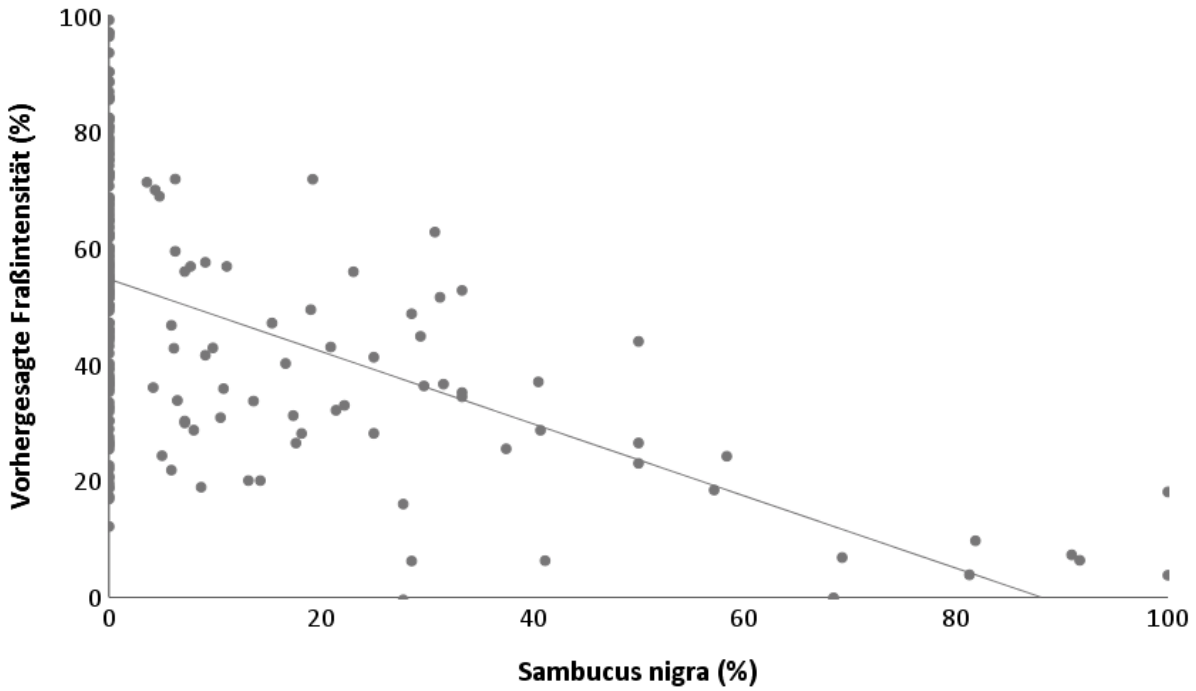

Abb. 20: Vorhergesagte Fraßintensität (%) in der Strauchschicht in Abhängigkeit der Anteile von *Sambucus nigra* (%) in einem Fällungszentrum.

PEHAM

5.4 Experimentelle Überprüfung von Fraßpräferenzen des Bibers mit besonderem Augenmerk auf Neophyten und ihrer Verbreitung in den Fällungszentren

Bei den insgesamt 49 stattgefundenen Kontrollen der ausgelegten Äste, konnten 32 Mal Fraßspuren dokumentiert werden. Betrachtet man die Ergebnisse dieser 32 erfolgreichen Durchgänge, so zeigt sich, dass *Populus alba* in 90 % und *Salix* spp. in 88 % der Fälle mit Befraß mit Abstand die beliebtesten Gehölze im Experiment waren. Auch *C. sanguinea* wurde gerne vom Biber angenommen und wies bei rund jeder zweiten Kontrolle Fraßspuren auf. Die Arten *Acer negundo* und *Ailanthus altissima* wurden in 69 % der Durchgänge gemieden. Konnten dennoch Biberspuren daran entdeckt werden, dominierten lediglich Bissspuren, die zu keinem weiteren Befraß führten. Nicht angenommen wurden *Robinie pseudoacacia* und *Sambucus nigra* (Abb. 21).

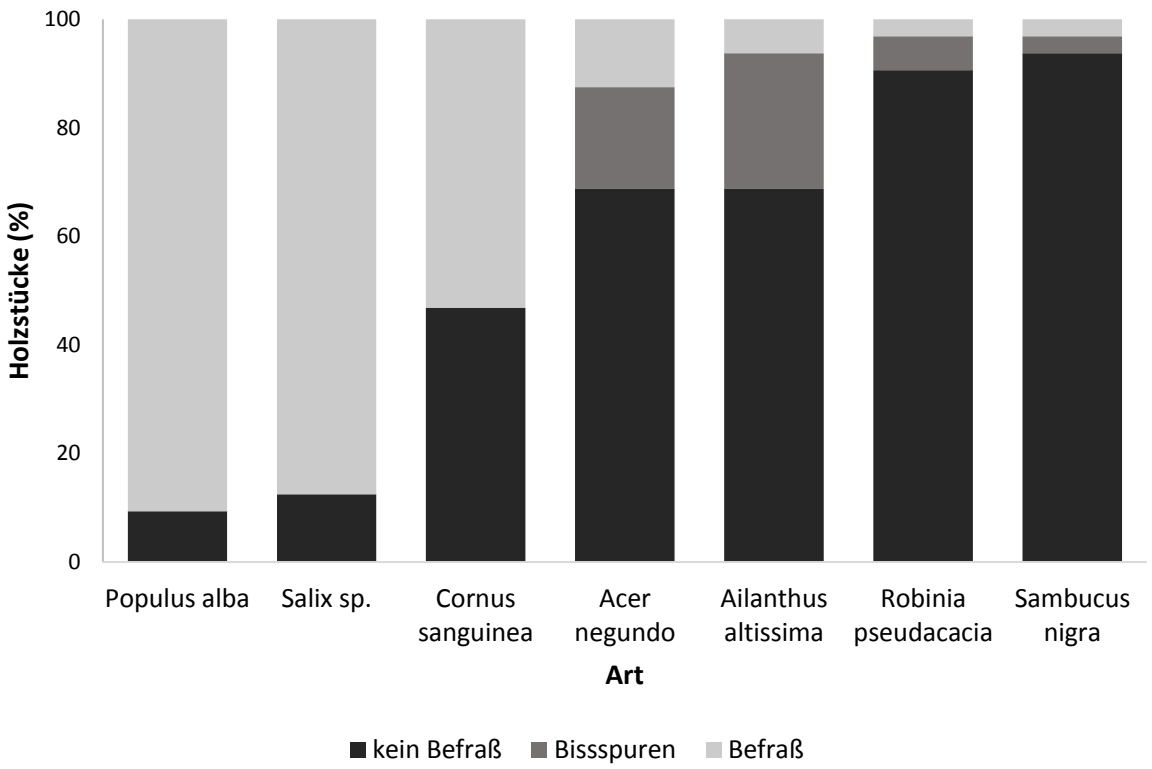

Abb. 21: Verteilung der Holzstücke (%) auf die drei Kategorien ‚kein Befraß', ‚Bisspuren' und ‚Befraß' für jede Art getrennt berechnet.

Die durch das berechnete verallgemeinerte lineare gemischte Modell vorhergesagten Befraßwahrscheinlichkeiten sind sehr hoch für *P. alba* und *Salix* sp., hoch für *C. sanguinea*, gering für *A. negundo* und sehr gering für die verbleibenden Arten *A. altissima*, *S. nigra* und *R. pseudoacacia*, die vom Biber kaum befressen wurden. Zwar ist *Acer negundo* unter den getesteten Neophyten noch die beliebteste Art, jedoch ist die ihm gegenüber gezeigte Akzeptanz des Bibers nicht vergleichbar, mit jener für die beliebten Arten, sondern sie liegt um ein Vielfaches darunter (Abb. 22).

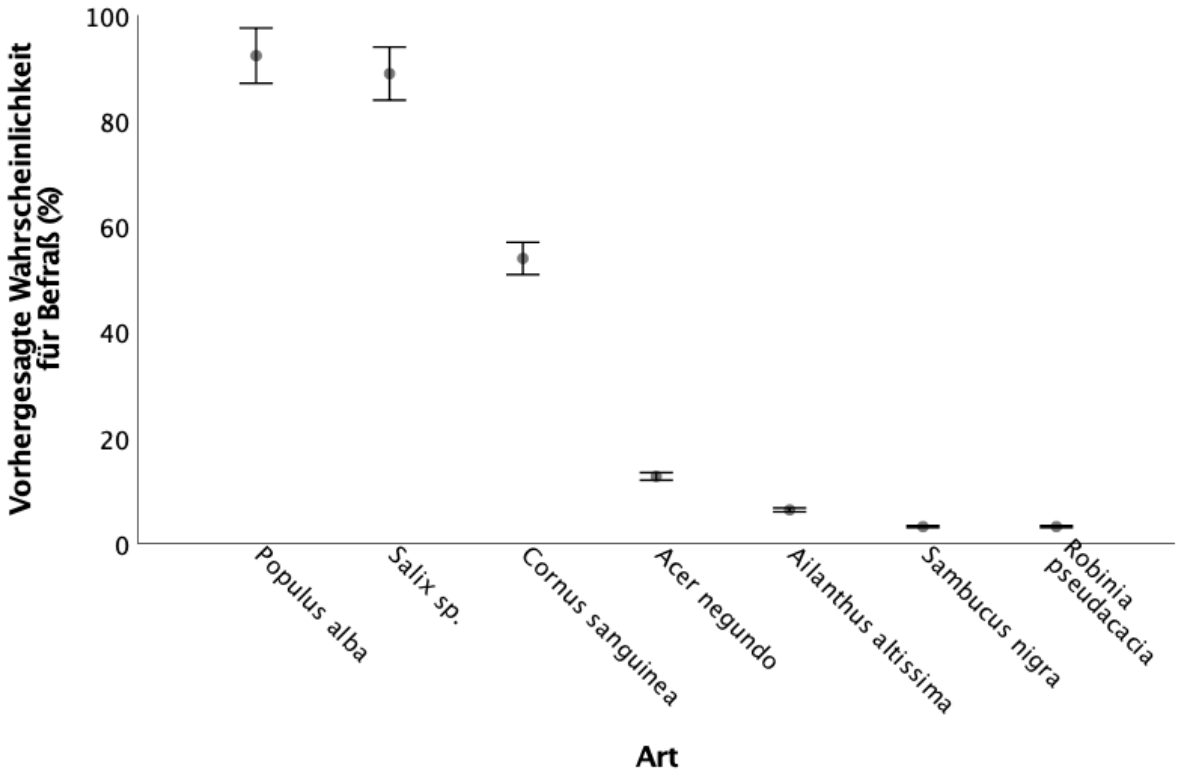

Abb. 22: Die vorhergesagte Wahrscheinlichkeit für jede Art vom Biber in einem Experimentdurchgang befressen zu werden (± 95 % Konfidenzintervall).

Die Anzahl der Neophyten weißt einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Flächentypen auf ($U(n_1 = 42, n_2 = 60) = 939{,}5$, $p = 0{,}026$). Auf einer Untersuchungsfläche der Fällungszentren befinden sich im Durchschnitt sechs, während auf den Vergleichsflächen durchschnittlich vier neophytische Gehölze stehen. Bei der Überprüfung, ob sich die Höhe des Fraßdruckes auf die Anzahl der Neophyten innerhalb der Fällungszentren auswirkt, wurde kein Zusammenhang festgestellt ($r(58) = 0{,}212$, $p = 0{,}104$).

PEHAM & RIEDL

6. DISKUSSION

6.1 Fraßpräferenzen des Europäischen Bibers in den Donau-Auen

Bei den auf den Untersuchungsgebieten im Nationalpark Donau-Auen durchgeführten Erhebungen konnten an beinahe jeder vorkommenden Baumart zumindest in Einzelfällen Biberfraßspuren gefunden werden. Dies deckt sich mit der Beobachtung Stadlers (1996), dass nahezu alle in Gewässernähe wachsenden holzigen Pflanzen auf dem Speiseplan des Bibers auftauchen können, jedoch nur wenige eine entscheidende Rolle als Futterpflanzen spielen.

Bei einer Erhebung auf tschechischem Gebiet machten *Populus* spp. (Pappel), *Cornus* sp. (Hartriegel) und *Salix* spp. (Weide) den größten Anteil der Bibernahrung aus (Dvorak, 2013). Auch für die Donau-Auen östlich von Wien werden diese drei Arten zusätzlich zu *Corylus avellana* (Hasel) als die mengenmäßig am häufigsten Konsumierten angegeben (Kollar & Seiter, 1990). Diese Erkenntnisse decken sich exakt mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit, denn auch auf den hierfür ausgewählten Flächen handelte es sich bei den meisten der befressenen Baumindividuen um Pappeln, Hartriegel und Weiden. Die Hasel befindet sich jedoch in unserer Studie mit 15 angefressenen Pflanzen erst auf Platz neun, wenn man die Arten nach der absoluten Anzahl an befressenen Individuen reiht. Dies ist sehr wahrscheinlich dadurch zu begründen, dass auf den ausgewählten Untersuchungsflächen nur wenige Hasel-Individuen anzutreffen waren. Mit nur 17 Exemplaren rangiert sie auf Rang 14 der häufigsten Arten. Betrachtet man jedoch ihren Anteil an angefressenen Individuen, so befindet sich die Hasel sogar unter den Spitzenreitern aller vom Biber in den Donauauen genutzten Gehölzpflanzen.

Anstatt von *C. avellana* findet sich *Crataegus monogyna* (Eingriffeliger Weißdorn) auf Platz vier. Dieser wurde hingegen in einer vorherigen Untersuchung als eine selten vom Biber genutzte Art beschrieben (Kollar & Seiter, 1990), ein Eindruck, der sich durch unsere Ergebnisse nicht bestätigen lässt. Jedoch ist auch hier zu erwähnen, dass sehr viel Weißdorn auf den Untersuchungsflächen wuchs und somit trotz eines unterdurchschnittlichen Befraßanteils dennoch viele genutzte Individuen gefunden werden konnten. Auch andere Autoren beschreiben Weißdorn als eine regelmäßig vom Europäischen Biber genutzte Art (O'Connel *et al.*, 2008; Urban *et al.*, 2008; Vorel *et al.*, 2015).

Auch im Hinblick auf die als selten angefressen beschriebenen Arten, gibt es erneut große Deckung der früheren Erhebung mit den auf unseren Untersuchungsflächen gewonnenen Ergebnissen (Kollar & Seiter, 1990). So gehören *Ailanthus altissima* (Götterbaum), *Sambucus nigra* (Schwarzer Holunder), *Juglans regia* (Walnuss) und *Betula* sp. (Birke) in beiden Arbeiten zu dieser Gruppe. Besonders auffallend ist jedoch, dass *Acer negundo* (Eschenahorn) 1990 noch als eine sehr selten konsumierte Art beschrieben wurde, aktuell jedoch als die fünft häufigste Art unter den angefressenen Bäumen festgestellt wurde. Der Bestand des Eschenahorns als invasiver Neophyt hat sich in den vergangenen Jahren vervielfacht. Dem zu Folge sind heute deutlich mehr Individuen auf den Untersuchungsflächen anzutreffen, als noch vor 28 Jahren. In den vorliegenden Daten ist er die viert häufigste Art auf den Fällungszentren und somit trotz unterdurchschnittlichem Befraßanteil immer noch mit etlichen angefressenen Individuen auf den Flächen vertreten.

Einen Rückschluss auf die Artpräferenzen des Bibers, lässt die Betrachtung der Anzahl an angefressenen Individuen jedoch nur bedingt zu, denn sie ist maßgeblich von der relativen Verfügbarkeit der jeweiligen Art auf den Fraßplätzen beeinflusst (Henry & Bookhout, 1970). Erst der relative Anteil der angefressenen Individuen einer Spezies lässt Rückschlüsse darauf zu, wie gerne der Biber diese befrisst.

Auf den untersuchten Standorten und unter Berücksichtigung der 14 regelmäßig darauf anzutreffenden Gehölzarten war *C. avellana* die Beliebteste, gefolgt von *Populus* spp., *C. sanguinea* und *Salix* spp. Darüber, dass Pappeln und Weiden vom Biber präferierte Gehölze sind, herrscht in der Literatur große Einigkeit (Aldous, 1938; Henry & Bookhout, 1970; Fustec *et al.*, 2001; Haarberg & Rosell, 2006; Dvorak, 2013; Vorel *et al.*, 2015). Selbst mit Hilfe der Analyse des Kotes tschechischer Tiere konnte nachgewiesen werden, dass Weiden den größten Anteil der gefressenen Gehölze ausmachen (Krojerova-Prokesova *et al.*, 2010). Auch die Präferenz von Haseln wurde bereits mehrfach dokumentiert. Auf zwei Untersuchungsflächen in Tschechien wurde eine starke Bevorzugung dieser Art durch den Biber gefunden (Vorel *et al.*, 2015). Selbst beim Kanadischen Biber (*C. canadensis*) zählt *Corylus* zu den häufig befressenen Gattungen (Donkor & Fryxell, 1999). Daten über den Befraß von *Cornus* sp. sind hingegen deutlich seltener, da sich die Mehrheit der durchgeführten Studien auf tatsächliche Baumarten beschränkt. Dennoch wurde Hartriegel in einigen Studien als bevorzugte Art angeführt. So beispielsweise in Arbeiten an *C. canadensis* in Ohio (Henry & Bookhout, 1970) und Minnesota (Aldous, 1938).

Betrachtet man die Liste der gerne gefressenen Gehölzarten so wird deutlich, dass der Biber für schnell wachsende Baumarten selektiert (Chabreck, 1958). Da diese weiches Holz produzieren wirkt beim Benagen weniger Kraft auf die Schneidezähne (Stefen *et al.*, 2016) wodurch weniger Energie für die Fällung erforderlich ist. Mit der Wuchsgeschwindigkeit steht auch häufig die Investition in chemische Abwehrstoffe in Verbindung. Verallgemeinert lässt sich sagen, dass Pflanzen mit einer schnellen Wachstumsrate weniger in Abwehrmechanismen gegen herbivore Tiere investieren. Hingegen ist für Spezies mit einem langsamen Wachstum die Entwicklung chemischer Abwehrstoffe häufig die einzig wirkungsvolle Überlebensstrategie, denn für sie wäre der Ersatz der durch Fressfeinde verlorenen Pflanzenteile mit deutlich höheren Energiekosten verbunden (Coley *et al.*, 1985; Van der Meijden *et al.*, 1988; Bailey *et al.*, 2004).

Pappeln sind sehr schnell wachsend, vermehren sich asexuell durch Wurzelsprosse und werden auf Grund des weichen Holzes vom Biber gerne angenommen (Kindschy, 1989; Doucet & Fryxell, 1993). Außerdem zeichnen sich Pappeln durch eine große Menge an verwertbarer Energie, sowie durch eine kurze durchschnittliche Passagezeit im Verdauungstrakt des Bibers aus (Doucet & Fryxell, 1993). Auch Weiden wachsen sehr rasch und produzieren weiches, leicht zu fällendes Holz. Besonders ist hierbei, dass sie trotz starkem Biberfraß keine chemischen Abwehrstoffe gegen ihre Fressfeinde bilden (Haarberg & Rosell, 2006; Veraart *et al.*, 2006).

Auch die übrigen vom Biber in der durchgeführten Untersuchung präferierten Arten *C. avellana* und *C. sanguinea* haben ein rasches Wachstum und sind zu Wurzelausschlag in der Lage (Jelem, 1972). Doch während die Hasel weiches und gut spaltbares Holz bildet, ist das Holz des Hartriegels zäh, schwer spaltbar und sehr hart (Finger, 2016). Fraglich ist, warum er dennoch so gerne vom Biber angenommen wird.

Ganz im Gegensatz zu den bisher als präferiert beschriebenen Spezies, ergab sich für die Arten *Sambucus nigra* (Schwarzer Holunder), *Ulmus* spp. (Ulme), *Juglans regia* (Gemeine Walnuss) und *Acer negundo* (Eschenahorn) eine deutlich unter dem Mittelwert liegende Befraßhäufigkeit. Diese vier Gehölze werden auch in einer früheren Studie aus den Donau-Auen als selten oder sogar sehr selten befressen eingestuft (Kollar & Seiter, 1990). Auch in Tschechien zeigte *C. fiber* kaum Interesse an Ahorn und Holunder (O'Connell *et al.*, 2008) und Fustec *et al.* (2001) führt die Ulme als eine selten befressene Art an.

Wenn Individuen trotz ihrer Zugehörigkeit zu einer ungeliebten Art dennoch befressen werden, kann dies darauf hindeuten, dass bevorzugte Gehölzen nicht oder nicht mehr in ausreichender Anzahl vorhanden sind (Haarberg & Rosell, 2006). Des Weiteren gilt es zu bedenken, dass nicht alle Individuen, die gefällt werden, auch tatsächlich gefressen werden. Vielmehr können sie auch lediglich Verwendung als Baumaterial finden. Dies konnte in vorhergehenden Studien durch ihr Fehlen in den Nahrungsfloßen gezeigt werden (Busher, 1996).

Die möglichen Gründe, warum die angeführten vier Arten vom Biber nicht gerne konsumiert werden sind vielfältig. Eschenahorn verfügt zwar über relativ weiches Holz (Lohmann, 2010; Porter, 2015; Finger, 2016), doch die Gattung *Acer* liefert beispielsweise nur etwa halb so viel verdaubare Energie wie die bevorzugten Salicaceen. Darüber hinaus ist auch die durchschnittliche Verdauungszeit mehr als doppelt so hoch (Doucet & Fryxell, 1993). Diese Eigenschaften machen Ahorne zu einer schlechten Nahrungswahl für den Biber. Außerdem ist die Gattung *Acer* dafür bekannt chemische Abwehrstoffe zu produzieren (Bate-Smith, 1977). Dasselbe gilt auch für den Schwarzen Holunder. Auch er investiert in chemische Abwehrstoffe, nämlich cyanogene Glycoside, die giftig für Säugetiere sind und sogar mit deren Tod enden können (Atkinson & Atkinson, 2002).

Walnuss und Ulme hingegen verfügen über ein sehr hartes Holz, was sie zwar attraktiv für die Holzwirtschaft, aber uninteressanter für den Biber macht, denn es lässt eine Fällung zu einem energieaufwendigen Unterfangen werden (Wagenführ, 2000; Lohmann, 2010; Porter, 2015; Finger, 2016).

Auch das unter Berücksichtigung der bestandsbildenden Arten (> 40 Individuen) berechnete verallgemeinerte lineare gemischte Modell bestätigt die zuvor besprochenen Präferenzen für einzelne Gehölze. So entspricht die Reihenfolge der vorhergesagten Befraßwahrscheinlichkeit exakt der Abfolge der mittleren Befraßhäufigkeiten. Interessant ist jedoch, dass der Uferabstand einen vielfach stärkeren Einfluss auf die Befraßwahrscheinlichkeit hat als die Gehölzart. So wurde in Gewässernähe eine deutlich höhere Anzahl an Bäumen genutzt, als in einem Abstand von 20 Metern. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Resultaten anderer Arbeiten (Belovsky, 1984; Gallant *et al.*, 2004; Martell *et al.*, 2006). Für die höhere Attraktivität ufernaher Gehölze werden drei mögliche Gründe angeführt (Barnes & Mallik, 2001). (1.) Da die Regelung der Körpertemperatur beim Biber ausschließlich über den Schwanz erfolgt,

könnte es bei höheren Temperaturen notwendig sein, regelmäßig das Wasser zur Kühlung aufzusuchen. (2.) Da sich große Bäume meist zum Sonnenlicht strecken und damit häufig über das Wasser ragen, ist die Wahrscheinlichkeit, dass sie bei einer Fällung durch den Biber in selbiges fallen und im Anschluss leicht verwertet werden können, besonders groß. (3.) Biber sind schwere Nagetiere, die sich an Land nur langsam fortbewegen können. In der evolutionären Vergangenheit war vor allem der Wolf eine ernstzunehmende Gefahr für Biber auf Futtersuche. Da nur im Wasser die Chance besteht, solchen an Land wesentlich schnelleren Prädatoren zu entkommen, war es wichtig, dieses möglichst schnell erreichen zu können.

Im Umkehrschluss ergibt sich daraus, dass die Nahrungsbeschaffungskosten umso höher sind, je weiter sich der Biber vom Wasser entfernt (Schöner, 1979). Darum sollte er mit zunehmender Entfernung selektiver in Bezug auf seine Nahrungswahl werden (McGinley & Whitham, 1985). Ein derartiges Verhalten zeigte sich tatsächlich für den Kanadischen Biber in einer Studie aus Utah (USA) (Gallant *et al.*, 2004). Andere Untersuchungen am Kanadischen und Europäischen Biber konnten jedoch eine höhere Selektivität mit zunehmendem Abstand zum Wasser nicht bestätigen (Belovsky, 1984; Haarberg & Rosell, 2006).

Die Ergebnisse dieser Arbeit sprechen jedoch für einen Anstieg der Selektivität. So werden die unterdurchschnittlich beliebten Arten *C. monogyna* und *A. negundo* zwar in Ufernähe befressen, nicht aber im Abstand von 20 m. Jene Arten, die präferiert werden, nämlich *Salix* spp., *Populus* spp., *C. sanguinea* und *Prunus* spp. werden hingegen selbst in dieser Entfernung noch konsumiert, wenn auch mit reduzierter Wahrscheinlichkeit. Eine Ausnahme bildet *R. pseudoacacia*, deren Befraßrisiko in jeder Distanz zum Wasser gleichbleibend ist. Dies ist vermutlich ein Effekt, der sich aus der Datenlage ergibt, denn rund 90 % der dokumentierten Robinien wuchsen in der ufernahen Hälfte der Untersuchungsflächen.

Weiterhin zeigte sich eine deutliche Bevorzugung größerer Stammumfänge. Dies ist ein recht überraschendes Ergebnis, wenn man berücksichtigt, dass es bei der Nahrungsbeschaffung zwei große energieaufwendige Prozesse gibt. Einerseits die Fällung des Baumes und andererseits dessen Transport zum Wasser (Haarberg & Rosell, 2006). Da beides mit umso mehr Energie verbunden ist, je dicker der Baum ist, wäre anzunehmen, dass die Präferenz des Bibers generell Richtung dünnerer Bäume geht, bei denen diese beiden Prozesse mit einem geringeren Energieaufwand verbunden sind. Außerdem haben jüngere und dünnere Bäume

eine weichere Rinde, einen hohen Anteil an Phloem und einen niedrigen Anteil an Holz, was ebenfalls für ihre Bevorzugung sprechen würde (Janiszewski *et al.*, 2017). Unzählige Studien belegen die Annahme, dass der Biber für dünne Bäume selektiert (Henry & Bookhout, 1970; Jenkins, 1980; Pinkowski, 1983; Stadler, 1996; Dvorak, 2013).

Im Gegensatz zu dieser häufig aufgestellten Behauptung, der Biber sollte generell für dünne Bäume selektieren, gibt es auch eine auf Differenzierung der Bäume in zwei Gruppen basierende Vorhersage (Basey & Jenkins, 1995). (1.) Jene Bäume, die in einem Stück zum Wasser transportiert werden können. Innerhalb dieser Gruppe sollte der Biber für dickere Bäume selektieren, um seine in die Überwindung der Distanz investiere Energie optimal zu nutzen. (2.) Bäume, die zu groß sind, um in einem Stück bewegt zu werden. Diese müssen zunächst in einem weiteren Arbeitsschritt zerteilt werden, was sich negativ auf die Energiebilanz auswirkt. Innerhalb dieser Gruppe sollte der Biber für dünnere Bäume selektieren, um die für die Fällung benötigte Energie gering zu halten. Somit würde sich am Übergang der beiden Gruppen das Optimum für den Biber ergeben. Und tatsächlich konnte in einer Studie die größte Präferenz in jenem mittleren Intervall (10-30 cm) nachgewiesen werden (O'Connell *et al.*, 2008). Doch auch unter Verwendung der gleichen Durchmesserintervalle kann mit den vorliegenden Daten unserer Untersuchungsflächen diese auf Gruppierung basierende Dickenpräferenz nicht bestätigt werden. Denn mit 57 % waren mit Abstand die meisten Bäume im größten Intervall (Bäume über 30 cm) genutzt, gefolgt von den dünnsten Bäumen (5-10 cm) mit 45 %. Im, nach der Theorie von Basey und Jenkins (1995) als optimal für den Biber geeigneten Intervall von 10-30 cm, welches die dicksten der noch am Stück transportierbaren und die dünnsten der zu zerteilenden Bäume umfasst, war der befressene Anteil jedoch mit 40 % am geringsten.

Eine mögliche Erklärung für die Präferenz großer Bäume bietet eventuell die Konsumation des Baumes vor Ort, ohne dass dieser zuvor zum Wasser transportiert wird (Gallant *et al.*, 2004). Nur die dünnen Zweige der Baumkrone werden zum Ufer gebracht, während die Rinde des Hauptstammes direkt vor Ort gefressen wird. Bei wiederholtem Aufsuchen dieses Fraßplatzes entfällt somit die Zeit für die Nahrungswahl und die Fällung, was sich positiv auf die Energiebilanz dieser Nahrung auswirkt. Bei diesem Erklärungsversuch gilt es jedoch zu berücksichtigen, dass große Bäume niemals vollständig genutzt werden können und somit die Materialverschwendung besonders hoch ist (Aldous, 1993).

Ein anderer Erklärungsansatz lässt sich am Beispiel der Pappel zeigen. In frisch vom Biber besiedelten Gebieten werden dünne Durchmesser aus energetischen Gründen bevorzugt. Doch auf die Fällung reagieren die Pappeln mit der Bildung von Wurzelsprossen des juvenilen Typs, die auf Grund von chemischen Abwehrstoffen vom Biber gemieden werden (Basey *et al.*, 1988). Dies führt zu einer Verschiebung des Nahrungsspektrums Richtung größerer Stammumfänge, was durch ein Fraßexperiment bestätigte werden konnte (Basey *et al.*, 1990). Erst die Betrachtung der bevorzugten Stammumfänge auf Baumartniveau unterstützt die Theorie, dass der Konsum dickerer Bäume mit größerem Investment seitens des Bibers verbunden ist und dadurch zu einer höheren Selektivität führt. So weisen unsere Ergebnisse auf einen deutlichen Anstieg der Artselektivität mit zunehmendem Stammumfang hin. Lediglich von den beliebtesten Arten des Bibers, nämlich *Salix* spp., *Populus* spp. und *Cornus sanguinea* werden größere Umfänge präferiert. Der Biber ist demnach bereit, mehr Energie zu investieren, um Zugang zu deren saftigen Zweigen in der Baumkrone zu bekommen. Ganz im Gegenteil dazu, sinkt bei allen anderen Arten das Befraßrisiko mit zunehmendem Stammumfang. Nur wenn deren Fällung mit verhältnismäßig geringem Aufwand realisierbar ist, was bei dünnen Stammumfängen der Fall ist, werden sie von *C. fiber* genutzt.

Mit all diesen durchgeführten Untersuchungen bezüglich der Fraßpräferenzen des Bibers im Untersuchungsgebiet Nationalpark Donau-Auen kann die Hypothese, dass die Nahrungswahl des Europäischen Bibers in den Donau-Auen mit der *‚Central-Place-Foraging‘* - Theorie erklärt werden kann, bestätigt werden. Diese basiert auf der Annahme, dass der Netto-Energie-Gewinn pro Zeiteinheit maximiert werden muss (Schöner, 1979). Dabei gibt es vier entscheidende Faktoren, welche in der Ernährung des Bibers Energie kosten: (1.) die Fällung des Baumes, (2.) der Transport des Baumes zum Wasser, (3.) die Nahrungsaufnahme und (4.) die Verdauung der aufgenommenen Nahrung (Haarberg & Rosell, 2006). Auf den untersuchten Fällungszentren investierte der Biber nur Energie in die Fällung dicker Bäume, wenn diese zu einer präferierten Art gehörten, fraß bevorzugt in Wassernähe um die Transportkosten gering zu halten, wählte primär Weichholzarten um die Nahrungsaufnahme zu erleichtern und fraß an Baumspezies, die sich durch eine rasche Passagezeit im Verdauungstrakt auszeichnen. All diese Aspekte des gezeigten Fraßverhaltens des Bibers können als Anpassungen zur Optimierung seiner Energiekosten interpretiert werden.

6.2 Auswirkungen des Biberfraßes auf die Artzusammensetzung des Auwaldes

Durch diesen selektiven Fraß des Bibers und der dadurch resultierenden, überproportional häufigeren Entfernung bestimmter Gehölze aus dem Waldverband wird die Artzusammensetzung beeinflusst. Aufgrund der generell deutlichen, durch die Standortheterogenität in dynamischen Auwäldern bedingten Unterschiede in der Arten-Abundanz-Struktur der Gehölzbedeckung der beiden Waldtypen ‚Schotter-Standorte' und ‚Wald-Standorte' müssen diese bezüglich des Biberfraßes getrennt betrachtet werden (vgl. Vorel *et al.*, 2015). Zusätzlich zu solchen standortbedingten Unterschieden der Waldstruktur in Auwäldern, die maßgeblich auf abiotische Faktoren zurückzuführen sind, können auch biotische Einflüsse eine ebenso wichtige Rolle spielen. So kann auch der Biber durch das Fällen von dominanten Bäumen eine Veränderung der Auwald-Zusammensetzung bewirken (Barnes & Dibble, 1988; Donkor & Fryxell, 1999). Durch die bei Biberfällungen entstehenden Baumfalllücken wird das Artenspektrum und die Anzahl der Gehölze verändert. Allerdings konnten bei unserer Studie keine signifikanten Unterschiede zwischen den Fällungszentren und den Vergleichsflächen hinsichtlich der Baumartenzusammensetzung für die beiden Standorttypen festgestellt werden. Jedoch war in der Strauchschicht ein deutlicher Einfluss des Bibers auf die Artzusammensetzung sichtbar. Allerdings konnte eine deutliche Veränderung der Artzusammensetzung in der Strauchschicht durch Biberfraß nur für die Weidenau (Schotterflächen-Standorte) gezeigt werden. Für die ‚Wald-Standorte', die meist etwas höher gelegen und daher weniger stark von Überschwemmungen geprägt sind, waren keine erkennbaren Unterschiede zwischen den Fällungszentren und den Vergleichsstandorten nachweisbar. Das Ergebnis bezüglich der Stärke des Bibereinflusses veränderte sich dabei nicht maßgeblich, wenn man lediglich die ersten 10 m vom Ufer aus berücksichtigte.

Die Tatsache, dass Folgen des Biberfraßes nur für die Strauchschicht nachweisbar waren, ist keineswegs überraschend. Die natürliche Waldentwicklung ist aus anthropogener Sicht eine sehr langsame und der Europäische Biber erst seit gut 30 Jahren wieder in den Donau-Auen anzutreffen (Kollar & Seiter, 1990; Sieber, 1998). In gesunden Auwäldern gibt es nämlich drei verschiedene Entwicklungsstufen, die Pioniergesellschaften, die Folgegesellschaften und die Endgesellschaften. Alleine der Schritt von Pionier- zu Folgegesellschaft dauert bis zu 100 Jahre und findet nur statt, sofern bestimmte Bedingungen gegeben sind. Bis zum Erreichen einer ‚Klimaxgesellschaft' in Form der Harten Au vergehen noch einmal 500-1000 Jahre (Margl,

1972). Betrachtet man diese Zeiträume, so ist es nicht überraschend, dass der Biber in den Donau-Auen noch keinen Unterschied in der Artzusammensetzung der Bäume, sowie der Sträucher auf den ‚Wald-Standorten' erzeugt hat. Denn an der Artzusammensetzung (*C. sanguinea*, *Fraxinus* spp., *Alnus* spp. u.a.) dieser Standorte lässt sich erkennen, dass es sich bereits um weiter entwickelte Gesellschaften handelt (Margl, 1972). Die Theorie, dass der Effekt nach solch einem kurzen Zeitintervall noch nicht bemerkbar ist, wird durch die Ergebnisse von Barnes und Mallik (2001) unterstützt, welche in ihrer Untersuchung an kürzlich verlassenen Biberorten ebenfalls keine Veränderung der Artzusammensetzung der Gehölze finden konnten. Der Biber hat jedoch in dem kurzen Zeitraum, in dem er sich wieder im Gebiet der Donau-Auen befindet, bereits die Strauchschicht der besonders schnellwüchsigen weidendominierten Weichholzaue beeinflusst. Dies lässt vermuten, dass der Effekt seiner Fällungsaktivitäten zu einem späteren Zeitpunkt in allen Schichten des Waldes, in denen er tätig ist, zu erkennen sein wird.

PEHAM & RIEDL

6.3 Untersuchung der Auswirkungen des Biberfraßes auf die Artzusammensetzung der Strauchschicht des Auwaldes

Um abschätzen zu können, in welche Richtung sich der Auwald durch den Einfluss des Bibers entwickeln wird und ob dieser Effekt positiv im Sinne des Lebensraumschutzes ist, ist es ratsam die Auswirkungen auf die Strauchschicht genau zu betrachten. Bei der vergleichenden Betrachtung zwischen Fällungszentren und Vergleichsflächen konnte festgestellt werden, dass er die Individuenzahl nicht nur verändert, sondern es entgegen den Beobachtungen von Johnston und Naiman (1990), welche sich in ihren Auswertungen auf die Veränderung der Baumkomposition konzentrierten, zu einer Zunahme der Dichte an Gehölzen kam. Jedoch sollte bedacht werden, dass in unserer Auswertung nur die Strauchschicht berücksichtigt wurde. Daher lässt sich dieses unterschiedliche Ergebnis dadurch erklären, dass die Fällungsaktivität des Bibers zwar nachteilig für langsam wachsende Arten sein kann, sie aber die Häufigkeit von schnell keimenden Pflanzen wie *Salix* spp. und *Populus* spp. fördert (FISRWG, 1998). Die wuchskräftigen Weiden beispielsweise, wachsen gerne in Überschwemmungsbereichen des Auwaldes, denn sie können auch auf schwierigem Substrat gut keimen, sind an die Belastungen durch Fluten angepasst und sollte es doch zur Entwurzelung oder Fragmentierung kommen, so treiben sie problemlos neu aus (Karrenberg

et al., 2002). Dasselbe gilt natürlich auch nach Fällungen durch den Biber. Kommt es zur Abtrennung der Baumkrone, so kann der verbliebene Stumpf nach einer kurzen Schock-Pause im Schnitt mit 6,85 basalen Trieben wieder austreiben (Fustec *et al.*, 2001) und in wenigen Jahren die ursprüngliche Höhe erreichen (Kindschy, 1989). Kommt es zur Fällung einer *Populus* spp. so entstehen im Schnitt 4,38 neue basale Triebe (Fustec *et al.*, 2001). Außerdem konnte bereits nachgewiesen werden, dass Pflanzen oftmals mit kompensatorischem Wachstum auf Fraß reagieren und verschiedene Arten in einem Habitat unterschiedlich viel Befraß aushalten können (McNaughton, 1979; Paige & Whitham, 1987). Dadurch könnte es an Stellen mit besonders hoher Biberaktivität zu höheren Individuenzahlen wuchskräftiger Arten kommen. Auch sind durch Fraß reduzierte Pflanzen physisch kleiner und beanspruchen dadurch weniger Ressourcen, wodurch mehr Individuen überleben können. Denn natürlich wird das Wachstum der Pflanzen in der Strauchschicht auch von anderen Faktoren maßgeblich beeinflusst. In diesem Fall wurde der Einfluss des Abstandes zum Ufer besonders deutlich. Entgegen der Ergebnisse von Voelker und Dooley (2008) nahm die Anzahl an Individuen mit der Entfernung zum Ufer auf unseren Untersuchungsflächen ab. Der Verlauf der Individuenzahl ist artabhängig und bei *Salix* spp. und *Alnus* spp. wird die Anzahl mit steigender Entfernung zum Ufer ebenfalls geringer (Donkor & Fryxell, 1999), aber bei den meisten Arten nimmt die Anzahl mit der Distanz zum Ufer zu (Donkor & Fryxell, 1999; Voelker & Dooley, 2008). Unter Berücksichtigung dieser Information kann nun das Ergebnis, dass die Anzahl in Ufernähe höher ist dadurch erklärt werden, dass in diesen Daten ein besonders großer Anteil an *Salix* spp. enthalten ist. Alternativ lässt es sich andererseits durch den vermehrten Biberfraß am Ufer erklären. Wenn die vom Biber benagten Pflanzen tatsächlich mit kompensatorischem Wachstum darauf reagieren, würde mehr Fraß am Ufer diese erhöhte Anzahl verursachen.

Eine weitere Ursache für die höhere Strauchdichte im ufernahen Bereich könnte die bessere Wasserverfügbarkeit (Ström *et al.*, 2011) und Lichtverfügbarkeit sein, von welcher Straucharten wie z. B. *C. sanguinea* aber auch *Salix* spp. stark profitieren (Graebner, 1909; Saccone *et al.*, 2013). Betrachtet man das Ufer als Waldrand, so ist eine besonders dichte Strauchschicht ein typisches Phänomen, ebenso wie die Abnahme dieser im schattigen Waldinneren (FISRWG, 1998). Die Interaktion des Uferabstandes (Abstandskategorien) mit dem Flächentyp deutet darauf hin, dass der Biberfraß eine besonders wichtige Rolle spielt. Es konnte gezeigt werden, dass die Anzahl der Individuen in jeder Kategorie der Fällungszentren

höher ist, als auf den Vergleichsflächen. Zusätzlich ist zu erkennen, dass der Unterschied in der Anzahl an Sträuchern auf beiden Flächentypen mit zunehmender Entfernung zum Ufer abnimmt, wo bekanntlich auch die Aktivität des Bibers geringer wird (Donkor & Fryxell, 1999; Barnes & Mallik, 2001; Gallant *et al.*, 2004; Voelker & Dooley, 2008).

Der Europäische Biber fungiert somit durch seine Fällungsaktivität im Nationalpark Donau-Auen als eine wichtige Schlüsselart, wie bereits für andere Gebiete gezeigt wurde (Naiman *et al.*, 1986). Diese Rolle macht seinen Schutz bedeutend und zeigt, dass er ein wichtiger Bestandteil einer naturnahen Aue ist. Es wurde jedoch in einigen Untersuchungen festgestellt, dass der Biber seine bevorzugten Arten bis zur Erschöpfung nutzt (Barnes & Mallik, 2001; Zavyalov, 2010). Auch auf Untersuchungsflächen von *C. canadensis* Revieren in Alberta (Kanada) wurde am Pappel-Bestand festgestellt, dass er die bevorzugten Arten zur Gänze vernichtet (Martell *et al.*, 2006). Dieser Effekt konnte im Nationalpark Donau-Auen jedoch nicht festgestellt werden. Doch, wie bereits erwähnt, ist die Biberpopulation noch nicht lange wieder in diesem Gebiet, so dass langfristige Effekte der Art auf den ufernahen Auwald noch nicht einschätzbar sind. Am Beispiel von *Acer rubrum*, welcher vom Kanadischen Biber im Bundestaat New York gemieden wird wurde beschrieben, dass die vom Biber am wenigsten angenommenen Arten jene sind, die nach intensiver Nutzung eines Gebietes übrigbleiben werden (Müller-Schwarze *et al.*, 1994). Auch der Biber in den Donau-Auen fällt bewusst bestimmte Arten und lässt andere unberührt. Im Moment hat der Fraß an den dominanten Arten (wie z. B. *Salix* spp.) einen durchaus positiven Effekt auf den Gehölzartenreichtum im gewässernahen Auwald. Dieses Ergebnis passt zu den Erkenntnissen von Peinetti *et al.* (2009), die zur Wechselwirkung zwischen Biberfraß und Weidenwachstum ein Modell erstellten, welches verschiedene Befraß-Szenarien über einen Zeitraum von 100 Jahren berechnete. Sie stellten fest, dass ein gemäßigter Biberfraß das Weidenwachstum fördert und die Produktivität erhöht, während zu intensiver Druck die Vegetation schädigt. Ist es zu einer Verminderung der Weidenpopulation gekommen, so tritt üblicher Weise ein Kreislauf von Biberbesiedelung und Abwanderung in Kraft. Sie fressen an einem Ort für ein paar Jahre und ziehen dann weiter, um nach einer kurzen Pause, in welcher sich die Vegetation erholen kann, wieder zurückzukehren. Bei der Untersuchung dieses Kreislaufes konnte eine Veränderung der Strauchschicht nach dem Biberfraß festgestellt werden (Zavyalov, 2010). Dass der Biber, wie in anderen Studien (Johnston & Naiman, 1990; Dvorak, 2013) einen Einfluss auf die

Waldzusammensetzung hat, belegen die Beobachtungen hinsichtlich der Artenzahl. Des Weiteren ist bekannt, dass sich die Biberreviere in ihrer Gehölzartzusammensetzung maßgeblich von forstlich genutzten Wäldern unterscheiden und er dadurch die Artenzahl auf Landschaftsebene erhöht (Wright *et al.*, 2002). In unserer Studie erzeugt der Biber ebenfalls eine erhöhte Artenvielfalt, sowohl auf den gesamten Flächen betrachtet, als auch in Interaktion mit den Abstandskategorien.

Es sollte jedoch berücksichtigt werden, dass die Vegetationsdecke von vielen verschiedenen Faktoren beeinflusst wird und in dieser Studie aus praktischen Gründen nicht alle davon berücksichtigt werden konnten. So hängt das erfolgreiche Wachstum von Gehölzen maßgeblich von der Bodenbeschaffenheit und dessen chemischen Zusammensetzung sowie der Verfügbarkeit von Samen ab (Graebner, 1909; Hodge & Harmer, 1996; Harmer *et al.*, 2001). Außerdem wird im Nationalpark Donau-Auen im Zuge von Managementmaßnahmen auch in die natürliche Waldentwicklung eingegriffen, was ebenfalls einen entscheidenden Einfluss auf die Artzusammensetzung haben kann (Höfle *et al.*, 2014).

PEHAM

6.4 Beeinflussung der Vegetation der Strauchschicht innerhalb der Fällungszentren

Innerhalb der Fällungszentren wird die Anzahl der Individuen neben dem allgegenwärtigen Einfluss des Uferabstandes außerdem auch von der Dichte der Baumschicht (durch Stammfläche berechnet), welche gleichzusetzten ist mit der Konkurrenz und der Ressourcenverfügbarkeit (Graebner, 1909; Saccone *et al.*, 2013), und durch die Fraßintensität in diesem Fällungszentrum beeinflusst. Dass die Baumschicht einen bedeutenden Einfluss auf die darunterliegende Vegetation hat, ist kein überraschendes Ergebnis. Zum Einfluss der Stammfläche auf die Sträucher und Baumsprösslinge wurde eine Versuchsreihe durchgeführt, in der Bäume gefällt und die folgende Vegetationsentwicklung beobachtet wurde (Zenner *et al.*, 2012). Hierbei kam man zu der Erkenntnis, dass es einen positiven Einfluss auf einige Sträucher und krautige Pflanzen hat, wenn die Bäume reduziert werden. Der Biberfraß in den Fällungszentren erzeugt offensichtlich einen sehr ähnlichen Effekt und fördert die Strauchschicht durch das Ausdünnen der Baumdecke. Außerdem wird die strukturelle Heterogenität wesentlich durch das Entfernen großer Bäume erhöht (Peinetti *et al.*, 2009).

Die Artenzahl wird in den Fällungszentren nur vom Uferabstand beeinflusst, nicht aber von der Stammfläche oder der Fraßintensität in dem jeweiligen Fällungzentrum. Dieses Ergebnis passt zu den bereits festgestellten Effekten des Bibers in den Donau-Auen. Obwohl er bewiesener Maßen einen Einfluss auf den Auwald hat, ist dieser möglicherweise aufgrund des noch relativ kurzen Zeitraums seit der Wiederbesiedlung der Donau-Auen und der hohen Wachstumsrate seiner bevorzugten Futtergehölze im Gebiet des Nationalparks noch nicht stark ausgeprägt. Die Zusammensetzung der Gehölzbedeckung wiederum bestimmt aber die Intensität des Biberfraßes. Interessanter Weise befindet sich die Fraßintensität in der Strauchschicht in keinem signifikanten Zusammenhang zum Fraßdruck an den Bäumen. Aber die drei Arten *C. sanguinea*, *Salix* spp. und *S. nigra* sind in der Strauchschicht besonders häufig vertreten und haben einen großen Effekt auf die Höhe der Fraßintensität. Wie bereits in Kapitel 5.1 ausführlich erläutert und in der Literatur bestätigt (Kollar & Seiter, 1990; Dvorak, 2013), werden *C. sanguinea* und *Salix* spp. besonders gerne vom Biber gefressen und daher nimmt der Fraß mit steigendem Anteil von *Salix* spp. auf den Fällungszentren zu. *S. nigra* hingegen wird auf den Untersuchungsflächen nicht genutzt und dazu passend sinkt die Fraßintensität desto mehr von ihm an einem Ort vorhanden ist. Auch dieses Ergebnis der Strauchschicht deckt sich mit den Untersuchungen der Fraßpräferenzen an den Bäumen und mit vorhergehenden Studien (Kollar & Seiter, 1990; O´Connell *et al.*, 2008). Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass Weiden und Biber meistens in ihrem Gebiet co-existieren, sollte an dieser Stelle noch einmal der Faktor des kompensatorischen Wachstums bedacht werden, zu dem manche Gehölze befähigt sind. Einige Pflanzen sind gut an Befraß durch größere Herbivore angepasst und zeigen nach einem Befraßereignis sogar ein erhöhtes Wachstum (McNaughton, 1979). Dadurch können unter bestimmten Bedingungen beide Partner voneinander profitieren (Agrawal, 2000). Ein solcher Zusammenhang ist durchaus zwischen dem Biber und den Arten der Familie *Salicaceae* denkbar. Arten dieser Gruppe zeigen als Antwort auf Biberfraß eine höhere Produktivität und strukturelle Heterogenität (Peinetti *et al.*, 2009) und es kommt zu einer Veränderung der chemischen Zusammensetzung der Nährstoffe (Veraart *et al.*, 2006). Dadurch ist anzunehmen, dass es für diese Gehölze Wachstumsfördernd ist, wenn der Biber sie als Nahrung nutzt. Der Biber sucht bewusst Orte, an denen besonders viele von seinen bevorzugten Nahrungspflanzen stehen. Diese sind dann einem sehr hohen Fraßdruck ausgesetzt. Flächen auf denen vermehrt für den Biber uninteressante Gehölze wachsen werden von ihm seltener aufgesucht. Dies passt wiederum

zum zuvor beschriebenen Phänomen, dass der Biber seine Nahrungspflanzen bis zur Erschöpfung nutzt und dann abwandert (Zavyalov, 2010). 80 % der Reviere werden innerhalb von 11 Jahren ein- oder mehrmals aufgegeben und nach einer Pause, welche manchmal nur 1 Jahr lang andauert, wieder besiedelt (Fryxell, 2001). Alternativ stellt sich, was im Gebiet des Nationalparks als idealer Verlauf zu sehen wäre, von ganz allein ein Gleichgewicht zwischen Biberanzahl und Vegetationswachstum ein, welches bereits für Weidengesellschaften nach einer 100-jährigen Bibernutzung simuliert wurde (Peinetti *et al.*, 2009). Der letzte Faktor, der die Fraßintensität beeinflusst und der sowohl durch die Fraßpräferenzen, als auch durch einige andere Studien belegt wurde, ist der Uferabstand (Donkor & Fryxell, 1999; Barnes & Mallik, 2001; Gallant *et al.*, 2004; Voelker & Dooley, 2008). Solange in direkter Wassernähe genügend Futter vorhanden ist verzichtet der Biber darauf sich weit vom Wasser zu entfernen, um Büsche zu befressen.

PEHAM

6.5 Experimentelle Überprüfung der Artakzeptanz als Nahrungsquelle des Bibers mit besonderem Augenmerk auf die Neophyten und ihrer Verbreitung in den Fällungszentren

Dass der Biber *Salix* sp., *Populus alba* und *C. sanguinea* gerne annimmt, konnte nicht nur in den Freilandaufnahmen festgestellt werden (Kapitel 5.1), sondern wurde auch im Experiment bestätigt. Besonders *Salix* sp. und *P. alba* wurden zu ungefähr 90 % angenommen und in jedem dieser Fälle nicht nur mit Bisspuren versehen, sondern eindeutig als Nahrung genutzt. Dieses eindeutige Ergebnis belegt noch einmal sehr eindrucksvoll die Erkenntnisse anderer Studien (Aldous, 1938; Henry & Bookhout, 1970; Fustec *et al.*, 2001; Haarberg & Rosell, 2006; Dvorak, 2013; Vorel *et al.*, 2015). Zudem wurde *S. nigra* vom Europäischen Biber nicht nur auf unseren Untersuchungsflächen, sondern selbst, wenn der Energieaufwand für dessen Fällung entfällt und er direkt am Ufer angeboten wird, gemieden. Dies liegt, wie bereits erwähnt, sicher an den giftigen Abwehrstoffen von *S. nigra* (Atkinson & Atkinson, 2002).

Seine Reaktion auf Neophyten war erwartungsgemäß äußerst ablehnend. Nur *A. negundo* wurde, wie auch auf den Untersuchungsflächen, gelegentlich befressen. Die anderen beiden neophytischen Gehölze wurden fast nicht angenommen. Auf den Untersuchungsflächen wurde *R. pseudoacacia* manchmal vom Biber benagt, im Experiment zeigte sich jedoch eine starke Abneigung. Der Unterschied ist vermutlich durch die unterschiedliche Verfügbarkeit

von präferierten Baumarten in den einzelnen Fällungszentren zu erklären. Die Ergebnisse des Experiments lassen jedenfalls darauf schließen, dass die Verbreitung der Neophyten durch ihren niedrigen Stellenwert auf dem Ernährungsplan des Bibers begünstigt wird, während heimische, dominant vertretene Arten mit einem hohen Fraßdruck zu kämpfen haben. Für alle drei neophytischen Arten *A. negundo*, *A. altissima* und *R. pseudoacacia* lag die Befraßwahrscheinlichkeit unter 15 %. Eine ähnlich niedrige Befraßwahrscheinlichkeit erreichte von den heimischen Arten nur *S. nigra*.

Auch andere Einflussfaktoren, die mit dem Biberfraß zusammenhängen, können bei der Ausbreitung neophytischer Gewächse eine entscheidende Rolle spielen. Durch seine Fraßaktivität erzeugt der Biber kleine Auflichtungen im ansonsten geschlossenen Wald, auf denen Sukzessionsprozesse ablaufen können (Barnes & Dibble, 1988; Donkor & Fryxell, 1999). Solch offenen Stellen, an denen die Dichte dominanter autochthoner Gehölze reduziert ist, kann Neophyten die Ansiedlung erleichtern (Höfle *et al.*, 2014). So profitieren in Nord-Amerika zum Beispiel die neophytische Schmalblättrigen Ölweide und die Tamariske von der Zurückdrängung der dominanten Pappelart durch den Biberfraß und der damit einhergehenden Auflichtung der Baumkrone (Lesica & Miles, 2004). Da auch das erfolgreiche Wachstum von *A. negundo* maßgeblich mit Lücken in der Baumkrone und somit der Lichtverfügbarkeit zusammenhängt, ist auch für dieses neophytische Gehölz ein positiver Effekt der Biberfraßaktivität zu erwarten.

Im totalen Vergleich zwischen allen Fällungszentren und allen Vergleichsflächen wurde die erhöhte Anzahl der neophytischen Individuen nachgewiesen. Um diese invasiven Pflanzen zu Gunsten der einheimischen Arten zurückzudrängen, sollte der Nationalpark unbedingt weiterhin in Form von Managementmaßnahmen eingreifen.

PEHAM & RIEDL

7. SCHLUSSFOLGERUNG

Da der Biber sich im Nationalpark relativ strikt an bestimmte Auswahlkriterien bei der Nahrungswahl hält, ist sein Fraßschaden weitestgehend vorhersagbar. Dies hilft bei der Entscheidung, wo regulierend eingegriffen werden muss. Martell *et al.* (2006) schlägt beispielsweise Pufferzonen in geeigneter Größe vor, ein Ansatz, der etwaigen Konflikten mit Besitzern/innen angrenzender Flächen entgegenwirken könnte. Auch welche Einzelbäume zur Konfliktvermeidung außerhalb des Nationalparks durch Gitter geschützt werden müssen, um nicht gefällt zu werden, ließe sich so eruieren. In der Strauchschicht der untersuchten Weidenauen wurde bereits eine deutliche Veränderung der Artzusammensetzung, erzeugt durch Biberfraß, festgestellt. Durch seine stark ausgeprägte Präferenz für *Salix* spp. entsteht auf dieses Gehölz ein besonders hoher Fraßdruck, der trotz ihrer Schnellwüchsigkeit ihren Rückgang verursachen könnte. Der erhöhte Druck auf diese Standorte führt zu einer stärkeren und schnelleren Modifikation im Vergleich zu den Waldstandorten. Inwiefern sich die Zusammensetzung der Bäume verändern wird, konnte zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht festgestellt werden, deshalb sollten die Biberpopulation und vor allem die analog dazu stattfindende Waldentwicklung unbedingt Inhalt zukünftiger Monitoring-Projekte sein. Bisher ist die vom Biber in den Donau-Auen erzeugte Störung durch Fällungen in der Strauchschicht als ein positiver Input aus naturschutzfachlicher Sicht zu betrachten, da sie eine erhöhte Heterogenität, mit positiven Effekten auf die Biodiversität, innerhalb des Nationalparks erzeugt. Zurzeit werden durch den Biberfraß sowohl die Individuenzahl als auch die Artenzahl erhöht. Da in anderen Bibergebieten jedoch bereits festgestellt wurde, dass oftmals die präferierten Gehölzarten bis zur Erschöpfung genutzt werden, bleibt zu befürchten, dass der Fraßdruck auch in den Donau-Auen irgendwann zu hoch wird und vom Biber präferierte und auch gefährdete Arten, wie z. B. *Populus nigra*, aus seinen Revieren verschwinden werden. Um das Fortbestehen dieser heimischen Vegetationselemente zu schützen, muss die Entwicklung beobachtet und die Verbreitung der neophytischen Pflanzen weiter kontrolliert werden. Denn für diese wird auf den durch die Biberaktivität geschaffenen, offenen Störstellen in der Vegetation die Ansiedlung erleichtert. Es wurde bereits eine vermehrte Anzahl an Neophyten in den Fraßzentren der Donau-Auen festgestellt. Diese können allerdings auch durch offene Flächen, die nicht vom Biber erzeugt wurden, sondern durch umweltbedingte Störungen, wie Windwurf oder Hochwasserereignisse entstanden sind,

begünstigt worden sein. Auch hier ist es ratsam weitere Untersuchungen durchzuführen, um die genaue Rolle des Biberfraßes in der Neophytenthematik feststellen zu können. *R. pseudoacacia* und *A. negundo* werden vom Biber genutzt, sofern sie an einem für ihn günstigen Ort stehen oder nicht genug Pflanzen seiner präferierten Nahrung vorhanden sind. Jedenfalls hat der Europäische Biber zweifelsfrei einen starken Einfluss auf den Nationalpark Donau-Auen und sollte deshalb als Schlüsselart dieses Lebensraumes weiterhin geschützt, aber auch genau beobachtet werden.

PEHAM & RIEDL

8. LITERATURVERZEICHNIS

Aldous, S. E. (1938). Beaver food utilization studies. *The Journal of Wildlife Management*, *2*(4), 215-222.

Agrawal, A. A. (2000). Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in plant science*, *5*(7), 309-313.

Atkinson, M. D., & Atkinson, E. (2002). *Sambucus nigra* L. *Journal of Ecology*, *90*(5), 895-923.

Bailey, J. K., Schweitzer, J. A., Rehill, B. J., Lindroth, R. L., Martinsen, G. D., & Whitham, T. G. (2004). Beavers as molecular geneticists: a genetic basis to the foraging of an ecosystem engineer. *Ecology*, *85*(3), 603-608.

Barnes, W. J., & Dibble, E. (1988). The effects of beaver in riverbank forest succession. *Canadian Journal of Botany*, *66*(1), 40-44.

Barnes, D. M., & Mallik, A. U. (2001). Effects of beaver, *Castor canadensis*, herbivory on streamside vegetation in a northern Ontario watershed. *Canadian Field Naturalist*, *115*(1), 9-20.

Basey, J. M., Jenkins, S. H., & Busher, P. E. (1988). Optimal central-place foraging by beavers: tree-size selection in relation to defensive chemicals of quaking aspen. *Oecologia*, *76*(2), 278-282.

Basey, J. M., Jenkins, S. H., & Miller, G. C. (1990). Food selection by beavers in relation to inducible defenses of *Populus tremuloides*. *Oikos*, *59*(1), 57-62.

Basey, J. M., & Jenkins, S. H. (1995). Influences off predation risk and energy maximization on food selection by beavers (*Castor canadensis*). *Canadian Journal of Zoology*, *73*(12), 2197-2208.

Bate-Smith, E. C. (1977). Astringent tannins of *Acer* species. *Phytochemistry*, *16*(9), 1421-1426.

Belovsky, G. E. (1984). Summer diet optimization by beaver. *American Midland Naturalist*, *111*(2), 209-222.

Bełżecki, G., Miltko, R., Kowalik, B., Demiaszkiewicz, A. W., Lachowicz, J., Giżejewski, Z., Obidzinski, A., & McEwan, N. R. (2017). Seasonal variations of the digestive tract of the Eurasian beaver *Castor fiber*. *Mammal Research*, *63*(1), 21-31.

Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society*, *57*(1), 289–300.

Brix, F. (1972). Hydrologie, Geologie, Bodenkunde. In Aschenbrenner, L., Brix, F., Ehrendorfer, F., Gressl, W., Hagen, K., Hübl, E., Kaltenbach, A., Kusel-Fetzmann, E., Margl, H., Niklfeld, H., Schönmann, R., Schremmer, F., Schweiger, H., Starmühlner, F., Steiner, H., & Vornatscher, J. (Hrsg.), *Naturgeschichte Wiens,* Band II (S. 499-530). Wien: Jugend und Volk.

Broschart, M. R., Johnston, C. A., & Naiman, R. J. (1989). Predicting beaver colony density in boreal landscapes. *The Journal of wildlife management*, *53*(4), 929-934.

Busher, P. E. (1996). Food caching behavior of beavers (*Castor canadensis*): selection and use of woody species. *American Midland Naturalist*, *135*(2), 343-348.

Catalán, N., Ortega, S. H., Gröntoft, H., Hilmarsson, T. G., Bertilsson, S., Wu, P., Levanoni, O., Bishop, K., & Bravo, A. G. (2017). Effects of beaver impoundments on dissolved organic matter quality and biodegradability in boreal riverine systems. *Hydrobiologia*, *793*(1), 135-148.

Chabreck, R. H. (1958). Beaver-forest relationships in St. Tammany Parish, Louisiana. *The Journal of Wildlife Management*, *22*(2), 179-183.

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, *18*(1), 117-143.

Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, *230*(4728), 895-899.

Donkor, N. T., & Fryxell, J. M. (1999). Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario. *Forest Ecology and Management*, *118*(1-3), 83-92.

Doucet, C. M., & Fryxell, J. M. (1993). The effect of nutritional quality on forage preference by beavers. *Oikos*, *67*(2), 201-208.

Dvořák, J. (2013). Diet preference of Eurasian Beaver (*Castor fiber* L., 1758) in the environment of Oderské vrchy and its influence on the tree species composition of river bank stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, *61*(6), 1637-1643.

Fahrmeir, L., Künstler, R., Pigeot, I., & Tutz, G. (2011). *Statistik* (7. Aufl.). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

Finger, M. (2016). *Holzlexikon*. Zugriff am 01.07.2018 unter http://www.holzwurm-page.de/holzarten/abisz.htm

FISRWG (Federal Interagency Stream Restoration Working Group). (1998). *Stream Corridor Restoration: Principles, Processes and Practices.* GPO Item No. 0120-A, SuDocs No. A 57.6/2: EN3/PT.653.

Franczak, M., & Czarnecka, B. (2015). Changes in vegetation and soil seed bank of meadow after waterlogging caused by *Castor fiber*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, *84*(2), 189-196.

Fryxell, J. M. (2001). Habitat suitability and source–sink dynamics of beavers. *Journal of Animal Ecology, 70*(2), 310-316.

Fustec, J., Lodé, T., Le Jacques, D., & Cormier, J. P. (2001). Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshwater Biology*, *46*(10), 1361-1371.

Gallant, D., Bérubé, C. H., Tremblay, E., & Vasseur, L. (2004). An extensive study of the foraging ecology of beavers (*Castor canadensis*) in relation to habitat quality. *Canadian Journal of Zoology*, *82*(6), 922-933.

Gepp, J. (1985). Die Auengewässer Österreichs. Bestandsanalyse einer minimierten Vielfalt. In Gepp, J., Baumann, N., Kauch, E. P., & Lazowski, W. (Hrsg.), *Auengewässer als Ökozellen* (S. 13-62). Wien: Grüne Reihe des Bundesministeriums für Gesundheit und Umweltschutz.

Graebner, P. (1909). Spezieller Teil. — Die biologischen Anpassungen in den einzelnen Pflanzengemeinschaften (Vegetationsformationen, Pflanzenvereinen). In Graebner, P., & Meyer, F. G., *Die Pflanzenwelt Deutschlands: Lehrbuch der Formationsbiologie* (S. 20-327). Leipzig: Quelle und Meyer.

Gurnell, A. M. (1998). The hydrogeomorphological effects of beaver dam-building activity. *Progress in Physical Geography, 22*(2), 167-189.

Haarberg, O., & Rosell, F. (2006). Selective foraging on woody plant species by the Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Telemark, Norway. *Journal of Zoology*, *270*(2), 201-208.

Harmer, R., Peterken, G., Kerr, G., & Poulton, P. (2001). Vegetation changes during 100 years of development of two secondary woodlands on abandoned arable land. *Biological Conservation, 101*(3), 291-304.

Harthun, M. (1999). Der Einfluß des Bibers (*Castor fiber albicus*) auf die Fauna (Odonata, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera) von Mittelgebirgsbächen in Hessen (Deutschland). *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, *29*(4), 449-464.

Hartman, G., & Axelsson, A. (2004). Effect of watercourse characteristics on food-caching behaviour by European beaver, *Castor fiber*. *Animal Behaviour*, *67*(4), 643–646.

Hedderich, J., & Sachs, L. (2012). *Angewandte Statistik* (14. Aufl.). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

Henry, D. B., & Bookhout, T. A. (1970). Utilization of Woody Plants by Beavers in Northeastern Ohio. *The Ohio Journal of Science*, *70*(2), 123–127.

Hodge, S. J., & Harmer, R. (1996). Woody colonization on unmanaged urban and ex-industrial sites. *Forestry*, *69*(3), 245-261.

Hood, G. A., & Larson, D. G. (2015). Ecological engineering and aquatic connectivity: a new perspective from beaver-modified wetlands. *Freshwater Biology*, *60*(1), 198-208.

Höfle, R., Dullinger, S., & Essl, F. (2014). Different factors affect the local distribution, persistence and spread of alien tree species in floodplain forests. *Basic and applied ecology*, *15*(5), 426-434.

IUCN. (1994). *Category II: National Park*. Zugriff am 23.06.2018 unter https://www.iucn.org/theme/protected-areas/about/protected-areas-categories/category-ii-national-park

Janauer, G. A. (2006). Ökologie im Donauraum? Ökologie in den Donauraum!. *Der Donauraum*, *46*(3-4), 241-249.

Janiszewski, P., Kolasa, S. Z., & Strychalski, J. (2017). The preferences of the European beaver *Castor fiber* for trees and shrubs in riparian zones. *Applied Ecology and Environmental Research*, *15*(4), 313–327.

Jelem, H. (1972). Die Donauauen. In Brix, F., Jelem, H., Mader, K., & Margl, H. (Hrsg.), *Naturgeschichte Wiens,* Band III (S. 45-72). Wien: Jugend und Volk.

Jelem, H. (1974). *Die Auwälder der Donau in Österreich*. Wien: Forstliche Bundes-Versuchsanstalt.

Jenkins, S. H. (1975). Food selection by beavers. *Oecologia*, *21*(2), 157-173.

Jenkins, S. H. (1980). A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology*, *61*(4), 740-746.

Johnston, C. A., & Naiman, R. J. (1990). Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. *Canadian Journal of Forest Research*, *20*(7), 1036-1043.

Jungwirth, M., Haidvogl, G., Hohensinner, S., Waidbacher, H., & Zauner, G. (2014) *Österreichs Donau. Landschaft – Fisch – Geschichte*. Wien: Institut für Hydrobiologie und Gewässermanagement, BOKU.

Karrenberg, S., Edwards, P. J., & Kollmann, J. (2002). The life history of *Salicaceae* living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology*, *47*(4), 733-748.

Kindschy, R. R. (1989). Regrowth of willow following simulated beaver cutting. *Wildlife Society Bulletin*, *17*(3), 290-294.

Klaus, A. (2016). *Biber im Nationalpark Donauauen*. (Unveröffentlichte Bestandserhebung 2014-2016). Orth: Nationalpark Donauauen GmbH.

Kollar, H. P., & Seiter, M. (1990*). Biber in den Donau-Auen östlich von Wien - Eine erfolgreiche Wiederansiedlung.* Wien: Verein für Ökologie und Umweltforschung.

Krojerová-Prokesová, J., Barančeková, M., Hamšíková, L., & Vorel, A. (2010). Feeding habits of reintroduced Eurasian beaver: Spatial and seasonal variation in the use of food resources. *Journal of Zoology*, *281*(3), 183–193.

Law, A., Jones, K. C., & Willby, N. J. (2014). Medium vs. short-term effects of herbivory by Eurasian beaver on aquatic vegetation. *Aquatic Botany*, *116*, 27–34.

Lazowski, W. (1997). *Auen in Österreich: Vegetation, Landschaft und Naturschutz.* Wien: Umweltbundesamt.

Lazowski, W., Schwarz, U., Essl, F., Götzl, M., Peterseil, J., & Egger, G. (2011). *Aueninventar Österreich. Bericht zur bundesweiten Übersicht der Auenobjekte.* Wien: Umweltbundesamt.

Lesica, P., & Miles, S. (2004). Beavers indirectly enhance the growth of Russian olive and tamarisk along eastern Montana rivers. *Western North American Naturalist*, *64*(1), 93-100.

Logofet, D. O., Evstigneev, O. I., Aleinikov, A. A., & Morozova, A. O. (2016). Succession caused by beaver (*Castor fiber* L.) life activity: II. A refined Markov model. *Biology Bulletin Reviews*, *6*(1), 39-56.

Lohmann, U. (2010). *Holzlexikon* (4. Aufl.). Hamburg: Nikol Verlag. Manzano, C. (2014). Die Rolle der Schutzgebiete zur Erhaltung der Donau als Europäisches Naturerbe. In Jungwirth, M., Haidvogl, G., Hohensinner, S., Waidbacher, H., & Zauner, G. (Hrsg.), *Österreichs Donau. Landschaft – Fisch – Geschichte* (S. 92-93). Wien: Institut für Hydrobiologie und Gewässermanagement, BOKU.

Margl, H. (1972). Die Pflanzenwelt des Auwaldbereichs. In Aschenbrenner, L., Brix, F., Ehrendorfer, F., Gressl, W., Hagen, K., Hübl, E., Kaltenbach, A., Kusel-Fetzmann, E., Margl, H., Niklfeld, H., Schönmann, R., Schremmer, F., Schweiger, H., Starmühlner, F., Steiner, H., & Vornatscher, J. (Hrsg.), *Naturgeschichte Wiens,* Band II (S. 675-706). Wien: Jugend und Volk.

Martell, K. A., Foote, A. L., & Cumming, S. G. (2006). Riparian disturbance due to beavers (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for forest management. *Ecoscience*, *13*(2), 164-171.

McGinley, M. A., & Whitham, T. G. (1985). Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*). *Oecologia*, *66*(4), 558-562.

McNaughton, S. J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, *113*(5), 691-703.

Müller-Schwarze, D., Schulte, B. A., Sun, L., Müller-Schwarze, A., & Müller-Schwarze, C. (1994). Red maple (*Acer rubrum*) inhibits feeding by beaver (*Castor canadensis*). *Journal of Chemical Ecology*, *20*(8), 2021-2034.

Naiman, R. J., Melillo, J. M., & Hobbie, J. E. (1986). Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology*, *67*(5), 1254-1269.

Nolet, B. A., & Rosell, F. (1998). Comeback of the beaver *Castor fiber*: an overview of old and new conservation problems. *Biological Conservation, 83,* 165-173.

Northcott, T. H. (1971). Feeding habits of beaver in Newfoundland. *Oikos*, *22*(3), 407-410.

Nowak, E. (1981). Geschichtliches und Rezentes über die aktive Rolle des Menschen bei der Bereicherung bzw. Erhaltung der Fauna durch Tieraussetzungen. *Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge, 12*, 19-28.

O'Connell, M. J., Atkinson, S. R., Gamez, K., Pickering, S. P., & Dutton, J. S. (2008). Forage preferences of the European beaver *Castor fiber*: implications for re-introduction. *Conservation and Society, 6*(2), 190-194.

Orians, G. H., & Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. In Horn, D. J., Mitchell, R. D., & Stairs, G. R. (Ed.), *Analysis of ecological systems* (p. 155-177). Ohio: Ohio State University Press.

Österreich Werbung. (2018). *Klima.* Zugriff am 20.07.2018 unter https://www.austria.info/at/service-fakten/uber-osterreich/klima

Paige, K. N., & Whitham, T. G. (1987). Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist*, *129*(3), 407-416.

Parker, J. D., Caudill, C. C., & Hay, M. E. (2006). Beaver herbivory on aquatic plants. *Oecologia, 151*(4), 616-625.

Peinetti, H. R., Baker, B. W., & Coughenour, M. B. (2009). Simulation modeling to understand how selective foraging by beaver can drive the structure and function of a willow community. *Ecological Modelling*, *220*(7), 998-1012.

Pike, N. (2011). Using false discovery rates for multiple comparisons in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, *2*(3), 278-282.

Pinkowski, B. (1983). Foraging behavior of beavers (*Castor canadensis*) in North Dakota. *Journal of Mammalogy*, *64*(2), 312-314.

Porter, T. (2015). *Holz erkennen und benutzen* (2. Aufl.). Hannover: Vincentz Network.

Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., & Paine, R. T. (1996). Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult - but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, *46*(8), 609-620.

Power, M. (1997). Ecosystem engineering by organisms: Why semantics matters – reply. *Trends in Ecology and Evolution, 12*, 275-276.

Rademacher, C. (2018). *Nationalpark Donau-Auen*. Wien: Falter Verlag.

Remmert, H. (1981). Über die Bedeutung von Tieren in Ökosystemen. *Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge*, *12*, 14-18.

Rosell, F., Bozser, O., Collen, P., & Parker, H. (2005). Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal review*, *35*(3-4), 248-276.

Saccone, P., Girel, J., Pages, J. P., Brun, J. J., & Michalet, R. (2013). Ecological resistance to *Acer negundo* invasion in a European riparian forest: relative importance of environmental and biotic drivers. *Applied Vegetation Science*, *16*(2), 184-192.

Schöner, T. W. (1979). Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *The American Naturalist*, *114*(6), 902-914.

Severud, W. J., Windels, S. K., Belant, J. L., & Bruggink, J. G. (2013). The role of forage availability on diet choice and body condition in American beavers (*Castor canadensis*). *Mammalian Biology*, *78*(2), 87–93.

Sieber, J. (1998). Biber in Wien und Niederösterreich. Orth: Nationalpark Donau-Auen GmbH.

Sieber, J., & Kaltenegger, D. (2003). *Biber im Nationalpark Donauauen*. Orth: Nationalpark Donau-Auen GmbH.

Stadler, S. (1996). Flexibilität bei der Revierwahl und im Fällverhalten des Bibers. *Bericht der ANL, 20*, 209-227.

Stefen, C., Habersetzer, J., & Witzel, U. (2016). Biomechanical aspects of incisor action of beavers (*Castor fiber* L.). *Journal of Mammalogy*, *97*(2), 619-630.

Ström, L., Jansson, R., Nilsson, C., Johansson, M. E., & Xiong, S. (2011). Hydrologic effects on riparian vegetation in a boreal river: an experiment testing climate change predictions. *Global Change Biology, 17*(1), 254-267.

Svendsen, G. E. (1980). Seasonal change in feeding patterns of beaver in southeastern Ohio. *Population Studies*, *56*, 696-698.

Tiefenbach, M. (1998). *Naturschutz in Österreich.* Wien: Umweltbundesamt.

Urban, J., Suchomel, J., & Dvořák, J. (2008). Contribution to the knowledge of woods preferences of European beaver (*Castor fiber* L. 1758) in bank vegetation on non-forest land in the forest district Soutok (Czech Republic). *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, *56*(4), 289-294.

Van der Meijden, E., Wijn, M., & Verkaar, H. J. (1988). Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*, *51*(3), 355-363.

Vehkaoja, M., Nummi, P., Rask, M., Tulonen, T., & Arvola, L. (2015). Spatiotemporal dynamics of boreal landscapes with ecosystem engineers: beavers influence the biogeochemistry of small lakes. *Biogeochemistry*, *124*(1-3), 405-415.

Veraart, A. J., Nolet, B. A., Rosell, F., & De Vries, P. P. (2006). Simulated winter browsing may lead to induced susceptibility of willows to beavers in spring. *Canadian journal of zoology*, *84*(12), 1733-1742.

Voelker, B. W., & Dooley Jr, J. L. (2008). Impact by North American beaver (*Castor canadensis*) on forest plant composition in the Wilds, a surface-mined landscape in southeastern Ohio. *The Ohio Journal of Science*, *108*(2), 9-15.

Vorel, A., Válková, L., Hamšíková, L., Maloň, J., & Korbelová, J. (2015). Beaver foraging behaviour: Seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(7), 1221–1235.

Wagenführ, R. (2000). *Holzatlas* (5. Aufl.). München: Fachbuchverlag Leipzig im Carl Hanser Verlag.

Wright, J. P., Jones, C. G., & Flecker, A. S. (2002). An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, *132*(1), 96-101.

Wright, J. P., & Jones, C. G. (2006). The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *AIBS Bulletin*, *56*(3), 203-209.

ZAMG. (2018). *Gesamtjahresauswertung*. Zugriff am 23.07.2018 unter https://www.zamg.ac.at/cms/de/klima/klimauebersichten/jahrbuch

Zavyalov, N. A. (2010). Dynamics of food resources for beavers in settlements colonized and abandoned several times. *Biology Bulletin*, *40*(10), 872-878.

Zenner, E. K., Olszewski, S. L., Palik, B. J., Kastendick, D. N., Peck, J. E., & Blinn, C. R. (2012). Riparian vegetation response to gradients in residual basal area with harvesting treatment and distance to stream. *Forest ecology and management*, *283*, 66-76.