

Fig. 12 = zeigt eine Technik in kreisender Strichführung bei flach gehaltenem Stift. Sie dient dazu, Übergänge zu verbessern und unruhige Töne zu schließen, sie kann mit Blei- und Farbstiften ausgeführt werden.

Fig. 13 = ist ein gemalter Strich.

Fig. 14 = zeigt die „Krakelierung“ in Feder und Tusche. Von der Mitte ab nach unten ist noch einmal überzeichnet und der Ton durch Strichel und Punkte geschlossen worden.

Ein Schlußwort noch! Beim Anblick der beiden hier mitgegebenen Tafeln sagte mir jemand: Um Gottes willen — wer diese Zeichnungen sieht, wird durch ihre Vollendung sofort abgeschreckt und versucht es gar nicht erst! Ich kann darauf nur erwidern: Die Zeichnung ist eine Sprache, die leichter zu erlernen ist, als eine wirkliche Fremdsprache. Aber wie man bei dieser Vokabeln und Regeln lernen muß, so bei jener den Umgang mit dem Material und das Auffinden von Beobachtungsfehlern. Übung ist alles!

Versuch einer Kategorisierung der Zoozöosen

VON GUSZTAV SZELÉNYI

Ungarisches Institut für Pflanzenschutzforschung, Budapest

Seit dem Erscheinen der grundlegenden Arbeit von FRIEDERICHS (1930) deren größtes Verdienst in der vielseitigen Anregung angesehen werden kann, die dieses glänzende Werk im Leser erweckt, ist auf dem Gebiete der Biozöologie so manches geschehen, ohne daß sich jedoch die Zoozöologie aus ihrem Anfangsstadium emporgeschwungen hätte. Ja, es ist sogar ein gewisses Festgefahresein festzustellen (SCHWENKE, 1953) und infolge des Überwiegens der einseitigen Faunenstatistik droht die Gefahr, daß die Zoozöologie ihre eigentlichen Ziele aus den Augen verliert (KÜHNELT, 1950). Der Grund hierfür liegt unseres Erachtens darin, daß sich die Untersuchung der Tiergemeinschaften auf eine statistische Faunenanalyse beschränkt, die noch dazu mit aus der Pflanzensoziologie entliehenen Begriffen vorgenommen wird. Durch die zahlenmäßigen Verhältnisse der an einem Standort lebenden Populationen werden jedoch nie die Zusammenhänge enthüllt, die gewisse Populationen in einer Gemeinschaft zusammenhalten; noch weniger wird es möglich sein die Lebenserscheinungen innerhalb einer solchen Gemeinschaft klarzustellen.

Pflanzensoziologie und Zoozöologie sind zwar Geschwisterwissenschaften, ihre Probleme sind jedoch nicht dieselben und ihre Untersuchungsobjekte sind grundverschieden. Eine zu enge Anlehnung an die Pflanzensoziologie birgt infolgedessen die Gefahr, daß man die Fauna eines Gebietes nach dem Beispiel der Pflanzendecke (diese besteht tatsächlich aus einem

mehr oder weniger stabilen Mosaik von Pflanzengesellschaften) als Tiergesellschaft ansieht, ja sogar nach der Pflanzengesellschaft abgrenzt.

Die Vergesellschaftung von Tieren geschieht auf eine entschieden andere Weise als die der Pflanzen; infolgedessen kann die Kategorisierung der Zoozönosen nicht in derselben Weise vorgenommen werden, wie es in der Pflanzensoziologie geschieht.

Die Biozönose

Unter Biozönose verstehen wir die Vergesellschaftung von Lebewesen und werden im folgenden das Wort „Lebensgemeinschaft“ als eine gleichwertige Bezeichnung dieses Begriffes meiden. In dem Wort „Lebensgemeinschaft“ stecken nämlich zwei Deutungen: erstens bedeutet es eine bestimmte Gruppe von zusammenlebenden Wesen und zweitens ein existenziales Verhältnis zwischen diesen Wesen innerhalb der „Lebensgemeinschaft“. Die Biozönose, die Vergesellschaftung von Lebewesen, besteht aus einer Gruppe von Lebewesen, deren Lebensgemeinschaft als bewiesen gilt oder wenigstens vorausgesetzt wird. Lebensgemeinschaft bedeutet also mehr als gemeinschaftliche Lebensform (FRIEDERICHS, 1930). Eine Lebensgemeinschaft besteht innerhalb einer Pflanzengalle, eines Waldes, einer Wiese, Biozönose ist jedoch etwas umfassenderes, nicht weil man den Begriff nach eigenen Gutdünken eben auf diese Weise umgrenzt, sondern weil eine solche konkrete Realität in der Natur tatsächlich besteht: die Vergesellschaftung von Pflanzen und Tieren „welche sich gegenseitig bedingen“ (MÖBIUS, 1877). Für solche umfassenden Einheiten wollen wir den Begriff „Biozönose“ gebrauchen.

Eine Biozönose besteht nach allgemeiner Auffassung aus Produzenten, Konsumenten und Reduzenten (THIENEMANN, 1939). Bei einer eingehenden Betrachtung kommt man jedoch mit dieser Dreiteilung nicht aus; die Struktur einer Biozönose ist komplizierter. Wohl gibt es drei solcher Gruppen, sie können jedoch nicht einfach als Vertreter von (grünen) Pflanzen, Tieren und Bakterien angesehen werden. Zweifellos sind die grünen Pflanzen Produzenten, zu dieser Gruppe gehören jedoch auch Bakterien, die chemosynthetisch organisches Material erzeugen. Unter den Konsumenten befinden sich nicht nur Tiere, sondern sämtliche parasitischen Pflanzen, überhaupt Pflanzen, die auf organische Substanz angewiesen sind und sie weder photo- noch chemosynthetisch erzeugen können. Nun gibt es eine große Gruppe von pflanzlichen Lebewesen, die als Symbionten für manche Lebewesen unentbehrlich sind, also zur Erhaltung der Biozönose beitragen. Schließlich sind noch die überwiegend reduzierende Arbeit leistenden Bakterien da.

In der Struktur einer Biozönose lassen sich demzufolge folgende ernährungsbiologische Gruppen erkennen:

1. Produzenten: pflanzliche Lebewesen, welche photo- oder chemosynthetisch organische Substanzen erzeugen;

2*

2. Corruptenten: pflanzliche und tierische Lebewesen, die sich von Produzenten ernähren und hierdurch die Existenzbasis der gesamten Biozönose angreifen und die Umgestaltung des Artenspektrums bewirken können;

3. Obstanten: pflanzliche und tierische Lebewesen, die Vertreter der vorigen Gruppe oder die der nachstehenden Gruppe angreifen;

4. Sustinenten: pflanzliche oder tierische Lebewesen, die als Symbionten oder als Vermittler in der Befruchtung höherer Pflanzen zur Erhaltung einer Biozönose bzw. deren Artenspektrum beitragen;

5. Intercalaren: pflanzliche und tierische Lebewesen (höhere Pilze, Aasfresser, Verarbeiter der Bodenstreu usw.) welche organische Substanzen im toten Zustande übernehmen;

6. Reduzenten: Bakterien welche zum überwiegenden Teil organische Substanzen in anorganisches Material reduzieren.

Eine „vollentwickelte“ Biozönose besteht aus Vertretern sämtlicher Gruppen. In speziellen Lebensräumen können einige dieser Elemente vollkommen oder zum großen Teil fehlen. So befinden sich in der Tiefsee keine Produzenten; im Moor sind die Reduzenten nur sehr schwach vertreten (THIENEMANN, 1939). Ebenso sind in den initialen Stadien der Biozönosegestaltung, z. B. auf Felsen (vgl. FALGER, 1914; 1922—23; OOSTING & ANDERSON, 1939), verhältnismäßig nur spärlich Lebewesen vorhanden. Als Kriterium einer Biozönose dürfte das Vorhandensein von Produzenten angesehen werden. Ohne Produzenten gibt es keine Biozönose; folglich sind Gemeinschaften, in denen Produzenten fehlen, als Vergesellschaftungen ohne Biozönosewert anzusehen, die derjenigen Biozönose angehören, aus der die organischen Substanzen pflanzlichen Ursprungs kommen. Allerdings können sich solche Gesellschaften dauernd erhalten, falls ihnen die entsprechende Nahrung regelmäßig gesichert ist. Ihre Zusammensetzung ist wegen ihrer speziellen Lage oft sehr charakteristisch, wie im Tiefseebiotop oder in den Höhlengemeinschaften (vgl. DUDICH, 1932).

Die Definition der Biozönose lautet also nach dem Vorhergesagten folgendermaßen: *Die Biozönose ist eine Vergesellschaftung von pflanzlichen und tierischen Lebewesen, die durch ernährungsbiologische Beziehungen zusammengehalten wird, aus verschiedenen Strukturelementen bestehend sich um Produzenten bildet und in physiognomisch einheitlicher Ausprägung ein bestimmtes Gebiet umfaßt.* Die Biozönose ist entwicklungsbedingt; beginnt mit einer Ansiedlung von Produzenten und gestaltet sich allmählich zu einem komplizierten System von abiotisch-biotischen Beziehungen. Der Begriff „Biozönose“ steht oder fällt mit dem Vorhandensein oder Fehlen von produzierenden Elementen.

Dieser Biozönosebegriff steht im krassen Widerspruch zu allen Biozönosebegriffen, in die als Kriterien Selbstregulationsfähigkeit und biologisches Gleichgewicht miteinbezogen wurden und die in schärfster Fassung in der Definition von SCHWENKE (1953) ausgeprägt sind. Ange-

nommen, daß Regulationsfähigkeit und Gleichgewicht tatsächlich feststellbare Eigenschaften sind (in eine Auseinandersetzung über diese Begriffe soll hier nicht eingegangen werden), paßt diese Definition nur auf Lebensvereine (im Sinne SCHWENKES), die bereits ihre volle Gestaltung erreicht haben. Sämtliche lebendigen Systeme sind jedoch entwicklungs-fähig, auch die Biozönose. Somit muß letztere mit kleinen, oft unscheinbaren Anfangsstadien beginnen und in einem klimabedingten Klimaxstadium ihre komplizierteste Form erreichen. Unsere Definition will nun dieser entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungsweise gerecht werden. Ohne Leben gibt es keinen Beziehungskomplex abiotisch-biotischer Faktoren; die Pionierevereine des Lebens dürften zweifellos nur abiotisch bedingt sein und die abiotischen Faktoren (das Abiocön) üben ihre entscheidende Wirkung auf die Biozönose im Laufe ihrer Entwicklung ununterbrochen aus. Im übrigen sind wir mit SCHWENKE einverstanden: eine Biozönose übt vom allerersten Anfang ihrer Ansiedlung einen allmählich zunehmenden Einfluß auf das Abiocön und es entsteht ein dichtgewobener Beziehungskomplex, durch den die bereits vorhandene Organismengesellschaft sich als Lebensmöglichkeit für andere Organismen manifestiert.

Im Lichte unserer Biozönosedefinition sind sämtliche Lebensvereine, die sich um Produzenten ansammeln und durch ernährungsbiologische Beziehungen miteinander in Korrelation treten, als vollwertige Biozönosen anzusehen, unabhängig davon, in welcher Weise sich der Einfluß des Menschen auswirkt. Mögen die Folgen menschlichen Einflusses noch so durchschlagend sein, gehört er doch in die Gemeinschaft von Lebewesen und es liegt kein zwingender Grund vor, den Menschen von dieser Gemeinschaft auszuschließen (vgl. GLEN, 1954). Die Einwirkung des Menschen übt sich unseres Erachtens nicht in irgendeiner Störung des „Gleichgewichtes“ aus, sondern in der Verhinderung der Sukzession. Die oft drastischen Wirkungen der Pflanzenzüchtung schaffen z. B. nach Waldrodung und der darauffolgenden Bewirtschaftung eine grundverschiedene Situation. Wie könnten unter solchen Umständen z. B. Bodentiere, die sich an Sukzessionsstadien „Wald“ oder „Wiese“ angepaßt haben, erhalten? Sogar die Bodenbearbeitung ist doch größtenteils kaum etwas anderes, als ein ständiger Kampf gegen Sukzession, d. h. gegen die Sukzession einleitenden Pionierpflanzen. Demzufolge dürfte es angebrachter sein, die Agrobiozönosen als solche ohne Sukzession, sonst aber als gleichwertige Biozönosen zu betrachten und durch dieses Kriterium Biozönosen gegenüberzustellen, in denen der Sukzession nichts im Wege steht. Allerdings gibt es zwischen beiden Extremen mannigfache Übergänge.

Die Zoozönose

Eine Zoozönose umfaßt nie alle Tiere, die in einem Gebiet aufgefunden werden können; sie sollte also nicht mit dem Tierbestand irgend-

eines Raumes gleichgesetzt werden; denn in der Fauna eines Standortes gibt es viele Populationen, welche einander vollkommen fremd sind, sich gegenseitig weder bedingen noch beeinflussen. Von einer „Lebensgemeinschaft“ kann in solchen Fällen nicht ernstlich die Rede sein, folglich sind solche Tierbestände keine Tiergesellschaften. Eine Pflanzendecke erstrebt die vollständige Geschlossenheit, in einer geschlossenen Pflanzendecke können jedoch die biologisch schwächeren Arten sich nicht erhalten; folglich muß die Pflanzendecke den Charakter von Pflanzenvereinen annehmen (CAJANDER, 1909). Seitens der Tiere kann von einem Bestreben nach Geschlossenheit nicht gesprochen werden, ganz im Gegenteil: abgesehen von Arten, deren Individuen sich kolonienartig ansammeln, ist bei den meisten Tieren ein deutliches Bestreben nach Dispersion zu bemerken. Die Vagilität der Tiere ist im Vergleich zur relativen Stabilität der Pflanzen eine grundverschiedene Erscheinung, die sich auch in den Prinzipien der Vergesellschaftung der beiden Lebewesengruppen und somit auch der in Gestaltung der Zoozönosen auswirkt.

Diese Vagilität der Tiere hat zweierlei Folgen: 1) die Tiere können den sich ungünstig gestaltenden Lebensverhältnissen durch Fortbewegung ausweichen, 2) zur vollkommenen Gestaltung des individuellen Lebens hat jedes Tier eine gewisse Bewegungsfreiheit nötig. Infolge dieser Faktoren kommt es unumgänglich dazu, daß Tiere zum mindesten teilweise aus ihrer Lebensgemeinschaft herausgerissen werden, ihre Zönose verlassen und in andere Zönosen hineingeraten, ohne jedoch mit diesen in lebensgemeinschaftliche Verbindung zu treten. Demzufolge kann der Tierbestand eines Gebietes zwangsläufig nur als ein Gemisch von Populationen und Individuen betrachtet werden, deren Zusammengehörigkeit nicht einfach durch den gemeinsamen Ort dargestellt wird, also erst nachgeprüft werden muß.

Welches ist nun diese zur Vergesellschaftung zwingende Bedingung?

Der Grund hierfür liegt darin, daß kein einziger Organismus eine autarke Organisation darstellt. Jeder Organismus verbraucht Energie und diese Energie muß irgendwo aus der Umgebung genommen werden. Infolgedessen muß sich jeder Organismus mit einem anderen oder mit mehreren anderen Organismen vergesellschaften.

Die Lebensbedingungen der Tierarten sind jedoch ungemein komplizierter als die der (höheren) Pflanzen, auf die sich die Pflanzensoziologie in erster Linie aufbaut. Nach diesen Ansprüchen muß sich das Tier in die entsprechende gesellschaftliche Verbindung einzwängen. Die Bedingungen für die Vergesellschaftung sind jedoch sogar für dieselbe Art nicht einheitlich; folglich kann der Begriff „Art“ nicht in der Weise in der Zoozönologie angewendet werden, wie es in der Pflanzensoziologie geschieht.

Der geniale Begriff des Semaphoronten (HENNIG, 1950) ist wie für die Zoozönologie geschaffen. Es ist unmöglich, die Zoozönologie auf die Gesellschaftsverbindungen der „Arten“ aufzubauen, da doch ein und das-

selbe Individuum im Laufe seines Lebens seine Bedingungen ihnen gegenüber wechselt. Die taxonomische Einheit der Zoozönologie ist demzufolge nicht die Art, sondern die Population (vgl. GLEN, 1954). Die biozönotisch gleichwertigen Populationen bestehen aber aus Gruppen von Semaphoronten. In einer Tiergesellschaft sind also nicht Arten, sondern Semaphorontengruppen (Gruppen von Individuen die autökologisch und biozönotisch demselben Semaphoront angehören) vergesellschaftet.

Wie entsteht nun eine solche Vergesellschaftung? Da für jedes Tier die durch die Sonnenstrahlung zukommende Energie unentbehrlich ist, diese jedoch nur durch unmittelbar auf pflanzliche Nahrung angewiesenen Populationen aufgeschlossen werden kann, muß sich zwangsläufig jede Tiergesellschaft unmittelbar an die pflanzliche Energiequelle anschließen. Durch tierische Konsumenten ersten und zweiten usw. Grades entstehen Nahrungsketten, die bestimmte Populationen durch gegenseitige oder wenigstens einseitige Bedingtheit zusammenhalten und demzufolge zu einer Gemeinschaft verbinden.

Man könnte die Frage aufwerfen: inwieweit ist es möglich oder zweckmäßig über umgrenzbare Zoozönozen zu sprechen, wenn doch diese durch vielgestaltige Verknüpfungen mit der gesamten Biozönose unzertrennlich verbunden sind? Unsere Antwort lautet folgendermaßen:

Obzwar die Zoozönose untrennbar von ihrer Umgebung ist (ganz gleich ob wir darunter die biotische oder die abiotische, oder beide Seiten meinen, denn alle diese gehören zur „Umgebung“, vgl. „Beziehungskomplex“ von SCHWENKE, 1953), ist sie jedoch zweifellos unterscheidbar. Das in der Entstehung einer Zoozönose die Umgebung mitzusprechen hat und daß diese ihr Schicksal auch weiterhin weitgehend bestimmt, nimmt nichts von der Tatsache, daß diese Zoozönose als konkrete Realität existiert. Sie kann nicht aus der Umgebung herausgerissen werden, stellt jedoch eine Erscheinung dar, die als ein Naturgeschehen analysiert und beschrieben werden kann ebenso wie die „Art“ oder wie irgendein physikalisches Ereignis, welche gleicherweise ohne ihre Umgebung nicht entstehen können. Innerhalb der Zoozönose laufen Ereignisse ab, die infolge der vergesellschafteten Populationen entstehen, doch auch infolge Einstrahlungen aus der Umgebung entstehen können. Im ersten Falle ist ihre Erklärung eine zoologische Frage, im letzteren eine biozönologische, d. h. eine dem gesamten Lebewesenbestand (die Pflanzendecke einbegriffen) betreffende Fragestellung. Eine Zoozönose ist nicht nur eine konkrete, z. T. auch visuell feststellbare Gegebenheit, sondern zugleich eine unbedingte Notwendigkeit, da kein Tier auf die Dauer allein auf sich gestellt lebensfähig ist, sondern sich mit anderen Lebewesen vergesellschaften muß. Also müssen auch Tiergesellschaften entstehen, die aus dem komplizierten Gefüge einer Biozönose herausgearbeitet werden müssen, nicht um sie aus diesem Gefüge herauszureißen, sondern als einen Bestandteil dieser zu betrachten. Somit kann eine spezielle Zoozönologie betrieben werden, ohne

daß man sich durch sämtliche Beziehungen, die eine Zoozönose mit ihrer Umgebung verbinden, von dieser entfernen läßt und sich zwischen den ungemein komplizierten Zusammenhängen einer Biozönose ins Uferlose verliert.

Was ist nun eine Zoozönose? *Die Zoozönose* (Tiergesellschaft im Allgemeinen) *ist eine Gruppe von verschiedenen Arten angehörender Semaphoronten, die durch die Nahrungsketten und durch die gemeinsame Energiequelle zusammengehalten werden.*

Unter Energiequelle verstehen wir stets organische Substanzen pflanzlicher Herkunft, unbeachtet dessen, ob in lebendigem oder leblosem Zustand. Ein Aas ist also keine Energiequelle in diesem Sinne, denn es könnte nicht ohne das Tier vorhanden sein, dem der in Verwesung begriffene Leib angehörte. Auch ein Strukturteil einer Pflanze (vgl. TISCHLER, 1950) ist keine Energiequelle in diesem Sinne, denn es könnte nicht ohne die gesamte Pflanze entstehen. Energiequelle ist also zum mindesten eine einzige Pflanze bzw. der Individuenbestand derselben Pflanzenart oder eine Pflanzengesellschaft oder eine Gruppe von Pflanzengesellschaften.

Wie entsteht jedoch eine solche Zoozönose? Zweifellos nur durch Vermittlung von Pflanzenfressern (s. l.), die für die weiteren Kettenglieder par excellence „Produzenten“ darstellen. Da die Grundprinzipien des Lebens überall nur dieselben sein können, muß das Entstehen und die Struktur einer Zoozönose mit dem Entstehen und der Struktur der Biozönose etwas gemeinsam haben. In einer Zoozönose können tatsächlich z. T. dieselben Strukturelemente erkannt werden wie in der Biozönose; nur fehlen hier gewisse Elemente, wie Produzenten und Reduzenten. Das ist logisch, denn die Zoozönose ist nur ein Bestandteil der Gesamt-biozönose; folglich kann sie nicht denselben Elementenkomplex umfassen; sonst wäre sie dasselbe.

Der entscheidende Anstoß zu einer Vergesellschaftung kann nur als Folge ernährungsbiologischer Faktoren entstehen. Neben der durchschlagenden Bedeutung der Nahrung ist jedoch auch der Raumkomplex ein gesellschaftsbeeinflussender Faktor, denn zu den entsprechenden Lebensbedingungen gehören auch gewisse abiotische Verhältnisse, die nicht an jedem Ort bereitstehen. Ohne Nahrung kann ein Raum nicht als Standort angenommen werden, aber trotz vollauf entsprechender Nahrung kann dieser nicht besiedelt werden, wenn anderweitige Verhältnisse der speziellen Lebensbedingungen der Semaphoronten nicht entsprechen. Als Beispiel hierfür mögen die Tiergemeinschaften der Baumstrünke (vgl. KÜHNELT, 1950) und das Verhalten von Orthopteren-Populationsgruppen dienen (vgl. NAGY, 1944, 1947, 1950; MARCHAND, 1953; RICHARDS & WALOFF, 1954). Je mehr eine Semaphorontengruppe polyphag ist, umsomehr wird ihre Verbreitung in erster Reihe durch Umwelteinflüsse bestimmt. Dadurch kann sich aber auch die Artenkombination einer Tiergesellschaft verschieden gestalten. Nahrungs-

bedarf und Raumstruktur sind also beides Faktoren, die die Zusammensetzung einer Tiergesellschaft beeinflussen können (vgl. „Beziehungsträger“ von SCHWENKE, 1953) und beweisen auch dadurch die enge Verbundenheit von Umwelt und Tiergemeinschaft.

Da jedoch die Nahrungsansprüche unbeachtet der Raumstruktur im großen und ganzen überall dieselben sein müssen, kommt in der Beurteilung des Vergesellschaftungstriebes nur der Nahrungsfaktor in Betracht.

Als Strukturelemente einer Zoozönose, wir wollen sie als Coeten bezeichnen (vgl. niche, ELTON, 1927) können folgende Semaphorontengruppen festgestellt werden:

1) Corruptenten: Semaphoronten, die lebendige Pflanzen (Produzenten) angreifen. Die Fähigkeit zur Umgestaltung der Pflanzendecke und dadurch zur Beeinflussung der Zoozönose, kann dieser Gruppe nicht abgesprochen werden. Der Pflanzenschutz kann über viele Fälle berichten, in denen der gesamte Pflanzenbestand durch irgendeinen Corruptenten zerstört wurde. Eine offene Frage ist es noch, inwieweit der Artenbestand einer Pflanzengesellschaft durch Zerstörungsarbeit von Bodeninsekten in Mitleidenschaft gezogen wird oder durch Nahrungsspezialisten in einer Weise heimgesucht wird, daß gewisse Pflanzenarten aus der Gesellschaft verschwinden. Ob dadurch nicht ab und zu eine Sukzession vorgetäuscht wird, bleibt noch zu untersuchen. Daß wir hier nicht den allgemein gebrauchten Ausdruck „Phytophaga“ anwenden, hat seinen Grund darin, daß wir jede idiobiologische Anschauung vermeiden wollen. Die Tätigkeit der Corruptenten ist aber keinesfalls eine Frage der Autökologie, sondern eine Erscheinung die sich in der Biozönose auswirkt. Die Corruptenten wirken auf die Biozönose bzw. auf deren tierische Bestandteile in zwei Richtungen zerstörend: erstens wird die Nahrungsbasis untergraben, als Folge dessen die in der Aspektfolge später erscheinenden Gruppen dort keinen Platz mehr finden (z. B. *Cydia pomonella* nach überaus starker Abundanz von *Anthonomus pomorum*), und zweitens kann die Energiequelle in der Weise qualitativ umgestaltet werden, daß sie der bisherigen Tiergesellschaft nicht mehr entspricht und einer anderen Platz macht) z. B. infolge Tätigkeit von *Aspidiotus perniciosus* eingegangene Bäume, in denen sich in den Sukzessionsgemeinschaften von Intercalaren bilden. Tierische Sukzessionen wirken tatsächlich oft destruktiv (TISCHLER, 1950). Dieser destruktive Charakter ist eigentlich allen Tiergemeinschaften mehr oder weniger eigen.

2) Sustinenten: Semaphoronten, welche als Vermittler bei der Befruchtung von Blütenpflanzen mitwirken. Durch ihre Tätigkeit kommen die Früchte zur Entwicklung und der Artenbestand einer Pflanzengesellschaft wird erhalten, vorausgesetzt, daß in der Gesellschaft sich Arten befinden, die zu ihrer Befruchtung tierischer Vermittlung be-

dürfen. Ihre Rolle ist unzweifelhaft eine sehr wichtige; ohne sie wären die Pflanzengesellschaften nicht in ihrer derzeitigen Zusammensetzung vorhanden. Von ihrer Tätigkeit hängt das Schicksal sämtlicher Populationen ab, die sich an Früchte spezialisiert haben.

3) Intercalaren: Semaphoronten, die sich von pflanzlichen oder tierischen Abfällen ernähren. Im ersten Falle stellen sie die wahrscheinlich ursprünglichste ernährungsbiologische Gruppe dar (TISCHLER, 1950) und schließen sich dementsprechend unmittelbar den organischen Substanzen pflanzlicher Herkunft an. Im zweiten Falle sind es Populationen, die sich als Zwischenglieder zwischen tierische Konsumenten und den Reduzenten einschleichen, die tierische Substanz vor der Mineralisierung zurückhalten. Sie stellen ein Kettenglied dar, das jede größere Tiergesellschaft mit einer Anzahl von Populationen bereichert. Allerdings kann angenommen werden, daß in ihrer Nahrung z. T. auch die zur Verwesung beitragenden Bakterien irgendwelche Rolle spielen (KÜHNELT, 1950). Auch ist es bezeichnend für die allmähliche Degradation der in der Nahrungskette sich fortbewegenden organischen Substanz, daß Exkreme carnivorer Tiere durch Intercalaren auffallend gemieden werden (KÜHNELT, 1950).

4) Obstanten: umfassen Elemente einer Zoozönose, die parasitisch oder räuberisch andere Populationen angreifen. Ihre Bedeutung liegt darin, daß sie die Populationsdichte des Wirtes beeinflussen.

Wenn man die Vergesellschaftung von Tieren als eine streng ernährungsbiologische Angelegenheit betrachtet, die durch Faktoren des Raumkomplexes nur modifiziert, nicht aber in der Struktur beeinflußt wird, dann können diejenigen Anschauungen, die Gesellschaftskategorien nach den Vegetationsschichten unterscheiden (BRUNDIN, 1934; BALOGH, 1946, 1953; ALLEE & al. 1949; TISCHLER, 1950) mit dieser Betrachtungsweise kaum in Einklang gebracht werden. Wohl lassen sich solche Schichten (Biorophen: THALENHORST, 1951) in der Pflanzendecke unterscheiden und es dürfte auch einige Populationen geben, die nie einen gewissen Bioroph verlassen (präziser gefaßt: nie in gewisse Biorophen eindringen), das ist jedoch eine autökologische und autethologische Einstellung der betreffenden Populationen und keine biozönotische Angelegenheit. Die Mehrzahl der Tiere bewegt sich vertikal, wenigstens in der Vorsaison und im Herbst und die entsprechenden Nahrungsketten sind gar nicht an einen bestimmten Bioroph gebunden, höchstens im Spezialfall (z. B. im Boden). Gewisse Ontostadien befinden sich zweifellos in bestimmten Biorophen, das darauffolgende Stadium kann aber einen anderen, höheren oder niedrigeren Bioroph aufsuchen. Obstante einer streng an einem Bioroph gebundenen Population sind oft in sämtlichen Biorophen vorhanden usw. Die Biorophen sind unseres Erachtens wichtige Strukturelemente eines Biotops, deren Einfluß auf die Gestaltung der Tiergesellschaften nicht gelegnet werden

kann. Ihr Einfluß besteht darin, daß sie die Energiequellen bzw. Umweltverhältnisse der Tiergesellschaften bilden. Eine Tiergesellschaft entsteht noch nicht dadurch, daß sich eine Gruppe von Tieren in einem Bioroph zusammenfindet, denn solche Populationen können ganz unabhängig voneinander dort leben, ohne irgendwelche lebensgemeinschaftlichen Beziehungen aufzuweisen. Sehr bezeichnend sind in dieser Hinsicht die Worte von ALLEE (1926): „The type of stratification described in this report has been recognised for a long time by naturalists working in the tropics, but is not recognised by all the other animals living there” (zit. ALLEE & al. 1949, p. 490).

Die angeführten vier ernährungsbiologischen Gruppen stellen die einzigen, unentbehrlichen Strukturelemente einer Zoozönose dar. Das Wort „ernährungsbiologisch“ ist hier in einer biozönotischen Betrachtungsweise aufgefaßt und nicht autökologisch gemeint. Es kommt nicht darauf an, welche speziellen Lebensformen eine Art in ihren verschiedenen Semaphorontengruppen entwickelt hat und welche ethologischen Eigenschaften eine vergesellschaftete Population innerhalb der Gemeinschaft besitzt. Es ist gänzlich gleichgültig, ob eine Semaphorontengruppe Gallenerzeuger, Pflanzensauger oder Pflanzenfresser ist, der Schwerpunkt liegt darin, daß sie lebendes Pflanzenmaterial in tierische Eiweißstoffe umgestaltet. Auch für zoophage Semaphoronten ist es gleich, ob sie räuberisch oder parasitisch leben; sie gehören biozönotisch in dieselbe Gruppe, weil sie alle lebende Tiere angreifen. Sie stellen Gruppen von elementaren Lebensformen dar (Syntrophien: BALOGH, 1946, 1953) und machen einen Coetus dadurch zu einem bunten Gemisch von Populationen verschiedenster Lebensweise, sind aber nicht dadurch unentbehrlich, sondern weil sie dem entsprechenden Coetus seine Rolle innerhalb der Biozönose zuweisen. Eine kleinere, unentbehrliche Gruppe ernährungsbiologischer Spezialleistung, als die Coeten es sind, kommt also nicht in Frage. Diese Gruppen repräsentieren das Maximum an Elementen in einer Zoozönose in ihrer vollsten Ausbildung. Zur breitesten Entfaltung einer Tiergesellschaft sind diese 4 Gruppen nötig, nicht mehr und nicht weniger.

Das Entstehen einer Tiergesellschaft vollzieht sich in der gleichen Weise, wie das der Biozönose; nur sind hier nicht mehr die Produzenten, sondern die auf pflanzliche Nahrung angewiesenen Coeten die Aktionsbasis der Entfaltung. Eine Tiergesellschaft entsteht im einfachsten Falle dadurch, daß sich einer corrupten, sustinenten oder (auf pflanzliche Nahrung angewiesenen) intercalaren Population obstante Populationen, eventuell (auf tierische Nahrung angewiesene) Intercalaren anschließen. Es entsteht also eine einfache Nahrungskette aus 2 oder aus 3 Coeten. Wir wollen sie als Wirtsgemeinschaft — Catena — benennen.

Auf Grund ihrer Struktur, schließen sich sämtliche Catenen unmittelbar der Pflanzendecke an. Man darf nicht vergessen, daß die Zoozöologie stets mit konkreten Populationen zu tun hat, mit Semaphorontengruppen also, und nicht mit „Arten“ oder Artbeständen im allgemeinen. Es ist sehr leicht möglich, daß die Population einer Art sich auf mehrere Gemeinschaften verteilt. Ein Parasit, der auf mehrere Wirte angewiesen ist, wird durch entsprechende Semaphorontengruppen gleichzeitig in allen diesen Wirtsgemeinschaften vertreten sein. Die Semaphorontengruppe in der Gemeinschaft „A“ kann jedoch nicht zugleich auch in der Gemeinschaft „B“ vorhanden sein, die eine gehört also zur Wirtsgemeinschaft „A“, die andere zur Wirtsgemeinschaft „B“ usw. Es ist also allein durch eine Betrachtungsweise, der als taxonomische Einheit die Semaphorontengruppe zu Grunde liegt, die Möglichkeit gegeben, die Gesellschaftskategorien klar zu erkennen.

Nun gibt es Semaphorontengruppen, die dauernd miteinander verbunden sind, und solche, die in horizontaler Richtung mehrere Gemeinschaften kreuzen und sich nirgends ständig ansiedeln. In einer Blattlauskolonie z. B. sind Ekto und Endoparasiten, räuberische Larven (z. T.) ständig ansässig, während imagines von *Coccinella septempunctata* sich nur zeitweise dort vergesellschaften. Noch mehr ins Auge fallend ist die Rolle von insektenfressenden Vögeln, die unmittelbar nacheinander eine Reihe solcher Kleingemeinschaften besuchen. Daraus dürften zwei Schlußfolgerungen gezogen werden: 1) in jeder Tiergesellschaft sind neben stabilen Elementen, die einen festen Kern einer Gemeinschaft darstellen, temporale Elemente feststellbar, die sich nur vorübergehend dort einfinden. Letztere bewirken Einzelgeschehen, welche trotz der geringen „Abundanz“ des temporalen Semaphoronten ausschlaggebend für das weitere Schicksal der Kleingemeinschaft sein können; 2) es sind Populationen, deren Existenz sich auf mehrere Kleingemeinschaften erstreckt und die in den engen Rahmen einer Wirtsgemeinschaft nicht hineinpassen. Daraus folgt aber, daß noch weitere „räumlich“ ausgedehntere Gesellschaftskategorien existieren müssen, die in breiter Front an die Kleingemeinschaften stoßen. Wie läßt sich jedoch eine weitere Kategorisierung durchführen?

Wenn man sein Augenmerk auf die Nahrungsbasis der Populationen richtet, lassen sich unschwer die Umrisse natürlicher Gesellschaftskategorien erkennen. Die in der Energieerschließung tätigen Populationen schließen sich nämlich 1) entweder einer bestimmten Pflanzenart, oder 2) mehreren Pflanzengesellschaften, oder 3) den Gesellschaftskategorien 1) und 2) + Pflanzendecke an.

Eine Population, die sich ausschließlich von einer Pflanzenart ernährt, hat überhaupt keine Beziehungen mit dem nächststehenden Individuum einer anderen Pflanzenart. Alle die auf diese angewiesenen Obstanten (wir meinen die stabilen Elemente!) müssen sich dement-

sprechend verhalten und es entsteht dadurch um diese monophage Population eine klar umgrenzte Zoozönose.

Eine Population, die sich an mehreren Pflanzenarten erhalten kann, wird nur im Notfalle einer Art angehören, sonst aber kann sie sich an mehreren Berührungspunkten der Pflanzendecke anschließen und kann dann unmöglich in die sich um eine Pflanzenart bildende Gemeinschaft hineingezwängt werden.

Eine Population, die nicht nur Nahrung überall findet, sondern infolge der Vagilität und Körpergröße ihrer Semaphoronten auch einen entsprechend großen Lebensraum beansprucht, kann unmöglich in die einzelnen Gemeinschaften von Kleinlebewesen hineingehören, obzwar sie mit solchen koexistiert. Es ist weder entwicklungsgeschichtlich, noch als konkrete Möglichkeit vorstellbar, daß solche Lebewesen ohne vorangehende Entwicklung der Pflanzendecke + Kleintierwelt entstanden wären bzw. sich behaupten könnten; folglich stößt die Gemeinschaft solcher Tiere, mit allen ihnen anhaftenden Ekto- und Endoparasiten auf breiter Front an die vorangehend besprochenen Tiergesellschaften. Ihre Nahrungsbasis ist die gesamte betreffende Biozönose.

Auf Grund dieser Erörterungen entstehen dreierlei Gesellschaften: Kettengemeinschaften, Gruppenvereine und Gruppenverbände.

Die Kettengemeinschaft (Catenarium) entsteht aus Wirtsgemeinschaften, deren Ausgangspopulation sich einer einzigen Pflanzenart anschließt. Die Kettengemeinschaft ist nicht die Bevölkerung einer einzigen Pflanze, sondern die Gesamtheit der an sämtlichen Individuen einer Pflanzenart lebenden Populationen. Dieses „Leben an einer Pflanzenart“ bedeutet nur soviel, daß die in der Erschließung der in der pflanzlichen Substanz enthaltenen Energie tätigen Populationen existential an die betr. Pflanzenart gebunden sind. Dieses Verhältnis kann verschieden lang andauern: bei *Aspidiotus perniciosus* z. B. ist es lebenslänglich, für das Larvenstadium von *Ceuthorrhynchus macula-alba* nimmt es bloß drei Wochen in Anspruch. Danach wechselt die gesamte Population in die Bodenschicht über, wird jedoch dadurch nicht etwa Mitglied irgendeiner Bodengemeinschaft, sondern umgekehrt: eine Catena des Catenariums hat sich verlagert in den Lebensraum anderer Tiergesellschaften, in diesem Falle *Ceuthorrhynchus macula-alba* mit ihrem Endoparasiten, *Chelonus* sp. Sollte die Larven im Boden irgendeine parasitische Nematode befallen, so gesellt sich diese zur Catena des Mohnrüblers und dadurch wird sie Mitglied des Catenariums. Sollte sich ein Maulwurf an die Larven des Mohnrüblers heranmachen, gehört dieser trotzdem nicht zur Catena bzw. Catenarium, denn die Population „Maulwurf“ ernährt sich nicht nur mit Larven von *C. macula-alba*, sondern zugleich mit sehr verschiedenen Kleintieren, durchquert infolgedessen eine ganze Reihe von Catenen bzw. Catenarien. Also gehört sie in eine höhere Kategorie.

Es ist kaum widerlegbar, daß solche Vergesellschaftungen, wie die Catenarien es sind, tatsächlich existieren. Dementsprechend sind die Tiergemeinschaften eines Apfelbaumes, einer Zwetsche, einer Eiche und einer Buche in ihrem Kern grundverschieden. Eben diesen grundverschiedenen Kern bildet das Catenarium. Sollte irgendeine Population zugleich an allen diesen Bäumen leben (sich ernähren), gehört sie in die folgende Gesellschaftskategorie.

Die Zusammengehörigkeit von Catenen im Catenarium hat seine biozönotische Begründung in der Abhängigkeit von der gleichen Energiequelle. Infolge des Zusammenlebens an derselben Pflanze können gegenseitige Beziehungen entstehen, die das Schicksal sämtlicher Populationen eines Catenariums bestimmen können.

Das Catenarium baut sich aus 3 Coeten auf, nämlich aus Corrupenten, Sustinenten und Obstanten. Letztere fehlen aus Catenarien, die sich in Pflanzenbeständen entwickeln, die zur Befruchtung nicht auf Insektenvermittlung angewiesen sind. Intercalaren können die Corrupenten ersetzen, während auf tierischen Abfällen angewiesene Intercalaren sich wahrscheinlich nur aus Mitgliedern höherer Kategorien rekrutieren.

Der Gruppenverein (Presozium, vgl. SHACKLEFORD, 1929) umfaßt Populationen, die sich an mehreren Pflanzenarten ansiedeln können, also zum mindesten oligophag sind. Als Corrupenten bedrohen sie ganze Pflanzengesellschaften, wenigstens einer Vegetationsschicht. Somit vermischen sie sich mit samt den ihnen nachstellenden Obstanten mit Populationen von Catenen und Catenarien. Während sich z. B. *Tortix viridana* streng innerhalb eines Catenariums vergesellschaftet, lebt *Operophtera brumata* im Rahmen des Presoziums. An den Eichen, wo beide zugleich Lebensmöglichkeit haben, kommt es also zu einem Zusammenstoß beider Gesellschaftsgruppen und zu einer Korrelation zwischen beiden Populationsgruppen. An der nächststehenden Buche kann von so etwas nicht die Rede sein, da ergeben sich jedoch Berührungspunkte mit Populationen eines anderen Catenariums, die sich um die Energiequelle „Buche“ vergesellschaftet haben, z. B. mit *Mikiola fagi*. Sollte ein Wald ausschließlich aus Eichen bestehen, vereinigt sich dementsprechend *Operophtera brumata* nur innerhalb eines Catenariums. Würde man diesem Fall nomenklatorisch Ausdruck geben (s. unten), könnte man dadurch nicht nur eine Gesellschaftskategorie bezeichnen, sondern zugleich auf ihr Verhältnis zur Umgebung hinweisen.

Viele Ontopopulationen, die sich streng an bestimmte Catenen bzw. Catenarien halten, werden in einem folgenden Ontostadium Elemente des Presoziums. Arten von parasitischen Chalcididen sind im Larvenzustand als obstante Elemente Mitglieder mehrerer Catenen bzw. Catenarien, als Imagines gehören sie zum Presozium und werden dort z. T. zu Sustinenten. Es wird dadurch noch mehr offensichtlich, wie

beschränkt der Begriff „Art“ in der Zooökologie verwendet werden kann. Daran läßt sich nichts ändern, denn die Lebensformen sind eben zu mannigfaltig und dieselbe Art verhält sich in verschiedener Weise zur Energiequelle, wechselt also auch ihre Ansprüche für Vergesellschaftung dementsprechend.

In dem Aufbau des Presoziums sind sämtliche Coeten miteinbegriffen, es stellt also die vollentwickeltste Kleintiergemeinschaft dar. Die Zugehörigkeit einer Population zum Presozium wird durch ihren minimalen Nahrungsbedarf bzw. Vagilität bestimmt, die beide mit der Körpergröße zusammenhängen. *Agrotis segetum* kann innerhalb einer verhältnismäßig kleinen Pflanzengesellschaft ihre gesamte Population entwickeln; für die Population „Hirsch“ oder „Krähe“ ist das unmöglich. Somit gehören sie in die folgende Kategorie.

Der Gruppenverband (Supersozion) ist die größte Gesellschaftskategorie der Tiere und umfaßt Populationen, die ohne das Vorhandensein der vorgenannten Gruppen überhaupt nicht existieren könnten (weil im Laufe der Phylogenese die Entwicklung der letzteren eine a priori Forderung für das Zustandekommen höherer Lebewesen darstellt) und die eine Vagilität bzw. Körpergröße besitzen, infolge deren sie einen sehr großen und vielgestaltigen Lebensraum beanspruchen. Die Population „Hirsch“ hat zwar im Wald ihr Habitat, begibt sich jedoch auch auf die nächstliegenden Wiesen und durchstreift in der Suche nach Trinkwasser auch größere Entfernungen. Die Population „Storch“ besucht Moor, Feld und Wiese gleicherweise, abgesehen davon, daß sie infolge des Wanderinstinktes riesige Entfernungen bezwingt.

Für sämtliche Mitglieder des Supersozions ist die Gesamtheit Pflanzendecke + Presozien die Energiequelle. Der Hirsch vergesellschaftet sich nicht mit dem Hirschkäfer, die Krähe nicht mit dem Drahtwurm, sondern alles was Pflanzendecke + Presozium umfaßt, gilt für das Supersozion als das erste Glied der Nahrungskette, in der die erwähnten Populationen hineingehören. Obzwar das Supersozion die Makrofauna umfaßt, bedeutet dies keinesfalls, daß es nur aus solchen Tieren besteht; denn sämtliche Kleintierpopulationen, die sich mit diesen als Ekto- oder Endoparasiten in dem Zustand einer Lebensgemeinschaft befinden bis zu den Aasfressern, gehören ebenfalls zu dieser Gesellschaftskategorie.

Am Aufbau des Supersozions nehmen sämtliche Coeten teil. Die Sustinenten befinden sich innerhalb der Presozien; ihre für das Supersozion unersetzliche Arbeit liegt in dem ersten Kettenglied des Supersozions verborgen und wird durch die Gestaltung der Umwelt: Presozien + Pflanzendecke sichtbar repräsentiert.

Die Nomenklatur der Tiergesellschaften

Nun soll noch auf eine Frage die Antwort versucht werden: inwieweit ist es möglich die Kategorienzugehörigkeit nomenklatorisch auszudrücken? Es liegt uns dabei das Beispiel der Pflanzensoziologie vor Augen, doch ohne die Absicht, sie einfach zu kopieren.

Ein nomenklatorischer Schritt muß früher oder später unbedingt getan werden, denn es erscheint uns unzweckmäßig, mit Kategorien zu arbeiten, die nur durch Aufzählung einer Menge von Namen bezeichnet werden können. Wir nehmen uns die Freiheit, einen ersten Schritt in dieser Richtung zu tun.

Die Benennung einer Catena kann logisch durch Zuhilfenahme des Wirtsnamens erfolgen, die zwangsläufig die einzige, absolut stabile Einheit der Catena darstellt. Würde die Endung *-tena* mit dem Genetiv des Gattungsnamens gekoppelt werden, wobei auch der Speziesname in dem Genetiv gesetzt wird, könnte man eine leichtverständliche Bezeichnung für eine konkrete Gesellschaft erhalten. So z. B. würde *Ceuthorrhynchitena maculae-albae*, die (ort- und zeitbedingte) Wirtsgemeinschaft bezeichnen, welche sich entlang der Nahrungskette um das Corruptenten-Element: *Ceuthorrhynchus macula-alba* bildet.

Schwieriger ist die Benennung der höheren Kategorien nach einer einzigen Population; denn bereits in den Catenarien sind mehrere vorhanden, die beim Erschließen der pflanzlichen Energiequelle mitwirken. Wollte man die Dominanz nach dem Beispiel der pflanzensoziologischen Nordschule als Grundlage betrachten, entstünden sehr schwierige Fragen. Denn wie ist z. B. die Dominanz der Schildläuse mit der des Apfelwicklers zu vergleichen? Es dürfte nur einen Ausweg geben: tatsächlich hat die zahlenmäßige Dominanz einer Art in einer Pflanzengesellschaft gesellschaftsbestimmenden Einfluß. Dasselbe kann man für die Vergesellschaftung von Tieren nur mit einer gewissen Korrektur behaupten, denn die Lebensformen sind hier eben zu mannigfaltig. Das Catenarium baut sich aber auf derselben Energiequelle auf und das Schicksal der Gesamtpopulation hängt davon ab, inwieweit diese Quelle erhalten bleibt und zur Erhaltung sämtlicher Corruptenten fähig ist. Demzufolge nehmen alle Populationen, die die Existenz der Nahrungsbasis bedrohen, unbeachtet ihrer zahlenmäßigen Vertretung, eine Schlüsselstellung ein. Wir nennen die Fähigkeit einer Corruptenten-Population zur übermäßigen Inanspruchnahme der Energiequelle: Corruptenzpotential. Diejenige Population verfügt über ein höheres Corruptenzpotential, die durch Gefährdung der Nahrungsbasis die Existenz des Catenariums am meisten bedroht und infolge dessen auch auf das Artenspektrum (qualitativ und quantitativ) den größten Einfluß hat. Sollte z. B. *Anthonomus pomorum* sämtliche Blütenknospen des Bestandes in Anspruch nehmen, müssen zwangsläufig eine Reihe von Populationen aus der Kettengemeinschaft ausbleiben, denn die Fruchtfresser und mit ihnen die Catenen finden dort keine Anschlußmöglichkeit mehr. In solchen Fällen trägt die Kettengemeinschaft den Namen: Anthonominarium pomorum. Eine Rangordnung nach Corruptenzpotential muß also zuerst geschaffen werden, ehe man an die Benennung des Catenariums herangeht. Das geht nicht ohne eine eingehende Analyse der entsprechenden Kettengemeinschaft; aus dieser Analyse ergibt sich jedoch diese Rangordnung von selbst.

Dasselbe gilt für die Benennung des Presoziums. Ein Schadgebiet von *Agrotis segetum* ist dementsprechend ein *Agrotidicium segetum* Presozium, im Walde kann ein *Operophtheraecium brumatae* das *Tortricidinarium viridanae* usw. überlagern, oder es entsteht ein *Lymantriaecium disparis*; dessen Corruptenzpotential sich bis zum Kahlfraß steigert und dadurch *Lithocolletitena* usw. die Lebensmöglichkeit nimmt oder beschränkt.

Alle diese Kategorien erhalten ihre Benennung auf Grund der nicht unbedingt (zahlenmäßig) dominanten, jedoch durch hohes Corruptenzpotential aktiven Population. Sie alle sind Erschließer pflanzlichen Materials. Was nun aber mit Populationen anfangen, die sich mit toter, pflanzlicher oder tierischer Substanz ernähren? Letztere gehören zu den entsprechenden Catenarien oder Presozien, deren Abfälle sie verarbeiten, einige unter ihnen zu den Supersozien, aus dem der Abfall stammt. Schwieriger ist die Frage der auf pflanzliche Abfälle angewiesenen Intercalaren. Oft ist ihr Anschluß eine Folge des hohen Corruptenzpotentials vorangehender Gemeinschaften, d. h. ihrer Corruptenten; sie sind in solchen Fällen als Sukzessionsgemein-

schaften aufzufassen. Noch öfter schließen sie sich jedoch der Pflanzendecke ohne vorangehende Tätigkeit von Corruptenten an. In beiden Fällen stellen sie Catenarien oder Presozien für sich dar; die Benennung erfolgt auf Grund der zahlenmäßigen oder Gewichtsdominanz. In erster Linie würden aber auch in diesem Falle diejenigen Populationen in Betracht kommen, die den größten Anteil an der Verarbeitung der toten pflanzlichen Substanz haben.

Die Benennung der Supersozionen muß infolge des Verhältnisses Population: Biozönose nicht unbedingt an Corruptenten gebunden sein. Allerdings gehören Populationen, die ausschließlich höheren Tieren nachstellen oder deren Parasiten sind, in die Nahrungskette der betreffenden Wirtstiere, somit mit diesen in ein Supersozion. Die Population „Fuchs“ gehört z. B. zu *Leporicidion europeae* (an einem bestimmten Ort und zu einer bestimmten Zeit!). Populationen jedoch, die sich unmittelbar den Presozien anschließen (entomophage Vögel z. B.) können als Namengeber eines Supersozions betrachtet werden, umso mehr, da viele von ihnen auch pflanzliche Nahrung zu sich nehmen.

Ernährungsbiologisch gleichwertige Populationen gehören zusammen in dasselbe Supersozion. Zur Benennung dient als Grundlage das Corruptenzpotential, für zoophage das Obstanzipotential, worunter der Einfluß verstanden wird, der durch die betr. Population auf die Wirtspopulation oder -populationen ausgeübt wird. So kann z. B. auf einer Trockenwiese das dort entwickelte *Dociostrauricum maroccani* durch ein *Ciconiaecion ciconiae* überlagert werden.

Ein Schritt ist noch bis zum Menschen. Wir sind vollauf einverstanden mit GLEN (1954) und unterstreichen seine Auffassung, denn sowohl im Corruptenz-, wie im Obstanzipotential ist der Mensch in weiten Gebieten unübertrefflich. Riesige Flächen werden durch ihn beherrscht, Biozönosen zerstört und neue aufgebaut; an Stelle einstiger Waldungen werden riesige Bauten errichtet, Anlagen geschaffen usw. Ohne den Menschen würden weder unsere Kulturpflanzen noch unsere Nutztiere (in ihrer gegenwärtigen Form) existieren; ohne sein Mitwirken würden keine biotopfremden Arten von Tieren und Pflanzen eingebürgert. Der Mensch überlagert gewaltige Teile der Biosphäre, und die gesamte Biozönose in der Nähe seiner Siedlungen steht unter seinem Einfluß. Wozu den Menschen aus dieser Biozönose, ohne die er nicht leben kann, herausreißen? Es entwickelte sich unter seinem Einfluß eine Tiergesellschaft vom Range eines Supersozions: das *Hominicion sapientis*!

Zusammenfassend soll noch folgendes hervorgehoben werden. Jede Gesellschaftskategorie ist ort- und zeitbedingt. Die Bezeichnung *Ceuthorrhynchitena maculae-albae* z. B. bedeutet nicht eine Liste von Wirt, Parasiten und Räubern, denn bei einem solchen Verfahren würde es sich um „Kann“ und nicht um „Ist“-Beziehungen handeln, wie SCHWENKE (1953) mit Bezug auf die Konnex-Schemata sehr richtig hervorhebt. Vielmehr handelt es sich um eine konkrete Gesellschaft, die an einem Ort zu irgendeiner Zeit einwandfrei, qualitativ und quantitativ, festgestellt wurde. Es ist möglich, daß sie sich zum mindesten qualitativ öfters wiederholt; aber es ist ebenso möglich, daß ein bestimmtes Artenspektrum niemals wieder in derselben qualitativen Zusammensetzung entsteht. So ist eben eine Zoozönose. Gradationserscheinungen in irgendeiner Population können mannigfache Folgen haben, auch im Hinblick auf den Einfluß auf eine Zoozönose.

Die Zoozönologie muß ihr Augenmerk stets auf gesamte Populationen richten. Die Frage ist stets: wie verhält sich die gesamte Population, zu der der festgestellte Semaphoront gehört, gegenüber der untersuchten Gemeinschaft? Die Antwort entscheidet, ob er zu einer Catena oder zu irgendeiner höheren Gesellschaftskategorie gehört.

Eins muß man sich klar machen: nicht alle Semaphoronten können in Gesellschaftskategorien untergebracht werden. Es ist unmöglich, die Gesellschaftsbeziehungen eines Semaphoronten festzustellen, wenn man über die Ansprüche desselben nicht in entsprechender Weise unterrichtet ist. Ohne entsprechende idiobiologische Kenntnisse kann keine Population auf ihre Gesellschaftszugehörigkeit gewertet werden (vgl.

SCHWENKE, l. c., p. 121: „Ob eine Artenkombination Biozönosenwert besitzt oder nicht, ist allein mit Hilfe der Korrelationsforschung entscheidbar“). Das ist der größte Unterschied zwischen Faunenanalyse und Bio(Zoo)zönologie: bei der ersteren sind solche Kenntnisse nicht erforderlich, bei der letzteren sind sie unerlässlich.

Der Umstand, daß Populationen derselben Art gleichzeitig oder in der Folge (z. B. jene auf Zwischenwirte angewiesener Parasiten) in verschiedenen Tiergemeinschaften feststellbar sind, stellt ein sonderbares Verhältnis dar, das zwischen solchen Gemeinschaften besteht. Man könnte es „Blutsverwandtschaft“ nennen; es ist dasselbe, was unter Artidentität (vgl. BALOGH, 1953) verstanden wird, hat jedoch eine viel größere Bedeutung als eine formelle Feststellung. Diese „Blutsverwandtschaft“ kann nämlich in beiden Richtungen eine gewaltige Wirkung haben, denn hohe Populationsdichte in der Gemeinschaft „A“ kann in der Gemeinschaft „B“ des nächstfolgenden Zwischenwirtes entsprechende Folgen haben. Solche Möglichkeitsbeziehungen werden durch die Konnex-Schemata widergespiegelt; überhaupt hat sich der Begriff Konnex (FRIEDERICHS, 1930) in dieser Richtung entwickelt und stellt heutzutage nicht eine Gesellschaftskategorie dar, sondern wird zur Wiedergabe des komplizierten Beziehungssystems einer Vergesellschaftung von Lebewesen (+ Abiozön) verwendet (TISCHLER, 1951). Vielleicht würde die Gruppierung der Tiergesellschaften auf Grund ihrer „Blutsverwandtschaft“ einmal möglich sein, vorausgesetzt daß wir über entsprechende Kenntnisse verfügen. Heute sind wir davon noch weit entfernt. Auf eine bestehende „Blutsverwandtschaft“ läßt oft die Erscheinung folgern, daß eine Obstanten-Population plötzlich aus einer Gemeinschaft verschwindet. Ein interessanter Fall solcher Blutsverwandtschafts-Beziehungen ereignete sich dieses Jahr in Nordost-Ungarn, wo ein seltener Parasit von *Hyphantria cunea*, die Schlupfwespe *Theronia atalantae*, sich in auffallend hoher Abundanz in der Wirtsgemeinschaft *Hyphantriaetena cuneae* vergesellschaftete, augenscheinlich als Folge einer vorangehenden, überaus populationsreichen, Gestaltung von *Aporiaetena crataegi*.

Aus der angewandten Nomenklatur geht hervor, daß, die Catenen ausgenommen, sämtliche höheren Kategorien ihre Benennungen nach Ort und Zeit ändern können. Auf den ersten Blick wirkt das vielleicht befremdend; es geht jedoch zwangsläufig aus dem Wesen einer Tiergemeinschaft hervor. Während sich nämlich die Pflanzendecke nur verhältnismäßig langsam ändert, gehen in einer Tiergesellschaft die populationsdynamischen Ereignisse meistens in rascher Folge vor sich. Es würde einen unzulässigen Zwang bedeuten, die Nomenklatur zu versteifen, denn es geht nicht um einen Selbstzweck, sondern um die Schaffung einer in der Erforschung der Biozönosen sich bewährenden Nomenklatur, durch die das Arbeiten mit Gesellschaftskategorien erleichtert wird. Wenn dieses Benennungssystem zugleich auch auf die Vorgänge in der Zoozönosen hinweist, umso besser.

Innerhalb der angeführten Gesellschaftskategorien besteht zwischen den einzelnen Populationen eine Korrelation. Inwieweit diese sich auf den Arten- und Individuenbestand der Gemeinschaft auswirkt und welche Faktoren es sind, die aus der Umgebung einstrahlen, hat die Korrelationsforschung zu entscheiden, die, zusammen mit der Analyse der Populationsdynamik, das Kernstück aller biozönotischen Forschung darstellt, wie dies zuerst durch SCHWENKE (l. c.) in sehr klarer Fassung hervorgehoben wurde. Wir wollen noch hinzufügen: die statistische Faunenanalyse wird uns kaum dazu verhelfen. Dieses Ziel dürfte nur nach Aufklärung und Abgrenzung von Tiergemeinschaften erreicht werden, deren Zusammengehörigkeit durch Nahrungsketten bewiesen wurde.

Vorliegende Arbeit erlaubt sich, zur logischen Abgrenzung der Gesellschaftskategorien beizutragen; wir hoffen, daß sie einen bescheidenen Schritt nach vorwärts deutet.

Literatur

(Die mit * bezeichneten Arbeiten lagen Verf. im Original nicht vor)

- * ALLEE, W. C., Distribution of Animals in a Tropical Rain Forest with Relation to Environmental Factors. Ecology, 7, 445—468, 1926.

- ALLEE, W. C. EMERSON, A. E., PARK, O., PARK, Th. & SCHMIDT, K. P., Principles of Animal Ecology. London, 1949.
- BALOGH, J., The structure of the biocenoses. *Állattani Közlemények*, **43**, nr. 1—4, 14 pp., Budapest, 1946.
- , Grundzüge der Zoozoologie. Budapest, 1953.
- * BRUNDIN, L., Die Koleopteren des Torneträskgebietes, Lund, 1934.
- * CAJANDER, A. K., Über Waldtypen. *Acta F. Fenn.*, **1**, 175, 1909.
- DUDICH, E., Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle „Baradla“ in Ungarn, Wien, Speläol. Monogr. Wien, **13**, 1932.
- ELTON, CH., Animal Ecology. London, 1927.
- FRIEDERICH, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin, **1—2**, 1930.
- * FALGER, F., Die erste Besiedlung der Gesteine. *Kleinwelt*, **6**, 1—7, 1914.
- , Die erste Besiedlung der Gesteine. *Mikrokosmos*, **16**, Heft 1, 3 u. 5, 1922—23.
- GLEN, R., Factors that affect Insect Abundance. *Journ. econ. Ent.*, **47**, 398—405, 1954.
- HENNIG, W., Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950.
- KÜHNELT, W., Bodenbiologie. Wien, 1950.
- MARCHAND, H., Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. *Beitr. Ent.*, **3**, 116—162, 1953.
- * MÖBIUS, K., Die Austern und die Austernwirtschaft. Berlin, 1877.
- NAGY, B., Die Heuschreckenwelt der Puszta Hortobágy. I: *Acta Sci. Math. Nat. Kolozsvár*, **26**, 1—61, 1944. II: *Publ. Zool. Inst. Univ. Debrecen* 1947, p. 1—22, 1947.
- , Quantitative and qualitative Investigation of the Saltatoria on the Tihany Peninsula. *Ann. Inst. Biol. Pervestig. Hung.*, Fasc. 1, (*Arch. Biol. Hung.*, **19**) p. 95—121, 1950.
- * OOSTING, H. J. & ANDERSON, L. E., Plant Succession on Granite Rock in Eastern North Carolina. *Bot. Gaz.* c: 750—768, p. 464, 1939.
- RICHARDS, O. W. & WALOFF, N., Studies on the Biology and Population Dynamics of British Grasshoppers. *Anti-Locust Bull.* **17**, 182 pp., 1954.
- SCHWENKE, W., Biozönotik und angewandte Entomologie (Ein Beitrag zur Klärung der Situation der Biozönotik und zur Schaffung einer biozönotischen Entomologie). *Beitr. Ent* **3**, Sonderheft, p. 86—162, 1953.
- * SHACKLEFORD, M. W., Animal Communities of an Illinois Prairie. *Ecology*, **10**, 126—154, 1929.
- THALENHORST, W., Die Koinzidenz als gradologisches Problem. *Ztschr. angew. Ent.*, **32**, 1—48, 1950.
- THIENEMANN, A., Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. *Arch. Hydrobiol.*, **35**, 267—285, 1939.
- TISCHLER, W., Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig, 1950.
- , (1951): Der biozönotische Konnex. *Biol. Zentralbl.*, **70**, 517—523, 1951.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Szelényi Gusztáv

Artikel/Article: [Versuch einer Kategorisierung der Zoozönosen. 18-35](#)