

Ökologische Analyse der Molluskenfauna im Nationalpark Bayerischer Wald

Ecological analysis of molluscs in the Bavarian Forest National Park

Anna Rieger, Gisela Schmidberger, Veronika Stelz, Jörg Müller & Christian Strätz

Abstract

As part of the BIOKLIM Project, data was obtained for various groups of animals and plants, as well as for environmental factors. The following analysis concerns only the molluscs (Gastropoda, Bivalvia). Altitude, stand age, magnesium and pH values of soil were identified as main influencing variables for abundance of individuals, using quasi-Poisson models. The parameter "number of plant species" (VegRich) and management type also affect the species number. Individual species are influenced by very different factors, resulting partly from their highly specialized habitat requirements, so that their abundance can not always be described directly in terms of the measured and collated influencing variables. The mollusc-assemblages are determined most of all by altitude above sea level, temperature and light conditions (openness of canopy), as demonstrated using several different methods of statistical analysis.

Keywords: molluscs, species number, mollusc-assemblages, quasi-Poisson models, DCA, NMDS

Zusammenfassung

Im Rahmen des BIOKLIM-Projekts wurden im Nationalpark Bayerischer Wald Daten zu verschiedenen Tier- und Pflanzenarten sowie Umweltfaktoren erhoben. Die folgende Auswertung beschränkt sich auf die Weichtiere (*Gastropoda*, *Bivalvia*). Ziel war es, herauszufinden, welche Umweltfaktoren die Arten- und Individuenanzahlen beeinflussen, was die Lebensgemeinschaften steuert und welche Parameter sich auf ausgewählte Einzelarten auswirken. In Quasi-Poisson-Modellen haben sich als Einflussgrößen für die Individuenanzahl Höhe, Alter, Magnesium und pH-Wert feststellen lassen. Auf die Artenanzahl wirkte sich der Vegetationsreichtum, die Höhe und der Managementtyp aus. Die Einzelarten werden von sehr unterschiedlichen Faktoren beeinflusst. Die Lebensgemeinschaften werden vor allem von der Höhe über dem Meeresspiegel, der Temperatur und dem Auflichtungsgrad bestimmt, was sich in verschiedenen Ordinationsverfahren gezeigt hat.

Stichwörter: Mollusken, Artenanzahl, Lebensgemeinschaften von Mollusken, Quasi-Poisson-Modelle, DCA, NMDS

1 Einleitung

1.1 Molluskenfauna des Bayerischen Waldes

Das Gebiet des Nationalparks Bayerischer Wald wurde insbesondere von Ludwig Hässlein sehr intensiv durchforscht. In seiner Arbeit über „Die Molluskengesellschaften

des Bayerischen Waldes und des angrenzenden Donautales“ (HÄSSLEIN 1966), in der auch alle Funde früherer Autoren (u. a. CLESSIN, THIEM, BÜTTNER, JAECKEL) berücksichtigt wurden, sind bereits 54 Molluskenarten aus dem Gebiet bekannt. Damit wurde die noch von CLESSIN (1877) vertretene Auffassung, dass die Malakofauna des Bayerischen Waldes vor allem durch ihre Artenarmut gekennzeichnet sei, klar widerlegt.

Nach mehreren Jahrzehnten des Stillstandes erfolgten erst in jüngster Zeit wieder umfangreichere Bearbeitungen durch HLAVAC (2004, unveröff.) und STRÄTZ (2008, unveröff.), so dass derzeit Informationen von mehr als 200 gut untersuchten Fundgebieten aus dem Nationalpark vorliegen. Den beiden Bearbeitern gelangen zahlreiche Neufunde für das Nationalparkgebiet, so dass die Gesamtartenzahl der Mollusken (*Gastropoda*, *Bivalvia*) heute mit 77 Arten angegeben werden kann. Vergleichswerte liegen auch für den gesamten Naturraum „Hinterer Bayerischer Wald“ vor: 97 Arten an 250 Fundorten (STRÄTZ 2008, unveröff.).

Innerhalb des Nationalparks dominieren mit 52 Arten die landlebenden Gehäuseschnecken das Artenspektrum recht deutlich, darunter 4 Arten der so genannten Halbnacktschnecken aus der Gruppe der *Vitrinidae* (*Semilimax kotulae*, *S. semilimax*, *Eucobresia diaphana*, *Vitrina pellucida*), die ein sehr stark reduziertes Gehäuse aufweisen. Sehr gut vertreten ist, mit immerhin 18 Arten, auch die Gruppe der Nacktschnecken. Naturgemäß weisen in den entsprechenden Höhenlagen die Wasserschnecken (3 Arten) und Muscheln (Gattung *Pisidium*: 4 Arten) nur geringe Artenzahlen auf. Prinzipiell sind unter den vorherrschenden bodensauren Bedingungen (basenarme Ausgangsgesteine) insbesondere diejenigen Arten im Vorteil, die nur geringe Ansprüche hinsichtlich der Versorgung mit Calcium stellen, das für den Aufbau der Kalkgehäuse essenziell ist. In den Höhenlagen wird deshalb die Biomasse zu mehr als 90 % von Nackt- und Halbnacktschnecken aufgebaut. Gehäuseschnecken mit dickeren bzw. größeren Gehäusen finden sich vorwiegend im Bereich von Sonderstandorten (Quellsümpfe, Wegränder, alte aufgelassene Siedlungsbe- reiche – Wüstungen).

Malakologische „Highlights“ im Nationalpark Bayerischer Wald sind die bereits seit HÄSSLEIN (1966) bekannten Bergwaldarten Nördliche Kastanienbraune Schließmundschnecke (*Macrogaster badia crispulata*), Genabelte Maskenschnecke (*Causa holosericea*), Braune Schüsselschnecke (*Discus ruderatus*), Weiße Streifenglanzschnecke (*Nesovitrea petronella*) und Alpen-Windelschnecke (*Vertigo alpestris*). Diese alpin-karpatisch bzw. boreo-alpin verbreiteten Arten besitzen ihren Verbreitungsschwerpunkt in Bayern in den Alpen. Nördlich der Donau sind die Vorkommen auf das Ostbayerische Grundgebirge und die höheren Lagen von Rhön und Frankenalb beschränkt (STRÄTZ, 2005). Während die genannten Arten innerhalb des Nationalparkgebietes noch regelmäßig

nachgewiesen werden können, dünnen die Bestände nach Norden hin sehr stark aus. Aus dem Gebiet zwischen Oberpfälzer Wald und Frankenwald sind nur noch einzelne Reliktvorkommen der genannten Arten bekannt.

Auch in jüngster Zeit gelangen aus zoogeografischer und auch aus naturschutzfachlicher Sicht bemerkenswerte Neufunde wie z. B. Arktische Windelschnecke (*Vertigo modesta arctica*; erster Fund der Art in Bayern außerhalb der Alpen durch HLAVAC (2004, unveröff.), Berg-Schnegel (*Deroceras rodnae*) und Glatte Mulmnapf (*Platyla polita*).

Im Jahr 2006 kamen weitere Arten wie Alpen-Wegschnecke (*Arion alpinus*), Moor-Wegschnecke (*Arion brunneus*) und Alpen-Schlamm Schnecke (*Radix labiata*) hinzu (STRÄTZ 2008, unveröff.). Im Jahr 2007 folgten zunächst Erstnachweise einiger Wärme liebender Arten, die von früheren Autoren nur aus den tieferen Lagen des Bayerischen Waldes beschrieben wurden wie die Hain-Bänderschnecke (*Cepaea nemoralis*) und die Gemeine Schließmundschnecke (*Balea biplicata biplicata*), von denen mittlerweile jeweils mehrere Fundgebiete an der südlichen Nationalparkgrenze bekannt sind (STRÄTZ 2008, unveröff.). Weiterhin traten Kulturfolger wie Hammerschnegel (*Deroceras sturany*), aber auch typische Bergwaldarten wie die Schatten-Laubschnecke (*Urticicola umbrosus*) erstmals in den Artenlisten auf (STRÄTZ 2008, unveröff.).

Besonders bemerkenswert ist im Nationalpark das ungemein häufige Vorkommen der Berg-Glasschnecke (*Semilimax kotulae*), die im Bereich der unteren Gebietsgrenze um 650 m vereinzelt auftritt, um dann in den Höhenlagen zur vorherrschenden Art zu werden (MÜLLER et al. 2009).

Relativ häufig kommt die für die Ostbayerischen Grenzgebirge typische Kleine Gefälzte Schließmundschnecke (*Macrogastra plicatula nana*) vor. Gleiches gilt für die Kleine Scharfgerippte Schließmundschnecke (*Clausilia cruciata cruciata*), die sich recht deutlich von den in den Alpen vorkommenden Kleinformen und der größeren *Clausilia cruciata cuspidata* unterscheidet (STRÄTZ & KITTEL 2008).

Die von HÄSSLEIN (1966) beschriebenen Vorkommen der Nördlichen Kastanienbraunen Schließmundschnecke (*Macrogastra badia crispulata*) lassen sich zwar aktuell meist noch bestätigen und es wurden sogar einige neue Vorkommen dieser ost-alpin verbreiteten Art entdeckt. In den Waldbeständen kommt die Art jedoch nur noch in sehr geringer Dichte und hier ausnahmslos an liegendem Starktotholz vor. Es ist anzunehmen, dass die Bestände durch die Einwirkung des Sauren Regens in den 1970–80er Jahren starke Bestandseinbußen erlitten haben. Im Bereich von Sekundär- und Sonderstandorten (Brückentpfeiler, Mauerreste im Bereich der Klausen, Wehranlagen etc.) ist diese Schließmundschneckenart, die in Bayern nur im Gebiet des Bayerischen Waldes (HÄSSLEIN 1966) sowie der Berchtesgadener (MURR & ROYER 1931) und der Allgäuer Alpen (GEYER 1927) bekannt ist, aber noch in größerer Individuenzahl nachzuweisen, weil hier Kalkmörtel in den Mauerfugen die Auswirkungen des Säureeintrages abpuffern konnte.

1.2 Problemstellung

Durch die intensive Veränderung der Naturlandschaft durch den modernen Menschen, fehlt uns heute häufig ein tieferes Verständnis für natürliche Prozesse ohne direkte menschliche Einflussnahme. Daher wird als ein zentrales Ziel von Nationalparks die Erforschung dieser ungestörten Entwicklungen gesehen. Der Nationalpark Bayerischer Wald hat

aus mehreren Gründen für dieses Forschungsfeld eine hohe Bedeutung. Zum einen sind durch natürliche Dynamiken (Windwurf, Buchdrucker) in nur wenigen Jahren aus ehemaligen Wirtschaftswäldern strukturreiche Prozessschutzflächen entstanden. Zum anderen finden sich auch weiterhin noch gemanagte Waldflächen mit dem Charakter von Wirtschaftswäldern. Zusätzlich sind innerhalb des Parks auch noch Reste von Urwaldbeständen vorhanden. Zusammen mit dem Temperaturgradienten finden sich hiermit ideale Bedingungen um die Einflussgrößen auf Artenzusammensetzung und die Habitatpräferenzen von Landmolluskenbeständen in einem Bergwaldökosystem zu untersuchen. In dieser Arbeit wird dargestellt, wie sich diese Umweltfaktoren auf die Biodiversität der Schnecken auswirken. Insbesondere war von Interesse, welche Umweltfaktoren die Arten- und Individuenzahl beeinflussen, welche Variablen sich auf ausgewählte Einzelarten auswirken und was die Molluskenbestände steuert.

2 Methodik

2.1 Datenerfassung

Die vorliegende Arbeit wurde auf Probeflächen des BIOKLIM-Projekts durchgeführt. Dabei wurden insgesamt 113 Probekreise ausgewählt. Auf diesen wurden die Anzahl der Weichtiere (Individuenanzahl) und die jeweils auftretenden Arten (Artenzahl) durch zeitnormierte Handaufsammlungen à 30 Minuten Dauer erfasst. Gesammelt wurde an liegendem und stehendem Totholz, an der Rinde lebender Bäume und an Fruchtkörpern von Pilzen. Im Bereich der Quellfluren wurden auch die in der Krautschicht aufsteigenden Arten (*Petasina edentula*) und die in Moospolstern (*Vertigo substriata*) oder in nasser Erde (*Pisidium casertanum*) lebenden Arten gesammelt. Die Bearbeitung erfolgte von Anfang Juli bis Mitte Oktober bei jeweils warmer Witterung nach Regenfällen. Bestimmungskritische Arten wurden in 80 %igem Alkohol konserviert. Die Bestimmung im Labor (Binokular) erfolgte in der Regel nach Schalenmerkmalen. Bei den Bernsteinschnecken (*Succineidae*), Glanzschnecken (Gattung: *Aegopinella* sp.), Glasschnecken (*Vitrinidae*), Wegschnecken (*Arionidae*) und Schnegel (Gattung: *Deroceras* sp.) wurden zusätzlich genitalmorphologische Merkmale für die Bestimmung herangezogen. Die Determination erfolgte unter Verwendung folgender Arbeiten: EHRMANN (1933), ZEISSLER (1971), KERNEY et al. (1983), FALKNER (1990), REISCHÜTZ (1999), GLÖER (2002) und GLÖER & MEIER-BROOK (2003). Die Nomenklatur richtet sich nach FALKNER et al. (2001). Belegmaterial wurde in der Sammlung der Nationalparkverwaltung (Grafenau) und der Sammlung des Bearbeiters (C. STRÄTZ, Bayreuth) hinterlegt.

Auf den Probekreisen wurden zusätzlich Daten von 26 Umweltparametern erfasst, beispielsweise Lufttemperatur im Jahresmittel, Höhe über dem Meeresspiegel oder verschiedene physikalisch-chemische Eigenschaften des Bodenkörpers, gemessen in der Humusaufgabe.

Eine detaillierte Beschreibung zur Erfassung der biotischen und abiotischen Faktoren findet sich in BÄSSLER et al. (2008). Im Folgenden findet sich eine zusammenfassende Tabelle.

Aufgrund früherer Analysen ist bekannt, dass sich der Vegetationstyp von Buchen-Mischwäldern zu Fichten-Hochlagenwäldern bei einer Höhe von 1.150 m über dem Meeresspiegel ändert (BÄSSLER et al. 2008). Zusätzlich lassen sich Nationalpark-historisch noch drei Managementtypen unterscheiden: Managementwälder werden auch heute noch bewirtschaftet um Borkenkäferentwicklungen einzudämmen. Sie zeichnen

Tab. 1: Umweltfaktoren und ihre Erfassung.**Tab. 1:** *Aquisition of the environmental factors as part of the BIOKLIM project.*

Name	Methode	Min	Max	Bemerkungen
Managementtyp: Management, Pro- zessschutzgebiet, Urwaldrelikt	Zonierungskarte Nationalpark			
Alter (a) des ältesten Baumes	Forsteinrichtungsinventur 2001	49	400	Alter des ältesten Baumes pro Probekreis
Meereshöhe (m)	GIS Model	655	1419,5	
Meereshöhe als Faktor > 1.150	Kategorisierung der met- rischen Höhenvariable			
Gesamtwasser- haushalt	Feuchte-Index nach Ewald (Ewald et al. 2000)	1,381	10	
Temperatur (°C)	GIS Model (ArcEgmo) 1980–2006	3,9	6,9	Lufttemperatur im Jahresmittel von
Globalstrahlung (kwh/m ²)	GIS Model (ArcEgmo) (1980–2007)	361	1109	Globalstrahlung von 1980–2007
Vegetationshöhe (m)	Airborne Laserscanning im 0,1 ha Probekreis	0,51	31,26	
Stehendes Totholz	Alle Objekte > 12 cm im 0,1 ha Probekreis	0	398,4	Erfassung im 0,1 ha Probekreis
Liegendes Totholz	Alle Objekte > 12 cm im 0,1 ha Probekreis	0	341,2	
Pilze (n)	Kartierung im 0,1 ha Probekreis	21	318	
Fels (%)	Vegetationsaufnahme im 200 m ² Probekreis	0	70	Anteil der Felsdeckung im Probekreis
Wasser (%)		0	30	Anteil der durch Wasser abgedeckten Bodenfläche
Moos (%)		0	70	
Gras (%)	Vegetationsaufnahme im 200 m ² Probekreis	0	97,5	
Kraut (%)		0	97	
Vegetationsreichtum (n)		0	39	Anzahl der Pflanzenarten im Probekreis
Laubbaum (%)	Laboranalyse der Humusschicht	0	170	Laubbaumdeckung
Nadelbaum (%)		0	130	Nadelbaumdeckung
pH-Wert		2,3	4,4	pH-Wert aus der Humusschicht
Calcium (µeq/g)	Laboranalyse der Humusschicht	3,9	169,6	
Kalium (µeq/g)		2	14,8	
Magnesium (µeq/g)		2,3	35,5	
Kationenaustausch- kapazität (µeq/g)		92	262	
Individuen	Zeitstandardisierte Erfassung	7	96	Anzahl der Individuen pro Probekreis
Arten		3	27	Anzahl der gefundenen Arten pro Probekreis

sich durch geringe Totholzvorräte aus (vgl. Anhang, Abb. 1). Prozessschutzflächen stellen ehemalige Wirtschaftswälder dar, die durch Windwurf und Borkenkäfergradationen große Totholz mengen und Strukturreichtum in den letzten Jahrzehnten entwickelt haben (vgl. Anhang, Abb. 2). Als Urwaldreste werden Waldbestände mit Bäumen aus der Urwaldzeit bezeichnet. Diese weisen eine hohe Habitattradition auf (vgl. Anhang, Abb. 3). Damit ergibt sich ein fünfteiliger Datensatz, da bei einer Höhe über 1.150 m kein Managementtyp Urwaldrest existiert.

2.2 Auswertungen

2.2.1 Arten- und Individuenanzahlen

Um die Frage zu beantworten, welche Umweltfaktoren die Arten- und Individuenanzahlen beeinflussen, wurden Regressionsmodelle angepasst. Da es sich dabei um Zählgrößen handelt, erscheint ein Quasi-Poisson-Modell angemessen. Typischerweise nimmt man für Zählgrößen Poissonverteilung an (vgl. FAHRMEIR et al. 2007). Um der Überdispersion entgegenzuwirken, wird ein Quasi-Poisson-Ansatz verwendet. Als Linkfunktion dient der Log-Link, um sicherzustellen, dass die gefitteten Werte positiv sind (vgl. EVERITT & HOTHORN 2006).

Die Güte der Modelle wurde über eine Art Kreuzvalidierung bestimmt. Dazu wurde der Datensatz aufgeteilt in Lern- und Testdaten. Nach der Anpassung eines Modells mit Hilfe der Lern Daten werden die daraus resultierenden Schätzer verwendet, um für die Testdaten eine Vorhersage zu treffen. Als Gütemaß dient die mittlere quadratische Abweichung zwischen dieser Vorhersage und den beobachteten Werten der Testdaten.

Die Bestimmung der Einflussgrößen erfolgte durch eine Vorwärtsselektion. Nach der Berechnung des Interceptmodells und der einfaktoriellen Modelle wurden beide mit Hilfe eines F-Tests miteinander verglichen. Da das Hauptaugenmerk auf der Fehlerreduktion lag, fiel die Entscheidung auf ein Signifikanzniveau von 0,1. Unter allen einfaktoriellen Modellen, die einen signifikanten Unterschied zum Interceptmodell aufwiesen, wurde dasjenige gewählt, bei dem die mittlere quadratische Abweichung am geringsten war. Ebenso wurde in den weiteren Schritten verfahren, bis sich keine Reduzierung des Fehlers bei signifikantem F-Test mehr erreichen ließ.

2.2.2 Einzelarten

Eine ähnliche Methodik wurde auch für die Einzelartenmodelle verwendet. Da jedoch manche Arten recht selten gefunden wurden, erscheint eine Aufteilung in Lern- und Testdaten hier eher ungünstig, so dass für die Einzelarten die Modelle mit dem gesamten Datensatz geschätzt und eine Vorhersage für alle Daten getroffen wurde. Das Verfahren für die Modellwahl ist ansonsten äquivalent zur Modellwahl für die Arten- und Individuenanzahlen. Ebenso wurde auch hier die mittlere quadratische Abweichung als Gütemaß verwendet.

2.2.3 Molluskenbestände

Um die für die Mollusken relevanten Faktoren zu bestimmen wurden zwei Ordinationsverfahren gewählt. Um die Ähnlichkeit zwischen den einzelnen Probekreisen hinsichtlich der Artenspektren und der Häufigkeit des Auftretens der hier vorkommenden Arten zu prüfen, wurde eine Detrended Correspondence Analysis (DCA) und eine nichtparametrische

multidimensionale Skalierung (NMDS) durchgeführt. Beide Verfahren sind gleichermaßen geeignet, Objekte graphisch im Koordinatensystem gemäß ihrer Ähnlichkeit darzustellen.

Die Korrespondenzanalyse verwendet dazu die Daten in Form einer Kreuztabelle, bei der die Zeilen und Spalten Arten und Probekreise repräsentieren. Anschließend werden die einzelnen Einträge der Kreuztabelle standardisiert (vgl. BACKHAUS 2003). Diese Standardisierung beruht dabei im Wesentlichen auf den Pearson-Residuen. Die so entstandene Matrix wird anschließend mit Hilfe einer Singulärwertzerlegung als Produkt von drei Matrizen dargestellt, je eine Matrix für die Zeilenelemente, bzw. die Spaltenelemente sowie eine Diagonalmatrix, welche als Einträge die Singulärwerte enthält.

Um Arten und Probekreise im selben Koordinatensystem darstellen zu können, wird anschließend eine Normalisierung bzw. Reskalierung durchgeführt. In der grafischen Darstellung liegen Probekreise, die bezüglich ihrer Artzusammensetzung und -häufigkeit ähnlich sind, nah beieinander. Je unähnlicher sie sich sind, desto größer ist ihr Abstand.

Allerdings ergibt sich in der Darstellung häufig ein Bogen, da höheren Dimensionen ein zu großes Gewicht zugeschrieben wird (vgl. LEYER & WESCHE 2007). Um diesem Problem entgegenzuwirken, wird mit Hilfe einer Detrended Correspondence Analysis (DCA) eine erneute Reskalierung durchgeführt. Ein weiteres Problem bei Korrespondenzanalysen ist, dass seltene Arten ein relativ starkes Gewicht erhalten (vgl. LEYER & WESCHE 2007). Daher wurden schrittweise die jeweils seltensten Arten aus der Analyse ausgeschlossen, bis sich das Bild der DCA stabilisiert hat.

Die Umweltvariablen lassen sich in das Ordinationsdiagramm in Form von Pfeilen einzeichnen, welche die Richtung der stärksten Änderung einer Umweltvariablen wieder geben.

Dazu wird eine multiple Regression gerechnet, bei der die Koordinaten der Probekreise entlang der ersten beiden Achsen als Einflussgrößen für ein Regressionsmodell dienen, das die Pfeile der ersten und zweiten Achse liefert. Zielgröße ist die jeweilige Umweltvariable (vgl. LEYER & WESCHE 2007).

Die Darstellung der Probekreise im Raum kann auch mit dem Verfahren der nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung (NMDS) erreicht werden.

In einem ersten Schritt wird mit Hilfe der Bray-Curtis-Unähnlichkeit eine Distanzmatrix berechnet. Im Weiteren werden die Probekreise zunächst zufällig in einem Raum mit vorher bestimmter Dimension angeordnet und die Distanzen zwischen den einzelnen Punkten mit Hilfe des euklidischen Distanzmaßes berechnet.

Daraus lässt sich der Stresswert berechnen, welcher die Abweichung der zufälligen Anordnung von den ursprünglichen Distanzen misst.

Um diese Abweichung zu minimieren, wird die Anordnung der Probekreise zunächst verbessert, um dann erneut die Distanzen in der Anordnung bzw. den Stresswert zu berechnen. Das Verfahren endet, wenn sich der Stresswert nicht mehr wesentlich ändert (vgl. BACKHAUS et al. 2003).

Zunächst wird für jede Dimension mit jeweils 500 zufälligen Startkonfigurationen eine NMDS berechnet. Man wählt die Dimension, bei der die stärkste Abnahme des Stresswertes beobachtet werden kann (vgl. LEYER & WESCHE 2007).

3 Ergebnisse

3.1 Gesamtartenliste

In den 113 weichtierkundlich untersuchten Probekreisen wurden 46 Arten nachgewiesen. Im Vergleich mit den aus dem Nationalparkgebiet insgesamt bekannten Molluskenarten (77 Arten) sind das 60 % des Gesamtartenspektrums. Für eine Reihe spezialisierter Arten, die innerhalb des Nationalparks Bayerischer Wald bisher nur sehr selten nachgewiesen wurden und für Arten, die nur im Bereich von Sonderstandorten (Quellen, Stillgewässer, Mauern, Siedlungsrandbereiche etc.) leben, war ein Auftreten innerhalb der Probekreise nicht zu erwarten. In der nachfolgenden Übersichtstabelle sind alle innerhalb von Probekreisen nachgewiesenen Arten aufgelistet.

3.2 Arten- und Individuenanzahlen

Insgesamt wurden zwischen drei und 27 Molluskenarten pro Probekreis gefunden. Der artenreichste Probekreis liegt im Managementtyp Urwaldrest. Im Prozessschutzgebiet wurden dagegen maximal 17 und im gemanagten Wald maximal 19 Arten aufgesammelt. Bei den Individuen verhält es sich ähnlich. Hier liegt die Anzahl der Individuen zwischen sieben und 96. Wiederum wurden die meisten Individuen im Urwaldrest gefunden, während es im gemanagten Wald maximal 68 waren. Im Prozessschutzgebiet liegen die Werte zwischen sieben und 90 Individuen.

Die genaue Verteilung der Daten lässt sich bei Betrachtung der Boxplots über die Individuenzahlen aufgeteilt nach dem Managementtyp erkennen (Abb. 1).

Die Breite der Boxen repräsentiert dabei die Anzahl der Probekreise in jedem Managementtyp. Der Managementtyp Urwaldrest war also mit deutlich weniger Probekreise vertreten, als die beiden anderen Typen. Wie man erkennen kann, sind die Boxen des gemanagten Waldes und des Prozessschutzgebiets sehr ähnlich. Die Box des Urwaldrestes dagegen hebt sich deutlich von den anderen beiden ab. Ihr Median ist fast doppelt so groß wie der der anderen Managementtypen.

Ein ähnliches Bild ergibt sich auch für die Boxplots über die Artenanzahlen aufgeteilt nach Managementtyp.

Der optische Eindruck bestätigt sich auch, wenn man hier jeweils ein generalisiertes lineares Modell rechnet mit den Zielgrößen Individuenanzahl bzw. Artenanzahl. Bei gemanagtem Wald als Referenzkategorie hat der Urwaldrest

(keinerlei forstliche Eingriffe) einen signifikanten Einfluss, das Prozessschutzgebiet jedoch nicht.

Entgegen der Vermutung erscheint der Managementtyp aber nicht im Endmodell für die Individuenanzahlen. Dieses wird im Wesentlichen durch die Höhe (m ü. NN), das Alter des ältesten Baumes innerhalb des Probekreises, und Bodenkennwerte (Magnesium, pH-Wert) bestimmt. Bei Probekreisen über 1.150 m würde man demnach eine geringere Individuenanzahl erwarten als bei solchen, die unter 1.150 m liegen, wohingegen sich das höhere Bestandesalter und eine größere Menge von Basen (hier v.a. Magnesium) positiv auf die Anzahl der Mollusken auswirken.

Auch mit steigendem pH-Wert erhöht sich die erwartete Anzahl Individuen. Dieser Einfluss wird bis zu einem Wert von 3,5 stärker und nimmt dann wieder ab. Die Anzahl der gefundenen Arten wird dagegen unter anderem vom Managementtyp bestimmt. Dem Modell folgend erwartet man im Urwaldrest einen größeren Artenreichtum als im bewirtschafteten Wald bzw. im Prozessschutzgebiet. Auch eine höhere Diversität der Vegetation, ausgedrückt durch die „Anzahl der Pflanzenarten“ (VegRich in der Abb. 2), wirkt sich positiv auf die Artenvielfalt der Weichtiere aus. Wie schon beim Modell für die Individuenanzahl erwartet man auch hier für eine niedrigere Höhenlage eine größere Anzahl an Molluskenarten.

3.3 Einzelarten

Es werden im Folgenden Modelle für fünf Einzelarten vorgestellt, die willkürlich ausgewählt wurden.

Im Untersuchungsgebiet wurde die Braune Wegschnecke (*Arion fuscus*) am häufigsten gefunden. Basierend auf neuen

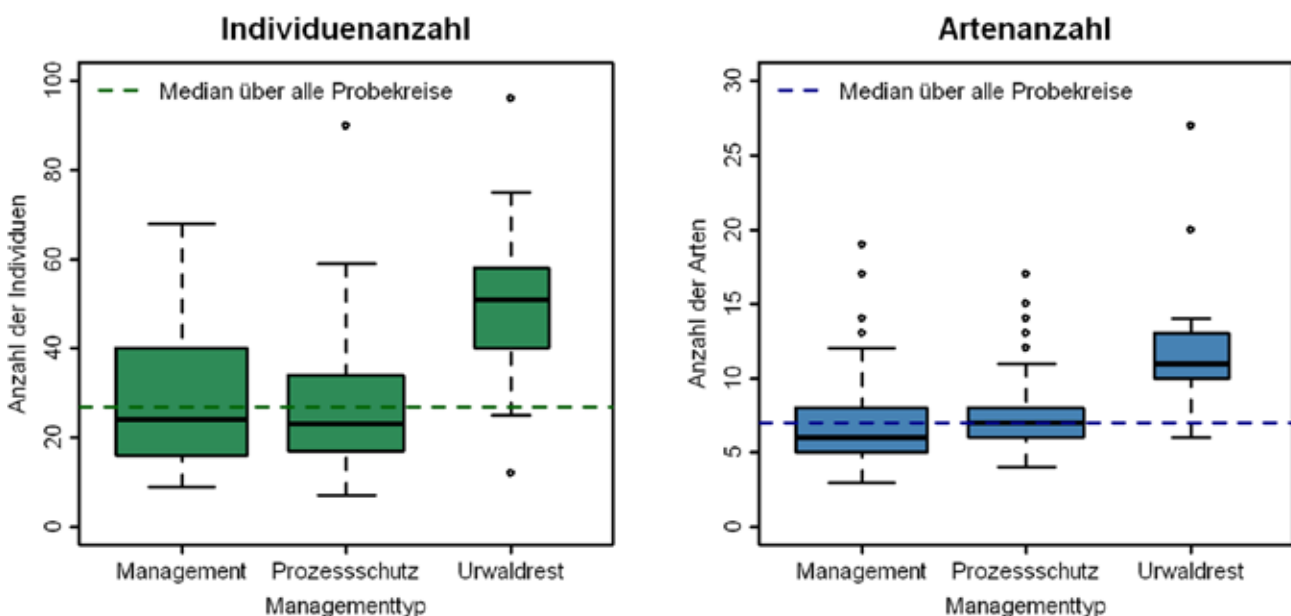


Abb. 1: Individuenanzahl bzw. Artenanzahl pro Probekreis.

Fig. 1: Number of individuals respectively species number per sampling plot.

Tab. 2: Liste der in Probekreisen nachgewiesenen Molluskenarten.**Tab. 2:** List of the detected molluscs species in the investigation area.

wissenschaftl. Artname	deutscher Artname	Ökol. S	Ökol. N	RLB	RLD	Indiv	Plots
Acanthinula aculeata	Stachelige Streuschncke	W		V		1	1
Aegopinella nitens	Weitmündige Glanzschnecke	W				1	1
Aegopinella pura	Kleine Glanzschnecke	W				16	14
Arianta arbustorum arbustorum	Baumschnecke	W	M			6	4
Arion alpinus	Alpen-Wegschnecke	W		3	3	50	23
Arion brunneus	Moor-Wegschnecke	Wh	H	2	2	45	31
Arion distinctus	Gemeine Gartenwegschnecke	O				1	1
Arion lusitanicus	Spanische Wegschnecke	M				33	9
Arion rufus	Rote Wegschnecke	M	W	3		10	10
Arion silvaticus	Wald-Wegschnecke	W	H			51	32
Arion fuscus	Braune Wegschnecke	W	M			1045	112
Balea perversa	Zahnlose Schließmundschnecke	Mf	W	2	3	1	1
Boettgerilla pallens	Wurmschneigel	W	Ot			2	2
Carychium tridentatum	Schlanke Zwerghornschnecke	H	Mf			12	7
Causa holosericea	Genabelte Maskenschnecke	W		3	3	5	2
Clausilia cruciata cruciata	Kleine Scharfgerippte Schließmundschnecke	W		3	V	23	9
Cochlicopa lubrica	Gemeine Glattschnecke	H	M			2	2
Cochlodina laminata	Glatte Schließmundschnecke	W				35	20
Columella aspera	Rauhe Windelschnecke	W		V		27	18
Columella edentula	Zahnlose Windelschnecke	H		V		26	7
Deroceras laeve	Wasserschneigel	P				2	1
Deroceras reticulatum	Genetzte Ackerschnecke	M				2	2
Discus rotundatus	Gefleckte Knopfschnecke	W	M			88	30
Discus ruderatus ruderatus	Braune Knopfschnecke	W		2	2	50	27
Eucobresia diaphana	Ohrförmige Glasschnecke	W	H			37	13
Euconulus fulvus	Helles Kegelchen	W	M			125	61
Isognomostoma isognomostomos	Maskenschnecke	W				1	1
Lehmannia marginata	Baumschneigel	W				359	90
Limax cinereoniger	Schwarzer Schneigel	W				298	94
Macrogastra plicatula nana	Kleine Gefälzte Schließmundschnecke	W		3		2	2
Malacolimax tenellus	Pilzschneigel	W				512	79
Monachoides incarnatus	Inkarnatschnecke	W				22	16
Nesovitrea hammonis	Streifenglanzschnecke	W	M			58	40
Nesovitrea petronella	Weißer Streifenglanzschnecke	H		2	3	7	3
Oxychilus cellarius	Keller-Glanzschnecke	M				1	1
Petasina edentula liminifera	Bayerische Zahnlose Haarschnecke	W	H	3		4	3
Pisidium casertanum	Gemeine Erbsenmuschel	F	Pp			35	7
Pisidium personatum	Quell-Erbsenmuschel	Q	I			2	1
Punctum pygmaeum	Punktschnecke	M	W			48	24
Radix labiata	Alpen-Schlammsschnecke	F	L			10	1
Semilimax kotulae	Berg-Glasschnecke	W		3	2	351	72
Semilimax semilimax	Weitmündige Glasschnecke	W	H			74	28
Vertigo pusilla	Linksgewundene Windelschnecke	W	Ws	3	V	2	1
Vertigo substriata	Gestreifte Windelschnecke	W	H	3	3	5	3
Vitrea subrimata	Enggenabelte Kristallschnecke	W		3	V	6	5
Vitrina pellucida	Kugelige Glasschnecke	M				3	3

Ökol. S.: Ökologischer Schwerpunkt (nach FALKNER 1991, LOZEK 1964) – Erläuterung der Kürzel in der folgenden Tabelle

Ökol. N.: Ökologische Nebenvorkommen (nach FALKNER 1991, LOZEK 1964) – Erläuterung der Kürzel in der folgenden Tabelle

RLB: Rote Liste Bayern (FALKNER et al. 2003)

RLD: Rote Liste Deutschland (JUNGBLUTH & VON KNORRE 1995)

Kürzel	Ökologische Kennzeichnung (Schwerpunktverbreitung, Nebenvorkommen; nach Lozek 1964 und Falkner 1991)
W	Waldarten; ausschließlich an Waldstandorte gebunden
Wh	Feucht-, Sumpfwaldarten
Ws	Lichtwaldarten
Wt	subterranean lebende Waldarten
Wf	Arten felsreicher Waldbiotope
H	hygrophile Arten mit hohen Feuchteansprüchen; aber nicht an nasse Biotope gebunden
P	Sumpfarthen; in engster Nachbarschaft des Wassers; bei Wassermollusken: seichte pflanzenreiche Gewässer
Pp	Periodische Sümpfe (Wassermollusken)
M	mesophile Arten
O	Offenlandarten
Of	offene Felsbiotope verschiedener Art; nicht unbedingt xerotherm
Ot	im Offenland subterranean lebend
S	Steppenarten
Sf	Felssteppe
X	xerothermophile Offenlandarten
Mf	Arten mesophiler Felsstandorte
Q	Quell(bach)bewohner
L	Stillgewässerarten
F	Fließgewässerarten

taxonomischen Erkenntnissen zum *Arion subfuscus*-Komplex (PINCEEL et al. 2004, KOBIALKA & KAPPES 2008) und der anatomischen Untersuchung zahlreicher Tiere aus dem Nationalpark-Gebiet kann eine eindeutige Zuordnung zu *Arion fuscus* (MÜLLER 1774) vorgenommen werden. Die Schwesterart *Arion subfuscus* (DRAPARNAUD 1805) ist nach eigenen Untersuchungen in Bayern bisher nur aus dem äußersten Nordwesten bekannt. Sechsfundgebiete im Naturraum „Sandsteinspessart“: Rohrburn, Erlenfurt, Lengfurt, Altfeld, Gemünden, Kloster Schöna (STRÄTZ, unveröff. Funde 1995–2008). Ein weiterer Fund liegt mittlerweile aus dem Naturraum „Sandsteinodenwald“ bei Breitenbuch vor (KITTEL, unveröff. Fund 2009).

Auf das Auftreten der Braunen Wegschnecke (*A. fuscus*) wirkt sich sowohl ein großer Calciumvorrat, als auch ein geringer Auflichtungsgrad positiv aus. Negativ beeinflusst wird es dagegen von wärmeren Temperaturen und erhöhten Kaliumwerten.

Das Modell für die nach der Roten Liste Bayerns (FALKNER et al. 2003) stark gefährdete Braune Schüsselschnecke (*Discus ruderatus*) weist nur zwei Einflussvariablen auf: Felsanteil und Strahlung (bzw. nächtliche Ausstrahlung). Ein größerer Felsanteil und eine Auflichtung des Waldbestandes fördern das Auftreten von *Discus ruderatus*. Gegenüber der konkurrierenden *Discus rotundatus* ist *D. ruderatus* auf Standorten im Vorteil, die in der Vegetationsperiode nächtlich stark auskühlen (Ausstrahlung). Die auf ein ausgeglichenes Waldinnenklima angewiesene *D. rotundatus* meidet derartige Offenbereiche (Schächten) innerhalb des Bergwaldes.

Das Vorkommen des Baumschneegels wird durch einen für das Untersuchungsgebiet hohen pH-Wert, einen großen Felsanteil, dem Vorkommen von liegendem Totholz und der Gesamtvegetationshöhe begünstigt. Negativ wirken sich die Nadelbaum- und die Krautdeckung auf das Auftreten von *Lehmannia marginata* aus.

Die Gemeine Punktschnecke (*Punctum pygmaeum*) ist die kleinste europäische Landschnecke: Ihr Gehäuse ist nur ca.

1,5 mm breit. Sie ist häufiger vertreten in Probekreisen mit hohem Gesamtwasserhaushalt, hoher Globalstrahlung und großer Laubbaumdeckung. Der Urwaldrest hat im Vergleich zum bewirtschafteten Wald ebenfalls eine positive Wirkung auf die Individuenanzahl. Hingegen haben die Vegetationshöhe, die Grasdeckung und das liegende Totholz einen negativen Einfluss.

Für die Berg-Glasschnecke (*Semilimax kotulae*) ergeben sich je nach Höhenlage unterschiedliche Präferenzen. So bevorzugt *Semilimax kotulae* in höher gelegenen Gebieten Probekreise mit niedriger Globalstrahlung und geringer Nadelbaumdeckung. Unter 1.150 m verhält es sich umgekehrt. Ein ähnliches Bild ergibt sich für den Einfluss der Temperatur: Eine ansteigende Temperatur wirkt sich in höheren Lagen nicht so negativ auf *Semilimax kotulae* aus, wie unter 1.150 m. Auf gleiche Weise wirkt sich auch der Prozessschutz aus. Im Urwaldrest, der nur unter 1.150 m vorhanden ist, erwartet man eine höhere Anzahl dieser Art als im gemanagten Wald. Insgesamt kommt *Semilimax kotulae* häufiger über 1.150 m vor und eher in Probekreisen mit geringen Kaliumwerten in der Humusschicht. Die Berg-Glasschnecke ist nach der Roten Liste Bayern (FALKNER et al. 2003) gefährdet.

3.4 Molluskenbestände

3.4.1 Detrended Correspondence Analysis (DCA)

Die Punkte in der DCA (Abb. 2) repräsentieren die Probekreise, welche wie oben beschrieben gemäß ihrer Ähnlichkeit bezüglich der auftretenden Arten und deren Individuenzahlen angeordnet sind.

Die Probekreise unterscheiden sich entlang der ersten Achse, die einen Eigenwert von 0.3781 hat, durch ihre Höhenlage

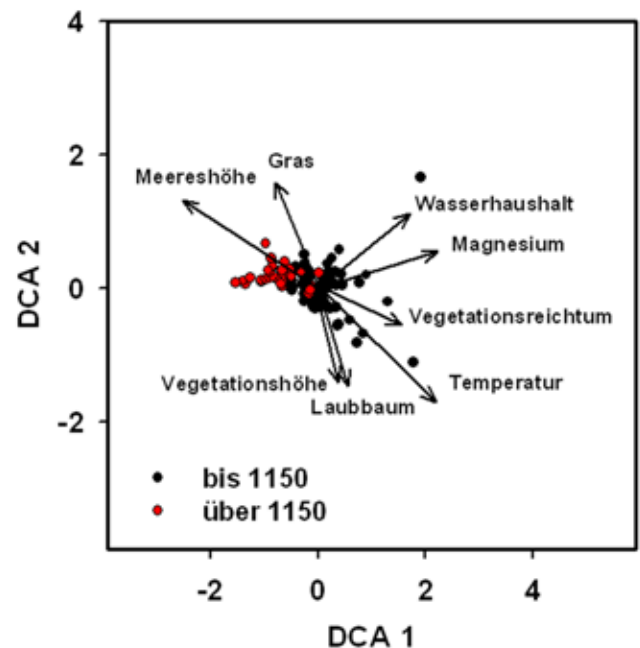


Abb. 2: Verteilung der Molluskenbestände in der Ebene aus 1. und 2. Achse einer DCA, gruppiert nach Höhenlage; mit Darstellung der Trends ausgewählter Umweltvariablen.

Fig. 2: Distribution of the sampling plots as a result of a DCA classified by altitude; trends of selected environmental factors are shown additionally.

ü. NN. Die Betrachtung der Pfeile für die Umweltvariablen bestätigt dieses. Allerdings sind hier nur Umweltfaktoren berücksichtigt, die nach einem Permutationstest auf einem Signifikanzniveau von 0,01 signifikant waren.

Es lässt sich erkennen, dass der Pfeil der Temperatur fast eine gegenläufige Fortsetzung des Pfeils für die Höhe ist, was sich durch die hohe negative Korrelation (-0,88) der Höhe mit der Temperatur erklären lässt. Somit werden die Molluskenbestände am stärksten durch die Höhe über NN und die Lufttemperatur beeinflusst.

Entlang der zweiten Achse mit einem Eigenwert von 0.1926 scheint vor allem die Vegetationshöhe und damit einhergehend der Laubbaumanteil und die Grasdeckung einen Einfluss auf die Mollusken zu haben.

Entfernt man schrittweise die seltensten Arten aus der Berechnung, so stabilisiert sich das Bild der DCA, wenn nur noch Arten berücksichtigt werden, die in mehr als zehn Probekreise vorkommen (Abb. 3). Auch dieses Bild zeigt einen deutlichen Einfluss der Höhe und der Temperatur entlang der ersten Achse. Die Vegetationshöhe, der Laubbaumanteil und die Grasdeckung wirken dagegen im Vergleich zur DCA mit allen Arten stärker entlang der ersten Achse, so dass die zweite Achse hauptsächlich durch den Gesamtwasserhaushalt (GWH) und die Krautdeckung bestimmt wird.

3.4.2 Nichtmetrische Multidimensionale Skalierung (NMDS)

Die Wahl der Dimensionen der NMDS fällt auf eine dreidimensionale Lösung, da die Anzahl der Dimensionen möglichst klein sein sollte und sich bei höherer Anzahl keine starke Verminderung des Stresswertes einstellt.

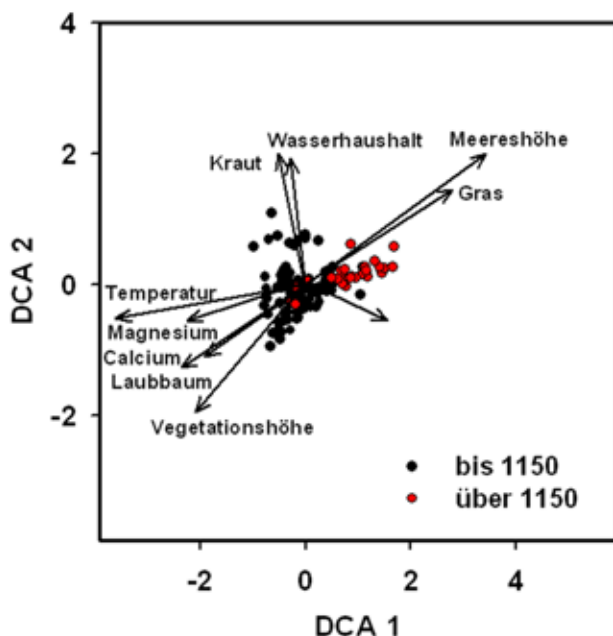


Abb. 3: Verteilung der Molluskenbestände in der Ebene aus 1. und 2. Achse einer DCA, mit Arten, die in mehr als 10 Probekreisen vorkommen, gruppiert nach Höhenlage; mit Darstellung der Trends ausgewählter Umweltvariablen.

Fig. 3: *Distribution of the sampling plots as a result of a DCA, using only species found in more than 10 sampling plots, classified by altitude; trends of selected environmental factors are shown additionally.*

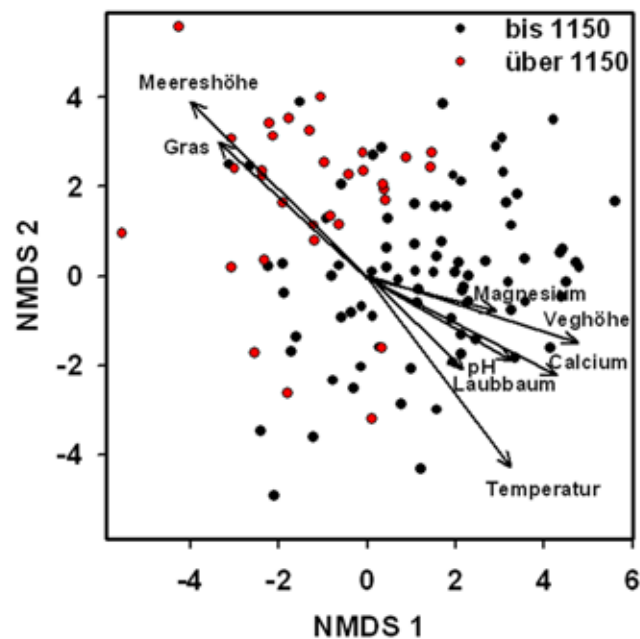


Abb. 4: Verteilung der Molluskenbestände in der Ebene aus 1. und 2. Achse einer Nichtmetrischen Multidimensionalen Skalierung, gruppiert nach Höhenlage; mit Darstellung der Trends ausgewählter Umweltvariablen.

Fig. 4: *Distribution of the sampling plots as a result of a NMDS classified by altitude; trends of selected environmental factors are shown additionally.*

Das Ergebnis der NMDS zeigt noch einmal den starken Einfluss der Höhe. (Abb. 4)

Außerdem sind zwei Bereiche erkennbar. Die Probekreise links oben sind aufgrund ihrer geringen Vegetationshöhe (die Bäume eingeschlossen) eher licht, weisen deshalb eine starke Vergrasung auf und liegen über 1.150 m. Rechts unten dagegen ist die Laubbaumdeckung größer und somit die Vegetation dichter. Des Weiteren liegen diese Probekreise unter 1.150 m, wodurch auch die Temperatur ansteigt. Ebenso sind hier die Werte der Bodenchemiedaten (pH, Basen: Ca, Mg) höher, und damit günstiger für die meisten im Nationalpark vorkommenden Molluskenarten. Rechts unten werden somit die arten- und individuenreicheren Probekreise, links oben arten- und meist auch individuenärmere Bestände gruppiert.

4 Diskussion

Die in Abb. 1 dargestellten Arten- und Individuenzahlen der drei Managementtypen zeigen deutlich höhere Werte in den Probekreisen, die innerhalb von „Urwaldresten“ liegen. Dass sich die Managementtypen „Prozessschutz“ und „Management“ weitgehend entsprechen – die Medianwerte für Arten- und Individuenzahlen liegen in den Prozessschutzflächen nur minimal über den Werten der gemanagten Flächen – mag zunächst verwundern.

Bei den enormen Totholzvorräten der Prozessschutzflächen (Käferbefall, Windwurf) und der allgemein anerkannten positiven Auswirkung von Totholzstrukturen in Wäldern auf die Landschneckenfauna (MÜLLER et al. 2005, KAPPES 2005, STRÄTZ & MÜLLER 2006, BUSSLER et al. 2007) sollten eigentlich deutlichere Unterschiede bestehen. Der scheinbare Widerspruch lässt sich jedoch leicht aufklären, wenn die vor Ort herrschenden Verhältnisse bekannt sind.

Die Totholzvorräte der Prozessschutzflächen weisen ein relativ geringes Entwicklungsalter auf. Viele der Probekreise liegen in Totholzflächen, die erst seit wenigen bis maximal 15 Jahren durch Sturmwurf zum Liegen gekommen sind. Kambium zehrende Insektenarten und Pilze dringen bei der Fichte zwar schon ein bis zwei Jahre nach dem Windwurf ein. Die für die Mollusken so wichtigen Zersetzungsstadien (Z2–Z4 nach RAUH 1993) und Strukturen wie abgeplatzte Rinde, Risse, Faulstellen, Fruchtkörper Holz zehrender Pilze, Moospolster, Feuchtmulm etc. konnten in den Prozessschutzflächen in der Regel noch nicht entstehen, da die meisten Totholzstämme „in der Luft hängen“. Erst wenn diese Mikado-artig verklausten Stämme ihre Spannkraft verloren und sich dem Bodenrelief flach angelegt haben, kann die für Molluskenfauna förderliche Zersetzung, Nährstoff- und Basenfreisetzung samt Humusbildung richtig in Gang kommen. Anders als bei vielen Totholz bewohnenden Käferarten erfolgt für Weichtiere, aber auch weitere xylobionte Insekten, Milben, Asseln oder Würmer – je nach Verrottungs- und Verpilzungsgeschwindigkeit – die Besiedlung erst nach 30 bis 50 Jahren (SCHERZINGER 1996).

In den Urwaldrelikten stehen Totholz-Stämme dagegen in großer Anzahl in den unterschiedlichsten, meist aber fortgeschrittenen Zersetzungsstadien kontinuierlich und „seit Urzeiten“ zur Verfügung. Für die an Totholz gebundenen Weichtiere bedeutet die ununterbrochene Verfügbarkeit entsprechender Requisiten und ökologischer Nischen, dass sich auch anspruchsvollere sowie seltenere Arten in den Beständen erhalten und auch allgemein höhere Bestandsdichten der weit verbreiteten Arten entwickeln konnten. Diese Beobachtung steht im Einklang mit den aus den Naturwaldreservaten Bayerns vorliegenden Untersuchungen (STRÄTZ 1999, HELFER 2000, STRÄTZ 2005, STRÄTZ & MÜLLER 2008).

Die im Endmodell für die Individuenzahlen herausgearbeiteten Parameter Meereshöhe (negative Korrelation), Bestandesalter (positiv), Boden-Kennwerte in der Humusaufgabe wie verfügbare Basen und pH-Wert (jeweils positiv) finden ihre Bestätigung in der weichtierkundlichen Fachliteratur.

Hinweise auf den positiven Einfluss hoher pH-Werte und Basengehalte finden sich u. a. bei HORSÁK (2006), MARTIN & SOMMER (2004), TAPPERT (2002) und WAREBORN (1970). Die Abnahme der Individuenzahlen mit zunehmender Höhe wird in mehreren Studien festgestellt, die in Mittelgebirgen Europas durchgeführt wurden (vgl. AUBRY et al. 2005, SULIKOWSKA-DROZD & HORSÁK 2007).

Hohe Artenzahlen werden nicht nur vom Managementtyp (Urwaldrest >> Prozessschutz ≈ Management) und der Höhenlage (negativ) sondern auch durch den Parameter „Diversität der Gefäßpflanzen der Krautschicht“ bestimmt. Eine reich entwickelte Krautschicht findet sich im Nationalparkgebiet gehäuft in den unteren bis mittleren Hanglagen im Bereich der Quellfluren (konkave Geländeformen). Hier werden die in den höheren Lagen ausgewaschenen und Hang abwärts transportierten Mineralien und Nährstoffe freigesetzt, von der Vegetation aufgenommen und im Nährstoffkreislauf (Blatfall, enges C/N-Verhältnis in der Laub- und Krautstreu, gute Mineralisationsbedingungen) gehalten. Es resultieren daraus eine vergleichsweise hohe Basenverfügbarkeit und hohe pH-Werte, die wiederum auch anspruchsvolleren Mollusken gute Lebensbedingungen bieten. Ein Teil der für die Quellfluren typischen Landschnecken lebt in der Krautschicht (*Columella edentula*, *Petasia edentula*, *Monachoides incarnatus*) oder steigt gelegentlich zur Nahrungsaufnahme in die z. T. recht hochwüchsigen Bestände von Weißer Pestwurz, Brennnessel,

Schachtelhalm und Seggen etc. auf. Die Krautschicht ist somit zusätzlich als Strukturelement und für einige Arten auch als direkte Nahrungsquelle von Bedeutung.

Bei den Einzelarten ist besonders das Modell für die Braune Schüsselschnecke (*Discus ruderatus*) diskussionswürdig, das den Einflussvariablen „Felsanteil“ und „Strahlung“ hohen Erklärungswert zuweist. *Discus ruderatus* gilt als sibirisch-boreo-alpin verbreitete Landschnecke und somit als eine relativ anspruchslose und kälteresistente Art. Sie war in pleistozänen Warmzeiten und gemäßigten Kaltzeiten, auch noch im älteren und mittleren Holozän, viel weiter als heute verbreitet (LOZEK 1964). Fossil findet sie sich in vielen Höhlensedimenten der Frankenalb und in holozänen Kalktufflagern der Kalkgebiete Bayerns, in denen die Art heute nicht mehr lebend nachgewiesen werden kann (HÄSSLEIN 1960, STRÄTZ 2005). *Discus ruderatus* hat die Waldgebiete der planaren, collinen und unteren montanen Stufe sukzessive bereits ab dem Atlantikum (vor 5.000–8.000 Jahren) geräumt. Dieser Rückzug dürfte sicherlich keine direkte Folge der sich verändernden Klimaverhältnisse (höhere Jahrestemperaturen bei steigender Feuchtigkeit) gewesen sein. Durch das Einwandern anspruchsvoller Waldarten (speziell: *Discus rotundatus*, *Discus perspectivus*) wurde *Discus ruderatus* auf klimatisch rauere Standorte abgedrängt und kommt in Bayern heute nur noch in den Hochlagen der Ostbayerischen Grenzgebirge sowie in den Alpen vor. Einige isolierte Fundstellen außerhalb dieses Verbreitungsgebietes lassen sich mit Ferntransport (Donautal; Ansiedlung durch Verdriftung lebender Tiere im Hochwassergebiet; vgl. HÄSSLEIN 1939) oder ein relikthafes Überleben in Gebieten mit klimatischen Sonderbedingungen (Kaltluft produzierende Blockhalden am Nordrand der Frankenalb; Eislöcher im Veltensteiner Forst; vgl. HÄSSLEIN 1960) erklären.

Discus rotundatus und *D. ruderatus* stellen offenbar Ansprüche auf sehr ähnliche ökologische Nischen (unter Totholz, hinter Rinde) und schließen sich deshalb weitgehend aus. Dies trifft nach TURNER et al. (1998) in der Schweiz namentlich für mittlere Höhenlagen zu, wo beide Arten aus klimatischen Gründen koexistieren könnten. *Discus rotundatus* konnte bisher in 115 von 260 intensiv bearbeiteten Untersuchungsgebieten im Naturraum Hinterer Bayerischer Wald festgestellt werden, *Discus ruderatus* immerhin noch an 70 Fundorten. Ein gemeinsames Vorkommen ist nur aus 21 Fundbereichen belegt, aber hier schließen sich beide Arten in jedem Fall kleinräumlich aus. Noch nie wurden im Untersuchungsgebiet lebende Tiere beider Arten gemeinsam an einem Totholzstück festgestellt.

Das Artenpaar kann als Musterbeispiel für Konkurrenzeffekte bezeichnet werden, die eine Erklärung des Vorkommens an Hand von Umwelt- und Strukturparametern zusätzlich erschweren. Die beiden ermittelten positiven Haupteinflussfaktoren für *Discus ruderatus* – hoher Felsanteil und hohe Strahlung – lassen sich im Untersuchungsgebiet nur unter Berücksichtigung der bekannten Verbreitungsgebiete und Ansprüche der konkurrierenden Schwesterart interpretieren. Im Gebiet werden basenarm verwitternde Silikat-Felsformationen und blockreiche (kühlfeuchte) Standorte von der anspruchsvollen *Discus rotundatus* strikt gemieden. Die ökologische Nische hinter der abgeplatzten Rinde absterbender Altbäume oder unter liegendem Totholz innerhalb dieser Sonderstandorte ist also frei für *Discus ruderatus*.

Der zweite Verbreitungsschwerpunkt von *Discus ruderatus* im Nationalpark sind die einzeln stehende Baumriesen (v. a. Bergahorn) und abgestorbenen, meist umgestürzten

Baumleichen inmitten der „Schachten“ und sowie Randbereiche von Moorflächen in Kaltluftsenken. Die Schachten wurden noch im letzten Jahrhundert als Weidegebiete genutzt; die Ahorne dienten als Hutebäume für das Vieh. Als die einzigen größeren waldfreien Gebiete innerhalb der Naturparkgrenzen stellen die Schachten Offenland mit entsprechend hohen Einstrahlungswerten in Höhenlagen zwischen 1.000 und 1.250 m dar. Für das erfolgreiche Überdauern von *Discus ruderatus* an diesen Standorten dürften nicht die höheren (im Vergleich zu Waldstandorten) Strahlungswerte maßgeblich sein, eher schon die höhere nächtliche Ausstrahlung und die damit verbundenen Effekte:

Das Klima der Schachten ist besonders im Winter sehr rau. Durch die Höhenlage von 1.000–1.250 m liegt die Jahresdurchschnittstemperatur auf vielen Schachten nur bei ca. 3–4 °C. Der Jahresniederschlag (Regen, Schnee, Reif und Tau) überschreitet oft 2.000 mm und der Winter beginnt auf den Schachten oft schon im Oktober. Im Hochwinter sind Schneehöhen über 2–3 m normal. Die letzten Schneereste tauen dann oft erst Ende Mai ab. Die verkürzte Vegetationsperiode begünstigt offenbar *Discus ruderatus*, die auch in den Randbereichen der Mooregebiete (Kaltluftsenken, nasse Bedingungen) Konkurrenzvorteile gegenüber der anspruchsvollen Schwesterart *Discus rotundatus* besitzt.

Die Interpretation der Befunde für den Baumschneegel (*Lehmannia marginata*) ist für den Weichtierkundler einfach, da selbst erklärend: Versteckreiche Felsen und hohe Bäume mit glatter Rinde (Parameter Gesamtvegetationshöhe) stellen die Vorzugshabitate adulter Baumschneegel dar, während sich die Eier und Jungschnecken meist unter bzw. an liegendem Totholz oder hinter abgeplatzter Rinde von stehendem Totholz entwickeln. Der hohe pH-Wert im Bereich der Vorkommen weist nur in Richtung der hohen Totholzmengen (MÜLLER et al. 2005) und hat nichts mit einer Bevorzugung oder gar Abhängigkeit der Art von höheren pH-Werten zu tun. Im Gegenteil, der Baumschneegel gilt, wie auch andere Nacktschnecken, als säuretolerante Art (TAPPERT 2002). Die negative Korrelation zum Parameter „Nadelbaumdeckung“ ist plausibel und lässt sich mit der speziellen Ernährungsweise des Baumschneegels erklären. Die Art steigt bei Regenwetter bevorzugt an den Stämmen glattrindiger Laubbäume (im Gebiet v. a. Buche; aber auch Hainbuche, Esche und Erle) auf, um nur dort wachsende Flechten, Pilz-, Algen- und Bakterienüberzüge abzuweiden (HÄSSLEIN 1960, FALKNER 1990). Die raue Borke von Tannen und Fichten wird strikt gemieden. In reinen Fichtenbeständen findet die Art keine zusagenden Ernährungsbedingungen vor.

Auch die Verbreitung der Berg-Glasschnecke (*Semilimax kotulae*) wird durch das Modell recht gut erklärt. Als karpatisch-alpine Art entsprechen das bevorzugte Vorkommen oberhalb von 1.150 m und die Meidung hoher Temperaturen den Erwartungswerten. In bemerkenswerter Weise wird durch die Anwendung des Modells auch der zweite Verbreitungsschwerpunkt der Art in den tieferen Lagen des Nationalparks erklärt, der eine Umkehrung des Verhaltens auf normalen Hangstandorten darstellt: Die Berg-Glasschnecke wurde an ihrer unteren Verbreitungsgrenze in einigen Fällen durchaus in hoher Dichte auf Sonderstandorten nachgewiesen. Im Bereich der südlichen Nationalparkgrenze bestehen einige Moorstandorte, die gegenüber den umgebenden Hangwäldern deutlich kühlere, feuchtere und nährstoffärmere Bedingungen aufweisen. Hier ist die Berg-Glasschnecke gegenüber den in den Hangwäldern der entsprechenden Höhenstufe vorherrschenden Glasschneckenarten (*Eucobresia diaphana*, *Semilimax semilimax*) in der Konkurrenz deutlich überlegen.

Diese Moorstandorte lassen sich mit dem betreffenden Parameter Temperatur (negativ) und Kalium (negativ) recht gut in Einklang bringen:

Die Jahrestemperaturen sind in den Kaltluftsenken der Moorstandorte niedriger als auf den angrenzenden Hangstandorten; Moore gelten nach SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL (2001) als Mangelstandorte für das Element Kalium.

5 Zusammenfassung

Der Urwaldrest unterscheidet sich signifikant vom gemanagten Wald und dem Prozessschutzgebiet, wobei Probekreise im alten Wald durchschnittlich individuen- und artenreicher waren. Allerdings gab es deutlich weniger Probekreise in dieser Kategorie als in den beiden anderen Managementtypen.

Auf die Gesamtindividuenanzahl haben pH-Wert, ein erhöhtes Vegetationsalter und höherer Magnesiumgehalt einen positiven Einfluss, über 1.150 m nehmen die Individuenanzahlen dagegen ab. Der Einfluss des pH-Werts steigt von pH 2,3 bis zu einem Wert von 3,5 stark an und schwächt sich dann bis zum maximal festgestellten Wert von pH 4,4 allmählich ab.

Wie oben bereits erwähnt, lagen die artenreichsten Probekreise im Urwaldrest. Im Prozessschutzgebiet werden nur geringfügig mehr Arten erwartet als im Managementgebiet. Ebenfalls positiv wirkt sich die Diversität bei den Pflanzen (VegRich: Anzahl der im Probekreis festgestellten Pflanzenarten) und eine Höhe unter 1.150 m aus.

Die einzelnen betrachteten Arten dagegen werden von sehr verschiedenen Umweltfaktoren wie Globalstrahlung oder Vegetationshöhe beeinflusst.

Mit Hilfe der Detrended Correspondence Analysis und der nichtparametrischen multidimensionalen Skalierung lässt sich erkennen, dass die metrisch gemessene Höhe über dem Meeresspiegel, der Auflichtungsgrad (geringe Baumdeckung; Ausbildung einer Grasdecke) (jeweils negativ), die mittlere Jahreslufttemperatur, die Vegetationshöhe und der Gehalt an Calcium in der Humusschicht (jeweils positiv) die stärkste Wirkung auf die Molluskenbestände haben dürften.

Dank

Für die fachliche Unterstützung bei den statistischen Auswertungen bedanken wir uns recht herzlich bei Prof. Dr. T. Hothorn.

Literatur

- BACKHAUS, K., ERICHSON, B., PLNKE, W., WEIBER, R. (2003): Multivariate Analysemethoden: 10. Auflage, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- BÄSSLER, C., FÖRSTER, B., MONUNG, C., MÜLLER, J. (2008): The BIOKLIM-Project: Biodiversity Research between Climate Change and Wilding in a temperate montane forest – The conceptual framework. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 7: 21-33.
- BUSSLER, H., BLASCHKE, M., DORKA V., LOY, H., STRÄTZ, C. (2007): Auswirkungen des Rothenbucher Totholz- und Biotopbaumkonzepts auf die Struktur- und Artenvielfalt in Rot-Buchenwäldern. *Waldökologie Online* 4: 5-58.
- CLESSIN, S. (1877): Zur Molluskenfauna des bayrischen Waldes. *Nachrichtenblatt der Deutschen Malakologischen Gesellschaft* 9: 39-42.

- EHRMANN, P. (1933): Kreis Weichtiere, Mollusca. In: BROHMER, P., EHRMANN, P., ULMER, G. (Hrsg.): Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. II (1), I – II, 246 S., 147 Abb., 13 Tafeln, Quelle & Meyer, Leipzig, unveränd. Nachdruck 1956.
- EVERITT, B.S., HOTHORN, T. (2006): A Handbook of Statistical Analyses Using R. CHAPMAN & HALL/CRC.
- EWALD, J., REUTHER, M., NECHWATAL, J., LANG, K. (2000): Monitoring von Schäden in Waldökosystemen des bayerischen Alpenraumes. Umwelt und Entwicklung Bayern, Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen Materialien **155**: 3-243.
- FAHRMEIR, L., KNEIB, T., LANG, S. (2007): Regression. 1. Auflage, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- FALKNER, G. (1990): Binnenmollusken. In: FECHTER, R., FALKNER, G. (Hrsg.): Weichtiere - Europäische Meeres- und Binnenmollusken. 287 S., Steinbachs Naturführer, Mosaik-Verlag, München.
- FALKNER, G. (1991): Vorschlag für eine Neufassung der Roten Liste der in Bayern vorkommenden Mollusken (Weichtiere). Mit einem revidierten systematischen Verzeichnis der in Bayern nachgewiesenen Molluskenarten. Schriftenr. Bayer. Landesamt für Umweltschutz, Heft 97, Beiträge zum Artenschutz **10**: 61-112, München.
- FALKNER, G., BANK, R.A., VON PROSCHWITZ, T. (2001): Check-list of the non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I) Heldia, Bd. **4**: 1-76, München.
- FALKNER, G., COLLING, M., KITTEL, K., STRÄTZ, C. (2003): Rote Liste gefährdeter Schnecken und Muscheln (Mollusca) Bayerns. In: Bayer. Landesamt für Umweltschutz (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Bayerns. Schriftenreihe des Bayer. LfU **166**: 337-347.
- GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken – Einführung in die Molluskenfauna Deutschlands. 3. neubearb. Aufl., 224 S., XXXIII Tafeln, K. G. Lutz Verlag, Stuttgart.
- GLÖER P. (2002): Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas – Bestimmungsschlüssel Lebensweise Verbreitung. Die Tierwelt Deutschlands 73 Teil 327 S. Conchbooks.
- GLÖER P. MEIER-BROOK C. (2003): Süßwassermollusken. 13. neubearb. Aufl. DJN.
- HÄSSLEIN L. (1939): Weichtiergesellschaften des Stepperger Donaudurchbruches ein Beitrag zur Fauna der südlichen Altmühlalb. Archiv für Molluskenkunde **71**: 101-114 Frankfurt a.M.
- HÄSSLEIN L. (1960): Weichtierfauna der Landschaften an der Pegnitz - Ein Beitrag zur Ökologie und Soziologie niederer Tiere. Abhandl. der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg **29**(2): 1-148 IV Tafeln.
- HÄSSLEIN L. (1966): Die Molluskengesellschaften des Bayerischen Waldes und des anliegenden Donautales. 20. Ber. Naturf. Ges. Augsburg 176 S. Augsburg.
- HELPER W. (2000): Urwälder von morgen. UNESCO-Biosphärenreservat Rhön. Naturwaldreservate in Bayern Bd. **5**: Schriftenr. der Bayer. LWF IHW-Verlag, 160 S.
- HLAVAC, J. (2004): Molluscs (Mollusca) of the National Park Bayerischer Wald (Bavarian Forest) (Germany). unveröff. Manuskript.
- HORSAK, M. (2006): Mollusc community patterns and species response curves along a mineral richness gradient: a case study in fens. Journal of Biogeography **33**: 98-107.
- JUNGBLUTH, J.H., v. KNORRE, D. (1995): Rote Liste der Binnenmollusken [Schnecken (Gastropoda) und Muscheln] in Deutschland. 5. Fassung 1994, Mitt. deutsch. malakozool. Ges. **56/57**: 1-17, Frankfurt a.M.
- KAPPES, H. (2005): Influence of coarse woody debris on the gastropod community of a managed calcareous beech forest in western Europe. J. Moll. Studies **71**: 85-91, London.
- KERNEY, M. P., R. A. D. CAMERON, JUNGBLUTH, J. H. (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. 384 S., 890 Abb., davon 408 auf 24 Farbtafeln, 368 Verbreitungskarten, Parey Feldführer, Verl. P. Parey, Hamburg und Berlin.
- KOBIALKA, H., KAPPES, H. (2008): Verbreitung und Habitatpräferenzen der Braunen Wegschnecken in W-Deutschland (Gastropoda: Arionidae: Arion subfuscus s.l.) In: Natur und Heimat, Floristische, faunistische und ökologische Berichte **68**, H. **2**: 33-52, Münster i.W.
- LEYER, I., WESCHE, K. (2007): Multivariate Statistik in der Ökologie. 1. Auflage, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- LOZEK, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Rozpr. ústřed. úst. geol. **31**: 1-374, 32. Taf.
- MARTIN, K., SOMMER, M. (2004): Relationships between land snail assemblages patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. Journal of Biogeography, **31**: 531-545.
- MÜLLER, J., BÄSSLER, C., STRÄTZ, C., BRANDL, R. (2009): Molluscs and climate warming in a low mountain range national park.- Malacologia **51**: 133-153.
- MÜLLER, J., STRÄTZ, C., HOTHORN, T. (2005): Habitat factors for land snails in European beech forests with special focus on coarse wood debris.- Eur. J. Forest Res. (2005): **124**: 233-242, Springer-Verlag.
- MURR, F., ROYER, J. (1931): Die wissenschaftliche Durchforschung des Naturschutzgebietes Berchtesgaden, V. B. Zoologische Beobachtungen: Die Schnecken und Muscheln des Naturschutzgebietes Berchtesgaden.- Jahrb. Ver. Z. Schutze der Alpenpfl. **3**: 60-83, Freising und München.
- PINCEEL, J., JORDAENS, K., VAN HOUTTE, N., DE WINTER, A.J., BACKELJAU, T. (2004): Molecular and morphological data reveal cryptic taxonomic diversity in the terrestrial slug complex Arion subfuscus/fuscus (Mollusca, Pulmonata, Arionidae) in continental north-west Europe. Biol. J. Linn. Soc. London **83**: 23-38, London.
- RAUH, J. (1993): Faunistisch-ökologische Bewertung von Naturwaldreservaten anhand repräsentativer Tiergruppen. In: Naturwaldreservate in Bayern, Schriftenreihe, Bd. **2**, IHW-Verlag. 199 S.
- REISCHÜTZ, P. L. (1999): Sektion und Bestimmung von Nacktschnecken Heldia, Bd. 2, Sonderheft **3**: 17-32, München.
- SCHNEFFER, F., SCHACHTSCHABEL, P. (2001): Lehrbuch der Bodenkunde. 15. Aufl., Spektrum Akademischer Verlag.
- SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald : Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. 447 S., Ulmer Verlag, Stuttgart.
- STRÄTZ, C. (1999): Refugien seltener und hochgradig gefährdeter Arten – Landschnecken in Naturwaldreservaten Nordbayerns. AFZ **8**: 386-387 Stuttgart.
- STRÄTZ, C. (2005): Die Molluskenfauna der Naturwaldreservate in Oberfranken LXXVII. Ber. Naturf. Ges. Bamberg (2003/2004), 193-245 Bamberg.
- STRÄTZ, C. (2008): Mollusken im Bayerischen Wald – Transekte des BIOKLIM-Projektes, Urwaldrelikte und Sonderstandorte. unveröff. Bericht, Bearbeitung: 2006 bis 2008.
- STRÄTZ, C., MÜLLER, J. (2006): Zur Bedeutung von Nadel- und Laubtotholz in kollinen Buchenwäldern für Landgastropoden am Beispiel des Wässernachtales, Nordbayern. Waldoekologie online **3**: 35-47, Freising.
- STRÄTZ, C., MÜLLER, J. (2008): Weichtiere in Naturwaldreservaten Naturwaldreservate in Bayern, LWFaktuell **63**: 19-22, Freising.

- STRÄTZ, C., KITTEL, K. (2008): Beiträge zur Molluskenfauna Unterfrankens: 17. Die Land- und Süßwassermollusken des Naturwaldreservates Lösshag (NSG Schwarze Berge) bei Oberbach, Rhön (Lkr. Bad Kissingen, Bayern) (Mollusca, Gastropoda, Bivalvia). Nachr. naturwiss. Mus. Aschaffenburg, Bd. **109**: 3-30, Aschaffenburg.
- SULIKOWSKA-DROZD, A., HORSÁK, M. (2007) Woodland mollusc communities along environmental gradients in the East Carpathians. *Biologia, Bratislava* **62**: 201-209.
- TAPPERT, A. (2002). Molluskenzönosen von Waldstandorten des Pfälzerwaldes und der angrenzenden Rheinebene (unter Bildung von Zönosengruppen). *Schriften zur Malakozoologie*, **19**: 1-159, Cismar.
- TURNER, H., KUIPER, J.G.J., THEW, N., BERNASCONI, R., RÜETSCHI, J., WÜTHRICH, M., GOSTELLI, M. (1998): Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins. In: *Fauna Helvetica* 2: 527 S., CSCF, Neuchâtel.
- WÄREBORN, I. (1970): Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* **20**: 461-479.
- ZEISSLER, H. (1971): Die Muschel *Pisidium*. Bestimmungstabelle für die mitteleuropäischen Sphaeriaceae. *Limnologica* **8**: 453-503.

submitted: 16.06.2009

reviewed: 29.10.2009

accepted: 17.01.2010

Autorenanschrift:

Dr. Jörg Müller
Nationalpark Bayerischer Wald
Freyunger Str. 2
D-94481 Grafenau, Germany
Telephone: ++49-8552-9600-179
Fax: ++49-8552-9600100
Email: joerg.mueller@npv-bw.bayern.de

Christian Strätz
Büro für ökologische Studien
Oberkonnersreuther Str. 6a
D-95448 Bayreuth
Email: Christian.Straetz@bfoes.de

Anna Rieger
Münchener Straße 63
82131 Gauting
Email: Anna.Rieger@campus.lmu.de

Gisela Schmidberger
Helene-Meyer-Ring 7A
80809 München
Email: Gisela.Schmidberger@campus.lmu.de

Veronika Stelz
Schleißheimer Straße 292
80809 München
Email: Veronika.Stelz@campus.lmu.de

Anhang / Appendix

Im Folgenden werden die drei Managementtypen Managementwald, Prozessschutzgebiet und Urwaldrest dargestellt:



Abb. 1: Managementwälder – werden im Nationalparkgebiet auch heute noch bewirtschaftet, um z. B. die Borkenkäferentwicklungen einzudämmen.

Fig. 1: *Areas still managed by salvage logging to control bark beetle infestation.*



Abb. 3: Urwaldreste – sind wie die Prozessschutzflächen ohne forstwirtschaftliche Nutzung. Ein hoher Anteil der alten Tannen, Buchen und Bergahorne stammt aus der Baumgeneration der Urwaldzeit. Die Bestände wurden forstwirtschaftlich nie oder nur in sehr geringem Umfang genutzt und weisen deshalb eine hohe Habitattradition auf.

Fig. 3: *Since the relicts of old growth forests have never been managed they show high habitat continuity.*



Abb. 2: Prozessschutzflächen – sind wie die Managementflächen aus Wirtschaftswäldern hervorgegangen. In ihnen findet keine forstwirtschaftliche Nutzung mehr statt. Durch Borkenkäfergradationen und Windwurf konnten sich in den letzten 15 Jahren große Totholzmenzen und Strukturreichtum entwickeln.

Fig. 2: *Mean altitude where kills were found in winter and summer seasons between 1971 and 2007.*



Abb. 4: Berg-Glasschnecke (*Semilimax kotulae*) – die zu den Halbnacktschnecken zählende Art ähnelt eher einer Nackt- als einer Gehäuseschnecke. Das hauchdünne, kaum calcifizierte Gehäuserudiment (größter Durchmesser: 6 mm) wird wie ein kleiner Rucksack getragen; das Tier kann sich nicht mehr in das Gehäuse zurückziehen. Glasschnecken sind im Vergleich zu anderen Gehäuseschnecken relativ agil und können sich leicht in Bodenspalten oder hinter abgeplatzter Rinde verbergen. Sie haben einen einjährigen Entwicklungszyklus. Adulte Tiere sind im Spätsommer bis Winter (auch unter der Schneedecke) aktiv und sterben nach der Eiablage bis zum Frühjahr ab. Die besonders austrocknungsempfindlichen Eier und Jungschnecken entwickeln sich tief im Boden versteckt.

Fig. 4: *Semilimax kotulae is a semi-slug with a small house. The species of genus Semilimax are highly agile and hide behind bark and in ground crevasses. The adults occur from late summer to autumn. The high sensible eggs and juveniles develop in ground crevasses.*



Abb. 5: Braune Schüsselschnecke (*Discus ruderatus*) – sie ist wie die Berg-Glasschnecke in Bayern von der submontanen bis in die subalpine Stufe verbreitet. Das einfarbig braune (gelblich bis grünlich-braune) Gehäuse weist einen Durchmesser bis 7 mm bei maximal 4,5 Umgängen auf. Die etwa gleich große Schwesterart Gefleckte Schüsselschnecke (*Discus rotundatus*) ist enger gewunden (bis 6 Umgänge), das Gehäuse ist stärker gekielt und weist rötlich-braune Querbänder in sehr regelmäßigen Abständen auf. Beide Arten sind im Nationalparkgebiet weit verbreitet. Eine dritte Art, die Gekielte Schüsselschnecke (*Discus perspectivus*) ist im NP-Gebiet noch nicht nachgewiesen. Ihr Hauptverbreitungsgebiet sind die Schluchtwälder an der Donau und deren Nebengewässer. Die höchsten Fundgebiete liegen in Niederbayern bei 610 m. In der Buchberger Leite westlich von Freyung (470 – 590 m) kommen alle drei heimischen *Discus*-Arten vor, sind aber unterschiedlich eingenischt.

Fig. 5: *Discus ruderatus* is montane species. The similar sister species *D. rotundatus* is more narrow contorted, the house is more carinated. Both species are widely distributed in the National Park. A third species *D. perspectivus* is not yet recorded from the Park. Its major distribution area is the forests at Danube and their connected rivers. In the site Buchberger Leite all three species could be recorded at one place.