

Der Einfluss des Bibers auf die Artenvielfalt semiaquatischer Lebensräume

Sachstand und Metaanalyse für Europa und Nordamerika

Von ROBERT SOMMER, VENJA ZIARNETZKY, ULRICH MESSLINGER und VOLKER ZAHNER

Eingereicht am 17. 09. 2018, angenommen am 19. 12. 2018

Abstracts

In den letzten Jahrzehnten wurde durch wissenschaftliche Untersuchungen zunehmend belegt, dass Biber als Ökosystemingenieure in semiaquatischen Ökosystemen einen fördernden Effekt auf die Biodiversität ausüben. In diesem Beitrag werden der weltweite Sachstand zu diesem Thema zusammengefasst und viele anschauliche Beispiele für die Effekte von Bibern auf die Vielfalt unterschiedlicher Tierartengruppen gegeben.

In einer Metaanalyse wurden 53 Ergebnisse aus wissenschaftlichen Studien mit annähernd vergleichbaren experimentellen Ansätzen ausgewertet. Die allgemeinen Effekte der Biber auf ihren Lebensraum sowie die differenzierte Wirkung auf einzelne Tierartengruppen wurden herausgearbeitet. Bei Tieren kam es in 83 % und bei Pflanzen in 79 % der Fälle zu einer Erhöhung der Artenvielfalt auf Landschaftsebene. Die gestalterische Wirkung der Biber hat im Grundsatz eine Erhöhung der Artenvielfalt auf Landschaftsebene zur Folge und induziert eine einzigartige Heterogenität in der Gewässerlandschaft. Dadurch bietet sich die Perspektive, Biber als Instrumente zur Erreichung der Ziele der EU-Wasserrahmenrichtlinie und für die Renaturierung von Feuchtgebieten zu nutzen. Dies wird von Wissenschaftlern in aktuellen internationalen Studien zunehmend vorgeschlagen.

The influence of beaver on the biodiversity of semi-aquatic habitats – Current situation and meta-analysis for Europe and North America
During recent decades scientists have found increasing evidence that the impact of beavers on semiaquatic ecosystems has led to increasing biodiversity. Here we summarize worldwide knowledge of the impact of beavers on biodiversity and give many demonstrative examples of the effect of landscape transforming by beavers on different animal groups. We assessed data from 53 scientific studies with a comparable experimental approach, mainly from North America and Northern Europe, in a meta-analysis and focused on the effects of beavers on species richness of animals and plants, as well as on single taxonomic groups of animal species. The results show that in 83 % of studies the effect of beavers led to an increasing species richness in animals and in 79 % to an increasing species richness in plants at a landscape level. The data show that the transformation of wetlands by beavers effect an increasing species richness at a landscape level and induce a unique habitat heterogeneity. This offers the perspective for using the influence of beavers on wetlands as instruments for achieving the goals of the EU Water Framework Directive and for the restoration of wetlands, increasingly suggested by scientists in international scientific studies.

1 Einleitung

Aufgrund fundierter Untersuchungen aus den letzten Jahrzehnten setzt sich in der Ökologie zunehmend die Erkenntnis durch, dass die von Bibern (Amerikanischer Biber *Castor canadensis* und Eurasischer Biber *Castor fiber*) in semiaquatischen Ökosystemen erzeugte Heterogenität einen fördernden Effekt auf die Biodiversität hat und ein hohes Potenzial für die Renaturierung von Lebensräumen bietet (bedeutende Arbeiten u. a. ANDERSON & ROSEMOND 2007, AZNAR & DESROCHERS 2008, BARTEL et al. 1953, GURNELL et al. 2009, HÄGGLUND & SJÖBERG 1999, HARTHUN 1999, HOOD & LARSSON 2015, LAW et al. 2016 & 2017, NUMMI & HOLOPAINEN 2014, ROSELL et al. 2005, RUNYON et al. 2014, WRIGHT 2009, WRIGHT et al. 2002).

Diese Wirkung kann im Zusammenspiel mit weiteren natürlichen Vorgängen am Gewässerufer, wie z. B. dem Einfluss großer

Huftiere, noch deutlich vergrößert werden (BAKER et al. 2005, HOOD & BAYLAY 2009).

Die wissenschaftlichen Erkenntnisse über die Effekte des Bibers als ökologische Schlüsselart (*keystone species*) und als Ökosystemingenieur (*ecosystem ingenieur*) sind durch Ergebnisse internationaler Forschung der letzten 50 Jahre mittlerweile so umfangreich und tiefgründig (Übersichtsarbeiten dazu s. ECKE et al. 2017, GURNELL 1998, JANISZEWSKI et al. 2014, JONES et al. 1994, STRINGER et al. 2016, WRIGHT 2009), dass es notwendig und sinnvoll erscheint, diese Fachkenntnisse in gesellschaftliche Entscheidungen zum weiteren Umgang mit Bibern und Fließgewässern in Deutschland bzw. der Europäischen Union mit einfließen zu lassen. Neben zweifellos auch problematischen und konfliktreichen Einflüssen von Bibern an vom Menschen genutzten und stark umgestalteten Gewässerufeln sollte das wissen-

schaftlich erwiesene Potenzial der Biber für:

- (a) eine Steigerung der Biodiversität im Lebensraum,
- (b) die Förderung von seltenen und gefährdeten Arten,
- (c) die Förderung der ökologischen Kontinuität des Lebensraums und
- (d) die Renaturierung von Feuchtgebieten im Umweltmanagement sowie bei politischen Entscheidungen wahrgenommen und gezielt genutzt werden.

In der vorliegenden Studie wird ein Überblick über wissenschaftliche Erkenntnisse zum Einfluss der Biber auf die Biodiversität in semiaquatischen Ökosystemen gegeben. Im Rahmen einer Metaanalyse werden 53 relevante, methodisch vergleichbare Ergebnisse von Studien zu einzelnen Organismengruppen empirisch bewertet und besonders anschauliche Beispiele zeigen, wie sich die Tätigkeit der Biber auf die Biodiversität auswirkt.



Abb. 1: Der Dammbau durch Biber und seine Folgen für das Ökosystem sind die in wissenschaftlichen Studien bislang am häufigsten betrachteten Fragestellungen zum Einfluss des Bibers auf die Biodiversität. © Wolfram Otto

2 Bisherige weltweite Erkenntnisse und zusammenfassende Studien

Seit 2005 wurden in der Primärliteratur fünf Publikationen als Review oder Metaanalyse veröffentlicht, welche die Erkenntnisse über Effekte von Bibern auf die Ökosysteme zusammenfassen. Ihre Grundlage bilden jeweils mehrere hundert zitierte wissenschaftliche Studien, die zum größten Teil seit 1970 durchgeführt wurden. ROSELL et al. (2005) geben auf Basis von über 200 Literaturquellen eine Übersicht über Einflüsse, die Biber in Nordamerika und Europa auf die Dynamik der Hydrologie und Geomorphologie von Gewässern haben, sowie über die Effekte dieser Tiere auf Pflanzengesellschaften, Wirbellose, Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Die Autoren schildern, wie weitreichend Biber die hydrologischen und geomorphologischen Charakteristiken von Gewässern beeinflussen können und wie die Habitat- und Artendiversität durch ansteigende Heterogenität auf Landschaftsebene beeinflusst werden. KEMP et al. (2012) fassen die Erkenntnisse aus 108 Studien über qualitative und quantitative Effekte und Interaktionen von Bibern auf Fische in

Fließgewässern zusammen (davon 95 aus Nordamerika und neun aus Europa). Zusätzlich wurde dabei die Sichtweise von 49 unabhängigen Fachleuten aufgenommen. Im Ergebnis stellte sich heraus, dass sich der Einfluss der Biber überwiegend positiv auf die Fischbestände auswirkt. Als Ursache dafür wurden die Anreicherung von Totholz, die Entstehung von Überwinterungsrefugien (Biberteiche) und die erhöhte Nahrungsverfügbarkeit sowie verbesserte Fortpflanzungsmöglichkeiten für Fische (durch gesteigerte Heterogenität im Lebensraum) festgestellt. Als negative Einflüsse wurden die Behinderung der Fischwanderung durch Dämme (Barrierewirkung) und die Verschlammung von potenziellen Laichhabitaten sowie ein stellenweise niedrigerer Sauerstoffgehalt (in den Biberteichen) genannt, wobei sich negative Effekte eher auf Salmoniden beschränken. Anhand der Ergebnisse sind Dämme von Aalen und Neunaugen grundsätzlich passierbar und stellen für Wanderfische eine semipermeable Barriere dar. Die häufige Annahme, Biberdämme seien eine totale Barriere für Wanderfische, bestätigte sich nicht. Die Fachleute schätzten den Effekt der Biber auf Fischpopulationen überwiegend positiv ein, wobei sich die

negativen Aspekte vorwiegend auf die Behinderung der Salmonidenwanderung bzw. des Erreichens geeigneter Laichhabitate beschränkten (KEMP et al. 2012). JANISZEWSKI et al. (2014) fassen in einem Review die Ergebnisse von Studien vorwiegend aus Osteuropa und Skandinavien zusammen und geben Beispiele, wie sich der Eurasische Biber als Schlüsselart auf die Diversität und Abundanz anderer Tierarten/Gruppen auswirken kann (Tab. 1). Dabei gehen sie auch auf die Bedeutung des Bibers als Beute für Wölfe, Luchse, Füchse, Bären und Fischotter ein. Eine aktuelle Literaturanalyse von STRINGER & GAYWOOD (2016) wertet 49 Studien aus Amerika und Europa über beobachtete Effekte der Bibertätigkeit auf Arten oder Artengruppen aus, wobei die abgeleiteten Erkenntnisse entweder auf experimentellen Feldversuchen (signifikante Unterschiede in der Biodiversität auf Probeflächen mit und ohne Biber) oder auf weiteren, deskriptiven Beschreibungen und Beobachtungen beruhen. Die 49 Studien werden von den Autoren der Analyse hinsichtlich positiver, negativer oder neutraler Effekte bewertet. Das Ergebnis zeigt einen überwiegend positiven Einfluss der Biber auf die Biodiversität in ihrem Lebensraum, weil sie funda-

mental dessen Heterogenität beeinflussen. Sie kommen zu dem Schluss, dass in 73 % der Fälle ein positiver Effekt der Biber-tätigkeit auf die untersuchten Pflanzen und Tierarten/Artengruppen ausging und in lediglich 10 % ein negativer.

ECKE et al. (2017) werten in einer Meta-analyse auf Grundlage von 89 wissen-schaftlichen Studien die Effekte von Biber-

dämmen auf 16 verschiedene Faktoren der aquatischen Umwelt in den Bereichen Hy-dromorphologie, Biogeochemie, Ökosys-temfunktionalität und Biodiversität aus und vergleichen die Effekte der Biberdäm-me mit denen künstlicher Dämme. Die Autoren ziehen den Schluss, dass Biber-dämme einen einzigartigen Beitrag zur Erhöhung der Artenvielfalt von Fischen und

Makroinvertebraten auf Landschaftsebene leisten und dass ein signifikanter negativer Effekt auf wandernde Fische nicht zu er-warten ist (ECKE et al. 2017).

Die anhand der bisher genannten wis-senschaftlichen Studien vielfach dargstell-ten bzw. zitierten landschaftsverändernden Effekte und Einflüsse der Biber werden in Tab. 1 zusammengefasst.

Tab. 1: Aufgrund wissenschaftlicher Untersuchungen bekannte Effekte oder Wirkungen der Biber auf semiaquatische Lebensräume.

Lebensraumbereich oder Einflussgröße	Mögliche bzw. bekannte Effekte des Einflusses von Bibern
Dammbau und Fließge-schwindigkeit des Gewäs-sers	<ul style="list-style-type: none"> • Schnell fließende (lotische) Bereiche von Fließgewässern werden bei Dammbau in langsam fließende (lentiche) Bereiche umge-wandelt. • Entstehung unterschiedlicher hydrologischer Milieus hinter und vor dem Damm, die von unterschiedlichen Makrozoobenthos- und Fischgemeinschaften besiedelt werden können (lentiche oder lotische Arten).
Geomorphologie von Ge-wässer und Gewässerufer	<ul style="list-style-type: none"> • Dammbau erhöht die Heterogenität der Gewässermorphologie durch Auskolkungen und die Entstehung von Steil- und Flachufern unterhalb der Biberdämme. • Dammbau fördert Mäanderbildung bzw. natürliche Entwicklung. • Sogenannte „Biberkanäle“ fördern zusätzlich die heterogene Entwicklung.
Entstehung und Dynamik von „Biberteichen“	<ul style="list-style-type: none"> • Durch Anstauung von Wasser (Dammbau) entstehen größere Gewässer („Biberteiche“), die als heterogener, requisitenreicher, hoch produktiver Lebensraum und Reproduktionsraum (z. B. für Wirbeltiere und Insekten, s. Tab. 3) sowie als Überwinterungsgebiet (z. B. Fische) für Wirbeltiere/ Wirbellose und Refugiallebensraum in Trockenzeiten dienen. • Unterschiedliche Entwicklungsstadien der Biberteiche (z. B. neu entstandener Biberteich und verlassener Biberteich) sowie hydrolo-gische und sukzessionsbedingte Konsequenzen der Landschafts- und Gewässerentwicklung erhöhen stark die Heterogenität des Lebensraums und die Vielfalt an ökologischen Nischen und Besiedlungsmöglichkeiten (zeitliche Heterogenität). • Die Invertebraten-Biomasse aus Biberteichen ist in der Regel um ein Mehrfaches höher als in anderen Abschnitten desselben Fließ-gewässers.
Überflutung von Wald- und Offenlandgebieten	<ul style="list-style-type: none"> • Durch Überflutung sterben Bäume in unterschiedlicher Dynamik ab und stehendes Totholz reichert sich am Gewässerufer an.
Sauerstoffsättigung des Wasserkörpers	<ul style="list-style-type: none"> • Abnahme der Sauerstoffsättigung im Bereich der Wasseranstauung. • Zunahme der Sauerstoffsättigung im dammbwärts gelegenen Bereich (Wasser durchläuft die raue Oberfläche des Damms). • Dadurch Entstehung von Bereichen mit unterschiedlicher Sauerstoffsättigung vor und hinter dem Damm.
Gewässertemperatur	<ul style="list-style-type: none"> • In den angestauten Bereichen (z. B. Biberteichen) erhöht sich die Wassertemperatur durch die geringere Strömung, die längere Ver-weildauer des Wassers und die oft stärkere Sonneneinstrahlung (in Abhängigkeit von der durch den Biber geschaffenen Auflich-tung am Gewässerufer).
Totholzvorkommen im Wasser	<ul style="list-style-type: none"> • Durch vom Biber benagte und abgestorbene, ins Wasser gefallene Bäume wird das Totholzangebot im Wasser gefördert, was als Re-produktionsstätte oder als Rückzugsraum für Fische sehr bedeutsam ist.
Sedimentrückhalt, Nährstoffsenkung	<ul style="list-style-type: none"> • Durch Biberdämme wird kaskadenartig ein Sedimentrückhalt in Fließgewässern erzeugt, der z. B. dazu führt, dass kiesige und stei-nige Laichhabitate von Salmoniden dauerhaft bestehen (Förderung der Ökosystemkontinuität). • Der Sedimentrückhalt kann dabei nach einzelnen Untersuchungen über 50 % pro Liter Wasser betragen. • In den Biberteichen setzt sich nährstoffreiche Feinerde ab, die von Wasser- und Uferpflanzen aufgenommen wird; Schlamm, orga-nische Materialien und Nährstoffe (Stickstoff und Phosphor) werden dem Wasserkreislauf entzogen. • Eine Studie aus Kanada zeigt, dass in den Sedimenten von Biberteichen im Vergleich zu anderen Bereichen des Gewässers die tau-sendfache Menge an Stickstoff abgelagert wird.
Wasserrückhalt	<ul style="list-style-type: none"> • Biberdämme bewirken einen Wasserrückhalt in der Landschaft, der besonders in trockenen Perioden im Frühjahr und Sommer sehr bedeutend für die Ökosysteme ist (dieser Effekt ist v. a. bei Renaturierungen von Feuchtgebieten erwünscht).
Vegetation am Gewässerufer	<ul style="list-style-type: none"> • Durch Gehölzfraß, Ausstiege, zur Gewinnung von Abdichtmaterial abgetragene Bodenstellen und andere Störstellen am Gewässe-rufer entstehen mosaikartig offene Bereiche. • Durch das Absterben größerer benagter Bäume wird die Heterogenität der Ufervegetation erhöht (Änderung der Konkurrenzsituati-on um Licht und Nährstoffe). • Durch Baumfällung an stark beschatteten Gewässerufnern entstehen im Wasser und im Uferbereich kleinräumige Bereiche mit un-terschiedlichen Licht- und Temperaturverhältnissen.
Makrophytenvegetation	<ul style="list-style-type: none"> • Durch den Biberfraß wird die durchschnittliche Höhe der Schwingrasen- und Sumpfpflanzen verringert. • Selektiver Biberfraß an Makrophyten bewirkt eine Zunahme der Alpha- und Betadiversität der Makrophyten. • Die Makrophytendiversität ist in älteren (ca. 11–40 Jahre alten) Biberteichen am höchsten.
Biberdämme als Lebensräume und semipermeable Strömungsbarriere	<ul style="list-style-type: none"> • Biberdämme (Kombination aus Erde, Holz und Steinen) stellen im Wasser einzigartige Requisiten als Versteck oder Lebens- bzw. Re-produktionsstätte dar, z. B. für Fische und Makroinvertebraten (Käfer, Wanzen, Libellen, Köcherfliegen etc.). • Die Umgebung des Damms wird zum „Hotspot“ der Biodiversität des Zooplanktons. • Biberdämme können von Aalen (und auch Neunaugen) durchquert werden. • Für wandernde Fische stellen Biberdämme semipermeable Barrieren dar, die die Migration von Fischen (besonders Salmoniden) bei geringer Wasserführung zeitweise behindern können.
Biberburgen als Lebensräume	<ul style="list-style-type: none"> • Biberburgen stellen sehr heterogene Besiedlungsmöglichkeit im aquatischen und semiaquatischen Raum für Pflanzen, Wirbeltiere und Wirbellose dar.

3 Metaanalyse vergleichbarer Studien mit experimentellen Ansätzen aus Europa und Nordamerika

3.1 Wissenschaftlicher Kontext und Methodik

In der bisherigen Form der Bewertung und Auswertung gesammelter wissenschaftlicher Erkenntnisse über Effekte der Biber auf Fische (KEMP et al. 2012) wurden alle beobachteten Auswirkungen (negative, positive und neutrale) gewertet, die in der begutachteten wissenschaftlichen Literatur recherchiert wurden. Die Literaturstudie von STRINGER & GAYWOOD (2016), welche die Biber-Effekte auf Tiere und Pflanzen ähnlich wie KEMP et al. (2012) einteilen, beruht z. T. auf Sachverhalten, die aus deskriptiven Beschreibungen anstatt aus experimentellen Feldstudien mit Versuchsflächen (mit/ohne Biberwirkung) hervorgegangen sind. So wurde z. B. bei einer Untersuchung in Polen als „positiv“ gewertet, dass ca. 65 % der Territorien des Dreizehenspechts von Bibern angestaute Flächen beinhalteten.

Um den Effekt der Lebensraumgestaltung durch Biber auf die Artenvielfalt in

Abb. 3: a) Vom Biber aufgelichtete Fläche im Warnowtal bei Gädebehn (Mecklenburg-Vorpommern). Die Biber haben hier die frühere Baumvegetation im Uferbereich des Flusses in eine offene Fläche umgewandelt (die toten Baumstümpfe sind im Bild noch deutlich sichtbar). b) Von Auflichtungen dieser Art kann die gefährdete Sumpfschrecke (*Stethophyma grossum*) profitieren, die auf Feuchtwiesen vorkommt und sich in der geöffneten Landschaft besser ausbreiten kann.

© R. Sommer (a), C. Müller (b)

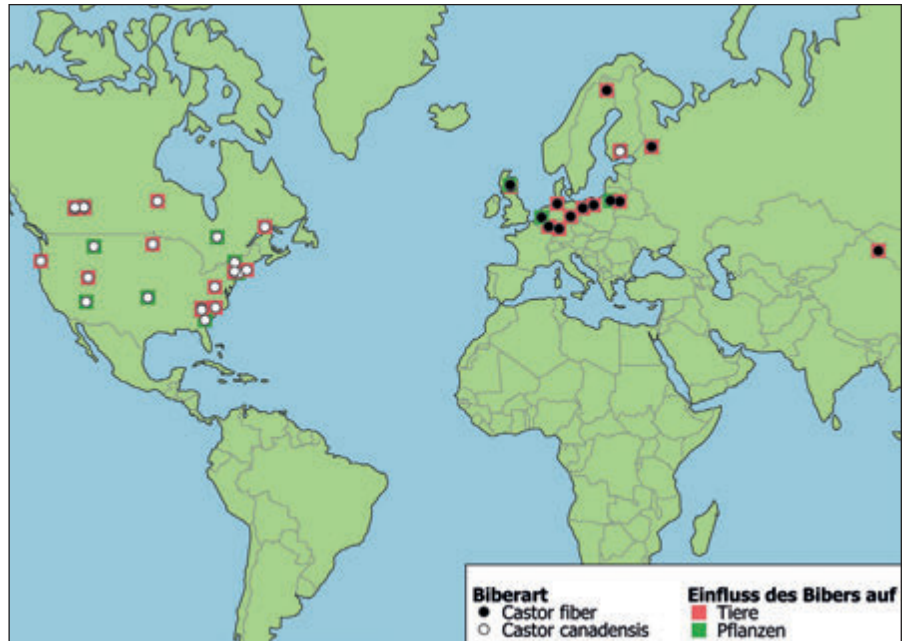


Abb. 2: Durchführungsorte der 53 wissenschaftlichen Studien, die in der vorliegenden Metaanalyse zum Einfluss der Bibertätigkeit auf die Artenvielfalt ausgewertet wurden. Einige der Punkte überlappen sich vollständig, weil mehrere Studien am selben Ort stattfanden.

Ökosystemen zahlenbasiert und wissenschaftlich präziser zu definieren, wurde in dieser Arbeit eine Metaanalyse von Daten aus Fachartikeln der internationalen wissenschaftlichen Literatur (mit Peer-Review-Begutachtung, davon ca. 90 % ISI Journals) durchgeführt, welche den Effekt von Bibern auf die Artenvielfalt (*richness*) in annähernd vergleichbaren Fallstudien analysieren.

Die Artenvielfalt ist ein Maß der Biodiversität, zu dem in den angegebenen Studien am häufigsten Aussagen bzw. Werte dargestellt wurden. Dabei handelte es sich in der Regel um die Vielfalt an Arten, in

einigen Fällen aber auch um die Vielfalt an Taxa (in der Regel auf Familienebene). Diese Studien mussten den experimentellen Ansatz beinhalten, dass die Diversität von ausgewählten Tier- oder Pflanzengruppen (bzw. Artengemeinschaften bestimmter Biozönosen) einer Gewässerlandschaft in vom Biber beeinflussten Flächen (Biberteiche, Überflutungsflächen, durch Fraß beeinflusste Flächen etc.) mit vergleichbaren unbeeinflussten Flächen (z. B. Excluseres, Gewässerstrecken oberhalb oder unterhalb des Dammes etc.) verglichen und die Artenvielfalt ausgewählter Organismengruppen in Zahlen dargestellt wurde.

Tab. 2: Ausgewählte Beispiele aus Europa und Nordamerika, wie sich die Landschaftsgestaltung der Biber auf die Artenvielfalt bei Tieren bisher ausgewirkt hat. Die Referenzen sind im online verfügbaren Anhang aufgelistet.

Beispiele für Effekte der Lebensraumveränderungen durch Biber auf verschiedene Tiergruppen	
Säugetiere	<ul style="list-style-type: none"> Biberburgen sind Lebensräume für Kleinsäugetiere: Elf Kleinsäugetierarten wurden auf Biberburgen gefangen, während in einem benachbarten Waldgebiet nur fünf Arten vorkamen (SAMAS 2016, Litauen). Iltisse nutzten Biberburgen zur Reproduktion (SIDOROVICH 2011, Russland). Durch Zunahme von offenen Flächen und stehenden Gewässern steigt die Jagdaktivität und Abundanz von Fledermäusen und vom Biber beeinflusste Gebiete in Wäldern werden von Fledermäusen stärker genutzt (CIECHANOWSKI et al. 2011, Polen). Biberteiche wurden von Nordfledermaus und Wasserfledermaus aufgrund der dort höheren Insektenichten stärker genutzt als in der Nähe befindliche Gewässer. Biber verbesserten die Qualität des Jagdhabitats für Fledermäuse (NUMMI et al. 2011, Finnland).
Vögel	<ul style="list-style-type: none"> Wasservögel (besonders Krickenten) nahmen an Biberteichen zu und die Sterblichkeit von Krickentenküken in Biberteichen war geringer als in anderen Gewässern; die Anzahl der Arten ist in aktiven Biberteichen höher als in benachbarten Gewässern (NUMMI 1992, NUMMI & PÖYSÄ 1997, NUMMI & HAHTOLA 2008, Finnland). Hohe Heterogenität in verlassenen (ehemaligen) Biberteichen bewirkte bei Singvögeln eine doppelt so hohe Artenvielfalt wie in benachbarten Feuchtgebieten (AZNAR & DESROCHERS 2008, Kanada). Die Anzahl der an Feuchtgebiete gebundenen Vogelarten (u. a. Bekassine, Schellente, Waldwasserläufer, Flussuferläufer) war in Biberteichen ca. zwei- bis dreimal höher als in vergleichbaren kleinen Gewässern, die nicht durch den Biber (<i>C. canadensis</i>) entstanden sind und von ihm beeinflusst wurden. Krickenten siedelten sich dabei ausschließlich in Biberteichen an und fehlten in der Kontrollgruppe vergleichbarer Kleingewässer (NUMMI & HOLOPAINEN 2014, Finnland). NUMMI & HOLOPAINEN (2014) schlussfolgern, dass die durch Biber induzierten Veränderungen ein geeignetes Mittel zur Renaturierung von Feuchtgebieten sind und auch speziell Wasservogelgemeinschaften fördern. Durch Überflutung nach Dammbau in Wäldern abgestorbene Bäume begünstigten Vorkommen und Habitatqualität für Dreizehenspecht und Weißrückenspecht (SIKORA & RYS 2004, TUMIEL 2008, Polen). In 70 untersuchten Feuchtgebieten kamen in den vom Biber beeinflussten Gebieten 20 Vogelarten mehr vor und die Artenvielfalt der Vögel war hoch signifikant höher als in den unbeeinflussten Gebieten. Gründe waren, dass die Biber das Wasser anstauten und durch die Aktivitäten (Beweidung, Auffichtung, Absterben von Bäumen, Veränderung der Ufermorphologie) ein vielfältiges Mosaik aus Vegetation und offenem Wasser entstand, welches im Vergleich zu den nicht vom Biber beeinflussten Feuchtgebieten eine signifikant höhere Habitatdiversität (Habitatdiversitätsindex) aufwies, dabei spielten besonders abgestorbene Bäume eine große Rolle (GROVER & BALDASSARRE 1995, USA).
Amphibien	<ul style="list-style-type: none"> Biber wandeln kleine und schattige Gewässer (weniger für Amphibien geeignet) in für Amphibien geeignete Habitate um und die Artenzahlen von Amphibien (Salamander, Molche, Frösche, Kröten) an (besonders älteren) Biberteichen liegen signifikant höher als in nicht vom Biber beeinflussten Fließgewässerregionen (DALBECK et al. 2007, Deutschland). Biber könnten eine Schlüsselrolle bei Schutzstrategien für Amphibien einnehmen (DALBECK et al. 2007, Deutschland). In Biberteichen war der Reproduktionserfolg des Grasfrosches aufgrund der kontinuierlichen Wasserstände und der besseren Habitatqualität höher als in anderen vergleichbaren Gewässern (DALBECK et al. 2007, Deutschland). Biber förderten den Lebensraumverbund für Grasfrösche und sicherten deren Reproduktion bei lang anhaltender Trockenheit (DALBECK et al. 2014, Deutschland). Biberkanäle können als Ausbreitungskorridor für Frösche dienen und haben Bedeutung für den Populationsverbund (ANDERSON et al. 2014, USA). Moorfrösche siedelten sich in Südfinnland ausschließlich in Biberteichen an und fehlten in der Kontrollgruppe vergleichbarer Kleingewässer (NUMMI & HOLOPAINEN 2014, Finnland). Biberburgen sind attraktive Habitatbestandteile für Frösche und Kröten (ANDRZEJEWSKA-WIERZBICKA & BEREZYŃSKI 2000, DERWICH et al. 2007, Polen). Biberteiche im Bieszczady-Gebirge sind geeignete Habitate für Gelbbauchunke, Bergmolch, Kammolch, Karpatenmolch und Grasfrosch (DERWICH et al. 2007, Polen). In 40 Biberteichen wurden neun Amphibienarten festgestellt (Teich- und Kammolch, Erd- und Wechselkröte, Moor- und Grasfrosch sowie Grünfrösche), wobei in einem Teich bis zu sechs Arten festgestellt wurden (BALČIAUSKAS et al. 2001, Litauen).
Reptilien	<ul style="list-style-type: none"> Abundanz und Diversität von Echsen, Schlangen und Schildkröten waren in Biberteichen höher als in vergleichbaren Gewässern (METTS et al. 2001, USA). Diversität und Abundanz der Reptilien steigen mit zunehmendem Alter der Biberteiche an (RUSSELL et al. 1999, USA). Biberburgen sind attraktive Habitatbestandteile für die Ringelnatter (ANDRZEJEWSKA-WIERZBICKA & BEREZYŃSKI 2000, DERWICH et al. 2007, Polen) und Sumpfschildkröte (DEVAUX 2000, Frankreich). Vom Biber umgestaltete Gewässerlandschaften stellen sehr geeignete Habitate für Sumpfschildkröten dar und sind für deren Schutz und Regenerierung sehr effektiv (JANISZEWSKI et al. 2014, Polen).
Fische	<ul style="list-style-type: none"> Elritzen treten öfter in Biberteichen auf als in Gewässern ohne Biberinfluss, die Häufigkeit von Forellen in vom Biber überfluteten Bereichen geht zurück (der Trend dort geht aber zu älteren und größeren Forellen), durch Biberdämme wird das Dominanzverhältnis der Fischarten ausgeglichen und die Fischdiversität steigt durch die Umgestaltung des Wasserkörpers an, Biberdämme sind keine unüberwindbaren Barrieren für Bachforellen (HÄGGLUND & SJÖBERG 1999, Schweden). Biberdämme können Fische daran hindern, ihre Laichgebiete zu erreichen (in einer Studie wurden 18 % der Meerforellen und 3 % der Lachse behindert), die Situation für die Reproduktion von Salmoniden verschlechterte sich in den Bibergebieten nur unbedeutend (PARKER & RÖNNING 2007, Norwegen). Die biberbedingte Anreicherung von Totholz (abgestorbene Bäume) im Wasser erhöht das Angebot an Substrat und Versteckmöglichkeiten für Invertebraten (welche die Beute von Fischen sind), Baumwurzeln unter Wasser bieten Versteckmöglichkeiten für Forellen (KUKUŁA & BYLAK 2010). Durch Dammbau/Biberteiche kann sich die Artenzahl der Fische erhöhen, z. B. wurden in einem Fall in Litauen vor der Besiedlung eines Baches neun, nach der Einwirkung des Bibers hingegen 15 Fischarten nachgewiesen (KESMINAS et al. 2013). Laut der gesamten wissenschaftlichen Literatur für Nordamerika (95 Studien) und Europa (neun Studien) wirken sich Effekte der Biber durch die Veränderung der Gewässer überwiegend positiv auf die Fischbestände aus (KEMP et al. 2012): (a) die Steigerung der Heterogenität der Gewässerlandschaft durch Biber bewirkt eine Erhöhung der Fischdiversität bzw. eine höhere Artenvielfalt von Fischen; (b) die Fischproduktivität, die Größe der Fische und ihre Abundanz nimmt zu; (c) Biberteiche sind effektive Überwinterungshabitate; (d) durch Sedimentrückhalt werden die Laichhabitate von Salmoniden positiv beeinflusst; (e) Biberteiche stellen in trockeneren Jahreszeiten Refugialräume für Fische dar (COLLEN & GIBSON 2001, KEMP et al. 2012). Nach der Besiedlung eines durch Forstwirtschaft (Ausbau zum Holztransport) stark geschädigten Baches durch Biber (Dammbau) kam es zu einer signifikanten Steigerung der Lebensraumqualität für Fische (Bachforelle, Elritze, Bachschmerle, Sibirische Groppe) und die Abundanz und Biomasse von Bachforellen war in den Biberteichen am größten (KUKUŁA & BYLAK 2010, Polen). Durch Biberdämme erhöht sich der Artenreichtum und die Biodiversität der Fische. Ursache ist der Anstieg funktionaler Heterogenität im Habitat, die ein zusätzliches Angebot an ökologischen Nischen sowie verschiedene Habitate wie tiefe, langsam fließende und breitere Wasserkörper oberhalb des Damms und flachere, schneller fließende Bereiche mit grobkörnigerem Substrat unterhalb des Damms schafft (SMITH & MATHER 2013, USA). Die Fischdiversität ist in älteren Biberteichen (9–17 Jahre) deutlich höher als in jüngeren Biberteichen (SNODGRAS & MEFFE 1998, USA). In kälteren kleineren Bächen stellen Biberteiche geeignete Habitate für große Forellen dar (COLLEN & GIBSON 2001, USA). Artenvielfalt von ausgewählten benthischen Makroinvertebraten, Fischen und Amphibienarten war in der Nähe von verlassenen Biberburgen signifikant höher als in den Bereichen ohne diese Strukturen (FRANCE 1997, Kanada).

Beispiele für Effekte der Lebensraumveränderungen durch Biber auf verschiedene Tiergruppen**Muscheln**

- Erbsenmuscheln (*Pisidium*) gehen im Litoral der Bibersteiche (im Gegensatz zum außerhalb liegenden Flussbett oder Bachbett) zurück (FREITAG et al. 2001, Deutschland, NUMMI 1989, Finnland).
- In Bibersteichen bzw. stehenden Gewässern von Biberrevieren nimmt die Vielfalt an Mollusken in Mittelgebirgsbächen zu (HARTHUN 1999, Deutschland).
- In den fließenden Bereichen des Substrats von Bibersteichen siedeln sich andere Gesellschaften von Makroinvertebraten an (z. B. mit *Sphaerium rivicola*), welche nur in Bibersteichen vorkommen (PLIÜRÄITÉ & KESMINAS 2012, Litauen).

Schnecken

- Die Artenzahl von Schnecken stieg in den Bibersteichen von Mittelgebirgsbächen um das Doppelte bis Fünffache (HARTHUN 1999, Deutschland).
- Alpenschlamm Schnecken (*Radix peregra*) verschwinden in Bibersteichen, das Amerikanische Posthörnchen (*Cyraulus parvus*), ein Neozoon, kommt nur in Bibersteichen vor (HARTHUN 1999, Deutschland).
- Im Vergleich zu den schnell fließenden Bereichen eines Baches war in den Bibersteichen eine deutlich höhere Gastropodenvielfalt nachweisbar (FREITAG et al. 2001, Deutschland).

Heuschrecken

- Durch Auflichtung entstehen an Gewässeruferräumen günstige und artenreiche Lebensräume für Heuschrecken (u. a. anspruchsvolle und gefährdete Arten), mosaikartige Auflichtung in Feuchtgebieten förderte das Vorkommen der gefährdeten Sumpfschrecke (*Stethophyma grossum*), eine höhere Dichte von Bibern sorgte dafür, dass für die Art geeignete Habitate besser erreichbar wurden (DALBECK 2011, Deutschland).
- Eine vom Biber geschaffene, offene Böschung wurde von der xerothermen Blauflügeligen Ödlandschrecke (*Oedipoda caerulea*) besiedelt (DALBECK 2011, Deutschland).

Libellen

- In vom Biber beeinflussten Gebieten eines Mittelgebirgsbaches wurde ein signifikanter Anstieg von Libellenarten (um das Sechs- bis Zehnfache) festgestellt, Biber schufen dort u. a. Habitate für die bedrohte Kleine Pechlibelle (*Ischnura pumilio*) (HARTHUN 1999, Deutschland).
- In einem vom Biber beeinflussten Mittelgebirgsbach entstand durch Schaffung abwechslungsreicher Strömungsgeschwindigkeiten, unterschiedlicher Sukzessionsstadien in den Reproduktionsgewässern oder Besonnung und Strukturreichtum an oder im Gewässer ein kleinräumiges Mosaik unterschiedlicher Gewässerentwicklungsstadien. Dadurch erhöhte sich die Artenzahl der Libellen von vier auf 28, darunter seltene und schutzbedürftige Arten wie *Cordulegaster boltonii* oder *Leucorrhinia rubicunda*, die Larven vieler Arten mit z. T. sehr unterschiedlichen Ansprüchen konnten auf kleinstem Raum nebeneinander vorkommen (SCHLOEMER & DALBECK 2014, Deutschland).

Schmetterlinge

- Der ökologisch hoch anspruchsvolle Tagfalter *Neonympha mitchelli* war in Feuchtgebieten in North Carolina (USA) ausschließlich auf Bereiche beschränkt, wo durch die Tätigkeit der Biber eine höhere Pflanzendiversität (57 zusätzliche Arten) existierte und durch den Biber verschiedene Sukzessionsstadien entstanden, die das Vorkommen der Wirtspflanzen (spezielle Seggenarten) ermöglichten (BARTEL et al. 2010).

Käfer

- Stärkeres Vorkommen von Schwimmkäfern (Dytiscidae) in Bibersteichen (NUMMI & HAHTOLA 2008, Finnland).
- Durch Biberdämme wird das Vorkommen von Taumelkäfern (Gyrinidae) und deren Larven stark gefördert (z. B. *Orectochilus villosus*) (FREITAG et al. 2001, Deutschland).
- Käfer und deren Larven waren nur in den Dämmen (im Vergleich zu anderen Stellen des Baches) besonders zahlreich (FREITAG et al. 2001, Deutschland).
- Der in Deutschland hochgradig gefährdete Scharlachrote Plattkäfer (*Cucujus cinaberinus*) wurde in bayerischen Biberhabitaten durch vom Biber verursachtes stehendes Totholzvorkommen stark gefördert (ZAHNER et al. 2006).
- Einige Arten der Taumelkäfer wurden ausschließlich in Biberkanälen nachgewiesen (HOOD & LARSON 2014, Kanada).

Wanzen

- Ein stärkeres Vorkommen von Ruderwanzen (Corixidae) wurde in Bibersteichen in Finnland nachgewiesen (NUMMI & HAHTOLA 2008).
- Einige Arten der Gerridae sind ausschließlich in Biberkanälen nachweisbar (HOOD & LARSON 2014, Kanada).

Eintagsfliegen

- Im fließenden Bereich des Bibersteiches können sich im Substrat spezialisierte Gesellschaften von Makroinvertebraten ansiedeln, die nur in Bibersteichen vorkommen, z. B. tritt *Brachycercus harriseila* ausschließlich in Bibersteichen auf (PLIÜRÄITÉ & KESMINAS 2012, Litauen).
- Die Abundanz der Larven kann in angestauten Bereichen zurückgehen (NUMMI 1989, Finnland).
- In den Bibersteichen angestauter Mittelgebirgsbäche erreichen Eintagsfliegen (im Vergleich zu anderen gefällebedingt lenticischen Bereichen) eine erhöhte Gruppendominanz (HARTHUN 1999, Deutschland).
- Eintagsfliegen waren im Bibersteich und unterhalb des Damms überdurchschnittlich häufig vertreten (in beiden Bereichen mit unterschiedlichen Artenspektren) (FREITAG et al. 2001, Deutschland).

Steinfliegen

- Die Abundanz von Steinfliegenlarven in den vom Biber angestauten Bereichen des Fließgewässers nimmt ab, Larven verschwinden aus dem Litoral von zu Bibersteichen umgestalteten Abschnitten von Fließgewässern (NUMMI 1989, Finnland).
- Steinfliegenlarven können in Bibersteichen nicht mehr festgestellt werden (PLIÜRÄITÉ & KESMINAS 2012, Litauen).
- Steinfliegen können sich in Bibersteichen nicht mehr fortpflanzen (u. a. ARNDT & DOMDEI 2011, Deutschland).

Köcherfliegen

- Im fließenden Bereich des Bibersteiches siedeln sich im Substrat spezielle Arten wie z. B. *Limnephilus stigma* an, die bei gezielten Untersuchungen ausschließlich in Bibersteichen zu finden waren (PLIÜRÄITÉ & KESMINAS 2012, Litauen).
- Bei Köcherfliegen ändert sich die Artengemeinschaft durch Umgestaltung der Gewässer durch Biber besonders auffällig, z. B. werden lotische Arten durch lenticische ersetzt, die Abundanz ist allgemein in der Nähe der Biberdämme besonders hoch (FREITAG et al. 2001, Deutschland).
- Die Emergenzdichte von Köcherfliegen am Damm war über dreimal höher als in unbeeinflussten Bachstrecken und über fünfmal höher als inmitten der Bibersteiche (ROLAUFFS et al. 2001, Deutschland).
- Biber steigern signifikant die Artendiversität und Produktivität von Invertebraten an kleinen Mittelgebirgsbächen (ROLAUFFS et al. 2001, Deutschland).
- Die Artenzahl von Köcherfliegen stieg in den Bibersteichen von Mittelgebirgsbächen um das Vier- bis Fünffache (HARTHUN 1999, Deutschland).

Zooplankton/Invertebraten allgemein

- In Bibersteichen kommt es im direkten Umfeld der Dämme zu einer signifikanten Erhöhung der Artenzahl und Abundanz von Rädertierchen, Wasserflöhen und Ruderfußkrebsen (CZERNIAWSKI et al. 2017, Polen). Dies ist wahrscheinlich eine Ursache für die festgestellte höhere Produktivität der Bibersteiche (s. Größe und Produktivität bei Fischen).
- In den von Bibern (*C. fiber birulai*) beeinflussten Flussabschnitten waren Abundanz, Biomasse, Artenzahl und Artendiversität von Copepoden höher als in unbeeinflussten Flussabschnitten; in vom Biber (durch Überflutung, Auflichtung, Störstellen im Boden etc.) beeinflussten Seeuferräumen ist die Abundanz und Diversität von Bodeninvertebraten der Gruppen Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Lepidoptera, Oligochaeta, Myriapoda, Hymenoptera und Aranei mit 152 Individuen pro m² (15 Familien, neun Ordnungen) wesentlich höher als in vom Biber nicht beeinflussten Uferabschnitten (dort 72 Individuen pro m² aus zehn Familien und fünf Ordnungen) (FYODOROV & YAKIMOVA, Russland/Karelien).
- Die Abundanz von Invertebraten der Gruppen Aranei, Acari, Homoptera, Lepidoptera, Coleoptera und Hymenoptera der Krautschicht in vom Biber beeinflussten See- und Flussuferräumen war 2–2,5-fach höher, als in vom Biber nicht beeinflussten Uferabschnitten (FYODOROV & YAKIMOVA, Russland/Karelien).
- In Tieflandbächen kann sich die Abundanz und Diversität auch von nicht streng an fluviale Bereiche von Bächen gebundenen Makroinvertebratengruppen wie Köcherfliegen oder Libellen (Larven) in Bibersteichen im Vergleich zu nicht angestauten Bereichen der Bäche verringern, wenn dabei ausschließlich das Wasser und Substrat der Bibersteiche, nicht aber der angrenzende Damm in die Probenahme mit einbezogen wird (PLIÜRÄITÉ & KESMINAS 2012, Litauen; ARNDT & DOMDEI 2011, Deutschland).



Abb. 4: Biber bei der Fellpflege im Flachwasser (a) und beim Befestigen eines Dammes (b). © W. Otto

Ein weiteres Kriterium für die in die Analyse einbezogenen Studien war eine Angabe, ob sich die Artendiversität der untersuchten Artengruppen insgesamt auf Landschaftsebene (vom Biber beeinflusste plus unbeeinflusste Flächen) erhöht hat oder nicht. Der Begriff „Diversität auf Landschaftsebene“ orientiert sich an der Terminologie aktueller Studien zu diesem Thema (BARTEL et al. 2010, WRIGHT 2009) und bezieht sich auf die Gamma-Diversität (Diversität auf Landschaftsebene). Wir beobachteten in vielen Fällen eine Einwanderung neuer Arten in die direkt von Bibern umgestalteten Gebiete wie Biberteiche oder aufgelichtete Gewässerufer. Es kam aber auch zum lokalen Verschwinden von Arten in diesen Gebieten. So können z. B. Steinfliegen oder bestimmte Köcherfliegenarten in den Biberteichen aufgrund der höheren Temperaturen und des geringeren Sauerstoffgehalts nicht mehr vorkommen. Die Anzahl der Arten, die in den direkt von Bibern umgestalteten Gebieten verschwunden sind, war in einigen Fällen höher als die Anzahl der neu eingewanderten Arten bzw. Taxa (ARNDT & DOMDEI 2011, PLIÛRAITÈ & KESMINAS 2012). In diesen Fällen verringerte sich die Artenvielfalt einer für die Untersuchungen ausgewählte Organismengruppe in den von Bibern umgestalteten Gebieten.

Wenn der Einfluss von Tierarten auf Ökosysteme bewertet wird, ist es jedoch notwendig, nicht nur die Verhältnisse und Veränderungen in der von einer Art direkt umgestalteten bzw. beeinflussten Untersuchungsfläche (*patch*) zu betrachten, sondern auch die Verhältnisse von anderen

Probeflächen in unmittelbarer Umgebung (bei Bibern z. B. Flächen oberhalb und unterhalb des Dammes bzw. Exlosures). Die Summe der Veränderungen in den einzelnen Probeflächen (Zuwachs von neuen Arten oder Verschwinden von Arten) bildet das von uns untersuchte Kriterium „Diversität auf Landschaftsebene“. Wenn z. B. im angestauten Bereich eines Baches (Biberteich) mehr Arten verschwinden, als neu einwandern, kann sich die Diversität auf Landschaftsebene trotzdem erhöhen, weil die Arten, die im Biberteich verschwunden sind, in den direkt benachbarten Gebieten oberhalb und unterhalb des Dammes zu finden sind und zusammen mit den im Biberteich neu eingewanderten Arten eine Erhöhung der Artenzahl in der Landschaft bedeuten. Die Anzahl von Studien bzw. einzelnen Teilergebnissen derer, welche diesen strengen Kriterien entsprechen, ist wesentlich geringer als die allgemein verfügbaren Quellen zum Thema „Modifikation von Ökosystemen durch Biber“ und stellt nur einen Bruchteil der bekannten Fachliteratur zum Thema „Biber und Biodiversität“ dar. Alle für die Metaanalyse genutzten Angaben sind den Quellen entnommen, die im elektronischen Anhang aufgeführt sind.

3.2 Einfluss der Biber auf die Artenvielfalt

In der Analyse konnten 53 Datensätze zusammengestellt werden, die an 42 Orten (bzw. Regionen) vorwiegend in Nordamerika und Europa erfasst wurden (Abb. 2). 36 Untersuchungen trafen Aussagen über

den Einfluss auf Tiere, 17 über den Einfluss auf Pflanzen (Abb. 2). Die 53 Ergebnisse über Effekte auf ausgewählte Tier- oder Pflanzengruppen zeigen, dass die Aktivität der Biber in 80% der Fälle zu einer Erhöhung der Artenvielfalt (*species richness*) auf Landschaftsebene (Gamma-Diversität), also in direkt vom Biber beeinflussten Flächen plus unmittelbar benachbarten Referenzgebieten, führt. Bei den untersuchten Tiergruppen liegt die Erhöhung der Diversität auf Landschaftsebene bei 83% (30 von 36 Fällen), bei Pflanzen beträgt sie 76% (13 von 17 Fällen). Insgesamt liegen die nachgewiesenen „positiven Effekte“ der Modifikation von semiaquatischen Lebensräumen durch Biber für einzelne Artengruppen jedoch höher als 83%. Dies kommt dadurch zustande, dass sich die Kriterien für die Bewertung der Studien ausschließlich auf die Artenvielfalt beziehen. So zeigen z. B. CIECHANOWSKI et al. (2011) eindeutig, dass die durch Biber aufgelichteten Gewässerufer die Jagdaktivität und Abundanz von Fledermäusen im Vergleich zu ähnlichen, unbeeinflussten Gewässeruffern erhöhen und auch die Fledermausdiversität (*species diversity*), die sich aus Artenzahl und Abundanz errechnet, in diesen Gebieten höher ist. Die reine Artendiversität (bzw. Artenzahl) verändert sich jedoch nicht.

Von 33 Studien, bei denen die Zu- oder Abnahme der Artenzahl von Tieren oder Pflanzen ausschließlich in den vom Biber gestalteten Gebieten (also ohne die benachbarten Referenzgebiete) eindeutig bewertet werden konnte, wurde in 25 (76%) eine Zunahme der Artenzahl festgestellt und in 7 Studien (21%) eine Abnahme.

In den vom Biber direkt beeinflussten Gebieten kommt es häufig zu einer Umgestaltung der Makrozoobenthos- und Fischgemeinschaften. So verschwinden an schnell fließendes Wasser angepasste Arten oder Organismengruppen wie Steinfliegen aus den angestauten Bereichen und werden durch typische Vertreter mit Präferenz für langsamer fließendes, wärmeres Milieu, wie z. B. Zuckmücken, Köcherfliegen oder Amphipoden, ersetzt (Tab. 1, Tab. 2). Dabei kann es dazu kommen, dass auch die Artenzahl der betrachteten Makrozoobenthosgruppen nachweisbar zurückgeht, was v. a. in Tieflandbächen beobachtet wurde (ARNDT & DOMDEI 2011, PLIÛRAITÈ & KESMINAS 2012).

Wenn in diesen Fällen jedoch auch die Artendiversität der direkt benachbarten Referenzgebiete unterhalb bzw. oberhalb des Biberdammes mit einbezogen und die Artenvielfalt der Gesamtlandschaft betrachtet wird, erhöht sich diese bei Tieren wie gezeigt in 83% der Fälle.

Fazit für die Praxis

- Zahlreiche Untersuchungen über Einflüsse von Bibern auf Feuchtgebiete in Nordamerika und Europa belegen: Biber erzeugen eine einzigartige Heterogenität in der Gewässerlandschaft. Durch dieser wiederum erhöht sich auch die Artenvielfalt auf Landschaftsebene.
- Beispiele, die zeigen, wie die Habitatgestaltung von Bibern auf verschiedene Tiergruppen wirkt, können helfen, die Effekte der Biber besser zu benennen, zu kommunizieren und für Naturschutzfachplanungen in Gewässerlandschaften zu nutzen.
- Aufgrund ihrer positiven Wirkung auf Artenvielfalt, Ökosystemfunktionen und Gewässerstruktur könnten Biber für eine effektive Naturschutzstrategie, als Instrumente zur Erreichung der Ziele der EU-Wasserrahmenrichtlinie sowie für die Renaturierung von Feuchtgebieten eingesetzt werden.
- Die wissenschaftlichen Erkenntnisse lassen sich in der Umweltbildung sowie von Bibermanagern, Behörden oder Umweltgutachtern einsetzen, um die positive Wirkung der Biber auf die Natur zu vermitteln und damit dem z. T. einseitig negativen Bild des Bibers auf Seiten vieler Landnutzer mit fachlich fundierten Fakten entgegenzutreten.

4 Schlussfolgerungen und Perspektive für Naturschutz und Umweltmanagement

Die Auswertung von 53 umfangreichen, mit vergleichbaren experimentellen Ansätzen arbeitenden wissenschaftlichen Untersuchungen aus Europa und Nordamerika sowie von Studien, die sich mit den Effekten der Biber auf Tiere und Pflanzen auseinandersetzen, lässt die sichere Schlussfolgerung zu, dass die durch Biber verursachten Einwirkungen auf die Gewässerlandschaft (Tab. 1) wie z. B. Auflichtung der Vegetation, Beweidung, Dammbau und seine Folgen für die Dynamik der hydrologischen Verhältnisse, Umgestaltung der Morphologie sowie das Anlegen von Burgen eine Erhöhung der Artenvielfalt auf Landschaftsebene zur Folge hat. Dies steht im Einklang mit den Ergebnissen der Review-Studie von STRINGER & GAYWOOD (2016), die in 73 % aller untersuchten wissenschaftlichen Arbeiten einen positiven Effekt des Einflusses von Bibern auf die Entwicklung der Biodiversität ermittelten.

Wie die hier präsentierte Metaanalyse von Forschungsergebnissen zeigt, bewirkt

die Modifikation der Feuchtgebiete durch Biber (Tab. 1) innerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes in der nördlichen Hemisphäre in der Regel (a) eine Steigerung der Artenvielfalt durch Erhöhung der Heterogenität der Landschaft und damit des Angebotes an ökologischen Nischen, (b) die Förderung bzw. Zuwanderung von Arten (u. a. gefährdete und konkurrenzschwache Arten, die vor dem Einfluss der Biber im Ökosystem nicht präsent waren), sowie (c) ggf. (in geringerer Ausprägung) ein Verschwinden von Arten, die aufgrund der durch den Biber umgestalteten ökologischen Verhältnisse auf kleinräumiger, lokaler Ebene nicht mehr vorkommen können.

In Tab. 2 sind anschauliche, wissenschaftlich fundierte Beispiele und Erkenntnisse samt Quellenangaben zusammengestellt, die zeigen, wie einzelne Tierarten durch von Bibern verursachte Landschaftsveränderungen beeinflusst werden können. Besonders für den zoologischen Artenschutz und die Renaturierungsplanung sollten die weltweiten wissenschaftlichen Erkenntnisse über die Effekte des Bibers auf Gewässersysteme von großem Interesse sein. So schlagen TÖRNBLUM et al. (2011) vor, Biber als „Werkzeuge“ für das Wassermanagement und als geeignetes Instrument zur Erreichung eines „guten ökologischen Zustands“ kleiner und mittelgroßer Bäche einzusetzen, um so die Ziele der EU-Wasserrahmenrichtlinie in Schweden zu erreichen. TÖRNBLUM et al. (2011) schlussfolgern, dass der gute ökologische Zustand von kleineren Bächen in vielen Fällen Eigenschaften aufweisen müsse, wie über längere Zeiträume von Bibern beeinflusste Gewässersysteme sie zeigen. NUMMI & HOLOPAINEN (2014) verweisen auf das in einer Langzeitstudie im borealen Finnland über 21 Jahre festgestellte Renaturierungspotenzial von Bibern, wobei Watvögel als Zielarten dienen.

Für Schottland publizierten LAW et al. (2017) umfangreiche Erkenntnisse einer ersten gezielt durch Biberwirkung gestützten Renaturierung eines degradierten Niedermoors. Die über einen Zeitraum von zwölf Jahren durch die Tätigkeit der Biber erreichten Verbesserungen in Bezug auf Pflanzendiversität und Lebensraumheterogenität unterstreichen das Potenzial von Bibern für die Renaturierung von Feuchtlandsräumen (LAW et al. 2017). Eine relevante Perspektive stellt dabei der durch Biber bewirkte Habitatverbund von Feuchtgebieten (HOOD & LARSSON 2015) dar, der sich, wie DALBECK et al. (2014) für Grasfrösche zeigten, positiv auf Tierpopulationen auswirken kann.

Dank

Wir danken Herrn Dr. Lutz Dalbeck (Düren) für Hinweise zum Text einer früheren Manuskriptversion. Herrn Wolfram Otto (Kühlenhagen) danken wir für die Bereitstellung von Fotos.

Literatur

Aus Umfangsgründen steht das ausführliche Literaturverzeichnis unter www.nul-online.de (Webcode **NuL2231**) zur Verfügung.

KONTAKT

PD Dr. Robert Sommer, ist freiberuflicher Wissenschaftler und Privatdozent für Zoologie an der Universität Rostock, wo er auch einen Lehrauftrag im Fach Ur- und Frühgeschichte hat. Arbeitsschwerpunkte Tierökologie, Steinzeitgeschichte, Paläoökologie, Biodiversität und Naturschutzbiologie. 1994–2000 Studium der Biologie, 2004 Promotion im Fach Zoologie an der Universität Rostock. 2006–2008 Volontariat in der Abteilung Herpetologie am Museum für Tierkunde in Dresden. 2010 Habilitation im Fach Ökologie an der Christian-Albrechts-Universität Kiel.

> robert.sommer@uni-rostock.de



Venja Ziarnetzky, M. Sc., ist Umweltingenieurin bei einem der größten Infrastrukturunternehmen Europas. Betreuung der Umweltplanung in allen Leistungsphasen der Baumaßnahmen, inklusive des Projektabschlusses und der damit verbundenen Kompensationsverpflichtungen. Absolvierte ihr Bachelor-Studium in Geographie 2011 an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, 2014 Master in Environmental Management an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel mit einem Thema über Biber und Biodiversität.

> v.ziarnetzky@web.de



Ulrich Messlinger, Dipl.-Biol., arbeitet als freiberuflicher Gutachter. Arbeitsschwerpunkte faunistische Erfassungen (v. a. Vögel, Amphibien, Libellen), Monitoring der Effekte von Biberaktivitäten, Gewässerrenaturierung sowie Naturschutz- und Landschaftspflegemaßnahmen. 1980–1987 Studium der Biologie an der Universität Würzburg.

> u.messlinger@t-online.de

Prof. Dr. Volker Zahner, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf

> volker.zahner@hswt.de

Literaturverzeichnis zur Veröffentlichung:

SOMMER, R., ZIARNETZKY, V., MESSLINGER, U., ZAHNER, V. (2019): Der Einfluss des Bibers auf die Artenvielfalt semiaquatischer Lebensräume – Sachstand und Metaanalyse für Europa und Nordamerika. Naturschutz und Landschaftsplanung 51 (3), 108-115.

- ANDERSON, C. B., ROSEMOND, A. D. (2007): Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhances ecosystem function in Cape Horn, Chile. *Oecologia*, 154, 141–153.
- ANDERSON, N. L., PASZKOWSKI, C. A., HOOD, G. A. (2014): Linking aquatic and terrestrial environments: can beaver canals serve as movement corridors for pond-breeding amphibians? *Animal Conservation* 18, 287-294.
- ANDRZEJEWSKA-WIERZBICKA, M., BERESZYŃSKI, M. (2000): Ekologia oraz środowiskotwórcza rola bobra europejskiego (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) w dolinie strumienia Kończak. (Ecology and environmental role of the European beaver in the Kończak stream valley). *Roczniki AR w Poznaniu, Zootechnika* 52, 3-24.
- ARNDT, E., DOMDEI, J. (2011): Influence of beaver ponds on the macroinvertebrate benthic community in lowland brooks. *Polish Journal of Ecology* 59, 799-811.
- AZNAR, J. C., DESROCHERS, A. (2008): Building for the future: abandoned beaver ponds promote bird diversity. *Ecoscience* 15, 250-257.
- BAKER, B. W., DUCHARME, H. C., MITCHELL, D. C. S., STANLEY, T. R., PEINETTI, H. R. (2005): Interaction of beaver and elk herbivory reduces standing crop of willow. *Ecological Applications* 15, 110-118.
- BEARD, E. B. (1953): The Importance of Beaver in Waterfowl Management at the Seney National Wildlife Refuge. *Journal of Wildlife Management* 17, 398-436.
- BALAČIAUSKAS, L., BALAČIAUSKIENĖ, L., TRAKIMAS, G. (2001): Beaver influence on amphibian breeding in the agrolandscape. In: CZECH, A., SCHWAB, G. (Hrsg.), *The European Beaver in a new millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 2000 Białowieża, Poland*. Carpathian Heritage Society, Kraków, 105-112.
- BARTEL, R. A., HADDAD, N. M., WRIGHT, J. P. (2010): Ecosystem engineers maintain a rare species of butterfly and increase plant diversity. *Oikos* 119, 883-890.
- CIECHANOWSKI, M., KUBIC, W., RYMKIEWICZ, A., ZWOLICKI, A. (2011): Reintroduction of beavers *Castor fiber* may improve habitat quality for vespertilionid bats foraging in small river valleys. *European Journal of Wildlife Research* 57, 737-747.
- COLLEN, P., GIBSON R. J. (2001): The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on Fish – a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10, 439–461.
- CUNNINGHAM, J. M., CALHOUN, A. J. K., GLANZ, W. E. (2007): Pond-breeding amphibian species richness and habitat selection in a beaver-modified landscape. *Journal of Wildlife Management* 71, 2517–2526.
- CZERNIAWSKI, R., SŁUGOCKI, Ł., KOWALSKA-GÓRALSKA, M. (2017): Effects of beaver dams on the zooplankton assemblages in four temperate lowland streams (NW Poland). *Biologia* 72, 417-430.
- DALBECK, L. (2011): Biberlichtungen als Lebensraum für Heuschrecken in Wäldern der Eifel. *Articulata* 26, 97-108.
- , JANSSEN, J., VÖLSGEN, S. L. (2014): Beavers (*Castor fiber*) increase habitat availability, heterogeneity and connectivity for common frogs (*Rana temporaria*). *Amphibia- Reptilia* 35, 321-329.
- , LÜSCHER, B., OHLHOFF, D. (2007): Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland. *Amphibia-Reptilia* 28, 493-501.
- DERWICH, A., BRZUSKI, P., HĘDRZAK, M. (2007): *Bóbr w biotopach Bieszczadów Wysokich* (Beavers in biotopes of the western Bieszczady). Wydawnictwo Drukpol, Kraków, 112 pp.
- DEVAUX, B. (2000): Der Schutz der Europäischen Sumpfschildkröte *Emys orbicularis* (L.) in der Provence (Frankreich). *Stapfia* 69, 195-204.

- ECKE, F., LEVANONI, O., AUDET, J., CARLSON, P., EKLÖF, K., HARTMAN, G., MCKIE, B., LEDESMA, J., SEGERSTEN, J., TRUCHY, A., FUTTER, M. (2017): Meta-Analysis of environmental effects of beaver in relation to artificial dams. *Environmental Research Letters* 12, 113002.
- FRANCE, R. L. (1997): The importance of beaver lodges in structuring littoral communities in boreal headwater lakes. *Canadian Journal of Zoology* 75, 1009-1013.
- FREITAG, H., STUBBE, M., HEIDECHE, D. (2001): Das Makrozoobenthos in der Zönosestruktur und die Saprobie unter Einfluss des Elbe-Bibers. *Säugetierkundliche Informationen* 5, 35-56.
- FYODOROV, F. V., YAKIMOVA, A. E. (2012): Changes in Ecosystems of the Middle Taiga due to the impact of Beaver Activities, Karelia, Russia. *Baltic Forestry* 18, 278-287.
- GROVER, A. M., BALDASSARRE, G. A. (1995): Bird species richness within beaver ponds in South-Central New York. *Wetlands* 15, 108-118.
- GURNELL, A. M. (1998): The hydromorphological effects of beaver dam-building activity. *Progress in Physical Geography* 22, 167-189.
- GURNELL, J., GURNELL, A. M., DEMERITT, D., LURZ, P. W. W., SHIRLEY, M. D. F., RUSHTON, S. P., FAULKES, C. G., NORBERT, S., HARE, E. J. (2009): The feasibility and acceptability of reintroducing the European beaver to England. Report for: Natural England and the People's Trust for Endangered Species.
- HANÖFFER, S., SCHURLI, C. (2003): Einfluss der Dammbauaktivität des Bibers auf die Fischzönosen im Mühlbach bei Niederhummel (Lkr. Freising). Diplomarbeit Hochschule Weihenstephan, Freising. VI, 123 S.
- HÄGGLUND, A., SJÖBERG, G. (1999): Effects of beaver dams on the fish fauna of forest streams. *Forest Ecology and Management*, 115, 259-266.
- HARTHUN, M. (1999): Der Einfluss des Bibers (*Castor fiber albus*) auf die Fauna (Odonata, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera) von Mittelgebirgsbächen in Hessen (Deutschland). *Limnologica* 29, 449-464.
- HOOD, G. A., BAYLEY, S. E. (2009): A comparison of riparian plant community response to herbivory by beavers (*Castor canadensis*) and ungulates in Canada's boreal mixed-wood forest. *Forest Ecology and Management* 258, 1979-1989.
- , LARSSON, D. G. (2014): Beaver-created habitat heterogeneity influences aquatic invertebrate assemblages in Boreal Canada. *Wetlands* 34, 19-29.
- , LARSON, D. G. (2015): Ecological engineering and aquatic connectivity: a new perspective from beaver-modified wetlands. *Freshwater Biology* 60, 198-208.
- JANISZEWSKI, P., HANZAL, V., MISIUKIEWICZ, W. (2014): The eurasian beaver (*Castor fiber*) as a key stone species – a literature review. *Baltic Forestry* 20, 277-286.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H., SHACHAK, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- KARRAKER, N. E., GIBBS, J. P. (2009): Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod: a case study of vernal pools and beaver ponds. *Biological Conservation* 142, 2293–2302.
- KEMP, P. S., WORTHINGTON, T. A., LANGFORD, T. E. L., TREE, A. R. J., GAYWOOD, M. J. (2012): Qualitative and quantitative effects of reintroduced beavers on stream fish. *Fish and Fisheries* 13, 158-181.
- KESMINAS, V., STEPONĖNAS, A., PLIŪRAITĖ, V., VIRBICKAS, T. (2013): Ecological Impact of Eurasian Beaver (*Castor fiber*) activity on fish communities in Lithuanian trout streams. *Annual Set The Environment Protection Rocznik Ochrona Środowiska* 15, 59-80.
- KUKUŁA, K., BYLAK, A. (2010): Ichthyofauna of a mountain stream dammed by beaver. *Archives of Polish Fisheries* 18, 33-43.
- LAW, A., MCLEAN, F., WILLBY, N. J. (2016): Habitat engineering by beaver benefits aquatic biodiversity and ecosystem processes in agricultural streams. *Freshwater Biology* 61, 486-499.
- , GAYWOOD, M. J., JONES, K. C., RAMSAY, P., WILLBY, N. J. (2017): Using ecosystem engineers as tool in habitat restoration and rewilding: beaver and wetlands. *Science of the Total Environment* 605-606, 1021-1030.
- METTS, B. S., LANHAM, J. D., RUSSELL, K. R. (2001): Evaluation of Herpetofaunal Communities on Upland Streams and Beaver-Impounded Streams in the Upper Piedmont of South Carolina. *The American Midland Naturalist* 145, 54-65.

- NAIMAN, R. J., MELILLO, J. M., HOBBIE, J. E. (1986): Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* 67, 1254–1269.
- NUMMI, P. (1989): Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. *Annales Zoologici Fennici* 26, 43-52.
- (1992): The importance of beaver ponds to waterfowl broods: an experiment and natural tests. *Annales Zoologici Fennici* 29, 47-55.
- , HAHTOLA, A. (2008): The beaver as an ecosystem engineer facilitates teal breeding. *Ecography* 31, 519-524.
- , HOLOPAINEN, S. (2014): Whole-community facilitation by beaver: ecosystem engineer increases waterbird diversity. *Aquatic Conservation: Marine and freshwater Ecosystems* 24, 623-633.
- , PÖYSÄ, H. (1997): Population and community level responses in *Anas*-species to patch disturbance caused by an ecosystem engineer, the beaver. *Ecography* 20, 580-584.
- , KATTAINEN, S., ULANDER, P., HAHTOLA, A. (2011): Bats benefit from beavers: a facilitative link between aquatic and terrestrial food webs. *Biodiversity and Conservation* 20, 851–859.
- PARKER, H., RØNNING, O. C. (2007): Low potential for restraint of anadromous salmonid reproduction by beaver *Castor fiber* in the Numedalslgen river catchment, Norway. *River Research and Applications* 23, 752-762.
- PLIŪRAITĖ, V., KESMINAS, V. (2012): Ecological impact of Eurasian beaver (*Castor fiber*) activity on macroinvertebrate communities in Lithuanian trout streams. *Central European Journal of Biology* 7, 101-114.
- POPESCU, V. D., GIBBS, J. P. (2009): Interactions between climate, beaver activity, and pond occupancy by the cold-adapted mink frog in New York State, USA. *Biological Conservation* 142, 2059-2068.
- ROLLAUFS, P., HERING, D., LOHSE, S. (2001): Composition, invertebrate community and productivity of a beaver dam in comparison to other stream habitat types. *Hydrobiologia* 459, 201-212.
- ROSELL, F., BOSZER, O., COLLEN, P., PARKER, H. (2005): Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review* 35, 248-276.
- RUNYON, M. J., TYERS, D. B., SOWELL, B. F., GOWER, C. N. (2014): Aspen restoration using beaver on the Northern Yellowstone winter range under reduced ungulate herbivory. *Restoration Ecology* 22, 555-561.
- RUSSELL, K. R., MOORMAN, C. E., EDWARDS, J. K., METTS, B. S., GUYNN, D. C. JR. (1999): Amphibian and reptile communities associated with beaver (*Castor canadensis*) ponds and unimpounded streams in the Piedmont of South Carolina. *Journal of Freshwater Ecology* 14, 149–158.
- SAMAS, A. (2016): Impact of the keystone species, the eurasian beaver (*Castor fiber*), on habitat structures and its significance to mammals. PhD thesis, Vilnius University, 133 pp.
- SCHLOEMER, S., DALBECK, L. (2014): Der Einfluss des Europäischen Bibers (*Castor fiber*) auf Mittelgebirgsbäche der Nordeifel (NRW) am Beispiel der Libellenfauna (Odonata). In: NITSCHKE, K. A. (Hrsg.), Tagungsband Ergebnisse der Nationalen Bibertagung in Dessau-Roßlau, Sachsen-Anhalt, pp. 25-29.
- SIDOROVICH, V. (2011): Analysis of vertebrate predator-prey community. Tesey Publisher, Minsk, 736 pp.
- SIKORA, A., RYS, A. (2004): Distribution, abundance and habitat preferences of the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* in the regions of Warmia and Masuria. *Notatki Ornitologiczne* 45, 253–262.
- SMITH, J. M., MATHER, M. E. (2013): Beaver dams maintain fish biodiversity by increasing habitat heterogeneity throughout a low-gradient stream network. *Freshwater Biology* 58, 1523-1538.
- SNODGRASS, J. W., MEFFE, G. K. (1998): Influence of beavers on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position. *Ecology* 79, 928-942.
- STEVENS, C. E., PASZKOWSKI, C. A., FOOTE, A. L. (2007): Beaver (*Castor canadensis*) as a surrogate species for conserving anuran amphibians on boreal streams in Alberta, Canada. *Biological Conservation* 134, 1–13.
- STRINGER, A. P., GAYWOOD, M. J. (2016): The impact of beavers *Castor* ssp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. *Mammal Review* 46, 270-283.

- TÖRNBLOM, J., ANGELSTAM, P., HARTMAN, G., HENRIKSON, L., SJÖBERG, G. (2011): Towards a research agenda for water policy implementation: knowledge about beaver (*Castor fiber*) as a tool for water management with a catchment perspective. *Baltic Forestry* 17, 154-161.
- TUMIEL, T. (2008): Abundance and distribution of the three-toed woodpecker in the Puszcza Knyszynska forest in 2005-2007. *Notatki Ornitologiczne* 49, 74–80.
- WRIGHT, J. P. (2009): Linking populations to landscapes: richness scenarios resulting from changes in the dynamics of an ecosystem engineer. *Ecology* 90, 3418-3429.
- , JONES, C. G., FLECKER, A. S. (2002): An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132, 96-101.
- ZAHNER, V., HANÖFFER, S., SCHURLI, C., MÜLLER, S. (2006): Beaver induced structure change along a stream in Bavaria and its influence on fish fauna and indicator beetles. In: ZAHNER, V., SCHWAB, G., SCHMIDBAUER, M., NITSCHKE, K.-A., BUSER, P. E. (Hrsg.): Abstracts from the 4th European Beaver Symposium. Fachhochschule Weihenstephan, Freising, Germany, pp. 68.

Literaturquellen, die ausschließlich für die Meta-Analyse genutzt wurden

- ANDERSON, C. B., GRIFFITH, C. R., ROSEMOND, A. D., ROZZI, R., DOLLENZ, O. (2006): The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile. Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biological Conservation* 128, 467-474.
- BROMLEY, C. K., HOOD, G. A. (2013): Beavers (*Castor canadensis*) facilitate early access by Canada geese (*Branta canadensis*) to nesting habitat and areas of open water in Canada's boreal wetlands. *Mammalian Biology* 78, 73-77.
- BRZYSKI, J. R., SCHULTE, B. A. (2009): Beaver (*Castor canadensis*) Impacts on Herbaceous and Woody Vegetation in Southeastern Georgia. *The American Midland Naturalist* 162, 74-86.
- CLIFFORD, H. F., WILEY, G. M., CASEY, R. J. (1993): Macroinvertebrates of a beaver-altered boreal stream of Alberta, Canada, with special reference to the fauna on the dams. *Canadian Journal of Zoology* 71, 1439-1447.
- CRISLER, J. D., RUSSELL, F. L. (2010): Patterns in Beaver Herbivory in South-Central Kansas Riparian Woodlands. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 113, 161-176.
- 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, 83-92.
- KRYLOV, A. V. (2008): Impact of the Activities of Beaver on the Zooplankton of a Piedmont River (Mongolia). *Inland Water Biology* 1, 73-75.
- 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.
- LESICA, P., MILES, S. (2004): Beavers indirectly enhance the growth of russian olive and tamarisk along eastern montana rivers. *Western North American Naturalist* 64, 93-100.
- MARGOLIS, B. E., RAESLY, R. L., SHUMWAY, D. L. (2001): The effect of beaver created wetlands on the benthic macroinvertebrate assemblages of two Appalachian streams. *Wetlands* 21, 554-563.
- MARTINSEN, G. D., DRIEBE, E. M., WHITHAM, T. G. (1998): Indirect interactions mediated by changing plant chemistry: Beaver browsing benefits beetles. *Ecology* 79, 192-200.
- MCDOWELL, D. M., NAIMAN, R. J. (1986): Structure and function of a benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*). *Oecologia* 68, 481-489.
- MITCHELL, C. C., NIERING, W. A. (1993): Vegetation change in a topogenic bog following beaver flooding. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120, 136-147.
- NAIMAN, R. J., MCDOWELL, D. M., FARR, B. S. (1984): The influence of beaver (*Castor canadensis*) on the production dynamics of aquatic insects. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 22, 1801-1810.
- NOLET, B., HOEKSTRA, A., OTTENHEIM, M. M. (1994): Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest. *Biological Conservation* 70, 117-128.

- OBIDZIŃSKI, A., ORCZEWSKA, A., CIELOSZCZYK, P. (2011): The impact of beavers' (*Castor fiber* L.) lodges on vascular plant species diversity in forest landscape. *Polish Journal of Ecology* 59, 63-73.
- SCHLOSSER, I. (1995): Dispersal, boundary processes, and trophic-level interactions in streams adjacent to beaver ponds. *Ecology* 76, 908-925.
- SUZUKI, N., MCCOMB, B. (2004): Associations of small mammals and amphibians with beaver-occupied streams in the Oregon Coast Range. *Northwest Science* 78, 286-292.
- WESTBROOK, C. J., COOPER, D. J., BAKER, B. W. (2011): Beaver assisted river valley formation. *River Research and Applications* 27, 247-256.
- WRIGHT, J. P., FLECKER, A. S., JONES, C. G. (2003): Local vs. Landscape controls on plant species richness in beaver meadows. *Ecology* 84, 3162-3173.