

Der Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus

1. Die Suche nach dem Taktgeber

Urs Breitenmoser und Christine Breitenmoser-Würsten
(Text und Abbildungen)

Wohl jedes Ökologie-Lehrbuch enthält ein Kapitel über die Wirkung von Raubtieren auf ihre Beutetiere, und unweigerlich wird man in diesem Kapitel auf eine Abbildung stossen, die zwei langen, regelmässigen und leicht versetzten Gebirgsketten gleicht. Die beiden Kurven zeigen die rhythmischen Schwankungen der Populationen von Luchs und Schneeschuhhase in Kanada, ein Phänomen, das als der "Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus" in die ökologische Literatur eingegangen ist und als eines der berühmtesten Beispiele von Räuber-Beute-Beziehungen gilt. Seine Allgemeingültigkeit für den Einfluss von Raubtieren auf ihre Beutetierbestände war und ist aber sehr umstritten. Überhaupt ist die Ursache des regelmässigen "Auf und Ab" der Hasen und Luchse noch kaum bekannt. Die Lösung dieses ökologischen Rätsels beschäftigt Biologen seit nunmehr 100 Jahren. Viele Theorien wurden entwickelt und wieder verworfen. Langsam scheint sich jedoch der Kreis zu schliessen; wie oft in der Wissenschaft beginnt sich erst durch die Synthese aller Einzelarbeiten ein klareres Bild abzuzeichnen. In diesem Artikel stellen wir den historischen Hintergrund des Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus dar und arbeiten den heutigen Stand des Wissens auf. In einem zweiten Artikel werden wir dann den ökologischen Auswirkungen des Zyklus auf die Arten im nördlichen Wald nachgehen.



Schwankungen in der Individuenzahl natürlicher Populationen sind normal. Viele dieser Schwankungen erfolgen regelmässig. Am selbstverständlichsten sind jährlich wiederkehrende Populationshochstände, die bei uns an die warme Jahreszeit - man denke an die Insekten - und in subtropischen und tropischen Gebieten an die Regenzeit gebunden sind. Daneben kennen wir aber auch regelmässige Populationsschwankungen, die einem längeren zeitlichen Rhythmus folgen; wir bezeichnen sie als **biologische Zyklen**. Bekannt sind solche von Insekten, Fischen und Nagetieren, wie etwa die 4-Jahres-Zyklen unserer Wühlmäuse oder die legendären 7-Jahres-Zyklen der Lemminge. Kein einziges dieser Beispiele lässt sich jedoch bezüglich seiner geographischen Ausdehnung und der Zeitspanne der Datenserie mit dem Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus in Nordamerika vergleichen.

Das aussergewöhnliche Beispiel verdanken wir königlicher Arroganz und buchhalterischer Beharrlichkeit. Im Jahre 1670 überliess der englische König Charles II der soeben gegründeten 'Company of Adventurers of England trading into Hudson's Bay' alles Land, dessen Wässer in die von Henry Hudson 1610 entdeckte Meeresbucht fliessen. Damit verschenkte er ohne es zu wissen ein Gebiet von fast vier Millionen Quadratkilometer. In den nächsten 300 Jahren führte die 'Hudson's Bay Company' (kurz die 'Bay' genannt) gewissenhaft Buch über ihr wichtigstes Geschäft, den Pelzhandel. In den Unterlagen der 'Bay' "entdeckten" Biologen Ende des letzten Jahrhunderts ein interessantes Phänomen: Zwei der wichtigsten Pelztiere, der Schneeschuhhase (*Lepus americanus*) und der Kanadaluchs (*Lynx canadensis*) durchliefen regelmässige, zehn Jahre dauernde Schwankungen (Abb. 1). Streng genommen zeigen die Daten nicht den Verlauf der Populationen, sondern die Menge der an die 'Bay' abgelieferten Felle. Vorderhand wollen wir jedoch davon ausgehen, dass die Felldaten den Populations-Zyklus repräsentieren. Dabei bezeichnen wir als "den Zyklus" das Phänomen der 10-Jahres-Populationsschwankungen im nördlichen Amerika, ungeachtet der betrachteten Arten.

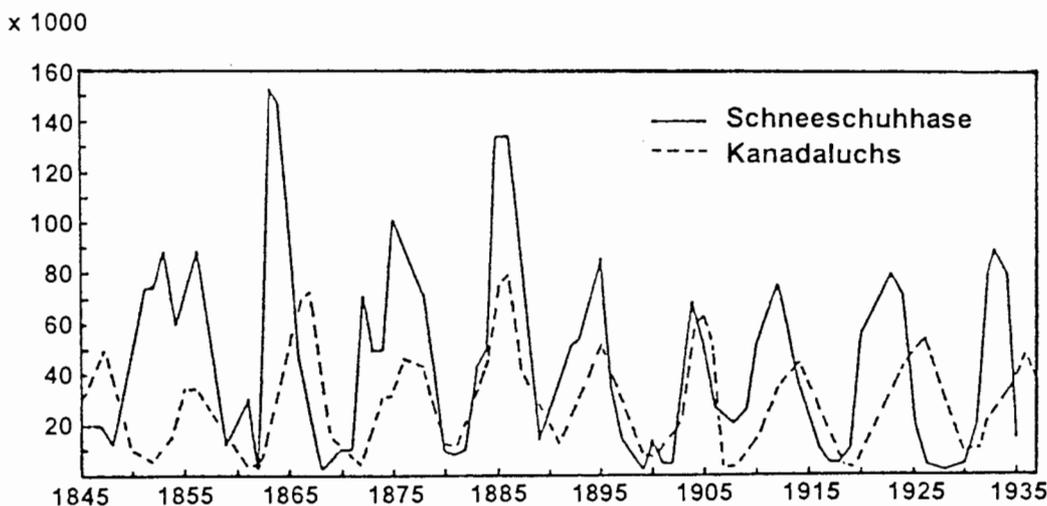
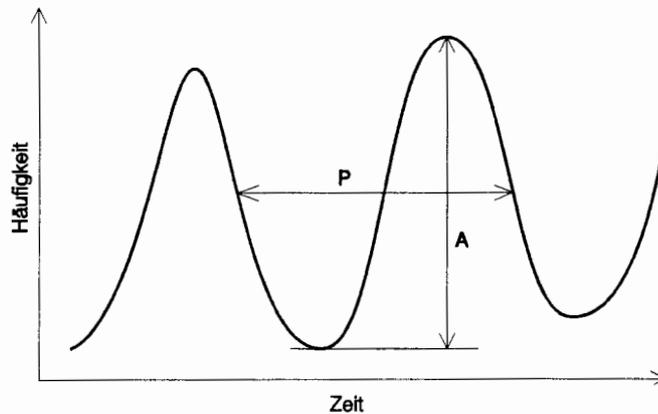


Abb. 1: Regelmässige Schwankungen der Eingänge von Schneeschuhhasen- und Kanadaluchsfellen aus den Unterlagen der 'Hudson's Bay Company' in Kanada. Die Zahl der Luchsfelle folgt der Entwicklung der Hasenfelle mit einer Verzögerung von 1 - 2 Jahren. Aus Tschumi (1980).



Was ist ein Zyklus ?

Ein **Zyklus** ist eine Folge gleichartiger Ereignisse, die in regelmässigen zeitlichen Abständen wiederkehren. Graphisch wird ein Zyklus dargestellt, indem eine Variable (= eine veränderliche Grösse, meistens eine Häufigkeit) gegen eine Zeitachse aufgetragen wird. Den maximalen Ausschlag (= die Differenz zwischen dem tiefsten und dem folgenden höchsten Punkt) der Kurve bezeichnet man als **Amplitude (A)**, die Zeitdifferenz zwischen zwei identischen Punkten auf der Kurve als **Wellenlänge oder Periode (P)**. Zwei oder mehrere Zyklen verlaufen **synchron**, wenn sie die gleichen Perioden haben. Wenn zudem der Zeitpunkt des Höchst- oder Tiefststands übereinstimmt, sind die Zyklen in **Phase**. In der Physik wird eine zyklische Bewegung auch als **Schwingung oder Oszillation** bezeichnet. Sehr regelmässige Oszillationen können zyklische Vorgänge steuern; sie dienen als **Taktgeber**. Zum Beispiel steuert die Gitterschwingung eines Quarz die zyklischen Bewegungen einer Uhr. Auch biologische Zyklen brauchen einen (äusseren) Taktgeber, damit sie regelmässig oder synchron verlaufen. Als Steuergrössen können **astronomische Bewegungen** wirken, etwa die Rotation eines Planeten um die eigene Achse (Tag-Nacht-Zyklus) oder sein Kreisen um einen Stern (Sommer-Winter-Zyklus).



Der Sonnenflecken-Zyklus

Neben diesen selbstverständlichen zyklischen Vorgängen existieren mittel- und langfristige astro-physikalische Zyklen, die - für einen vergänglichen Menschen kaum wahrnehmbar - klimatische Schwankungen auf der Erde steuern. Einer der bekanntesten ist der **Sonnenfleckenzyklus**; in China wird er seit mehr als 2000 Jahren beobachtet. Sonnenflecken sind dunkle Stellen in der Nähe des Sonnenäquators, die hohe Magnetfelder, aber relativ geringe Temperaturen anzeigen. Einzelne Flecken haben eine Lebensdauer von wenigen Tagen bis einigen Monaten. Die Flecken sind umgeben von Gebieten mit erhöhter Temperatur, den sogenannten Sonnenfackeln. Die Gesamtzahl der Sonnenflecken bzw. -fackeln ist ein Mass für die Aktivität der Sonne. Die Zahl der Flecken folgt einer zyklischen Bewegung, deren mittlere Periode 10.6 Jahre beträgt, die aber zwischen 7 und 15 Jahren schwanken kann. Auch die Amplitude ist nicht konstant. Geringe Maxima wurden Ende des 18. Jahrhunderts beobachtet, mit einem "minimalen Maximum" im Jahr 1816. Gegenwärtig befinden wir uns in einer Phase ausserordentlich hoher Sonnenaktivität. Die Jahre 1957 und 1990 brachten die höchsten je gemessenen Sonnenflecken-Maxima.

Für die indianischen Fallensteller und weissen Händler war der Zyklus selbstverständlich. Schon 1820 berichtete Peter Fidler, ein Agent der 'Bay', dass Luchse alle 8-10 Jahre häufig seien. Er machte auch bereits die Verbindung zur Häufigkeit des Schneeschuhhasen. Erst um die Jahrhundertwende begannen sich jedoch Biologen für die ausserordentliche Datenserie aus der Buchhaltung der 'Bay' zu interessieren. Die frühesten Autoren beschäftigten sich vor allem mit dem Luchs-Zyklus, weil der Luchs als wertvolles Pelztier von der 'Bay' sorgfältiger dokumentiert wurde als der Schneeschuhhase. Der Zusammenhang zwischen den beiden Zyklen war aber für die meisten offensichtlich:

"It [the lynx] lives on Rabbits, follows the Rabbits, thinks Rabbits, tastes like Rabbits, increases with them, and on their failure dies of starvation in the unrabbitted woods." (Der Luchs lebt von Hasen, folgt den Hasen, denkt an Hasen, schmeckt nach Hasen, steigt mit ihnen an und verhungert nach ihrem Niedergang in den hasenlosen Wäldern. Seton 1912.)

Die erste zusammenfassende Darstellung legten Elton & Nicholson (1942) vor. Bei der biologischen Auswertung der Daten der 'Bay' sahen sie sich zwei Problemen gegenüber: Erstens erschwerte der oft über ein Jahr dauernde Transport der Felle zu den Auktionen in London das Feststellen des Erbeutungsjahrs, und zweitens verwischten die wechselnden geographischen Verwaltungseinheiten mit der zunehmenden Erschliessung des Nordwestens den Herkunfts-ort der Felle. Elton und Nicholson (1942) schälten akribisch die biologisch relevanten Daten aus den heterogenen Unterlagen heraus; ihre Arbeit ist deshalb hervorragend geeignet, um die beiden wichtigsten Phänomene des Zyklus darzustellen:

- die strenge Periodizität und
- die Synchronisation.

1. Periodizität

In den gesamten Luchsfell-Exporten der 'Hudson's Bay Company' aus Kanada ist über einen sehr langen Zeitraum (1730-1820, 1820-1940) eine **gleichbleibende Wellenlänge (Periode)** von meistens 10 Jahren feststellbar (Abb. 2). Die mittlere Periodenlänge beträgt allerdings nicht genau 10 Jahre. Elton & Nicholson (1942) fanden zwischen 1752 und 1935 insgesamt 19 vollständige Zyklen mit einer mittleren Dauer von 9.63 Jahren. Die **Amplitude** kann stark schwanken. Die Bedeutung der unterschiedlichen Amplituden ist unklar, weil in den 'Bay'-Daten biologische und anthropogene (= durch den Menschen verursachte) Einflüsse nicht auseinander zu halten sind. Die meisten Autoren nehmen zum Beispiel an, dass die geringen Spitzenerträge in den Jahren 1778-1790 (s. Abb. 2) Folge einer Pockenepidemie waren, die unter den Indianern wütete. Bemerkenswert ist dann allerdings, dass in diesem Zeitabschnitt auf eine hohe Spitze ein tiefes Tal und auf eine schwache Spitze ein relativ hohes Tal folgt.

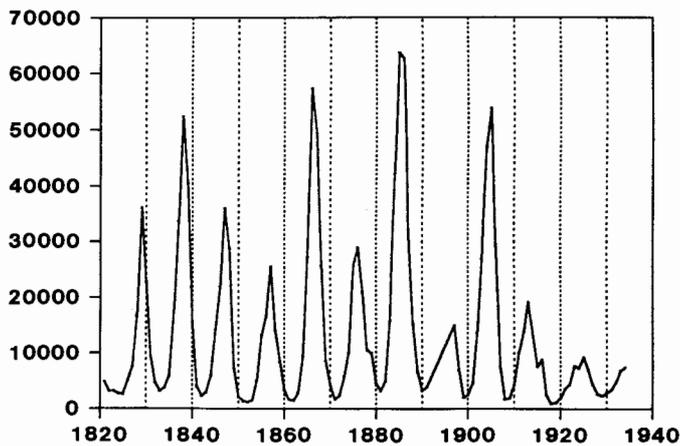
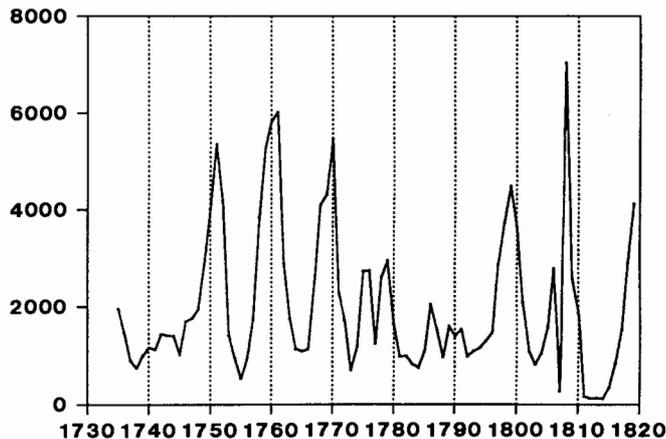


Abb. 2: Zyklische Schwankung der Luchspopulation in Kanada in den Jahren 1735-1935, dargestellt anhand der Daten der 'Hudson's Bay Company'. Aus Elton & Nicholson (1942).

2. Synchronisation

Schneeschuhhase und Kanadaluchs haben eine fast deckungsgleiche Verbreitung auf dem nordamerikanischen Kontinent (Abb. 3), mit einer Ost-West-Ausdehnung von über 6000 km und einer Süd-Nord-Ausdehnung, die sich über mehr als 3000 km erstreckt (40° bis fast 70° nördliche Breite). Mit Ausnahme der südlichsten Gebiete manifestiert sich der Zyklus über das ganze Areal der beiden Arten. Da die Periodenlänge nicht immer genau 10 Jahre beträgt, sollten sich eigentlich über eine so riesige Fläche lokale Unterschiede herausbilden, ähnlich wie dies beim Lemming-Zyklus in Skandinavien der Fall ist. Dort kann im selben Jahr in einem Gebiet ein Hoch, in einem anderen ein Tief beobachtet werden. Elton & Nicholson (1942) indessen haben die Luchsdaten der 'Bay' für den Zeitraum von 1820 - 1935 nach Grossregionen aufgeschlüsselt, und sie fanden eine verblüffende **Synchronisation zwischen den Gebieten** (Abb. 4). Tatsächlich existieren aber auch lokale Unterschiede: In 47 messbaren regionalen Zyklen fanden die Autoren Periodenlängen, die zwischen 7 und 12 Jahren variierten (Abb. 5). Offenbar vermögen lokale ökologische Einflüsse die Periodenlänge zu verkürzen oder zu verlängern. Erstaunlicherweise bleibt der Zyklus über grosse Flächen betrachtet trotzdem synchron (Abb. 4).





Abb. 3: Verbreitung von Schneeschuhhase (*Lepus americanus*; // // // //) und Kanadaluchs (*Lynx canadensis*; ||| |) auf dem nordamerikanischen Kontinent.

Interpretationen

Seit der Entdeckung des Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus wurde über die Kräfte spekuliert, die ihn antreiben. Der unvergleichliche Datensatz der 'Bay' ist eine Goldgrube für alle, die mit Modellen arbeiten. Entsprechend umfangreich ist die Literatur, die sich mit den Zusammenhängen zwischen den beiden Zyklen beschäftigt, sie theoretisch-mathematisch zu beschreiben versucht oder nach Korrelationen (= Wechselbeziehungen) mit Umweltfaktoren forscht. Die Suche nach dem Gral erfolgte auf verschiedenen Wegen:

- Anthropogene Einflüsse,
- Räuber-Beute-Interaktionen oder
- systeminterne und äussere Faktoren.

Anthropogene Einflüsse

Zunächst müssen wir uns fragen, ob die Daten aus den Unterlagen der 'Hudson's Bay Company' überhaupt den tatsächlichen Verlauf der beiden Populationen repräsentieren, oder ob wir lediglich Schwankungen in der Anzahl erbeuteter Pelztiere beobachten, die durch den Erwerb, den Transport oder die Vermarktung der Felle zustande kamen. Schon frühe Interpreten argwöhnten, dass der Zyklus ein Artefakt (= künstliches Erzeugnis) sei. Das "Auf und Ab" der Schneeschuhhasen in den Waldgebieten Kanadas ist jedoch so offensichtlich, und die Schilderungen von Menschen, die dort gelebt hatten, waren so eindrücklich, dass die meisten Biologen den Hasen-Zyklus oder zumindest die Schwankungen der Schneeschuhhasen als reel akzeptierten und lediglich die Existenz des Luchs-Zyklus anzweifelten. Einige Autoren beispielsweise postulierten einen Zusammenhang zwischen der wirtschaftlichen Situation oder der Mode in Europa und der Menge importierter Luchspelze; diese Vermutungen bestätigten sich aber nicht.

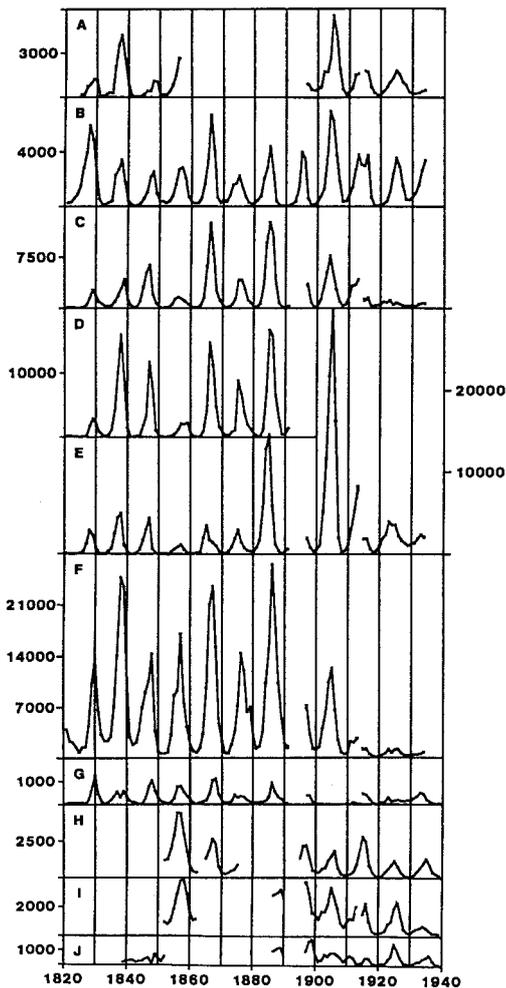


Abb. 4: Synchronisation des Populationszyklus. Daten des Luchsfellhandels in Kanada wurden nach Regionen aufgeteilt und analysiert.

Von Nordwesten nach Südosten:

A: West B: Mackenzie River

C: West Central D: Upper Saskatchewan

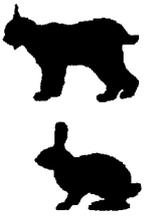
E: Athabasca Basin

F: Winnipeg Basin G: North Central

H: James Bay I: Lakes J: Gulf.

Aus Elton & Nicholson (1942).

Eine spannende Hypothese äusserte Winterhalder (1980). Er sah den Luchs-Zyklus als ein Resultat der Jagd- und Pelztierfang-Tradition der Cree-Ojibwa Indianer, die den bedeutendsten Teil der 'Bay'-Ernte einbrachten. In der kargen kanadischen Taiga sind grosse Wildarten wie Elch oder Karibu nicht sehr häufig, und ihre Erbeutung mit Pfeil und Bogen oder primitiven Feuerwaffen ist zeitraubend. In hasenarmen Jahren bildeten solche Paarhufer die Nahrungsgrundlage der Indianer; die Männer hatten keine Zeit, dem für den Tauschhandel mit den Weissen zwar sehr lukrativen, für die eigene Ernährung aber unbedeutenden Fang von Pelztieren nachzugehen. Bei hoher Schneeschuhhasen-Dichte hingegen fingen Frauen und Kinder mit Schlingen rasch genügend Hasen für den täglichen Nahrungsbedarf. Dadurch gewannen die Männer Freizeit, sich dem Pelztierfang zu widmen, und folglich stieg parallel zur Hasen-Population die Menge erbeuteter Luchse an. Dieser bestechenden Erklärung werden zwei Argumente entgegengehalten: 1. Winterhalders Hypothese vermag nicht zu erklären, weshalb die 'Bay'-Daten für andere Pelztiere nur schwach zyklisch, nicht zyklisch oder gar anti-Luchs-zyklisch verlaufen. 2. Im 20. Jahrhundert wird der grösste Teil der Pelze von weissen Fallenstellern eingebracht, die kaum Schneeschuhhasen essen. Trotzdem ist die Luchs-Ernte nach wie vor zyklisch.



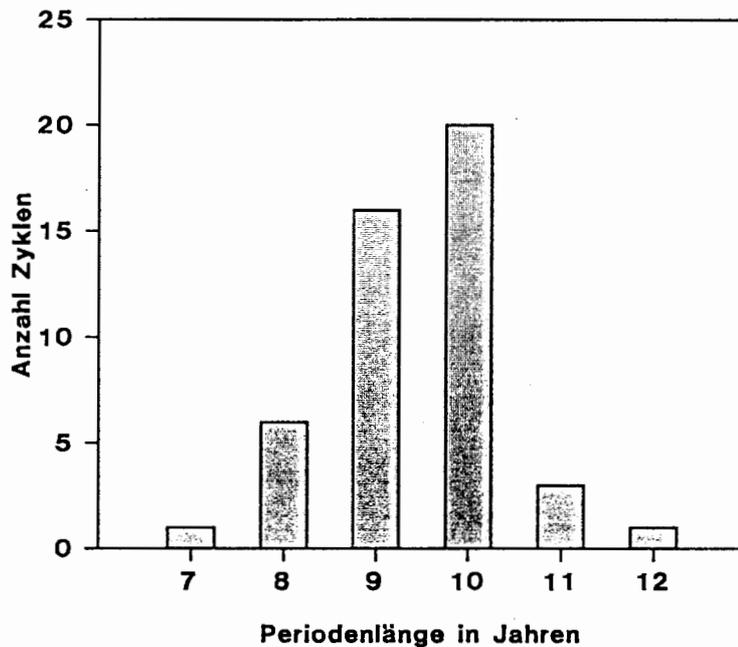


Abb. 5: Variabilität der Periodenlänge. Dauer von 47 lokalen Luchszyklen aus Elton & Nicholson (1942).

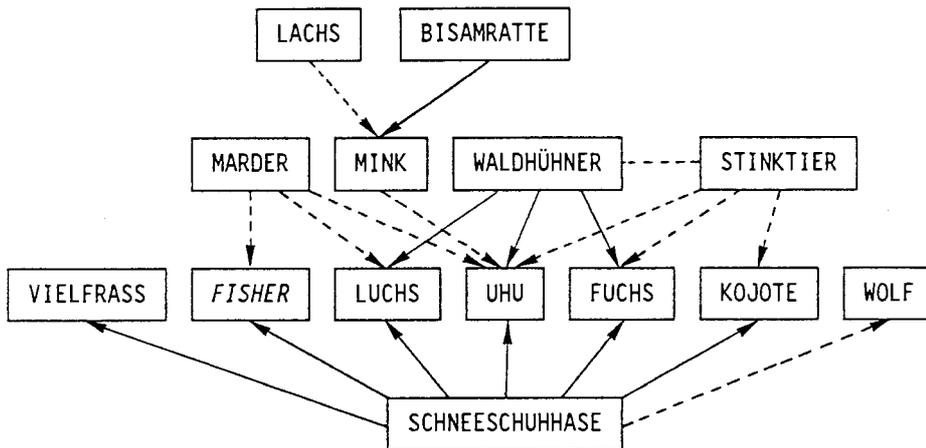
Räuber-Beute-Interaktionen

Viele Autoren glaubten im Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus den klassischen Fall einer gegenseitigen Regulierung von Räuber- und Beutepopulation zu sehen. Die offensichtliche Spezialisierung des Luchses auf Schneeschuhhasen als Hauptbeutetier und die ausserordentliche Häufigkeit des Luchses in Spitzen-Jahren haben schon sehr früh nahegelegt, den Zyklus als Konsequenz einer gegenseitigen Abhängigkeit von Räuber und Beute zu erklären. Schon oft wurde versucht, die klassische 'Lotka-Volterra-Gleichung' auf die 'Bay'-Daten anzuwenden. Dieses deterministische, das heisst strengen mechanistischen Gesetzen gehorchende Modell würde den Zyklus vereinfacht etwa so erklären: Die Hasen nehmen zu und schaffen damit die Voraussetzung, dass auch die Luchspopulation ansteigen kann. Die vielen Luchse fressen mehr Hasen; deren Population geht dadurch zurück, die Luchse verhungern und die übriggebliebenen Hasen können sich wieder ungestört zu vermehren beginnen.

Tatsächlich bringt man solche simplen mathematischen Modelle zum Oszillieren, wenn man die Parameter geeignet wählt und eine angemessene Verzögerung (time-lag) zwischen dem Anstieg der Beute-Population und der Reaktion des Raubtieres berücksichtigt. Solche Modelle auf die realen Daten der 'Bay' einzupassen ist allerdings unmöglich. Die meisten Autoren, die versucht haben, den Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus zu modellieren, räumen ein, dass ein deterministisches Modell nicht zu erklären vermag, warum 1. der Zyklus über eine so riesige Fläche synchron verläuft, obwohl regionale Unterschiede sowohl in der Periode als auch in der Amplitude bestehen, und 2. der Zyklus derart robust ist, trotz lokal sehr verschiedener Sterblichkeit unter den Luchsen durch ökologische und anthropogene Faktoren (z.B. Pelztierfang).



Abb. 6: Bulmer's Versuch, Arten mit einem schwachen oder ausgeprägten Populationszyklus in ein Nahrungsnetz einzubinden, das von der Schwankung der Schneeschuhhasen-Population abhängig ist. Nach Bulmer (1974).



Die Suche nach äusseren Faktoren

Alle Versuche, den Zyklus als Räuber-Beute-System oder als durch den Menschen verursacht zu erklären, sind immer wieder am Phänomen der erstaunlichen Synchronisation gescheitert. Je mehr Variablen in ein Modell eingebracht werden, desto grösser wird die Wahrscheinlichkeit, dass es irgendwann, irgendwo aus dem Rhythmus gerät. Wie wir bereits gesehen haben, ist lokal die Möglichkeit zur Asynchronität tatsächlich vorhanden. Umso mehr drängt sich die Frage nach einem äusseren, systemunabhängigen Taktgeber auf. Hier müssen wir zwei Arbeiten als Meilensteine auf dem Weg zum Geheimnis des Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus erwähnen:

- Bulmer (1974) verglich die 'Bay'-Daten des Luchses von 1751-1969 mit den verfügbaren Daten anderer Arten der kanadischen Taiga. Er entdeckte für diesen Zeitraum zumindest teilweise und weniger ausgeprägt als bei Luchs und Hase einen 10-Jahres-Zyklus auch beim Kojoten (*Canis latrans*), Fischermarder (*Fisher; Martes pennanti*), Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), Marder (*Martes americana*), Mink (*Mustela vison*), bei der Bisamratte (*Ondrata zibethica*), dem Stinktief (*Mephitis mephitis*), Wolf (*Canis lupus*), Vielfrass (*Gulo gulo*) und Atlantischen Lachs (*Salmo salar*). Bei anderen Arten, wie dem Braun- und Schwarzbär, den kleineren Marderarten, dem Polarfuchs, Waschbär und Otter fand er keinen Hinweis auf einen zyklischen Populationsverlauf. Auch Bulmer betrachtete den Schneeschuhhasen-Zyklus als die eigentliche zugrundeliegende Oszillation und versuchte daher, die anderen Arten in ein direkt (als Beutetiere) oder indirekt (als Alternativnahrung) von den Schneeschuhhasen abhängiges Nahrungsnetz einzubinden (Abb. 6). Einige Zusammenhänge sind offensichtlich und unbestritten



(z.B. Schneeschuhhase - Uhu), andere empfand Bulmer selbst als "konstruiert". Er schloss denn auch seine wertvolle Arbeit mit den lakonischen Worten:

"The simplest theory is that the cycle in all other species is caused, directly or indirectly, by the cycle in the snowshoe rabbit. The food habits of all the cyclic species are reviewed with this theory in mind. There is considerable difficulty in linking some of the cyclic species convincingly with the snowshoe rabbit, but this is nevertheless still thought to be the most likely explanation since no cyclic meteorological factor has been discovered." (Die einfachste Theorie ist, dass der Zyklus aller anderen Arten direkt oder indirekt durch den Zyklus des Schneeschuhhasen verursacht wird. Die Ernährung aller zyklischer Arten wurde unter Berücksichtigung dieser Theorie überprüft. Dabei entstehen beträchtliche Schwierigkeiten, gewisse zyklische Arten überzeugend mit den Hasen in Verbindung zu bringen. Trotzdem scheint dies nach wie vor die wahrscheinlichste Erklärung zu sein, da bisher kein zyklischer meteorologischer Faktor entdeckt wurde. Bulmer 1974.)

- Die zweite wichtige Arbeit verfasste Schaffer (1984). Er analysierte den Zusammenhang zwischen dem Schneeschuhhasen- und dem Luchs-Zyklus anhand der Zahlen der 'Bay' durch ein anspruchsvolles mathematisch-statistisches Verfahren. Dabei kam er zu folgender Überzeugung:

1. Mindestens drei unabhängige Variablen müssen im beobachteten Zyklus involviert sein (Luchs, Schneeschuhhase, Vegetation?). Die Dynamik des Systems ist unvereinbar mit einem Räuber-Beute-Modell mit nur zwei Variablen.

2. Darüber hinaus trägt der Zyklus den Stempel eines sogenannten "low-dimensional, strange attractor". Das würde bedeuten, dass irgend ein schwacher, hintergründig wirkender "Magnet" die einzelnen Variablen in den Tälern der Wellenbewegungen anzieht und sie wieder in Phase bringt.

Damit bestätigte Schaffer einerseits, dass es sich beim Luchs-Hasen-Zyklus um ein multifaktorielles System handelt, und dass andererseits eine unbekannt Grösse - sein "strange attractor" - mit hineinspielen muss. Schon frühere Autoren wiesen auf die fast zwingende Notwendigkeit hin, dass das System durch einen unabhängigen, externen Zeitgeber synchronisiert werden müsse.

- ● ● ● ● ● ● ● **Klimatische Faktoren.** Schaffer vermutete als dritte Variable die Vegetation, was das Interesse auf das Klima als externe Steuergrösse lenkt. Bereits zuvor war vermutet worden, dass Wetterschwankungen für die Aufrechterhaltung des Zyklus verantwortlich seien. Keiner der testbaren meteorologischen Faktoren führte jedoch zu einer klaren Antwort. Fox (1978) fand zwar eine deutliche Korrelation zwischen den 'Bay'-Daten des Luchses und dem Auftreten von Wald- und Buschbränden. Er schloss daraus, dass Feuer der zugrundeliegende Faktor des Zyklus sei, weil die Kräuter auf den frischen Brandflächen ein viel bes-



seres Nahrungsangebot für Pflanzenfresser - sprich Schneeschuhhasen - liefern als der altgewachsene Wald. Die von Fox aufgedeckte Korrelation ist nicht zu leugnen. Aber Brandflächen - obwohl für mitteleuropäische Augen von beeindruckender Ausdehnung - bedecken nur einen verschwindenden Teil der Fläche, auf der die Oszillationen stattfinden, und in vielen Regionen, wo der Zyklus abläuft, hat der Wald seit Jahrzehnten oder gar Jahrhunderten nicht mehr gebrannt.

Im Gegensatz zu früheren Arbeiten, die nach einzelnen meteorologischen Steuergrößen für den Luchs-Hasen-Zyklus suchten (aber keine befriedigenden Ergebnisse brachten), analysierte Arditi (1979) **Kombinationen von verschiedenen meteorologischen Faktoren**. Spannende Resultate ergaben die monatlichen Abfolgen von Niederschlag und Temperatur der Sommermonate in Abhängigkeit der Vormonate und -jahre. Demnach verläuft der Luchs-Zyklus parallel zur mehrjährigen Entwicklung von Niederschlag und Temperatur, und zwar mit einer Verzögerung von 1-2 Jahren. Zwischen den einzelnen Jahres-Mittelwerten und dem Luchs-Zyklus hingegen scheint keine Abhängigkeit zu bestehen. Arditi's Arbeit zeigt also, dass das Wetter tatsächlich in einem 10-Jahres-Rhythmus schwankt, sofern Temperatur und Niederschläge nicht als Einzelwerte, sondern als Serie betrachtet werden.

● ● ● ● ● ● ● **Astronomische Faktoren.** Also das Wetter! Und was steuert das Wetter? Die Frage nach dem Taktgeber verlagert sich auf die nächsthöhere Ebene, die kosmischen Ereignisse. Tatsächlich verlaufen viele astronomische Ereignisse zyklisch. Archibald (1977) brachte zum Beispiel den Mond-Zyklus in Verbindung mit dem Natur-Zyklus. Verschiedene Variablen der Beziehung zwischen Mond und Erde (Deklination, Zeit des Auf- und Untergangs und der Höhe des Mondes) verändern sich in einem 18.6-Jahres-Rhythmus; etliche Stadien werden dabei zweimal, also alle 9.3 Jahre erreicht. Dieser Zeitraum stimmt bemerkenswert gut mit der mittleren Dauer des Schneeschuhhasen-Luchs-Zyklus (9.6 Jahre) überein.

Bereits früher dachten MacLulich (1937) und Moran (1949, 1953) an den **Sonnenflecken-Zyklus**, verwarfen diese Hypothese jedoch wieder, weil die Periode des Sonnenflecken-Zyklus nicht genau 10 Jahre beträgt. Die Idee wurde von Sinclair et al. (1993) erneut aufgegriffen. Sinclair hatte an gefällten Bäumen im Yukon entdeckt, dass engstehende Jahrringe Schneeschuhhasen-Spitzen markieren: Auf der Spitze der Populationsentwicklung schädigen die Hasen die Nadelbäume so stark, dass diese ein vermindertes Wachstum zeigen. So konnten die Autoren den präzisen Verlauf eines lokalen Hasen-Zyklus bis ins Jahr 1751 zurück nachzeichnen und diesen mit den Sonnenflecken-Zählungen korrelieren. Sie erkannten, dass die Periodenlängen sowohl des Hasen- als auch des Sonnenflecken-Zyklus nicht derart konstant sind, wie angenommen. Für die Hasen fanden sie in den 230 Jahren Periodenlängen von 8 - 12 Jahren, für die Sonnenflecken von 8 - 14 Jahre (Mittelwert 10.6).

Hinweise auf weiterführende Literatur

- ARCHIBALD H. L. (1977): Is the 10-year wildlife cycle induced by a lunar cycle? *Wildlife Soc. Bulletin* 5: 126-129.
- ARDITI R. (1979): Relation of the canadian lynx cycle to a combination of weather variables: a stepwise multiple regression analysis. *Oecologia (Berl.)* 41: 219-233.
- BULMER M. G. (1974): A statistical analysis of the 10-year cycle in Canada. *J. Anim. Ecol.* 43: 701-718.
- ELTON C. & M. NICHOLSON (1942): The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11: 215-244.
- FOX J. F. (1978): Forest fires and the snowshoe hare - Canada lynx cycle. *Oecologia (Berl.)* 31: 349-374.
- MACLULICH D. A. (1937): Fluctuations in numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. no. 43*: 1-136.
- MORAN P. A. P. (1949): The statistical analysis of the sunspot and lynx cycles. *J. Anim. Ecol.* 18: 115-116.
- MORAN P. A. P. (1953): The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. *Australian Journal of Zoology* 1: 291-298.
- SCHAFFER W. M. (1984): Stretching and folding in lynx fur returns: evidence for a strange attractor in nature? *Am. Nat.* 124(6): 798-820.
- SETON E. T. (1912): *The Arctic prairies...* London.
- SINCLAIR A. R. E., J. M. GOSLINE, G. HOLDSWORTH, C. J. KREBS, S. BOUTIN, J. N. M. SMITH, R. BOONSTRA AND M. DALE (1993): Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from tree rings and ice cores. *Am. Nat.* 141: 173-198.
- TSCHUMI, P. A. (1980): *Umweltbiologie - Ökologie und Umweltkrise*. Diesterweg, Salle und Sauerländer, Aarau.
- WINTERHALDER N. P. (1980): Canadian fur bearer cycles and Cree-Ojibwa hunting and trapping practices. *Am. Nat.* 115: 870-879.

Copyright September 1993 by Infodienst Wildbiologie & Oekologie

Impressum:

Herausgeber: Infodienst Wildbiologie & Oekologie, Strickhofstr. 39, CH - 8057 Zürich, Tel. 01/ 362 78 88
Redaktion und Gestaltung: Barbara Falk, Strickhofstr. 39, 8057 Zürich, Tel. 01/ 362 78 88 Fax 01/ 362 71 17
Abonnemente/Administration: C. Ganz, Tel. 01/ 257 52 81 Jahresabonnement: Sfr. 38.- (Ausland: Sfr. 45.-)
Erscheint: vier Mal jährlich Druck: Studentendruckerei Uni Zürich, Winterthurerstr. 190, CH - 8057 Zürich