©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

BEITRÄGE ZUR ENTOMOLOGIE

11. BAND · NUMMER 3/4 · BERLIN · JUNI 1961

Einige Probleme der zeitgenössischen Biozönologie und ihre Lösung bei agrarentomologischen Studien[1])

MERKURIJ S. GHILAROV

Institut für Morphologie der Tiere
der Akademie der Wissenschaften der UdSSR
Moskau, UdSSR

Die heutige Entwicklungsetappe der Biologie, ihre Zusammenhänge mit der Praxis und mit angrenzenden Wissenschaften (Bodenkunde, Geographie, Biogeochemie u. a.) fordern synthetische Studien der Lebensgemeinschaften, der Biozönosen.

Die Vorstellungen über die Biozönosen entwickelten sich unter dem Einfluß von DARWINS Lehre. Die potentielle Fähigkeit zur Vermehrung in der geometrischen Progression der unter dem Einfluß der Umgebung sich verändernden Lebewesen, der Kampf ums Dasein, natürliche Auslese und, als Folge, das Überleben der am besten zur Existenz in den gegebenen Bedingungen angepaßten Organismen — das sind jene Faktoren, die, dem Darwinismus gemäß, den Evolutionsprozeß, die phylogenetische Entwicklung der Organismen bestimmen. Dieselben Faktoren bestimmen auch den Verlauf eines anderen biologischen Prozesses an der Oberfläche unseres Planeten: die Bildung von Biozönosen, von deren Entwicklung die Aktivität und der Charakter der ganzen Biosphäre abhängig ist.

Die Struktur jeder Biozönose hängt auch von der Fähigkeit einzelner Arten zur Vermehrung und zum Überleben in gegebenen Bedingungen ab, vom Grade, in dem die konkreten Bedingungen eines Biotops den Ansprüchen einzelner Arten entsprechen, was die quantitativen Verhältnisse der einzelnen Arten bestimmt. Also hängt auch das Werden der Biozönose von den Resultaten des Kampfes ums Dasein, vom Überleben der am besten angepaßten Arten, ab. Erklärt man durch die natürliche Auslese das „Überleben der am besten Angepaßten", das zur Differenzierung und Evolution einer Art führt, so zieht man vor allem die Verhältnisse und Beziehungen innerhalb der Art, die intraspezifische Konkurrenz, in Betracht.

Wenn man aber das Überleben der am besten Angepaßten und die Auslese in bezug auf die Biozönose-Bildung studiert, entstehen hauptsächlich

[1]) „Vortrag auf der Wissenschaftlichen Pflanzenschutzkonferenz der Ungarischen Akademie der Wissenschaften am 19. Juli 1960.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

die Probleme des Überbleibens der Vertreter der am besten angepaßten Arten; also handelt es sich um den Kampf ums Dasein unter verschiedenen Arten, um die interspezifischen Beziehungen. Die Ähnlichkeit von Faktoren, die ebenso die Richtung des Evolutionsprozesses wie auch die Struktur der Biozönose in jedem konkreten Biotop bestimmen, ist offensichtlich, obwohl sie bisher bei der Betrachtung vernachlässigt wurde.

Die Richtung der natürlichen Auslese findet in den konkreten vorhandenen Bedingungen ihren primären Ausdruck in der Richtung der ökologischen Sukzession; die Struktur der Biozönose, die Zahlenverhältnisse ihrer Mitglieder geben eine Vorstellung über die Ergebnisse des „Kampfes ums Dasein" zwischen den Arten im konkreten Teile der „Lebensarena".

Die grundsätzlichen Gesetzmäßigkeiten der natürlichen Auslese kann man bei den ökologischen Studien, bei Untersuchung der Bildung und Struktur der Lebensgemeinschaften verfolgen.

Es ist zu erwähnen, daß Ch. Darwin den „Kampf ums Dasein" an Beispielen der Änderungen des Biozönosenbestandes und ihrer Regulation illustrierte, ohne natürlich diese viel später entstandenen Fachausdrücke zu gebrauchen.

Jede Biozönose entwickelt sich. Diese Entwicklung kann man als eine besondere Form der Selbstentwicklung beurteilen, da jede Biozönose in Folge der Tätigkeit der sie bildenden Organismen solche Veränderungen in ihrem Milieu hervorruft, die schließlich eine weitere Existenz von einzelnen Komponenten der Biozönose und damit auch der Biozönose, als eines Ganzen, verhindern.

Nicht nur der Einfluß der Umwelt auf die Organismen, sondern auch die Gegenwirkung, der umwandelnde Einfluß der Organismen auf ihr Milieu, wurde von den hervorragenden russischen Naturforschern W. W. Dokutschajew, W. I. Vernadsky, G. F. Morosow, G. N. Wyssotsky u. a. erforscht.

Diese Vorstellungen über die einander beeinflussende, von einander abhängige Einheit der Organismen-Komplexe und ihres Standortes haben die vollendetste Ausführung im Begriff „Biogeozönose" von V. N. Sukatschew gefunden. Dieser Begriff entspricht teilweise dem Begriffe „Holocoen" von K. Friederichs und „Ökosystem" von Tansley.

Als Folge der Lebenstätigkeit der Organismen, die irgendeine konkrete Biozönose bilden, findet eine ununterbrochene Veränderung des Artenbestandes und des Verhältnisses der Individuenzahlen statt, d. h. eine Veränderung der Biozönose selbst, eine Sukzession, die durch solche Veränderungen der Umwelt bewirkt wird, die die Organismen selbst hervorrufen. Manche weit bekannten Beispiele sind von den Forstwissenschaftlern veröffentlicht worden.

So unterdrückt der Schatten von lichtbeanspruchenden Bäumen ihren eigenen Nachwuchs, was zu ihrer Verdrängung durch umbrophile Arten führt. In Zirbelwäldern Sibiriens führt der Nadelverlust durch *Dendrolimus*

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sibiricus = Raupen zur Vernichtung der Zirbelkiefer, welche den Nadelverlust nicht überstehen kann und zur Verdrängung der Zirbelkiefer durch die Lärche, deren Nadeln auch nach vollem Verlust wiederwachsen. Es ist selbstverständlich, daß in solchen Fällen die von der Zirbelkiefer abhängigen Tierarten auch zu Grunde gehen.

Das Aussterben von Arten, die die gegebene Lebensgemeinschaft bilden, findet nicht als unmittelbare Folge der „Übervölkerung" statt, wie man öfters annimmt, sondern als Folge der Sukzession, die durch die Lebenstätigkeit der ganzen Biozönose hervorgerufen wird.

Biozönosen als gesetzmäßige, geschichtlich bedingte Komplexe von einander beeinflussenden Organismen sind räumlich begrenzt. Die Bedingungen, die Lebensansprüchen einzelner Arten und der ganzen Biozönose entsprechen, deren Mitglieder diese Arten sind, sind nicht nur vom Rahmen des geographischen Areals begrenzt. Die Anpassung jeder Art und der ganzen Biozönose an bestimmte Lebensbedingungen und an ihre Schwankungen innerhalb bestimmter Grenzen bedingt natürlich die möglichen Arealsgrenzen. Doch können weder einzelne Arten, noch die von ihnen gebildeten Biozönosen an den ersten besten Standorten innerhalb des Areals existieren, was von konkreten klimatischen, lithologischen u. a. Bedingungen abhängt.

In bezug auf eine beliebige Art ist die Folgerung richtig, daß die Lokalitäten und Standorte innerhalb des Areals, in denen die Art existieren kann, mit solchen, in denen ihr Dasein ausgeschlossen ist, sich abwechseln.

Die Art, als die Gesamtheit der morphologisch ähnlichen, zur Kreuzung untereinander fähigen Organismen, die die gleichen Ansprüche an die Umgebung haben, ist immer fleckenartig verbreitet. Die Gesamtheit der Individuen einer beliebigen Art ist immer in einzelne mehr oder weniger dichte Anhäufungen zerstreut, die man als Populationen bezeichnet. Innerhalb der Population ist in der Natur die Kreuzung wahrscheinlicher und leichter realisiert, als unter den Vertretern verschiedener Populationen derselben Art. Die Population ist die konkrete Form der Existenz einer Art: die ökologische Grundeinheit der Art. Jede Art ist nur dort zu treffen, wo die ihren Ansprüchen entsprechenden Umweltsbedingungen vorhanden sind, die von der Stammesgeschichte diese Art bedingt werden. Die abiotischen Umweltfaktoren (Klima usw.) stellen die Ausgangsglieder in der Kette solcher Bedingungen dar.

Jede Art entstand aber während ihrer Stammesgeschichte nicht von den anderen Arten isoliert, sondern im engsten Zusammenhang mit anderen Arten. Darum sind jene Bedingungen in einem gegebenen konkreten Standort, die den Forderungen einer Art entsprechen, auch für die anderen Arten günstig, die diesen Standort ebenfalls bewohnen und gewöhnlich miteinander eng und gesetzmäßig verbunden sind. Diese Bedingungen und Beziehungen beeinflussen in erster Linie die Populationsdichte und die Verhältnisse der Individuenzahlen verschiedener Arten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

An jedem konkreten Standorte, in jedem Biotop, stellt darum die Population einer Art die Gesamtheit aller Individuen dieser Art dar, die einer bestimmten Biozönose angehören. Die Grenzen der konkreten Biogeozönose, der eine Art angehört, sind gewöhnlich auch die Grenzen der Population dieser Art (Ghilarov, 1954).

Über die Biozönosen sagt J. Balogh mit Recht, daß sie räumlich begrenzt sind. Dabei ist nicht zu vergessen, daß die Biozönosengrenzen, wie alle Grenzen in der Natur, relativ und beweglich sind, was auch Friedrichs (1958) betont.

Das charakteristische Merkmal von Biozönosen ist ihre Wiederholbarkeit mit ähnlichen Verhältnissen von Individuenzahlen in denjenigen Lokalitäten, in denen die den Forderungen der dominierenden Pflanzen- und Tierformen entsprechenden Bedingungen vorhanden sind.

In letzter Instanz wandelt aber jede Biozönose ihre Umweltbedingungen in solchem Grade um, daß die weitere Existenz dieser Biozönose mit dem gegebenen Verhältnis der Komponenten unmöglich wird. So entsteht eine Sukzession, die sich zuerst in den Änderungen der Populationsdichte einzelner Arten und dann in immer weitergehender Ersetzung einzelner Komponenten äußert. Als Musterbeispiel kann man sich des Mikroorganismenwechsels bei der Weintraubensaftgärung erinnern.

Die Hefen schaffen, indem sie sich vermehren und den Zucker in Alkohol umwandeln, das Milieu, das ihr weiteres Dasein ausschließt, aber für die Essigbakterien sehr günstig ist. Die Essigbakterien verändern, indem sie Spiritus in Essigsäure verarbeiten, ihrerseits das Milieu, so daß die weitere Entwicklung von Bakterien unmöglich wird; es entstehen für die Schimmelpilze günstige Bedingungen usw.

Das Überwachsen, die Versumpfung und Austrocknung von Teichen und anderen Gewässern bietet ein alltägliches Beispiel einer Sukzession. Es ist selbstverständlich, daß die Existenz der typischen wasserbewohnenden Organismen nach dem Austrocknen von Gewässern ausgeschlossen ist. Jene Organismen, die zu irgendeiner konkreten Biozönose gehören, müssen im Laufe der Sukzession, bei den Grundveränderungen der ganzen Biogeozönose entweder aussterben oder in neue Standorte übersiedeln, in denen die Bedingungen eine weitere Existenz von Individuen der gegebenen Art ermöglichen. Darum ist die Ausbreitung[1]), d. h. eine aktive oder passive Fortbewegung der Individuen der gegebenen Art (ungeachtet des Entwicklungsstadiums) über die Räume, in denen die Bedingungen den Ansprüchen dieser Art nicht entsprechen, in diejenigen Standorte, in denen die Bedingungen ihren Forderungen entsprechen, als eine der wichtigsten Lebensfunktionen einer Art zu betrachten (Ghilarov, 1945; Andrewartha & Birch, 1954). Der Verfasser hat auch gezeigt, daß die Evolutionsrichtung von Tiergruppen, der Charakter der Ontogenese, von dem Verbreitungstypus abhängt: die

[1]) Im Sinne des englischen „dispersal".

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

aktive Verbreitung führt zur progressiven Evolution, zur Aromorphose (sensu SEWERTZOFF, 1931), die passive zur regressiven, zur Rückbildung (GHILAROV, 1945, 1957).

Infolge der durch die Sukzession bedingten Veränderungen ist nicht nur die Existenz gegebener Arten in irgendeiner Biozönose, sondern auch das Dasein der ganzen Biozönose selbst in der Zeit begrenzt, was in der Definition dieses Begriffes zum Ausdruck kommt (BALOGH, 1958).

Die Analyse der Eigenschaften der Art und der Biozönose zeigt, daß die Population die natürliche Einheit der ökologischen Struktur ebenso der Art wie auch der Biozönose bildet. Die Population stellt die Gesamtheit von Individuen einer gegebenen Art dar, die Mitglieder konkreter Biozönosen sind (GHILAROV, 1954, 58). Solche Beleuchtung des Begriffes „Population" erlaubt den Schluß zu ziehen, daß die Charakteristik einer Art sich aus den Charakteristiken einzelner Populationen, die in verschiedenen konkreten Biozönosen eingeschlossen sind, gestaltet, während man die Charakteristik jeder konkreten Biozönose aus den Charakteristiken der sie bildenden Populationen verschiedener Arten erhält.

Obgleich der Fachausdruck „Population" in den gegenwärtigen biologischen Schriften allgemein gebraucht worden ist und sogar solche Richtungen der Biologie, wie „Populationsgenetik", „Populationsökologie" oder „Populationstaxonomie" entstanden sind, gibt es bis jetzt keine einheitliche Definition dieses Terminus.

So hält z. B. CLARCK (1954) die Population für die Gesamtheit von Organismen, die einen gegebenen Raum bewohnen: er glaubt, daß die Population auch aus Individuen verschiedener Arten bestehen kann. Also nimmt er einen ganz undeutlichen Sinn dieses Begriffes an, wie es PEARL, 1937, vorgeschlagen hat und ALLEE et al., 1950, auch annehmen. W. TISCHLER, 1955, bestimmt die Population als die Gesamtheit der Individuen einer Art, die ein gegebenes Biotop besiedeln und in ihrer Generationsreihe genetisch ununterbrochen sind. Seine Auffassung ist der meinigen sehr nahe.

Ich habe früher (1954) betont, daß der Begriff „Population" in der Ökologie und in der Vererbungslehre nicht eindeutig sei. Das bemerkt auch J. BALOGH, der die Population als eine konkrete im Raume und in der Zeit abgegrenzte Gesamtheit von Individuen (einer Art) betrachtet. E. MAYR (1957) ist der Meinung, daß man manche biologischen Erscheinungen nicht begreifen kann, ohne die Gruppierung der Individuen in Populationen und der Populationen in Arten anzunehmen. Dazu möchte ich auch mit Recht hinzufügen — „ohne die Gruppierung der Populationen in Biozönosen".

ANDREWARTHA & BIRCH (1954) sind der Konzeption der Population von MAYR sehr nahe. Das alles zeigt, daß wir jetzt dem einheitlichen Begriff der „Population" näher sind, als wir vor 10—20 Jahren waren.

Aus allem oben Gesagten folgt, daß jede Population einer Art irgendeine konkrete Biozönose (oder einigen benachbarten konkreten Biozönosen,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

wenn eine Art plastisch ist) angehört und bei grundsätzlichen Veränderungen dieser konkreten Biozönosen (infolge der Sukzession) in den Forderungen der Art nicht entsprechende Bedingungen geraten kann.

Die Population erhält sich in der sich ändernden Biozönose, solange die Umweltsbedingungen wenigstens einem Teile der Individuen entsprechen. Im Verlauf der Sukzession, bei der die Existenzbedingungen einer Art sich verändern, findet eine natürliche Auslese in der heterogenen Population statt, deren Richtung durch den Sukzessionsverlauf bestimmt wird.

Der Grad der ökologischen Plastizität einer Art, der Eurybiose-Grad, bestimmt die Mannigfaltigkeit von Biotopen, in denen die Art auftritt, und auch die Zeitdauer der Existenz dieser Art in einem konkreten Standorte während der Sukzessionsänderungen der Biozönose. Da die Sukzession in jeder konkreten Biozönose rascher verläuft als der Prozeß der Anpassung der sie bildenden Arten zu den wichtigsten Änderungen der Umweltbedingungen (z. B. der Wechsel von Baumarten im Walde und die Anpassung von oligophagen Forstschädlingen an neue Nährpflanzen), stirbt der größte Teil von weniger plastischen Vertretern der Population jeder Art aus und ist weder mehr von Bedeutung für die weitere Evolution der Art, noch für die Bildung neuer konkreter Biozönosen. Ein Teil der Individuen der Population gerät im Laufe der Verbreitung in neue, den Forderungen der Art entsprechende Bedingungen und versichert auf diese Weise das weitere Dasein der Art in der Form von neuen, genetisch mit einander verknüpften Generationen unter den Bedingungen, die denen der Ausgangspopulation ähnlich sind.

Darin besteht die konservative (in phylogenetischer Hinsicht) Rolle der Verbreitungsfunktion: dank der Verbreitung, wird die ökologische Stabilisierung einer Art erreicht.

Je strenger und enger die Ansprüche einer Art in bezug auf irgendwelche begrenzenden Umweltsfaktoren sind, desto wichtiger ist die Bedeutung der Verbreitungsfunktion für das Überbleiben dieser Art.

Die Verbreitung von Vertretern der Population einer Art über die Grenze des von der Population besiedelten konkreten Biotops fördert auch die Einheit von amphimiktischen Arten (Ghilarov, 1945, Mayr, 1957, Andrewartha & Birch, 1954).

Doch ist die Verbreitung auch ein progressiver Faktor der phylogenetischen Entwicklung. Die sich verbreitenden und sich erzeugenden Individuen geraten immer in neue Bedingungen, die von den Ausgangsbedingungen irgendwie notwendig verschieden sind, die anders sind, als jene, in welchen die Population sich entwickelt hat. Also hat die Verbreitungsfunktion in phylogenetischer Hinsicht gleichzeitig progressive und konservative Bedeutung.

Für die Evolutionstheorie sind die Anpassungen an die Veränderungen in der Sukzessionsrichtung von großem Interesse. Nur in seltenen Fällen,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

in denen die Sukzession sehr langsam verläuft, kann man die Formveränderungen als unmittelbare Folge einer einzigen Sukzession beobachten.

So ist wahrscheinlich die Süßwasserform von *Idothea entomon* im Laufe der langsamen Entsalzung des Ladoga-Sees entstanden.

Nachdem auf dem gegenwärtigem Karakum-Territorium das Meer ausgetrocknet war, entstanden die von A. Brodsky beschriebenen neuen Arten von grund- und bodenwasserbewohnenden Foraminiferen, die zu denselben Gattungen gehören, die im Meer verbreitet sind. Auf ähnliche Weise entstand die bodenbewohnende Form von *Tubifex*, nach dem der Federsee entwässert worden war (Harms, 1934). Ebenso kann man den Ursprung der anholozyklischen Wurzelläuse der *Fordea*-Gruppe erklären, die ihren Lebenszyklus im Zusammenhang mit dem Verschwinden ihrer Hauptnährpflanzen während der Eiszeit verändert haben. Gewöhnlich finden solche Anpassungen zu neuen Bedingungen bei rasch verlaufenden Sukzessionen im Laufe einer Sukzession nicht statt. Da aber verschiedene Populationen gegebener Art in ähnlichen konkreten Biozönosen leben, in denen die Sukzession gesetzmäßig in ähnlicher Richtung verläuft, unterwerfen sich mehrere nach einander folgende Generationen den ähnlichen Umweltsänderungen. Als Folge kann jener Teil der Populationen durch die natürliche Auslese ausgewählt worden sein, in dem Anpassungen in der Richtung der Sukzessionsveränderungen ausgeprägt sind. Auf diese Weise kann eine Differenzierung der Art im Laufe mehrerer ähnlicher Sukzessionen stattfinden, die von der Sukzessionsrichtung bestimmt wird.

So kann man z. B. den Ursprung mancher Bodentiere von den benthischen Süßwasserformen erklären. So entstanden die Chironomiden mit terrestrischen Larven, wahrscheinlich auch die *Enchytraeidae*, möglich auch die Erdnematoden u. a. Da die Austrocknung von Süßgewässern öfter als solche von Meeresteilen stattfindet und da der allgemeine Charakter der Austrocknung von Binnengewässern anders ist (die Binnengewässer trocknen rasch aus; bei der Austrocknung von litoralen Teilen des Meeres, die langsam stattfindet, können die Wasserbewohner dem Wasser folgen) sind unter der Bodenfauna die Vertreter von Süßwasserabkömmlingen viel öfter zu finden, als die Derivata der Meeresfauna. Diese Tatsache hat W. Kühnelt (1958) bemerkt, doch unerklärt gelassen.

Die ständige Entwicklung, die Sukzession, ist eine allgemeine Eigenschaft der Biozönosen. Mehr oder weniger beständig können umfangreichere Biozönosen nur sein, wenn in ihren einzelnen Raum-Synusien ständige Veränderungen stattfinden, z. B. am Lande in der Mikrokomplexität der Pflanzendecke. So existiert die Steppenvegetation als Ganzes unbestimmt lang dauernd gerade infolge jener lokalen Zerstörungen der Pflanzendecke, die von der Aktivität anderer Komponenten der Steppenbiozönose hervorgerufen sind. Es sind die Angaben über die Rolle vom Huftierweiden für die Südukrainischen Steppen (Patschossky, 1917) ebenso wie spätere Untersuchungen über die Rolle des Nagetierfraßes (Formosov & Voronov, 1939)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

zu erwähnen. Wenn das Weiden von Nage- oder Huftieren aufhört, entwickeln sich manche für die unbearbeiteten Brachböden eigenen Unkräuter anstatt der Steppengräser. Für die Bewahrung des allgemeinen Typus der Steppenvegetation sind die Sukzessionen der Vegetation in einzelnen Synusien sehr wichtig, nämlich dort, wo der Boden durch die Grabtätigkeit von Steppennagetieren aufgelockert ist: mit den Erdhaufen von Nagetieren sind spezifische Pflanzen-Mikroassoziationen verbunden (Ghilarov, 1951; Lawrenko & Junatow, 1952).

An einzelnen Stellen gehen in der Steppe etwa allmählichen Fruchtfolgen ähnliche Sukzessionen vor sich. Infolge dieser Sukzession verändern sich die Bedingungen an jeder Stelle, aber die Steppe sieht als Ganzes wie eine relativ einheitliche mikrokomplexe Pflanzenflur aus.

Die gesetzmäßig gerichteten Biozönosenänderungen, die Sukzessionen, sind jene ständig wirkenden Faktoren, die auf die Populationen einzelner Arten einwirken und die Richtung der natürlichen Auslese beeinflussen.

Größere Veränderungen der Lebensbedingungen, des Lebensraums, führen zu bedeutenden Änderungen in dem Biozönosebestand. Die Änderungen der Biozönose, die man durch den Vergleich von überlebenden und untergehenden Organismen entdecken und bewerten kann, spiegeln die Richtung der natürlichen Auslese wider. H. Franz, 1952, versucht, die Charakteristiken der Biozönosen mit der Geschichte des Standorts zu verknüpfen. Er ist der Meinung, daß: 1) je mannigfaltiger die Bedingungen im gegebenen Biotop sind, desto artenreicher die Biozönose ist; 2) je stärker die Bedingungen vom Optimum für die Mehrzahl von Arten abweichen, desto artenärmer die Biozönose ist; doch sind die Arten für die gegebene Biozönose desto typischer und desto höher ist ihre Individuenzahl. Auch je grundsätzlicher und öfter die Milieuveränderungen am gegebenen Orte in der Vergangenheit waren, desto artenärmer ist die Biozönose. Also spiegeln die Besonderheiten der Biozönose sowohl die gegenwärtigen Bedingungen als auch die Geschichte ihrer Bildung wider, indem sie von der Härte der Auslese zeugen.

Man kann sich die Richtung der natürlichen Auslese am besten vorstellen, wenn die Biozönosenänderungen nach leicht faßbaren Faktoren in registrierbaren Bedingungen stattfinden.

Besonderes Interesse bieten jene Änderungen, die mit der landwirtschaftlichen Tätigkeit verbunden sind, die die Lebensbedingungen aller Komponenten der Biozönose grundsätzlich verändert. Die landwirtschaftliche Tätigkeit des Menschen, wenn man sie im Lichte der evolutionären Biozönologie betrachtet, stellt einen neuen, für den gegebenen Biotop zusätzlichen Auslesefaktor dar. So stellt z. B. das Beweiden einen Faktor der Elimination für die freßbaren Pflanzen und umgekehrt für die ungenießbaren einen indirekt günstigen Faktor dar. In der Mischgras-Federgras-Steppe führt das Beweiden zur Entwicklung der Artemisieto-Libanotisotum-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Assoziation und bei besonders starkem Beweiden neben den Menschenansiedlungen zum Gedeihen der Disteln.

Als analoges Beispiel ist die Verbreitung von Kakteen-Gestrüpp unter dem Einfluß des Beweidens in Zentral-Amerika und in Australien zu erwähnen. Das Viehweiden fördert auch die Vermehrung von verschiedenen Scatophagen.

Noch tiefer sind jene Änderungen der Pflanzendecke, die vom Ackerbau bewirkt sind. Beim Umbrechen des Neulandes wird die natürliche Pflanzendecke durch solche ersetzt, die praktisch aus einer Pflanzen-Art (die Mehrzahl von Feldkulturen) oder aus wenigen Arten (Futter-Gräser) besteht.

In der Richtung der Anpassung von Kulturpflanzen an die Bedingungen ihrer Züchtung wirkt nicht nur die künstliche Auslese des Menschen, der jene Formen auswählt, die den wirtschaftlich wichtigen Merkmalen nach auf die Ackerbaubedingungen günstig reagieren, sondern auch die natürliche Auslese. Über die Richtung solcher natürlichen Auslese kann man nach den konvergent entstehenden adaptiven Merkmalen der begleitenden Unkräuter Schlüsse ziehen (Zinger, 1909 u. a.).

Aber das Aufackern des Bodens bietet für alle Pflanzenarten, die nicht vom Menschen gezüchtet oder geschützt worden sind, ebenso wie auch für die Tiere, einen zusätzlichen Faktor natürlicher Auslese. Die Besonderheit und Richtung dieser Auslese kann man in Betracht ziehen, wenn man die Agrarbiozönosen und die natürlichen Lebensgemeinschaften in bezug auf die Mitglieder, die von den Veränderungen der Pflanzendecke abhängig sind, vergleicht.

Besonders interessante Ergebnisse bekommt man, wenn die Analyse der Biozönosen von ganz neuen Kulturpflanzungen (z. B. der Kautschukpflanzen im gemäßigten Klima oder der Steppenwaldstreifen) durchgeführt worden ist (Ghilarov, 1947; 1956).

Obwohl die Ökologen zuerst die Zweckmäßigkeit und sogar die Möglichkeit biozönotischer Studien in den Kulturlandschaften ablehnten (Shelford, 1914), ist jetzt die Vorstellung über die „sekundären", „künstlichen" oder „Agrarbiozönosen" in der Literatur eingeführt (Friederichs, 1930, 1953, 1957; Bey-Bienko, 1939; Tischler, 1954, 1959; Balogh, 1955, 1958).

Um die Biozönosen zu charakterisieren, zu vergleichen und zu bewerten, genügt es auch, irgendeinen Teil von Biozönosekomponenten auszunutzen, was Balogh (1958) mit Recht betont hat.

Daß die Gesamtheit von Lebewesen der Felder als Lebensgemeinschaften zu betrachten ist, beweist vor allem die Konstanz ihres Artenbestands. Das wurde zuerst von Bey-Bienko (1939) in den Transwolga-Ländern an den Insekten in Weizenfeldern gezeigt; später wurden ähnliche Beobachtungen in Deutschland durchgeführt (Boness, 1958; Tischler, 1954 u. a.).

Auf den Weizenfeldern in Osteuropa und Nord-Amerika bilden sich ähnliche, von den vikariierenden, ökologisch ähnlichen oder systematisch

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

nahen, Arten zusammengesetzte Komplexe phytophager Insekten, was die parallele Bildung von Agrarbiozönosen in beiden Kontinenten beweist (Ghilarov, 1943).

Ähnliche Wechsel der Ausgangskomponente in der energetischen Kette der Biozönose — der Pflanzendecke (Phytozönose) — rufen konvergente Änderungen bei allen anderen Mitgliedern der Lebensgemeinschaft (primär der Phytophagen) hervor, intensive Vermehrung einiger Gruppen, regelmäßige Änderung der Ausleserichtung. Die „Agrobiozönose" ist ein treffender Begriff; die Anwendung des Terminus „Biozönose" auf die Gesamtheit von Organismen, die die Kulturpflanzenfelder bewohnen, ist vollkommen berechtigt.

Der Feldackerbau ist infolge der Bodenbearbeitung und des Fruchtwechsels mit kardinalen Umsetzungen der Pflanzendecke verbunden. Darum können in solchen Bedingungen nur die Insektenarten überleben, die an solche harten Umweltveränderungen angepaßt sind. Tischler, 1958, zeigt für Mitteleuropa, daß die Mehrzahl der Insektenarten, die auf Feldern gemein sind, dort in der Natur zu beobachten ist, wo ausgeprägte räumliche und zeitliche Veränderungen der Lebensbedingungen stattfinden.

Das bedeutet, daß die Arten, die an irgendwelche harte Umweltsveränderungen angepaßt sind (z. B. Überschwemmung, Austrocknung), auch an harte Änderungen anderer Faktoren sich adaptieren können (in unserem Falle an die Bodenbearbeitung und den Fruchtwechsel). Charakteristisch für die Insektengemeinschaften von Kulturfeldern ist, daß eine ganze Reihe von Arten, die sich von angebauten Pflanzen ernähren können, zu Schädlingen von wirtschaftlicher Bedeutung werden. Wenn irgend eine Art als ein wirtschaftlich wichtiger Schädling auftritt, dann ist diese Art unter den Bedingungen der gegebenen Feldkultur zahlreich. Im heutigen Feldbau kann man zwei wichtige Schadinsektengruppen unterscheiden. Die erste Gruppe bilden nicht spezialisierte Schädlinge, Polyphagen mit hohem Grad von Valenz in bezug auf die Nährpflanzen, die an Vertretern verschiedener Pflanzengruppen sich ernähren können und verschiedene Kulturen in den Feldfruchtfolgen schädigen. Zur zweiten Gruppe gehören die Oligophagen, die in Ihrer Nahrungswahl auf eine enge systematische Pflanzengruppe (Familie oder Gattung) begrenzt sind, die nur eine oder wenige Feldkulturen befallen, sogenannte spezialisierte Schädlinge. Solche Oligophagen müssen, um Schädlinge zu werden, morphologisch, physiologisch und phänologisch an die Kulturpflanze angepaßt sein und die allgemeinen Bedingungen der Felder ertragen (Ghilarov, 1947).

Die Analyse der Entstehung von Komplexen von Schadinsekten auf dem Feld hat gezeigt, daß unter dem Einfluß des Wechsels der Pflanzendecke in den Fruchtfolgen die natürliche Auslese unter den Phytophagen in zwei Hauptrichtungen geht. Beim Fruchtwechsel überleben die plastischen Polyphagen ungeachtet ihres Ausbreitungsvermögens, z. B. die Bodenbewohner, während unter den Oligophagen nur solche mit kurzem Ent-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

wicklungszyklus und mit großer Ausbreitungsfähigkeit überleben (Ghilarov, 1945).

Die Dauer des Lebenszyklus ist im letzten Falle darum wichtig, weil alle Feldschädlinge in dem Larvenstadium wenig beweglich sind und nur schwaches Ausbreitungsvermögen besitzen: die Ausbreitung wird von den Vollkerfen verwirklicht (Ghilarov, 1945).

Die Fähigkeit zur Ausbreitung, zur Migration, im Falle ungünstiger Veränderungen der Bedingungen im Biotop, der von Populationen der gegebenen Art besiedelt ist, stellt die Anpassung dar, welche die ungenügende Plastizität einer Art in bezug auf variierende wichtige Umweltfaktoren kompensiert (im Falle der Fruchtfolgen ungenügende Plastizität bezüglich des Wechsels der Pflanzendecke). Die Analyse der Bildung von Agrobiozönosen und das Studium der biologisch wichtigsten Merkmale der Insekten, die sich in Kulturlandschaften vermehren, erlauben, die Gesetzmäßigkeiten der natürlichen Auslese aufzudecken, die sich in erster Linie in den Änderungen der Populationsdichte widerspiegeln.

Diese Analyse zeigt, daß bei der Änderung irgendeines Faktors die Auslese nicht nur die unmittelbar mit diesem Faktor verbundenen Merkmale betrifft (in unserem Falle Wechsel der Pflanzendecke — Plastizität bezüglich Nährpflanzen), sondern auch Merkmale, die mit dem variierenden Faktor nicht unmittelbar verbunden sind (Ausbreitungsvermögen).

Es ist zu erwähnen, daß der Grad der Fähigkeit zur Ausbreitung, der unter gewissen Bedingungen die schwache Nahrungsplastizität kompensiert, unter anderen Umständen ungenügend sein kann.

Der Getreideblattkäfer (*Anisoplia austriaca*) überflog in den Wirtschaften der Einzelbauern von alten zu neuen Weizenfeldern sehr leicht und war ein Massenschädling. Doch ist das Überfliegen von Feld zu Feld für diesen Käfer unter den Bedingungen von sozialistischen Landgütern mit riesigen Feldern schwierig. Darum nahm seine Populationsdichte merklich ab. Unter den Ursachen dieser Abnahme spielen die ausgedehnten Dimensionen der Felder in der Steppenzone eine große Rolle.

Noch entschiedener war der Einfluß der Felddimensionen auf die Populationsdichte von ungeflügelten Oligophagen, wie z. B. *Dorcadion* spp. Die Ausbreitungsfähigkeit fördert das Überleben der Population unter sich verändernden Bedingungen, da sie die Möglichkeit steigert, daß Vertreter der gegebenen Art in neue, den Artansprüchen entsprechende Biotope gelangen.

An jenen Orten, an denen die Lebensbedingungen mehr oder weniger stark variieren, sind auch andere Anpassungen bei den Insekten zu beobachten, die zu demselben Resultat führen. Eine solche Anpassung sind Entwicklungspausen oder eine Unterbrechung der Lebenstätigkeit. Die Ausbreitung sichert die ununterbrochene Lebenstätigkeit der Art im neuen Biotop. Die Diapause und andere Formen der Ruhe sichern die weitere Lebenstätigkeit der Art in demselben Biotop nach der Rückkehr der für

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

die Art günstigen Bedingungen. Also ist die Diapause in ökologischer Hinsicht als „Ausbreitung in der Zeit" zu betrachten.

Beide Anpassungen — Ausbreitungsvermögen und verschiedene Anabiose- und Diapause-Formen — kompensieren die ungenügende Plastizität der Art unter den variierenden Umweltbedingungen.

Sie erlauben gewissen Teilen der Population den Einfluß von pessimalen Umweltbedingungen (wie abiotische, z. B. Wassermangel, und biotische, z. B. Feinde, Nahrungsmangel) zu vermeiden. Die Fähigkeit zur langdauernden Ruhe ist umgekehrt korrelativ mit der Plastizität des Organismus in den aktiven Perioden verbunden. Die mehr eurybionten Schädlinge (auch in bezug auf die Nahrung) gehen seltener in Diapause als stenobionte. So ist die Diapause für solche Oligophagen, wie Hessenfliege, Zuckerrübenderbrüßler, Kartoffelkäfer u. a. typisch. Wenn aber der variierende, die Tätigkeit begrenzende Faktor nicht der Pflanzenwechsel, sondern z. B. Feuchtigkeitsgrad ist, kann die Diapause auch bei den Polyphagen auftreten (z. B. Heuschreckeneier).

Beide Typen von Anpassungen in für die Art günstige Bedingungen zu gelangen, schließen einander nicht aus. So ist beispielsweise die Ausbreitung von niederen Organismen gerade im anabiotischen Zustand (Zysten, Diasporen usw.) gut bekannt.

Die Umweltveränderungen, die in den Fruchtfolgen stattfinden, kommen, obwohl langsamer, bei der Sukzession der Pflanzendecke in der Natur vor. Darum sind jene Ausleserichtungen, die bei der Analyse des Modellbeispiels erklärt worden sind (die Plastizität, die Ausbreitungsfähigkeit, der Ruhezustand), auch in der Natur zu beobachten.

Die gesetzmäßigen Biozönosenänderungen infolge der natürlichen Auslese verändern ihrerseits die Richtung der Auslese, was zu den Artenveränderungen führt. Bei den Untersuchungen der Wechselbeziehungen zwischen Organismen und Umgebung zieht man gewöhnlich nur die Organismenänderungen unter dem Einfluß des Milieus in Betracht. Die andere, meistens vernachlässigte Seite dieser Zusammenhänge, die Änderung der Umgebung unter dem Einfluß von Organismen, die wiederum zu Veränderungen der Organismen führt, ist nicht weniger wichtig. Die Evolution, die Phylogenese, findet in den Biozönosen statt. Das Studium der Gesetzmäßigkeiten der Biozönosenänderungen ist der Weg zur Aufdeckung der allgemeinen Richtungen der natürlichen Auslese. Die Agrobiozönosen sind als experimentelle Biozönosen zu betrachten (Tischler, 1960), bei deren Studium die Grundprobleme der Biozönologie ihre Lösung finden.

Zusammenfassung

1. Die Bildung von Biozönosen sowie die Artenbildung werden durch die natürliche Auslese bestimmt.

2. Die Population (die Gesamtheit von Individuen der gegebenen Art, die der gegebenen konkreten Biozönose angehört) stellt die grundlegende Struktureinheit sowohl der Art als auch der Biozönose dar.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

3. Die natürliche Auslese findet ihren primären Ausdruck in der Sukzession, in der Artenfolge in Biozönosen, die vor allem durch die Aktivität der Biozönose selbst hervorgerufen wird.

4. Bei Änderung der Standortsbedingungen in der Biozönose, die bei der Sukzession beobachtet wird (falls diese Änderung die ökologische Plastizität von Individuen der gegebenen Artpopulation übersteigt), stirbt die Population entweder aus (seltener verändert sie sich stark, indem sie sich den Sukzessionsveränderungen anpaßt) oder überlebt infolge der Migration eines Teils von Individuen in neue Orte, an denen die Bedingungen den Anforderungen dieser Population entsprechen. Die Ausbreitungsfähigkeit gleicht also die unzureichende Plastizität der Art aus.

5. Bei jähem Wechsel der Pflanzendecke in Feldfruchtfolgen überleben polyphage Schadinsekten und von den Oligophagen nur die Arten mit kurzdauerndem Lebenszyklus und hoher Ausbreitungsfähigkeit. Die Auslese erfolgt also sowohl nach Eigenschaften, die mit verändernden Faktoren unmittelbar verbunden sind (Wechsel der Pflanzendecke — Grad der Polyphagie), als auch nach den Eigenschaften, die mit solchen Faktoren nur indirekt verbunden sind (Verbreitungsfähigkeit).

6. Die Auslesebesonderheiten bei natürlichen Sukzessionen der Biozönosen können im Vergleich mit Feldfruchtfolgen erforscht werden.

Summary

1. The formation of bioceonoses is determined by natural selection as like as the evolution of species.

2. The population (the totality of individuals of a given species belonging to a given concret biocoenosis) is the fundamental structural unit of both the species and the biocoenosis.

3. Natural selection primary appears as succession, i. e. succession of species in biocoenoses, which is induced above all by the activity of the biocoenosis itself.

4. By changes of local conditions in the biocoenosis observed in the course of succession the population becomes either extinct if these changes exceed the ecologic plasticity of a given population (rarely the population becomes severely modified by adaption to the changes in succession) or the population survives by migration of a part of the individuals to new places where the conditions correspond the demand of this population. By this way the insufficient plasticity of a species is compensated by the dispersal capacity.

5. At rapid changes in vegetation by rotation of crops among injurious insects only the polyphagous ones and oligophagous species with short life cycle and high dispersal capacity will survive. Selection takes place as to qualities which are closely connected with changing factors (changes in vegetation — degree of polyphagy) and also as to qualities which are only indirectly connected with those factors (ability te dispersal).

6. Selection peculiarities in natural successions of biocoenoses can be studied by comparison with rotation of crops.

Резюме

I. Формирование биоценозов, как и видообразование направляются естественным отбором.

2. Популяция (совокупность особей данного вида, входящая в данный конкретный биоценоз) представляет основную единицу структуры как вида, так и биоценоза.

3. Естественный отбор находит первичное выражение в сукцессии, в смене видов в биоценозах, которая вызывается, прежде всего, деятельностью самого биоценоза.

4. При изменениях условий жизни в биоценозе, наблюдаемых при сукцессиях, если эти изменения превышают экологическую пластичность особей популяции данного вида, популяция либо вымирает (реже сильно меняется

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

в направлении приспособления к сукцессионным изменениям), либо сохраняется, благодаря миграции части особей в новые места, где условия отвечают требованиям этой популяции. Таким образом, способность к расселению компенсирует недостаточную пластичность вида.

5. При резких сменах растительного покрова в полевых севооборотах среди вредных насекомых выживают полифаги, а из олигофагов только виды с коротким циклом развития и высокой способностью к расселению.

6. Полевые севообороты могут служить моделью для изучения особенностей отбора при естественных сукцессиях биоценозов.

Literatur

Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, O., Park, Th. & Schmidt, K. P., Principles of animal ecology. Philadelphia & London, 1950.

Andrewartha, H. G. & Birch, L. G., The distribution and abundance of animals. Chicago, 1954.

Balogh, J., Grundzüge der Zoozönologie. Budapest, 1953.

Balogh, J., Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest & Berlin, 1958.

Bey-Bienko, G. Ya., Über die Rayonierung der Feldkulturen nach Schädlingskomplexen. Nautschnyje Zapiski Leningradskogo selskochoziajstwennogo instituta, (N. S.), 3, 123—134, 1939.

Bodenheimer, F., Problems of animal ecology. London, 1938.

Boness, M., Biozönotische Untersuchung über die Tierwelt von Klee- und Luzernefeldern. Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, **47**, 303—373, 1958.

Brodsky, A., 1918. Foraminifera (Polythalamia) in the wells of the Kara-Kum desert. Trans. Centr. Asiatic State Univ. Tashkent, Zool. (N. S.), 8 (Russ.).

Clarck, G. L., Elements of ecology. London, 1954.

Formosov, A. N. & Woronow, A. G., Die Tätigkeit der Nagetiere an Weiden und in Mähwiesen in O. Kasachstan und ihre wirtschaftliche Bedeutung. Utschenyje zapiski Moskowskogo Gossudarstwen. Universiteta, (Zool.) **20**, 3—122, 1939 (Russ.).

Franz, H., Die Bedeutung vergleichender Untersuchungen an Biocoenosen für die Lösung des historisch-tiergeographischen Problems. Trans. IX. Intern. Congr. Ent. Amsterdam, p. 547—552, 1952.

Friederichs, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, **1—2**. Bd. I—II. Berlin, 1930.

—, Biocönotik und angewandte Entomologie. Ztschr. angew. Ent., **35**, 374—378, 1953.

—, Bestehen in Kulturbiotopen Lebensgemeinschaften? Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent., 14. Vers. Göttingen 1957, p. 7—17, 1958.

—, A definition of ecology and some thoughts about basic concepts. Ecology, **39**, 154—159, 1958.

Ghilarov, M. S., Parallelismus in the formation of entomocoenoses of grain fields in Eastern Europe and Northern America. C. R. (Doklady) Acad. Sci. USSR, **38**, 44—46, 1943.

—, Principal properties of injurious insects surviving field crop rotations. C. R. (Doklady). Acad. Sci. USSR, **47**, 211—214, 1945.

—, Influence of the character of dispersal on the ontogenesis of insects. Zhurnal obshchej biologii (Journ. Gener. Biol.), **6**, 26—36, 1945 (Russ. m. engl. Zusammenf.).

—, Die Rolle von Unkräutern und wildwachsenden Pflanzen in der Bildung von Komplexen der für die Kautschukpflanzen schädlichen Insekten. Vestnik Moskowsk. Univ., Nr. 12, p. 43—53, 1947 (Russ.).

—, Role of steppe rodents in the origin of field soil fauna and field weeds. Doklady Akad. Nauk SSSR, **79**, 669—671, 1951 (Russ.).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

GHILAROV, M. S., Species, population and biocenose. Zool. Zhurn. **33**, 769—778, 1954 (Russ. m. engl. Zusammenf.).

—, Gesetzmäßigkeiten der Komplexbildung von schädlichen Insekten bei der Bearbeitung des Steppenneulandes. Pflanzenschutzkongreß Berlin, 11.—16. Juli 1955, Kongreßbericht, p. 131—144, 1956.

—, The evolution of the postembryonic development and types of larvae in insects. Zool. Zhurn. **36**, 1683—1697, 1957 (Russ. m. engl. Zusammenf.).

—, Abhängigkeit der postembryonalen Entwicklung von der Ausbreitungsweise bei den Süßwasser-Lamellibranchien. Wtoroje Wsessojuznoje Sowestschanie Embriologov SSSR, Tezissy dokladow, Moskau, p. 42—43, 1957 (Russ.).

—, Discussion to the natural control of populations (A. MILNE). Proc. X. Intern. Congr. Ent. Montreal, 1956, **2**, 637, 1958.

GORSCHKOVA, A. A., Angaben zum Studium der Weiden des Voroschilovgrad-Gebiets. Trudy Botanitscheskogo Inst. W. L. Komarova, Ser. 3, Lief. 8, p. 40—70, 1954 (Russ.).

HARMS, W., Wandlungen des Artgefüges unter natürlichen und künstlichen Umweltbedingungen. Leipzig, 1934.

KOMAROV, W. L., Die Lehre über die Art der Pflanzen. Moskau & Leningrad, 1940. (Russ.).

KÜHNELT, W., Bodenbiologie. Wien, 1950.

—, Über die Herkunft der Bodentierwelt des Festlandes. Proc. XV. Intern. Congr. Zool., 363—366, 1958.

LAWRENKO, E. M. & JUNATOW, A. A., Salezhyi rezhim w stepiach kak resultat wozdejstwija polewki Brandta na stepnoj trawostoj i potschwu. (Brachbodenhaushalt in der Steppe als Folge des Einflusses von *Microtus brandti* auf Steppengrasflur und Boden). Botan. Zhurn., **37**, 128—138, 1952 (Russ.).

MAYR, E., Difficulties and importance of the species consept. The species problem (Symposium), Amer. Ass. Adv. Sci., Nr. 50, pp. 371—395, Washington, 1957.

MORDVILKO, A. N., Food-plants of the USSR. Trudy po prikladnoj entomol. **14**, 1. Leningrad, 1929 (Russ.).

PATSCHOSKY, J., Opissanije rastitelnosti Chersonskoj gubernii. II. Stepi. (Die Beschreibung der Vegetation des Cherson-Gebiets. **2**, Steppen). Cherson, 1917 (Russ.).

PEARL, R., On biological principles affecting populations. Amer. Nat., **71**, 50—68, 1937.

SEWERTZOFF, A. N., Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena, 1931.

SHELFORD, V., Physiological animal geography. Journ. Morphol., **22**, 551—618, 1911.

—, Ecological succession. V. Biol. Bul., **23**, 331, 1912.

—, Animal communities in temperate America. Bull. Geogr. Soc. Chicago, **5**, 1—368, 1913.

SUKACHEV, V. N., Biogeocenology and phytocenology. Doklady Akad. Nauk SSSR, 47, 447—449, 1945 (Russ.).

—, Theoretical Principles of biogeocenology. Jubilejnyj sbornik Akademii Nauk SSSR, 283—305, 1947 (Russ.).

TANSLEY, A. G., The use and abuse of vegetacional concepts and terms. Ecology, **16**, 284—307, 1935.

TISCHLER, W., Eignung der Kulturlandschaft für experimentell-synökologische Forschung Biol. Zbl., **73**, 297—305, 1954.

—, Synökologie der Landtiere. Stuttgart, 1955.

—, Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. Zschr. Morphol. Ökol. Tiere, **47**, 54—114, 1958.

—, Stand und Möglichkeiten agrarökologischer Forschung. Naturw. Rdsch. Stuttgart, **12**, 291—295, 1959.

—, General problems of ecology (based in the main on agroecological studies.) Zhurn. Obstshej Biologii (Journ. gener. biol.), **21**, 321—334, 1960 (Russ.).

ZINGER, W. N., Über die Unkrautarten *Camelina* und *Spergula* im Flachs und ihre Evolution. Trudy Botan. Mus. Imper. Akad. Nauk., Lief. 6, 1909 (Russ.).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.11.3-4.241-255

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1961

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Giljarov M.S.

Artikel/Article: Einige Probleme der zeitgenössischen Biozönologie und ihre Lösung bei agrarentomologischen Studien. 241-255