

Das Walberla 1973 – 1977:

Untersuchungen in einem fränkischen Mesobrometum

Hermann Remmert

Einleitung

Zwischen den Städten Erlangen und Forchheim liegt ein Vorberg der Fränkischen Alb: das Walberla oder die Ehrenbürg mit zwei Gipfeln, die ein weiter Sattel verbindet. Die höchsten Erhebungen erreichen um 530 m, das sind rund 200 m über der vorgelagerten Regnitz-Ebene. Seit der Bronzezeit stellt dies Massiv ein Heiligtum dar: Zunächst ein Heiligtum der Kelten, dann ein germanisches Heiligtum und schließlich ein christliches Heiligtum, welches in dem heutigen Walberla-Fest am ersten Sonntag im Mai noch immer fort dauert und in der das Walberla krönenden Kapelle Ausdruck findet. Theoretisch gehörte hierher vielleicht ein Buchenwald. Ganz sicher ist dieser seit der Bronzezeit nicht vorhanden und hat einem trockenen typischen Mesobrometum Platz machen müssen. Das gilt vor allen Dingen an den Südhängen und Südwesthängen, während die Nordhänge einen Buschwald tragen. Dazwischen ragen steile Juraklippen empor, an denen bis vor einem Jahrzehnt der Wanderfalk horstete und in denen noch heute allen Kletterern zum Trotz Dohlen nisten.

Ökologische Untersuchungen, die sich über mehr als zwei Jahre hinstrecken, sind nur in geringem Maße durchgeführt worden. Wo sie vorliegen, zeigen sie starke Schwankungen im Bestand der Tiere – man denke an die berühmten Populationszyklen in Taiga und Tundra – in der spezifischen Produktivität der Pflanzen (also etwa bei der Samenproduktion) und im spezifischen Aspekt des Lebensraumes: Ein Urwald kann sehr langfristige Zyklen aufweisen. All diese langfristigen Untersuchungen enthalten jedoch eine Fülle von Spekulation und sehr wenig ist bekannt über die Einbindung von wechselwarmen Tieren in diese Zyklen, über die Populationschwankungen wechselwarmer Tiere und die Frage nach bedingenden Faktoren. Hier eine Lücke zu schließen, ist das Ziel der vorliegenden Arbeit.

Material und Methoden

Vom Frühjahr 1972 bis zum Herbst 1976 standen mit Ausnahme einiger Wintermonate auf dem südwärts exponierten Hang des Walberla kontinuierlich etwa 20 Formalinfallen. Die Aufstellung erfolgte in Planquadraten, welche zufällig ausgewählt waren. Der Mindestabstand zwischen zwei Fallen betrug 5 m, die Öffnungsweite der Fallen 7 cm. Durch all die Untersuchungsjahre wurden genau die gleichen Fallenplätze eingehalten. Durch gelegentlichen Weidebetrieb (Schafe!) und durch Besucher gab es gelegentlich Ausfälle bei den Fallen, so daß nicht für jede Analyse gleichviele Fallen zur Verfügung standen. Zur Auswertung gelangten jeweils zwischen 7 und 16 Fallen. Besonders im Frühjahr waren die Verluste gelegentlich so hoch, daß eine quantitative Auswertung nicht mehr möglich war (nur weniger als 7 Fallen

noch ungestört). Derartige Verhältnisse traten vor allen Dingen um den 1. Mai und um das Pfingstfest auf (Ende Mai). Im Jahr 1977 wurde nur im September gefangen. Eine weitere Fallenserie wurde 1975 und 1976 am gleichen Hang ein Stück weiter östlich aufgebaut. Während im ersten Gebiet (im folgenden N genannt) der Boden nur maximal 10 cm hoch dem gewachsenen Jurafels auflag, machte die Bodendicke an der zweiten Stelle (im folgenden HPA genannt) über 30 cm im Minimum aus. In diesem Gebiet lebten Maulwürfe (*Talpa europaea*) – ein Zeichen dafür, daß hier der Boden wesentlich mächtiger war. Ab Spätsommer 1975 wurde eine dritte Fallenserie zwischen N und HPA gelegt, da hier durch übernachtende Schafe eine sehr starke Düngung erfolgt war. Die Verfolgung dieser Düngung machte eine weitere Serie (im folgenden F genannt) notwendig. Die Fallenserien F und HPA waren vor dem Zutritt des Menschen geschützter als die Serie N. Verluste traten hier kaum auf. Im Minimum wurden auch hier 7 Fallen geleert. Auch hier wurde darauf geachtet, daß die Fallen stets genau an der gleichen Stelle standen. Im allgemeinen erfolgte eine Leerung während der Sommermonate alle 14 Tage, während der Wintermonate einmal im Monat.

Um einen quantitativen Vergleich zu ermöglichen, wurden im Rahmen einer Diplomarbeit (HEUSINGER, 1975) quantitative Fänge von Heuschrecken auf dem Walberla durchgeführt. Im Jahr 1976 sowie im Juni und September 1977 wurden quantitative Fänge der verschiedenen Tiergruppen mit Hilfe eines Staubsaugers und eines 1 x 1 m-messenden, aus Plastik gefertigten, Meßquadrates durchgeführt. Parallel zu diesen zoologischen Untersuchungen wurde die oberirdische Phytomasse in Quadraten von 30 x 30 cm regelmäßig geerntet. Für jede Probe wurden 5 Quadrate verwendet. Die Proben wurden bei 95°C im Trockenschrank getrocknet und dann gewogen. Ein Herausuchen der abgestorbenen Pflanzenteile fand nicht statt. Teile der Proben wurden dann im Homogenisator fein zermahlen, in Alkohol extrahiert und das Chlorophyll photometrisch bestimmt. Die eigentlich lebende Phytomasse geht also aus einer Kombination von Chlorophyllgehalt und Gewicht der Probe hervor. Die zur Untersuchung kommenden Quadrate wurden ebenfalls zufallsgemäß ausgewählt. Der kalkhaltige schwarze Boden ist eine typische Mull-Rendzina, die dünn dem gewachsenen Kalk-Jura-Felsen aufliegt. Boden und Fels sind wasserdurchlässig, stehendes Wasser kommt nur im Anschluß an sehr plötzliche starke Regenfälle ganz kurzfristig vor, längerfristig nur bei Tauwetter auf gefrorenem Boden. Infolge der hohen Besucherzahlen des Berges war eine Messung der Klimaverhältnisse parallel zu den Untersuchungen nicht möglich. Daher mußte auf Klima-

daten der Stadt Erlangen, die etwa 20 km entfernt liegt, zurückgegriffen werden. Diese können zwar nicht die speziellen klimatischen Bedingungen des Walberla erläutern, sie können jedoch ohne weiteres für den Vergleich der verschiedenen Jahre herangezogen werden.

Ergebnisse

1. Die Pflanzenwelt im Laufe der Jahre

Die oberirdische Primärproduktion war 1972 sehr hoch, sank in den folgenden Jahren ab und erreichte erst wieder zum Teil 1976 und vor allen Dingen 1977 hohe Werte. 1973 und 1974 ist noch die bekannte sommerliche Depression – bedingt durch Samenabwurf und Einziehen früher Arten – deutlich erkennbar. In den folgenden Jahren verschwindet auch diese Depression, bedingt durch sehr spätes Austreiben der Pflanzen überhaupt. Praktisch fehlt der gesamte Frühaspekt, quantitativ bedeutsam beginnt das Austreiben erst Ende Juni. Erst 1976 ist ein gewisses Austreiben schon im Frühjahr festzustellen, welches immerhin zur vollständigen Bedeckung der in den vorhergegangenen Jahren kahlgewordenen Stellen führt. Mitte Juli vertrocknet jedoch der ganze Hang ganz plötzlich. Die Wasserversorgung scheint unter das notwendige Minimum gesunken zu sein. Die Pflanzenmasse vertrocknet auf dem Halm. Der Wassergehalt der Pflanzen, der normalerweise über 60 % liegt, sank schlagartig unter 50 %. Eine gewisse Erholung trat im August ein. Das folgende Jahr (1977) zeigt dann ähnlich hohe Produktionswerte wie 1972 (Abb. 1–2). Ebenso wie die oberirdische Biomasse einem Jahresgang unterliegt, so unterliegt auch der Chlorophyll-Gehalt pro Gramm Trockengewicht einem Jahresgang. Dabei fällt auf, daß der Chlorophyll-Gehalt pro Gramm Trockengewicht in den Jahren nach 1972 relativ niedrig liegt. Der Anteil toter Pflanzen an der oberirdischen Biomasse ist also höher als 1972. Der Deckungsgrad, der 1972 100 % betrug, geht in den folgenden Jahren zurück und erreicht erst 1976 und 1977 wieder 100 %. Damit einher geht ein sehr stark verschiedenes Artenspektrum. Kahle Stellen wurden 1974 und 1975 durch *Arenaria serpyllifolia* besiedelt, die vorher und nachher praktisch keine Rolle spielte. Dementsprechend veränderte sich auf den ersten Anblick das Aussehen des Gebietes in starkem Maße. Von 1972 bis 1975 sank die allgemeine Höhe der Vegetation während der Sommermonate gleichmäßig ab, erst 1977 ist wieder das alte Bild erreicht. Pflanzen mit großen Schauapparaten – vor allen Dingen Margeriten (*Chrysanthemum leucanthemum*) – waren in den Jahren 1973, 1974 und 1975 nur in geringer Zahl und geringer Größe vorhanden, während sie 1972 und 1977 sehr dichte Wiesen bildeten. Die gleichen Verhältnisse gelten auch für Salbei (*Salvia*

pratensis). Damit war die Blütendichte – entscheidend für nektarsuchende Insekten – 1972 und 1977 besonders hoch, sie lag relativ hoch 1976, wurde hier jedoch im Juli durch große Hitze und Trockenheit radikal unterbrochen.

2. Die Tiere des Untersuchungsgebietes

Die Tiere zeigen den Pflanzen durchaus vergleichbare Schwankungen. Zunächst ist der Jahreslauf des Auftretens sehr deutlich (Abb. 3–11). Zwischen den einzelnen Jahren ergeben sich sehr starke Unterschiede, die vor allen Dingen bei der Feldgrille, bei Feldheuschrecken, bei Zikaden, bei Ameisen und bei einigen Einzelarten sehr deutlich sind. Allgemein erreichte die tierische Biomasse pro Tag und Falle Höchstwerte 1972 und 1976, in den Jahren dazwischen lagen die Werte geringfügig niedriger. Die mittlere Körpergröße der Tiere war 1972 und 1976 besonders hoch – ähnliche Werte wurden in den dazwischenliegenden Jahren nicht wieder erreicht. Läßt man Wirbeltiere, Urinsekten und Milben außer Betracht, so liegt die mittlere Körpergröße der gefangenen Tiere im Winter besonders hoch. Nimmt man jedoch die Urinsekten und Milben mit hinein, so ergibt sich aufgrund der sehr starken und auf den Winter konzentrierten Collembolen-Vorkommen das umgekehrte Bild.

Nur einige wenige Gruppen lassen sich genauer analysieren. Das sei im folgenden versucht.

1. Zikaden (Homoptera)

Im Jahre 1972 sind 13 Arten vorhanden, in den folgenden Jahren geht die Artenzahl stark zurück. Das gilt für alle Untersuchungsflächen – auch die mit höherer Primärproduktion. Ebenso plötzlich springt das Bild 1976 recht genau auf die Ausgangsartenzahl zurück. Mit dieser Änderung geht eine Häufigkeitsverschiebung einher. *Turrutus socialis* macht in den Jahren mit wenig Arten zwischen 75 und 95 % der gefangenen Individuen aus (wobei die meisten Individuen Männchen sind), während sie in den Jahren mit hoher Artenzahl zurücktritt. Das gilt besonders für 1976. Dieses Bild gilt nicht nur relativ. In den Jahren mit wenigen Arten werden Zikaden viel häufiger als in den Jahren mit vielen Arten in den Fallen gefangen. Von 1973 bis 1975 fangen sich in jeder Falle täglich etwa 2–4 Zikaden (einmal schnellt der Wert auf 19 Zikaden herauf). Das ist auch im Frühsommer 1976 (Anfang Juni) noch der Fall. Später im Jahr sinkt der Fang auf weniger als ein Tier pro Falle und Tag. Auszählungen ergaben, daß von 1973 bis 1975 bis zu 60 Zikaden pro Quadratmeter anzutreffen sind, 1976 sind dagegen nur 10 bis höchstens 20. Im wesentlichen ist also nur eine Art – *Turrutus socialis* – für die sehr starken Schwankungen verantwortlich. Eine große Anzahl weiterer, nicht häufiger Arten wird 1973 – 1975 so selten, daß sie in Fallen nicht mehr auftaucht.

2. Feldheuschrecken (*Acridia*)

Das Spektrum der in den Fallen gefangenen Feldheuschrecken änderte sich im Laufe der Untersuchungszeit kaum (Abb. 7), dagegen sank die Individuenzahl in den Jahren 1973 bis 1975 stark ab (von 1,2 auf 0,2 Tiere pro Fallentag). 1976 fingen sich 0,4 Tiere pro Tag und Falle, was wahrscheinlich auf geringere Sterblichkeit in dem trockenen und warmen Sommer zurückzuführen ist. Die Gunst des warmen Sommers 1976 geht auch aus der mittleren Wachstumslinie der Larven hervor (Abb. 8), die sehr viel steiler ansteigt als in den vorhergehenden Jahren und damit sehr viel früher zu Imagines führt. Diese Fangergebnisse von 0,2 bis 0,4 Tieren pro Fallentag entsprechen etwa einer Dichte von drei bis fünf Tieren pro Quadratmeter. Im Juni 1977 wurde nun eine bis dahin nie beobachtete Dichte festgestellt: Durchschnittlich fanden sich 15 Heuschreckenlarven pro Quadratmeter. Das deutet ebenfalls auf sehr günstige Bedingungen im Sommer 1976 hin: Da Heuschrecken als Ei überwintern, machen sich günstige Bedingungen bei der Eiablage durchweg erst im folgenden Jahr bemerkbar. Im Laufe des Jahres 1977, welches außerordentlich sonnenscheinarm, feucht und kühl war, sank dann die Heuschreckenzahl wieder auf 6 Tiere pro Quadratmeter.

3. Feldgrillen (*Gryllus campestris*)

Die Feldgrillen zeigen das gleiche Bild wie die Feldheuschrecken – nur in sehr viel ausgeprägterem Maße. Ihr Bestand geht von 1972 bis 1975 stark zurück. War 1972 das ganze Walberla-Plateau und sämtliche etwas nach Süden exponierten Hänge dicht mit Grillen besetzt (nachträgliche Schätzung mehr als ein Tier pro Quadratmeter), so zog sich die Grillenpopulation bis 1975 auf einige wenige kleine Restareale zurück, auf denen noch maximal 600 Tiere lebten. Das war etwa die Ausgangsbasis im Frühjahr 1976. In diesem Sommer erfolgte eine sehr starke Vermehrung, die sich in Larvenfängen von 0,6 Tieren pro Tag und Falle (das ist der gleiche Wert wie 1972) niederschlugen. Pro Quadratmeter wurden 3 bis 5 Larven erbeutet. Das Wachstum erfolgte viel rascher als in den vorhergehenden Jahren, die Tiere erreichten schon frühzeitig und vollständig das für die Überwinterung notwendige Gewicht. Einige wenige Individuen schlossen sogar die Entwicklung ab, es kam zu geringem, herbstlichen Grillengesang. (Diese Individuen dürften den Winter nicht überstanden haben.) Das Wachstum erfolgte sehr gleichmäßig, die Größenunterschiede waren minimal und damit war der Kannibalismus, der bei starken Größenunterschieden vorkommt, wie sie für schlechte Wachstumsbedingungen typisch sind, kaum merklich.

Derartige Wachstumskurven aus dem Freiland sollten nicht mit im Labor ermittelten direkt verglichen werden, um dann festzustellen, daß im Freiland unter gleichen Temperaturbedingungen ein gleiches, langsames oder – was meist der Fall ist – rascheres Wachstum erfolgt. Diese Unvergleichbarkeit liegt, selbst wenn man den Temperaturvergleich im einzelnen ganz exakt durchführt, in der Tatsache, daß viele Arten – Heuschrecken, Grillen und Spinnen – sich mit Hilfe der Sonnenstrahlung aufheizen und damit Körpertemperaturen erreichen, die wesentlich über den gemessenen Temperaturen liegen. Da eine solche Aufheizung von der Oberflächenstruktur und von dem Verhalten des Tieres abhängt, kann hier auch nicht generalisiert werden. Zum zweiten wird die Wachstumskurve im Freiland durch die Nahrung moduliert: Der Entwicklungsnullpunkt kann verschoben werden durch die Nahrungsqualität; die Wachstumsgeschwindigkeit kann durch Nahrungsmenge (die im Freiland oft ungenügend ist) und durch Nahrungsqualität entscheidend beeinflusst werden. Zu viele unübersehbare Parameter lassen also einen solchen Vergleich unsinnig erscheinen (Abb. 3, 4, 9, 10).

Im Frühjahr 1977 war wiederum wie 1972 das Gesamtgebiet des Walberla – sofern überhaupt günstige Lebensräume vorhanden waren – dicht besiedelt (1 bis 3 Tiere pro Quadratmeter). Der Bestand aufgrund der singenden Männchen in einer Reihe von Planquadraten abgeschätzt, betrug etwa 30.000 Tiere. Das feuchte und kühle Jahr 1977 brachte jedoch nur ungünstige Fortpflanzungsbedingungen; im Herbst 1977 lag der Bestand niedriger als im Frühjahr – obwohl ja inzwischen eine Vermehrung stattgefunden hat.

4. Ameisen (Formica)

Ameisen werden in allen Jahren durchweg in geringer Zahl gefangen. Nur die Jahre 1975 und 1976 fallen aus dem Rahmen. Im Jahre 1975 breitet ein Staat der Roten Waldameise sein Territorium aus und überschwemmt das Fanggebiet, was zu sehr hohen Fangzahlen dieser Art in den Fallen führt. Im folgenden Jahr werden noch mehr Ameisen gefangen: Diesmal handelt es sich um eine andere Formica-Art, die bisher nur sporadisch gefangen wurde und nun in großer Anzahl in den Fallen auftritt (Abb. 4).

5. Ohrwurm (Forficula) Abb. 4

Relativ konstant über die Jahre – jedenfalls mit den bisher besprochenen verglichen – sind Ohrwürmer in den Fallen vorhanden. Ihre Zahl schwankt zwischen 0,1 und 0,5 Tieren pro Tag und Falle. Im Mittel sind zwischen 0,2 und 0,3 Tiere vorhanden (1972 bis 1974). Auch das Wachstum dieser mehr nächtlich lebenden Form zeigt nicht die starken Unterschiede, die das Jahr 1976 bei Feldgrillen und Feldheuschrecken so aus den übrigen Jahren herausheben.

6. Spinnen und Milben

(Arachnida) Abb. 11

Einen regelmäßigen, wenn auch stark schwankenden Anteil am Gesamtfang machen die Spinnen aus. Einem regelmäßigen Maximum im Frühjahr folgt ein Abfall, der während der Sommermonate auf knapp unter 10 % geht. Das Maximum im Frühjahr ist auf starke Vermehrung der Tiere zurückzuführen; fast alle Individuen sind sehr kleine Jungspinnen. Dann kann der Anteil der Spinnen am Gesamtfang weit über 60 % ansteigen. In den Monaten Juni, Juli und August 1976 bricht der Bestand zusammen auf 0,4, 0,6 und 0,8 % des Gesamtfanges. Da die absolute Menge der während dieser Monate gefangenen Tiere auch relativ niedrig liegt, muß auf eine Reduktion der absoluten Zahl der Spinnen geschlossen werden (Abb. 11). Einen ähnlichen Zusammenbruch erlebten die phoretischen Milben im Sommer 1976. Während 1975 fast 100 % der Heuschrecken phoretische Milben trugen, habe ich unter den Heuschrecken von 1976 kein einziges befallenes Individuum gefunden.

7. Parasitische Hymenopteren und Bienen (Abb. 11)

Recht konstant machen die parasitischen Hymenopteren während der Sommermonate knapp 3 % des Gesamtfanges aus. 1976 bricht der Bestand zusammen; in den Monaten Juni, Juli und August sind nur 0,04, 0,09 bzw. 0,06 % des Gesamtfanges parasitische Hymenopteren. Ähnlich wie bei den Spinnen wird man auch hier auf eine Reduktion der absoluten Zahl der parasitischen Schlupfwespen im weitesten Sinne schließen müssen (Abb. 11).

Entgegengesetzt verhalten sich die blütenbesuchenden Bienen: Ihr Anteil, der während der gleichen Monate 1972 zwischen 5 und 9 % gelegen hatte, sank in den folgenden Jahren auf 5 bis 7 % (1973), 2 bis 4 % (1974), 2 bis 4 % (1975) und schoß in dem warmen blütenreichen Jahr 1976 auf 10 bis 12,5 % des Fanges herauf.

Übersicht:

Diese starken Schwankungen finden ihren Niederschlag nicht in der pro Tag gefangenen tierischen Biomasse: Diese sinkt zwar auch von 1973 bis 1975 ab, aber nicht entfernt so stark wie etwa nach den Ergebnissen an Grillen und Heuschrecken zu vermuten wäre. Andere Tiere müssen als Kompensatoren auftreten. Es handelt sich dabei vor allem um Ameisen, dann aber auch um kleine Fliegen und Mücken. Manche Arten werden zahlreicher, während die Gesamtartenzahl sinkt – das Resultat ist nicht eine Individuenkonstanz, sondern eine Individuenzunahme – wie das etwa bei den Zikaden deutlich ist. Die großen Schwankungen sind daher – anders als etwa bei Kleinsäufern in der

Taiga und Tundra – nicht etwa synchrone Schwankungen verschiedener Arten. Endogene Ursachen, wie bei den Kleinsäufern, sind daher kaum zu vermuten. Auch fehlt eine Synchronie mit den Kleinsäugerzyklen der Umgebung des Walberla: Dort waren die Jahre 1973/74 und 1977 »Mäusejahre«; zumindest eine unmittelbare Beziehung gibt es ebensowenig wie zwischen der Höhe der oberirdischen Primärproduktion und der Individuenzahl der Insekten und Spinnen oder ihrer Biomasse.

Diskussion

Gegen die Verwendung von Formalinfallen für ökologische Aussagen ist immer wieder Front gemacht worden. Derartige Fallen fangen bekanntlich selektiv – manche Arten werden trotz großer Häufigkeit nie erbeutet (z. B. NIGGEMANN, 1968). Laufkäfer dagegen scheinen im allgemeinen in besonders hoher Individuenzahl gefangen zu werden. Das Fangergebnis gibt keinen Hinweis auf die Individuenzahl pro Flächeneinheit; es gibt keinen Hinweis auf die realen Individuenzahlen verschiedener Arten. Über diese Probleme muß man sich klar sein, ehe man eine Auswertung beginnt. Die gemachten und im folgenden noch zu machenden Aussagen können daher zunächst lediglich Vergleiche der Individuenzahlen gleicher Arten in verschiedenen Jahren sein. Die Methodik entspricht etwa der Fallenmethodik in der Säugetierforschung, die ebenfalls keinen Hinweis auf die reale Dichte der Kleinsäuger pro Flächeneinheit gibt, die aber beim Vergleich der gleichen Art in verschiedenen Räumen oder beim Vergleich der gleichen Art in verschiedenen Jahren unterschiedliche Häufigkeiten feststellen kann. Aus den Fangzahlen zweier Arten kann zwar nicht auf die realen Zahlenverhältnisse dieser beiden Arten geschlossen werden – die seltener gefangene Art kann real die häufigere sein – aber Unterschiede dieser Zahlenverhältnisse zur gleichen Zeit in verschiedenen Jahren müssen als reale entsprechende Differenzen angesehen werden. Im terrestrischen Bereich existiert bisher keine generelle Methode, mit der absolute Zahlenangaben mit hoher Sicherheit ermittelt werden können. Die im terrestrischen Bereich angegebenen Diversitätswerte beruhen daher stets auf Fängen mit einer bestimmten Fangmethode und stellen daher streng genommen lediglich Fangdiversitätswerte und nicht Ökosystemdiversitätswerte dar. Wie stark die Ergebnisse verschiedener Methoden voneinander abweichen können, mag die Tab. 1 demonstrieren, in der Anzahl der auf einem Quadratmeter tagsüber mit dem Staubsauger zu fangenden Tiere einer Falle gegenübergestellt wird, die im gleichen Monat im gleichen Gebiet aufgestellt war. Formalinfallen und Fotoelektronen im gleichen Gebiet mit der gleichen

Fangzeit auf Spitzbergen lieferten einen Diversitätswert von 2,6 bzw. 1,3. Alle die folgenden Aussagen sind unter dieser Einschränkung zu sehen.

Können wir das heterogene Bild der Bestandesschwankungen mit der Klimakurve (Abb. 12) in Beziehung bringen? Die Grillen als wärmeliebende Formen gehen in den kühlen Jahren stark zurück und werden durch das warme Jahr 1976 sehr stark gefördert. In den kontinentalen Jahren vor Untersuchungsbeginn (siehe Klimakurve) werden die Grillen offensichtlich auf einem ähnlich hohen Populationsstand gebracht wie in dem warmen Jahr 1976. Dem scheint allerdings die scheinbar geringere Temperaturdifferenz zwischen den verschiedenen Jahren entgegen zu stehen. Man muß sich jedoch bei dieser Temperaturdifferenz über verschiedene Punkte im klaren sein.

1. Tagsüber können wesentlich höhere Temperaturen erreicht sein als nach diesen Mittelwerten anzunehmen ist. Bei diesen tagaktiven Formen spielt die Tagestemperatur die wesentliche Rolle.

2. Zum zweiten entwickeln sich wechselwarme Tiere bei Wechseltemperaturen um einen relativ niedrigen Mittelwert rascher als bei der daraus errechenbaren Mitteltemperatur; das ist zunächst nichts weiter als eine Folge der Tatsache, daß die Entwicklung nicht linear, sondern exponentiell mit der Temperatur verbunden ist.

3. Ist noch einmal auf diese exponentielle Temperaturbeziehung hinzuweisen. Eine geringfügige Erhöhung der Temperatur im Optimalbereich erhöht die Entwicklungsgeschwindigkeit sehr stark. Das wird gerade beim Wachstum der Grillen außerordentlich deutlich.

4. Eine Reihe von Arten erhöht ihre Körpertemperatur sehr stark, indem der Körper während der Sonnenscheindauer so weit wie möglich der Sonne ausgesetzt wird. Die Sonnenscheindauer ist also wichtiger als die Temperatur. Das gilt ganz besonders für Feldheuschrecken und Grillen – die beiden Artengruppen – die vermutlich durch den warmen Sommer 1976 am stärksten gefördert wurden. Dabei wird die Körpertemperatur ohne weiteres auf Werte um 34°C erhöht. Wenn man dies bedenkt, erscheint der große Populationsprung der Grillen nicht mehr als besonders überraschend.

Vielmehr ist festzuhalten: in einem »normalen« Jahr würde die Zahl der Feldheuschrecken und Feldgrillen bei uns abnehmen. Nur die gelegentlich eingeschobenen zu trockenen und zu warmen Jahre bringen infolge der exponentiellen Temperatur-Entwicklungs-Beziehung beide Gruppen wieder auf so hohe Dichten, daß sie die nächsten Jahre überstehen können. Um das zu gewährleisten, müssen jedoch die Areale groß genug sein. Selbst das relativ ausgedehnte Walberla mit seiner Fülle von sehr guten Grillenplätzen beherbergte nur noch eine sehr kleine

Grillenpopulation im Frühjahr 1976. Viele kleinere Plätze dürften nach diesen ozeanischen Jahren nicht mehr genügend Individuen für einen Populationsaufbau gehabt haben (in Nordhessen sind in diesen Jahren fast alle Grillenpopulationen erloschen). Da von derartigen großen Insekten eine Fülle von Vögeln abhängen, vor allen Dingen solche, die als gefährdet gelten, muß bei Naturschutzbestrebungen die Größe des Gebietes berücksichtigt werden; zumindest müssen Verbindungswege, die für Grillen und Heuschrecken gangbar sind, zwischen Teilgebieten erhalten bleiben.

Ein so warmer Sommer wirkt jedoch nicht auf alle Tiere in der gleichen Weise. Das zeigt sich bereits beim Vergleich von Grillen und Heuschrecken, die beide als heliophil durch die starke Sonneneinstrahlung begünstigt wurden. Grillen überwintern im zweitletzten Larvenstadium, machen im Frühjahr sehr rasch die Entwicklung zum adulten Tier durch, welches balzt, die Eier legt und nun erfolgt die Entwicklung der nächsten Generation. Die Wirkung eines warmen Sommers kann daher unmittelbar noch im gleichen Sommer konstatiert werden. Feldheuschrecken dagegen überwintern als Ei, die Larven erscheinen kaum vor Juni, Imagines sind im allgemeinen ab Mitte Juli anzutreffen – Larven sind jedoch bis Mitte August zu finden. Die Imagines balzen dann und legen ihre Eier ab. Ein günstiger Sommer wirkt sich daher erst im folgenden Jahr aus, welches schon wieder extrem ungünstig sein kann. Das war gerade 1976 und 1977 deutlich. Die Grillen schafften »den großen Sprung«. Im Frühjahr 1977 waren pro Quadratmeter etwa 3 Grillen vorhanden. Im Herbst 1977 lag die Zahl schon deutlich niedriger. Obwohl bei den Larven keine genauen Zahlenschätzungen gelangen, dürften kaum mehr als 1 bis 2 Larven pro Quadratmeter vorhanden gewesen sein. Die Feldgrillen besiedeln also auf dem Walberla keineswegs einen Lebensraum, der ihnen immer optimale Bedingungen bietet. Temperaturmäßig dürfte das Mittelmeergebiet für *G. campestris* weit günstiger sein. Dort aber wird *G. campestris* durch die schnellwüchsigeren *G. bimaculatus* ersetzt (und vermutlich durch Konkurrenz verdrängt): *G. campestris* wird damit in Gebiete abgedrängt, in denen sie infolge etwas geringerer Temperaturansprüche und infolge gelegentlich auftretender warmer Sommer sowie infolge ihrer Fähigkeit zur winterlichen Diapause existieren kann, wo aber *G. bimaculatus* unterlegen ist. In ungünstigen Jahren sind die Größenunterschiede zwischen den heranwachsenden Larven sehr stark (Abb. 10), damit ist ein starker Kannibalismus verbunden. Dies erscheint paradox: Gerade zu einer Zeit, wo sowieso der Bestand gefährdet ist, reduziert sich die Art noch selbst! Aber möglicherweise würden ohne solchen Kannibalismus die Tiere überhaupt nicht existieren: MERKEL (1977)

konnte zeigen, daß der Entwicklungsnullpunkt bei *Gryllus bimaculatus* durch günstige Eiweißnahrung nach unten verschoben werden kann. Die Grashüpfer dagegen hatten 1976 lediglich sehr viele Eier gelegt und im Juni 1977 war daher eine bisher noch nie beobachtete Grashüpferdichte von bis zu 15 Stück pro Quadratmeter zu konstatieren (gegenüber 3 bis 4 Stück in den vorangegangenen Jahren). Im Laufe des Jahres sank diese Zahl jedoch relativ rasch ab; Anfang September waren nur noch knapp 7 Feldheuschrecken pro Quadratmeter anzutreffen. Infolge ihres unterschiedlichen Generationszyklus erscheint eine Massenvermehrung von Heuschrecken daher erst in dem auf das günstige Jahr folgende Jahr. Die Nahrungsbasis für große Insekten fressende Vögel variiert daher nicht so stark wie zunächst anzunehmen wäre. Andere Gruppen können die starke Sonneneinstrahlung nicht entfernt so nutzen wie die Feldheuschrecken und die Grillen. Hier ist beispielsweise der Ohrwurm (*Forficula auricularia*) zu nennen. Im Vergleich mit den anderen Arten schwankt seine Dichte in sehr geringem Maße und ebenso schwankt seine Entwicklungsgeschwindigkeit wesentlich weniger als die der Grillen und Heuschrecken. Als nächtlich lebendes Bodentier würde diese Art vermutlich auch ohne weiteres bei »Normaljahren« bei uns überdauern, die Häufigkeit von Ohrwürmern auf den klimatisch sehr einheitlichen ostfriesischen und nordfriesischen Inseln spricht in dieser Richtung.

Nicht alle der beobachteten Phänomene sind so klar begründbar auf die klimatischen Unterschiede zwischen den Jahren zurückzuführen. Bei Zikaden hilft uns lediglich der Erfahrungswert, daß unter biochemisch günstigeren Temperaturen (27 bis 34°C) die Artenzahl steigt; eine echte Erklärung ist das nicht. Man kann lediglich sagen, daß die Thienemann'schen biozönotischen Grundgesetze erfüllt sind, nach denen unter günstigeren Bedingungen die Artenzahl steigt, während sie unter ungünstigeren fällt. Die Ausbreitung der beiden Ameisen-Arten jedoch in den Jahren 1975 und 1976, die Häufigkeit der Motte *Fumea casta* oder des Laufkäfers *Agonum dorsale* müssen derzeit völlig unerklärt bleiben. Eine gewisse Erklärungsmöglichkeit bietet sich durch das Klima lediglich hinsichtlich der mittleren Tiergröße an. Ein kleines Tier kann auch in einem kalten Jahr seine Entwicklung vollenden, ein großes nicht. Bei konstanter Mortalität pro Zeiteinheit ist damit ein großes Tier in einem kalten Jahr stärker benachteiligt als ein kleines. In einem kalten ist zusätzlich die Luftfeuchtigkeit durchweg höher als in einem warmen Jahr und damit ist die Austrocknungsgefährdung kaum gegeben. Die sehr geringe Rolle, die Collembolen, Mücken und kleine Schlupfwespen im Jahre 1976 spielen, der Zusammenbruch der Spinnenvermehrung und der geringe Besatz der Heuschrecken mit

phoretischen Milben im Vergleich zu 1975, wo praktisch 100 % von Milben befallen waren, läßt sich wohl so erklären. Der absolut übermächtige Faktor dürfte daher wohl in überdurchschnittlich warmen Sommern zu suchen sein und in der mit diesen warmen Sommern verbundenen starken Sonneneinstrahlung. Eine wesentliche Rolle dürften jedoch auch warme Winter spielen, in denen die Organismen sehr viel Energie verlieren ohne neue Energie aufnehmen zu können. Das gilt für Pflanzen und wechselwarme Tiere in gleicher Weise. Sehr wahrscheinlich ist dieser Faktor für das sehr späte Austreiben im Frühjahr verantwortlich zu machen: Die Pflanzen hatten bei den hohen Wintertemperaturen die gespeicherte Energie weitgehend veratmet und konnten daher im nächsten Jahr überhaupt nicht oder erst nach neuer Photosynthese mit kleinen neuen oder verbliebenen Restblättern wirklich voll austreiben. Das hatte eine Senkung der Primärproduktion zur Folge und vermutlich ist dieser Faktor damit auch für die Kahlstellen und die Änderung der soziologischen Zusammensetzung der Pflanzendecke verantwortlich. Die negative Wirkung der warmen Winter dokumentiert sich in einer Reihe von allgemeinen biologischen Beobachtungen. So wurde um die Jahreswende 1973/74 und 1975/76 je eine Ringelnatter (*Natrix natrix*) beobachtet; in den gleichen Wintern wurden bis Dezember hinein einzelne Grillen in den Fallen gefangen. Im Frühjahr 1975 kamen in Erlenbrüchen die Erlenblattkäfer bereits Anfang März aus dem Winterlager ohne Nahrung zu finden. Sie blieben für etwa 14 Tage im Geäst, um sich dann wieder in den Boden zurückzuziehen. Beim Neuaufreten im Mai stellte sich heraus, daß die Verluste sehr stark gewesen waren. Auch bei Ringelnattern und Grillen, die im Winter aktiv sind, wird man nicht annehmen können, daß diese Tiere den Winter überdauern: sie dürften zu viel Energie verbraucht haben. Bei Imkern war sehr starke Klage zu vernehmen über ein Ausfliegen der Bienenvölker durch den ganzen Winter hindurch und damit verbundene sehr starke Ausfälle der Völker. Das in Kombination mit außerordentlich geringen Honigerträgen während der Jahre 1973, 1974 und 1975 machte die Imkerei weiträumig selbst als Freizeitbeschäftigung unattraktiv. Das Jahr 1976 brachte dagegen eine sehr reiche Honigernte – wozu ab Sommer ganz besonders große Mengen von Blattlaushonig kamen. Die große Trockenheit hatte Pflanzensauger sehr stark begünstigt, eine sehr starke Blattlausplage setzte ein, die in sehr weiten Teilen Deutschlands zu sehr hohen Ernten an Blattlaushonig führte. Gleichzeitig ergab sich eine sehr starke Vermehrung von Blattlausfeinden, wie Florfliegen (*Chrysopa*) und Schwebfliegen (vor allem *Syrphus*). Folgen dieser sehr

starken Blattlausvertilger-Vermehrung waren auch noch im Frühjahr 1977 deutlich spürbar.

Vermutlich kann davon ausgegangen werden, daß die geschilderten klimatischen Faktoren die Hauptsteuerfunktion übernehmen. Serien von ozeanischen Jahren, wie sie in letzter Zeit beobachtet wurden, senken daher die Anzahl großer Insekten und beeinträchtigen das Vorkommen seltener Pflanzen. Über die Nahrungsbasis beeinträchtigen sie das Vorkommen besonders gefährdeter Vögel.

Natürlich entsteht dabei die Frage, ob diese Schwankungen des Tierbestandes direkt vom Klima abhängen oder, ob sie mittelbar über die Änderungen des Pflanzenbestandes erfolgen. Zum Teil wurde diese Frage bereits beantwortet. Im einzelnen wurde, um dieses Problem zu klären, seit 1975 an einer anderen Stelle des Walberlasattels, wo der Boden sehr viel mächtiger der Gesteinsdecke auflag, ebenfalls mit der Entnahme von Proben begonnen. Die Primärproduktion unterlag hier wesentlich geringeren Schwankungen; sie sank nie so weit ab wie wir es bisher besprochen haben. Die Tierfänge unterschieden sich jedoch 1975, 1976 und 1977 nicht deutlich von denen des Normalgebietes, nicht einmal irgendwelche Tendenzen lassen sich ablesen. So kann auf eine genaue Besprechung verzichtet werden. Offenbar ist die Wirkung der Temperatur im allgemeinen ganz direkt und weniger über die Pflanzen. Anders lagen die Verhältnisse in einem Zwischengebiet, wo durch zwei Nächte im Juli 1975 auf einem Areal von etwa 40x40 m rund 300 Schafe nächtigten. Pro Quadratmeter lagen hier anschließend knapp 200 g Kot (Trockengewicht), deren Zersetzung sich bis in den Sommer 1977 hinzog. Die Menge des abgegebenen Urins läßt sich nicht schätzen. Die Vegetation schien zunächst erdrückt und zerstört unter dieser Kotmenge. Aufgrund der Düngung erfolgte jedoch ein sehr heftiges Wachstum, so daß die Fläche als grünes Quadrat weithin leuchtete. Während Mitte September auf dem Normalgebiet 190 g oberirdische Pflanzenmasse geerntet werden konnten (Trockengewicht), waren es im Gebiet des Schafpferches nunmehr 285 g. Diese Substanzerhöhung war beim Frischgewicht noch deutlicher zu spüren: Im Normalgebiet und im HPA-Gebiet hatten die Pflanzen einen Wassergehalt zwischen 61 und 64 %, in dem gedüngten Gebiet lag der Wassergehalt nunmehr bei 77 %. Im Frühjahr 1976 stieg der Wassergehalt im gedüngten Gebiet gar auf 80 % an (Abb. 13).

In dem gedüngten Gebiet lag die Zahl der gefangenen Tiere nun durchweg höher als in der Umgebung (8 bis 12 Tiere pro Tag und Falle). Diese Erhöhung basierte fast ausschließlich auf dem starken Auftreten von Dungkäfern und Fliegen. Damit ergab

sich auch eine teilweise drastische Vergrößerung der Durchschnittsgröße der Tiere (bis auf 0,1 cm Wasserverdrängung). Pflanzenfressende Tiere wie Heuschrecken und Zikaden waren zunächst aus dem Gebiet völlig verschwunden und besiedelten erst langsam wieder. Sie waren hier 1975 und 1976 keineswegs häufiger als in der Umgebung. Dagegen scheint sich die Düngung auf die Grillen sehr positiv ausgewirkt zu haben. Eines der letzten Refugien der Grillen entwickelte sich in diesem Bestand: Die Grillen lieben ja eine relativ dichte Pflanzendecke und meiden Pflanzenbestände mit offenen Stellen. So zogen sich die meisten Grillenlarven aus der Umgebung im Herbst 1975 in das gedüngte Gebiet hinein und von hieraus erfolgte überwiegend die Wiederbesiedlung mit Grillen im Sommer 1976.

Die Temperaturen, die Niederschläge und die Sonnenscheindauer unterscheiden sich in den einzelnen Jahren viel stärker als die gleichen Meßwerte in verschiedenen Lebensräumen des gleichen geographischen Raumes zur gleichen Zeit. Damit wird Kritik an einer weitverbreiteten Praxis ökologischer Forschung notwendig: Die meisten ökologischen Arbeiten umfassen nur einen Zeitraum von 1 bis 3 Jahren. Auf unser Beispiel angewendet würden solche Arbeiten aussagen, daß etwa die Feldgrillen bei uns typisch sind für Gebiete mit Temperaturen, Niederschlägen oder Sonnenscheindauer der Jahre 1977, 1973, 1974 oder 1975. Daß die Tiere hier nur leben können, weil es auch die Jahre 1971, 1972 und 1976 gab und gibt, werden solche Arbeiten kaum analysieren können. Klimatische genaue Daten zu kurzfristigen tierökologischen Arbeiten bringen also fast nichts; erst in der Langfristigkeit liegt der Wert des Vergleichens von Tiervorkommen und klimatischen Daten – die dann jedoch gar nicht so genau zu sein brauchen. Die Zoologie hat es hier offenbar schwieriger als die Botanik, die wirklich genaue Messungen über die Photosynthese einer Pflanze direkt mit Wetterfaktoren in Beziehung bringen und damit sagen kann, bei welchen Wetterlagen mit positiver und bei welcher mit negativer Bilanz assimiliert wird. Aber hier hat es die Botanik nur scheinbar leichter: Würde sie auch Winterbedingungen mit ins Kalkül ziehen, würde sie auch Umlenkungen von Stoffflüssen – ob noch mehr photosynthetisch aktive Fläche angelegt wird oder ob Blüten und Samen produziert werden – beachten, würden die Bedingungen ähnlich schwierig wie in der Zoologie. So brachte der trockene Sommer 1976 wenig Pflanzenmasse, aber sehr viele Blüten; der Sommer 1977 eine sehr hohe Produktion aber fast keine Blüten. Auf diese Problematik ist – offenbar wegen der bestehenden Schwierigkeit – die botanisch ökologische Forschung bisher kaum eingegangen.

Neben diesem Hauptfaktor gibt es eine Fülle weiterer Faktoren, die nur im Einzelfall analysiert werden können. Nur listenmäßig kann hier auf die am besten studierten Verhältnisse bei der Feldgrille eingegangen werden (Abb. 14). (Ausführliche Darstellung s. REMMERT 1978, dazu auch HOFFMANN 1974, KLOPF-FLEISCH 1973, MERKEL 1977.) Diese sehr großen, aber als normal anzusehenden Schwankungen der Pflanzen und Tiere haben eine sehr starke Bedeutung, wenn man sie im Zusammenhang eines Ökosystemprojektes sieht. Selbstverständlich ist dabei klar, daß in einem Jahr gefundene Verhältnisse bei einer Art, einer Artengruppe, bei Pflanzen oder bei Tieren nie auf ein anderes Jahr extrapoliert werden dürfen. Zum zweiten erscheinen aufgrund dieser Befunde sehr starke Bedenken gegenüber der vielfach als feststehend angesehenen Diversität eines Lebensraumes angezeigt. Diese zeigt im Jahreslauf sehr deutliche und regelmäßige Schwankungen – beim Vergleich von Literaturangaben müßte daher immer auf die gleiche Jahreszeit der Untersuchung geachtet werden. Doch auch gerade diese »gleiche Jahreszeit« ist kaum zu erfassen, wie sich beispielsweise aus den unterschiedlichen Wachstumsverhältnissen der Grillen- und Heuschreckenlarven in den verschiedenen Jahren ergibt. Besonders deutlich sind die Grenzen der Diversitätsberechnung bei den Zikaden (Tab. 2), wo die Diversität um viel höhere Beträge im gleichen Lebensraum schwankt als normalerweise zwischen sehr verschiedenen Lebensräumen angenommen wird. Zum dritten läßt sich keine eindeutige Beziehung zwischen Pflanzenfressern und Primärproduktion herstellen. Auch zeigt sich, daß infolge verzögerter Reaktion (siehe Feldheuschrecken) eine solche Beziehung zwischen Primärproduktion und Pflanzenfressern kaum zu erwarten ist. Zwei warme Sommer hintereinander würden eine ungeheuer hohe Belastung der Pflanzen durch Feldheuschrecken im zweiten Jahr bringen, während normalerweise ihre Ernährung fast nichts zum Energiefluß beiträgt. (Die große Differenz in der Dichte, die von GYLLENBERG (1969) in Finnland gefunden wurde – regelmäßig 15 Tiere pro Quadratmeter – gegenüber dem Walberla, wo nur ausnahmsweise im Frühjahr 1977 ähnlich hohe Werte angetroffen wurden, bleibt dabei unerklärt.) Entsprechendes gilt auch für das Verhältnis von Räuber und Beute oder Wirt und Parasit. Die normalerweise analysierten Beziehungen basieren lediglich auf Untersuchung des Räuber-Beute-Systems (bzw. Wirt-Parasit-Systems) unter konstanten Bedingungen. Daß aber normal schwankende Außenfaktoren einen Parasiten sehr viel stärker schädigen können als einen Wirt und umgekehrt, zeigt das Beispiel der phoretischen Milben und ihrer Wirte, der Heuschrecken: Die Milben als

kleine Tiere werden unter feuchten Sommern begünstigt, die Heuschrecken als sonnenliebende große Tiere unter warmen sonnenreichen Bedingungen. Entsprechend springt die Befallsrate zwischen 1 und 100 % hin und her.

Aus allem dem muß geschlossen werden, daß die übliche Angabe, etwa 10 % der oberirdischen terrestrischen Primärproduktion würden von Tieren konsumiert, so einfach wohl nicht haltbar ist. Ausgerechnet in den Jahren mit niedriger Primärproduktion infolge großer Trockenheit steigt auf dem Walberla der Anteil der Pflanzenfresser deutlich an; wahrscheinlich ist ihr Einfluß aufgrund allgemein erhöhter Aktivität, höherer Eiproduktion usw. aufgrund für sie günstigerer Bedingungen noch stärker. In solchen Jahren dürfte daher mehr Energie in die tierische Nahrungskette hineingehen als in Jahren mit viel Regen und damit hoher Primärproduktion (besonders wenn der vorhergegangene Winter auch für die Pflanzen günstig war). Hinzu kommt, daß der Einfluß der Pflanzensauger kaum erfaßbar ist. Auch sie nehmen zu, wenn die Pflanzen durch Trockenheit unter Streß stehen und verbrauchen daher nun besonders viel des knappen Wassers. Eine bedeutende Frage ist dabei natürlich auch, ob die Tiere von ihnen verbrauchte Nahrung vollständig nutzen oder nicht. Alle Beobachtungen deuten darauf hin, daß die auf dem Walberla lebenden Pflanzenfresser (vor allen Dingen Feldheuschrecken und Schmetterlingsraupen) kaum Pflanzensubstanz vernichten. So beginnen beispielsweise die Raupen des Wolfsmilchschwärmers stets an der Blattspitze zu fressen und ähnliches gilt auch für die Feldheuschrecken: Von 799 untersuchten Grashalmen waren 169 braun und tot, 469 hatten keine Fraßspuren, 139 waren nur von der Spitze aus angefressen, lediglich 14 hatten Fraßspuren an der Basis und 8 waren an der Spitze und an der Basis angefressen. Ein Anfressen an der Basis kann den Grashalm abbrechen lassen und damit vernichten. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen GYLLENBERGS scheint dies in der freien Natur durch Feldheuschrecken kaum je vorzukommen. Hinzu kommt die Beobachtung, daß Feldheuschrecken abgefallene, noch einigermaßen frische Halme gerne vom Boden aufnehmen und verzehren. So dürfte die Bedeutung der Tiere wesentlich eher in »Umschaltungen« des Energieflusses als im eigentlichen quantitativen Bereich des Energieflusses liegen. Das wird deutlich, wenn man sich die vorkommenden Tiere in ihrer Bedeutung für die Bestäubung der Pflanzen anschaut. Zwar können die meisten Pflanzenarten ziemlich langfristig ohne Bestäubung durch Tiere existieren, auf die Dauer aber muß eine solche Bestäubung als unerlässlich gelten und diese Bestäubung kann nur durch Tiere herbeigeführt werden. Das wird vor allen Dingen aus Tab. 3

deutlich. Von den beherrschenden Arten des weiteren Untersuchungsgebietes kommen nur 4 ganz sicher ohne Insektenbesuch aus: die Gräser mit ihrer Windbestäubung. Die übrigen Arten benötigen, zumindest langfristig, Insekten; ein nicht unerheblicher Teil ist auf wenige Arten spezialisiert. Ohne die vorkommenden Insekten würden also die Gräser allein das Walberla besiedeln; ökologische Folgen daraus sind derzeit überhaupt nicht abzu-sehen.

Mesobrometen wie das hier untersuchte gelten als sehr vielartige, überaus konstante, weil gut gepufferte Lebensräume. Sie sind in Mitteleuropa gerade als eines der Paradebeispiele für langfristige Konstanz angesehen worden. Die Ergebnisse zwingen zur Vorsicht. Ganz offensichtlich ist Konstanz wesentlich geringer ausgebildet als vielfach angenommen wird. Alle langfristigen Untersuchungen in sehr verschiedenen Lebensräumen zeigen, daß die Schwankungen im Pflanzen- und Tierbestand weit stärker sind als im allgemeinen erwartet. Man wird Konstanz anders definieren müssen oder Konstanz als ganz seltene Ausnahme – etwa bei den Wölfen auf der Isle Royale (MECH 1966) – ansehen müssen. Eine wirkliche Konstanz in einem Lebensraum dürfte kaum je gegeben sein.

Für die Chlorophyllbestimmungen danke ich Fräulein Dr. Gisela MERKEL (Zoologie II, Erlangen), für die Anfertigung der Zeichnungen Frau Dagmar MESSNER (Erlangen), für die Bestimmung der Pflanzen Herrn Dipl.-Biol. G. HEUSINGER (Univ. Bayreuth), für Hilfe bei der Diskussion der Bestäubung Herrn Prof. A. BERTSCH (Univ. Marburg), für die Bestimmung der Zikaden Herrn Prof. R. REMANE (Univ. Marburg), für die Wetterdaten dem Wetteramt Nürnberg.

Zusammenfassung

Von 1972 bis 1976 (1977) wurden auf dem Walberla, einem Vorberg der Fränkischen Alb in der Nähe von Erlangen, ökologische Untersuchungen durchgeführt, bei denen der Pflanzenbestand ermittelt wurde, die oberirdische Produktivität der Pflanzen, der Bestand an Tieren mit Hilfe von Formalinfallen und (seit 1975) zusätzlich mit Hilfe eines quantitativen Absaugens ermittelt wurden. Es ergaben sich sehr starke Schwankungen in der Zusammensetzung der Pflanzenwelt von Jahr zu Jahr, in der Höhe der oberirdischen Primärproduktion von Jahr zu Jahr, im Bestand verschiedener Tiere von Jahr zu Jahr. Nur wenige Arten blieben langfristig ungefähr konstant. Die Biomasse und die Individuenzahl pro Falle und Tag zeigten geringere Schwankungen als die einzelnen Arten; eher neigte die Individuenzahl pro Tag und Falle in kühlen und feuchten Sommern zu einer Erhöhung bei Verringerung der Biomasse. Diese Schwankungen werden mit normalen Schwankungen der Wetterverhältnisse

in Beziehung gebracht.

Kühle und feuchte Sommer sowie warme Winter sind für viele Pflanzen und Tiere ungünstig. Bei vielen Pflanzen unterbleibt das Austreiben im Frühjahr. Viele Tiere zeigen eine hohe Mortalität, ihre Populationsgröße sinkt von Jahr zu Jahr (Heuschrecken, Grillen). Aufgrund der exponentiellen Beziehung zwischen Wachstum und Temperatur kann ein einziger warmer Sommer – wie etwa der von 1976 – die Bestände auf die alte Höhe zurückbringen. Diese Arten sind in »Normaljahren« auf die Dauer bei uns nicht existenzfähig; sie brauchen eingeschobene überdurchschnittlich warme Sommer für ihr Gedeihen.

Selbst mit gleicher Methodik ermittelte Diversitätswerte unterscheiden sich damit von Jahr zu Jahr sehr stark.

Das gleiche Bild gilt für die Rolle der Tiere in Ökosystemen. Der von ihnen verarbeitete Anteil der Primärproduktion unterliegt sehr starken jährlichen Schwankungen. Ihre Bedeutung als »Sensoren« oder »Schalter« im Ökosystem – etwa bei der Blütenbestäubung – dürfte als höher anzusetzen sein als ihre Bedeutung beim Energiefluß.

Tabelle 1

Diversitätsvergleich bei verschiedenen Fangmethoden. Der Staubsaugerfang erfaßt natürlich nur die um die betreffende Tageszeit an oder über der Erdoberfläche lebenden Arten; die Formalinfallen erfassen auch die zu anderen Tageszeiten lebenden Tiere.

Staubsaugerfang	16. 8. 1976	2 m ²	83 Individuen	22 Arten	Diversität 2, 73
Formalinfalle	2. 8. – 16. 8. 1976		339 Individuen	53 Arten	Diversität 5,72

Tabelle 2

Diversität der Zikadenpopulation im Juli nach Fallenfängen.

1972	1973	1974	1975	1976
0,91	0,9	0,22	0,42	1,73

Tabelle 3

Pflanzenbestand des Fanggebietes 27. 6. 1976 und Bestäubungsmechanismen.

<i>Festuca ovina</i>	
<i>Bromus erectus</i>	Wind
<i>Trisetum flavescens</i>	
<i>Sesleria caerulea</i>	
<i>Thymus serpyllum</i>	vielseitiger Insektenbesuch
<i>Plantago lanceolata</i>	
<i>Cerastium arvense</i>	vielseitiger Insektenbesuch, Selbstbest.
<i>Trifolium campestre</i>	Bienen
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	vielseitiger Insektenbesuch
<i>Euphorbia cyparissias</i>	Fliegen (in dichten Beständen Bienen)
<i>Achillea millefolium</i>	vielseitiger Insektenbesuch (Selbstbest.)
<i>Campanula rotundifolia</i>	Bienen, Selbstbestäubung
<i>Trifolium repens</i>	Bienen
<i>Scabiosa columbaria</i>	vielseitiger Insektenbesuch
<i>Galium verum</i>	vielseitiger Insektenbesuch (Selbstbest.)
<i>Linum catharticum</i>	div. Insekten, Selbstbestäubung
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Bienen, Selbstbestäubung
<i>Ranunculus bulbosus</i>	Schwebfliegen, kleine Bienen (<i>Halictus</i>)
<i>Poterium sanguisorba</i>	
<i>Centaurea jacea</i>	Bienen
<i>Salvia pratensis</i>	langrüsslige Bienen, Hummeln; Selbstbestäubung möglich
<i>Dianthus carthusianorum</i>	Tagfalter

Literatur

BEZZEL, E. und REICHHOLF, J., 1974: Die Diversität als Kriterium zur Bewertung der Reichhaltigkeit von Wasservogel-lebensräumen. *Journal für Ornithologie* 115, 50–61.

EHRlich, P. R.; WHITE, R. R.; SINGER, M. C.; MCKECHNIE, S.; STEPHAN, W.; GILBERT, E. L., 1975: Checkerspot Butterflies. *A Historical Perspective Science* 188, 221–228.

GYLLENBERG, G., 1969: The energy flow through a *Chorthippus parallelus* (Zett), (Orthoptera) population on a meadow in Tvärmine. (Finland). *Acta Zool. Fenn.* 123.

HEUSINGER, G., 1975: Die Acridier der Ehrenbürg. Diplomarbeit Erlangen, 88 pp.

HOFFMANN, K. H., 1974: Wirkung von konstanten und alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia* 17, 39–54.

KLOPFLEISCH, U., um 1976: Ökologische Untersuchungen an der Feldgrille (*Gryllus campestris*) am natürlichen Standort. Staatsexamensarbeit Köln (unveröffentlicht).

MECH, D. L., 1966: The Wolves of Isle Royale. Fauna of the National Parks of the US. Ser. 7 Washington DC.

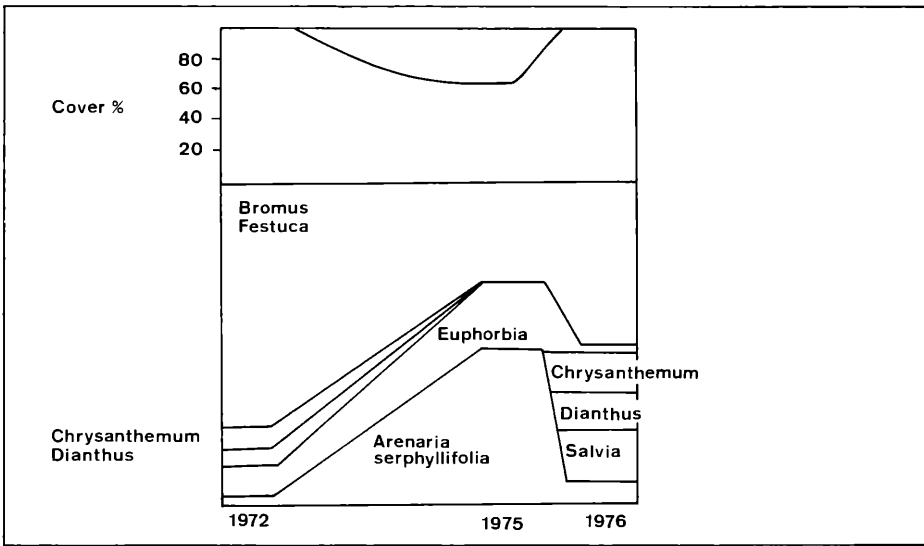
MERKEL, G., 1977: The effects of temperature and food quality on the larval development of *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia* 30, 129–140.

NIGGEMANN, R., 1968: Zur Biologie und Ökologie des Landeinsiedlerkrebses *Coenobita scaevola* am Roten Meer. *Oecologia* 1, 236–264.

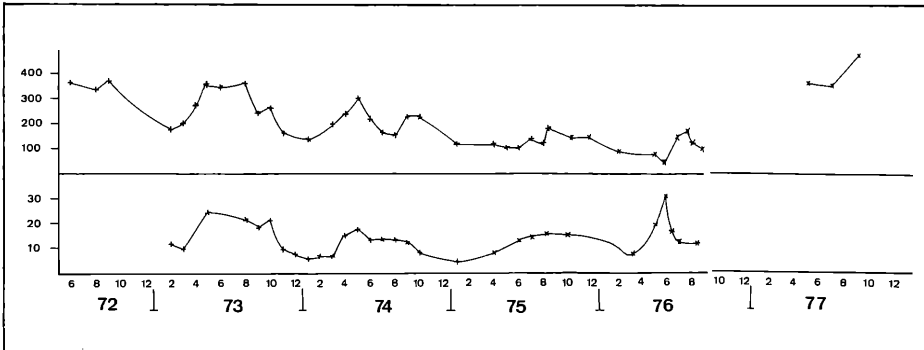
REMMERT, H., 1977: Mehrjährige ökologische Untersuchungen in einem süddeutschen Mesobrometum. *Verh. Ges. Ökologie Göttingen* 1976, 275–278.

REMMERT, H., 1978: Ökologie. Berlin: Springer 288 pp.

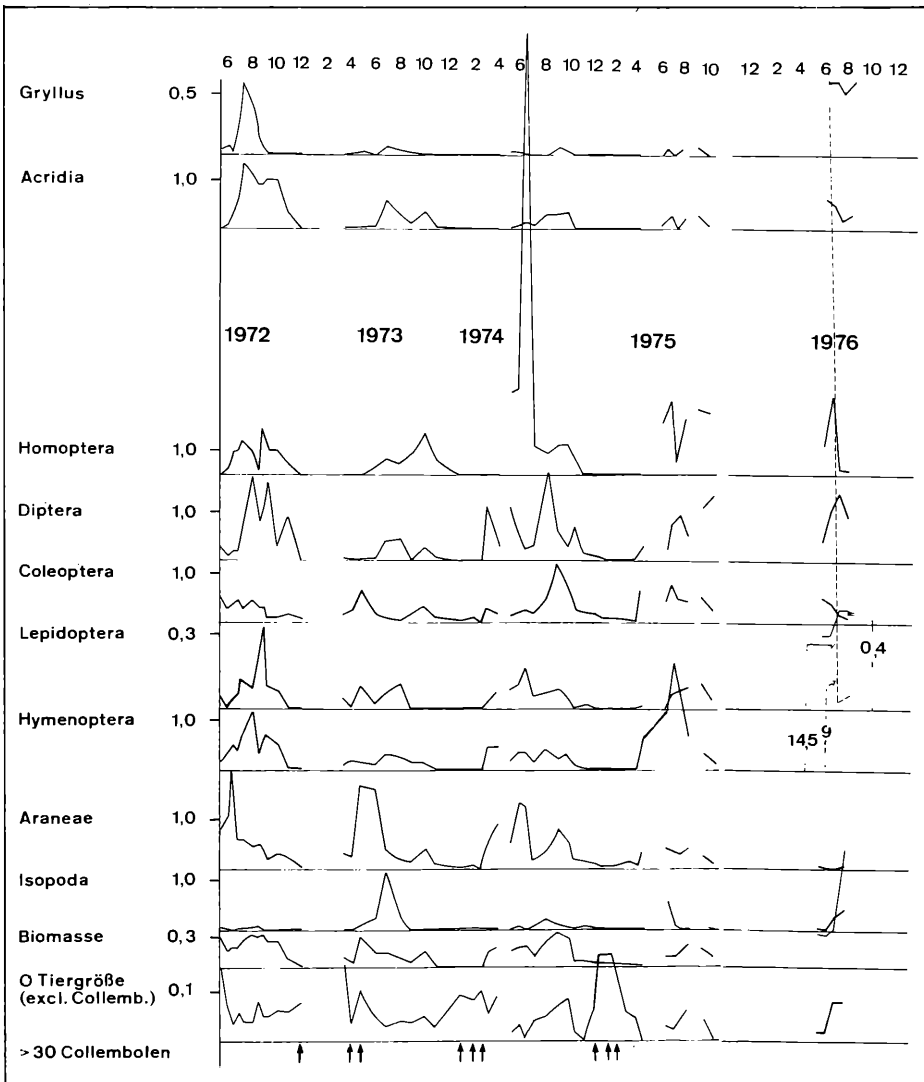
Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Hermann Remmert
Fachbereich Biologie der
Universität
3550 Marburg/Lahn



1 Deckungsgrad und wichtigste Pflanzen von 1972 bis 1976.

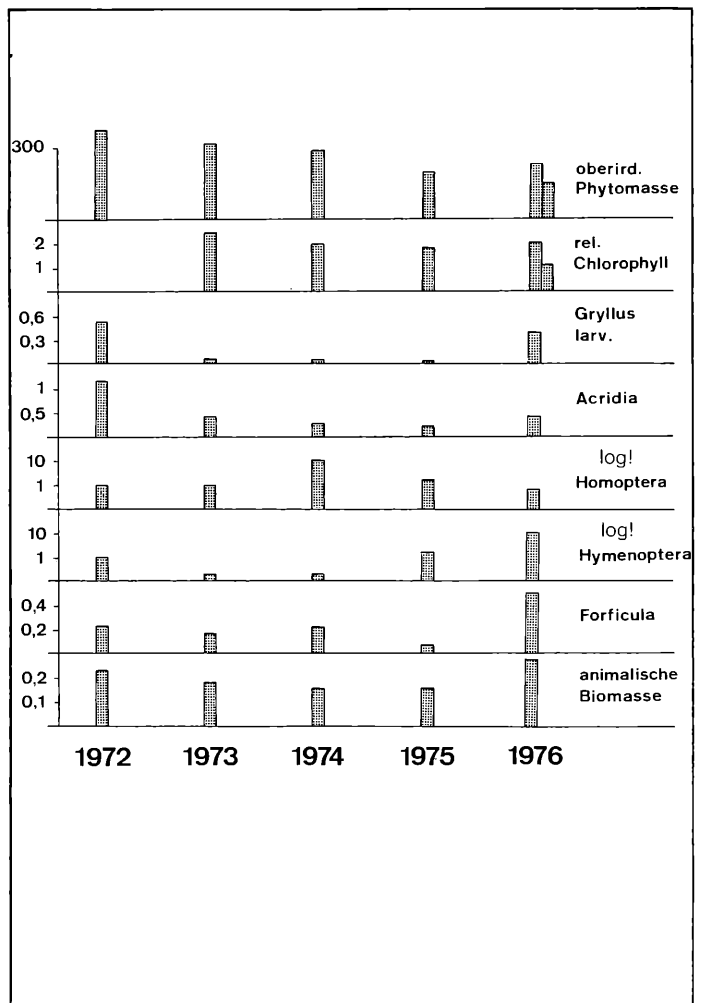


2 Oberirdische Phytomasse pro Quadratmeter in der Untersuchungszeit. Darunter der (relative) Chlorophyllgehalt. Die Pflanzenproduktion sinkt im Laufe der Jahre, sie erreicht erst (auf der Abbildung nicht sichtbar) 1977 wieder die Werte von 1972. Gleichzeitig sinkt auch der Chlorophyllgehalt pro Einheit Pflanzenmasse: In Wirklichkeit sinkt also der Anteil der grünen Pflanzen noch stärker als allein nach Gewicht erkennbar wäre.

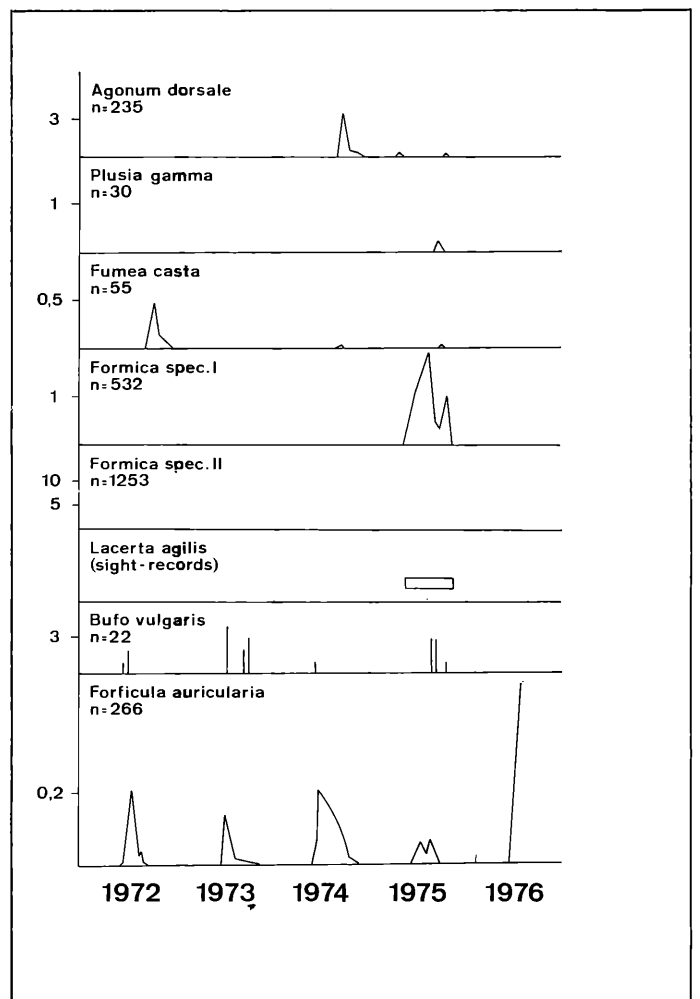


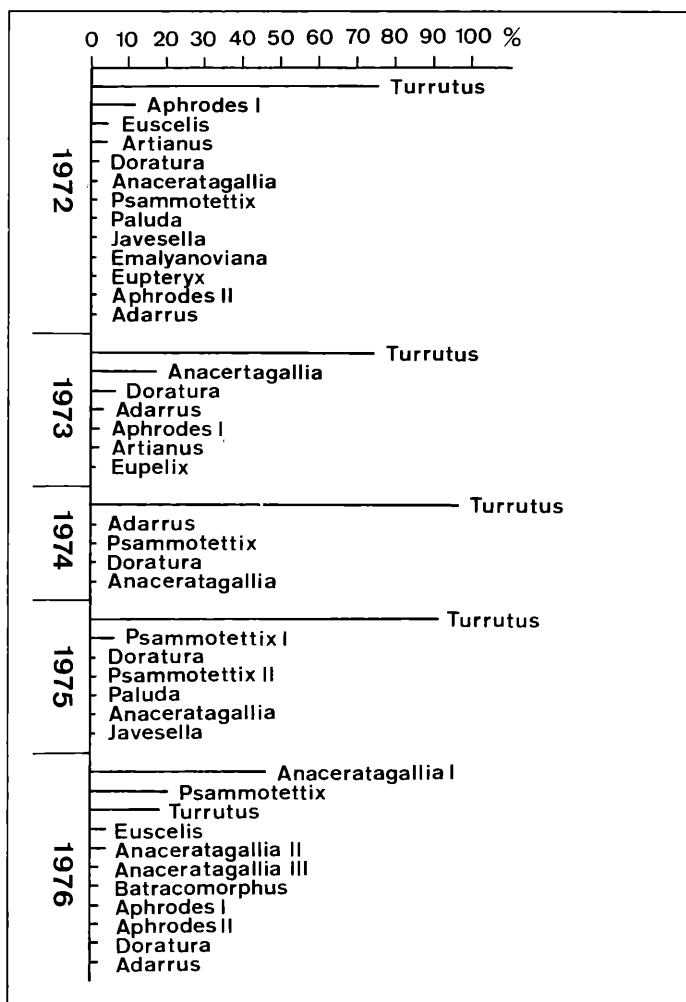
3 Tiere pro Fallentag verschiedener Gruppen im Laufe der Jahre.

4 Zur Verdeutlichung der Verhältnisse aus Abb. 3 allein die Juliwerte herangezogen.

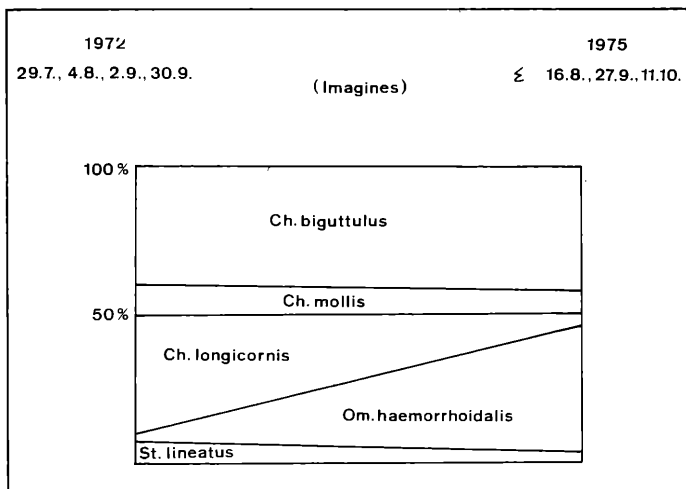


5 Auftreten einzelner auffälliger Arten, die nur zeitweise vorhanden waren. Diese Arten sind für entsprechende Maxima in der Abb. 3 verantwortlich (Coleopteren-Gipfel 1974, Lepidopteren-Gipfel 1972, Hymenopteren-Gipfel 1975 und 1976).

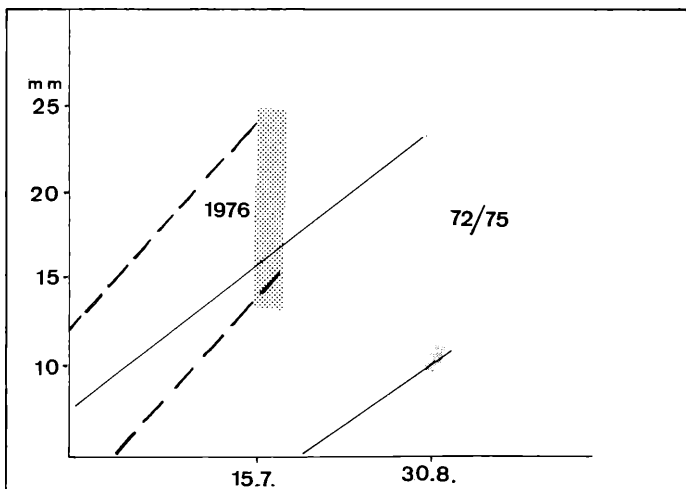




6 Quantitative Verteilung der Zikaden-Arten in den Fallen während des Untersuchungszeitraumes.

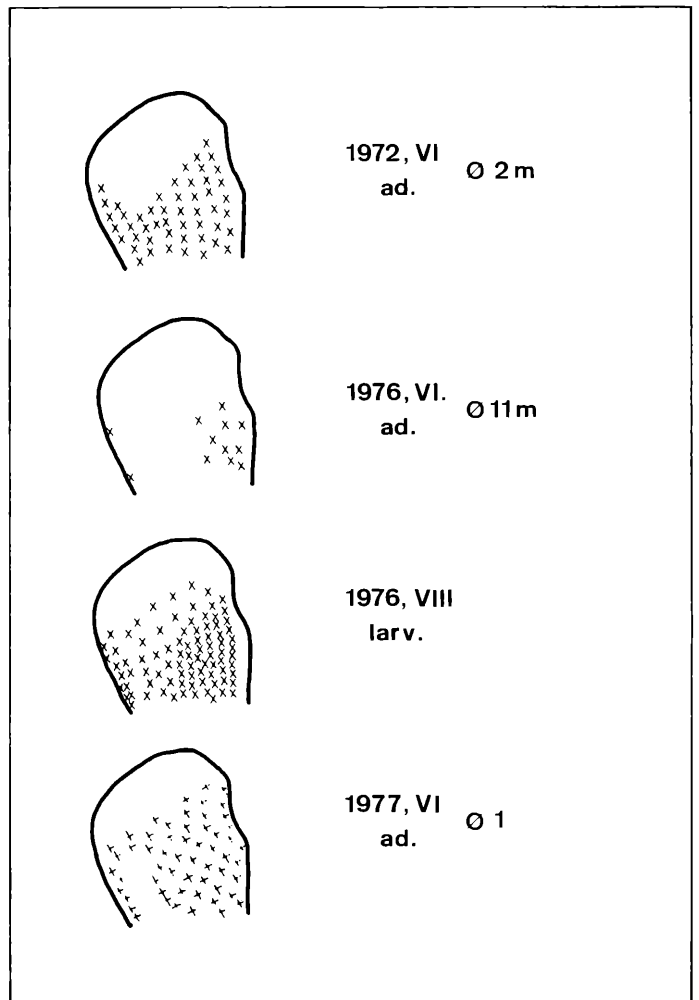


7 Quantitative Verteilung der Heuschrecken-Arten 1972 und 1975.

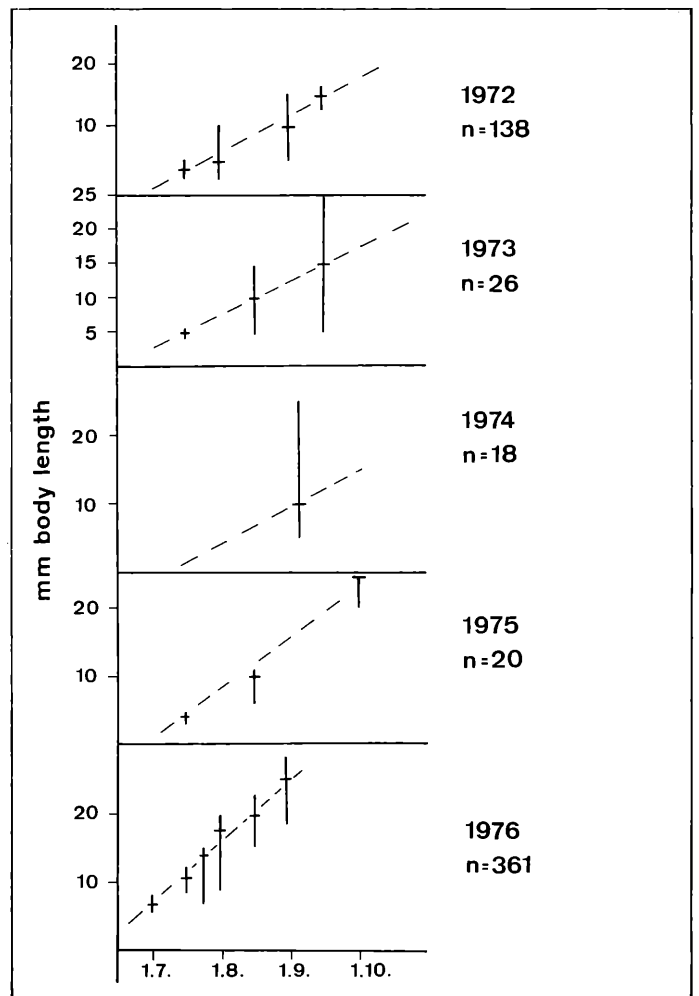


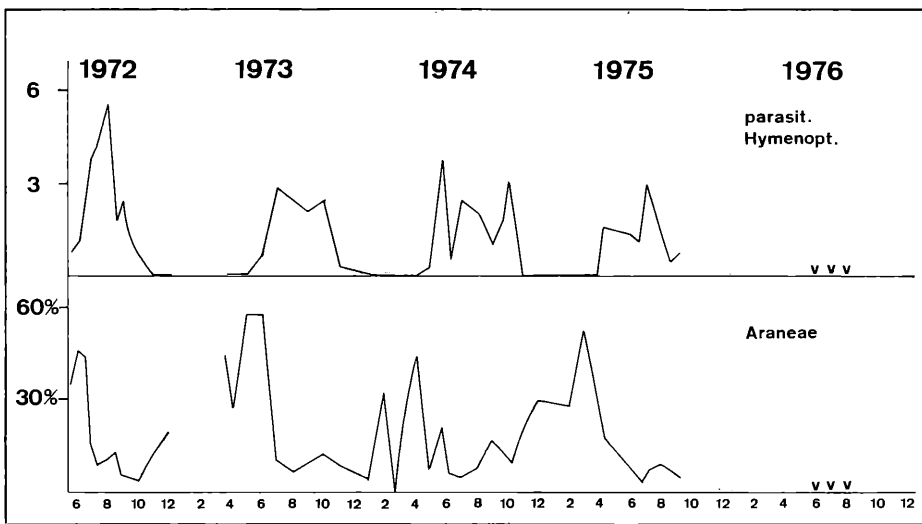
8 Wachstum der Acridier in den Jahren 1972 bis 1975 und 1976 (nicht nach Arten aufgliedert).

9 Verteilung von *Gryllus campestris* auf dem Plateau von 1972 bis 1977. Dazu der mittlere Abstand singender Männchen.

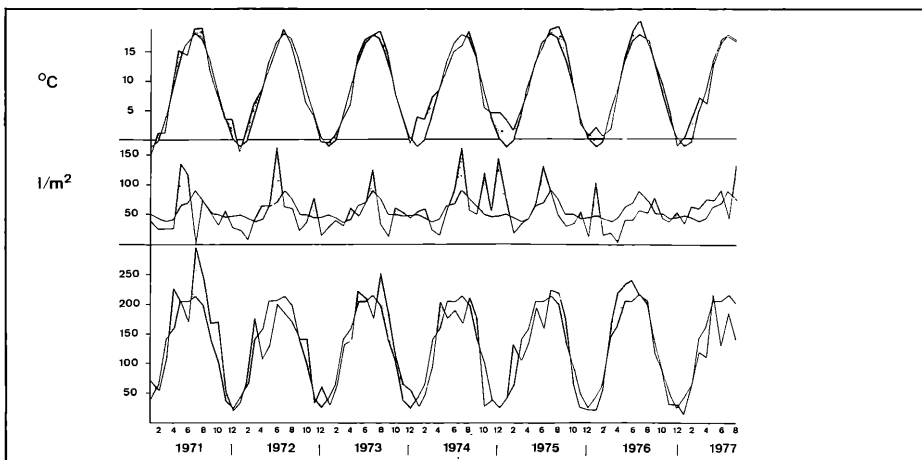


10 Wachstum der Grillen-Larven von 1972 bis 1976.

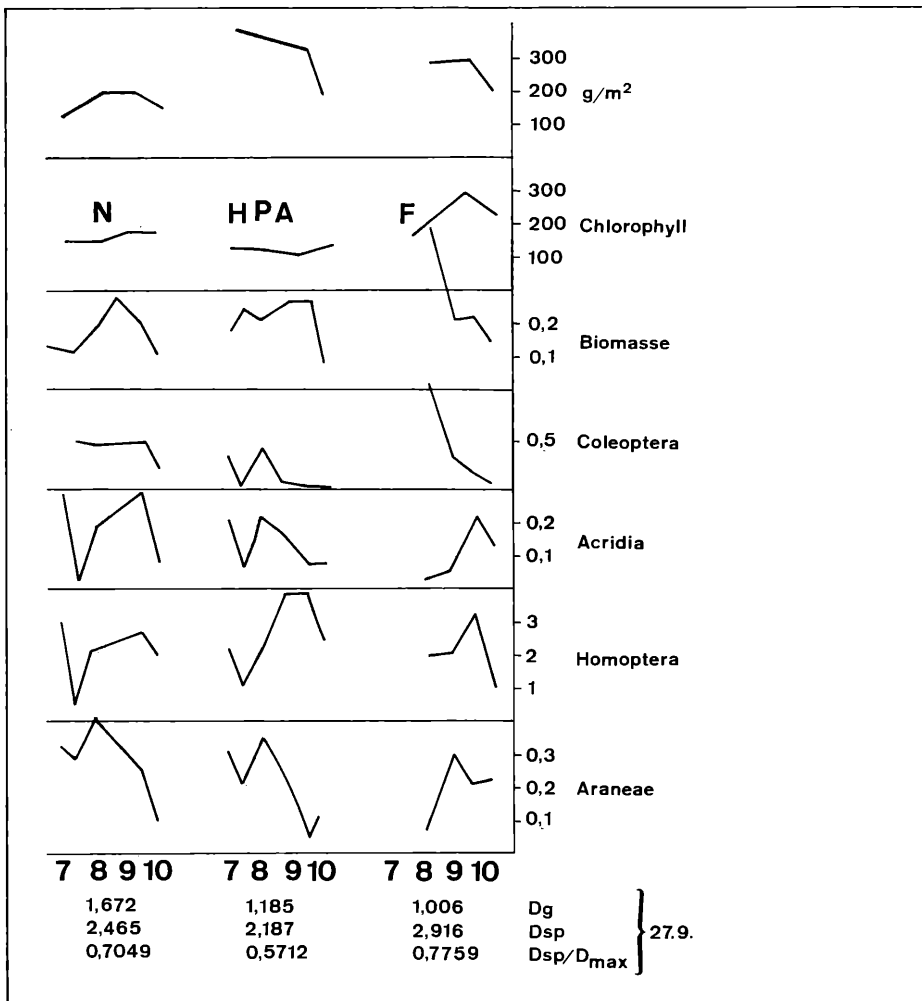




11 Anteil der parasitischen Hymenopteren und der Spinnen (in %) am Gesamtfang. Das V-Zeichen 1976 bedeutet »Vorhanden, aber zu gering, um in dieser Abb. zeichenbar zu sein«. Vgl. Seite 6.

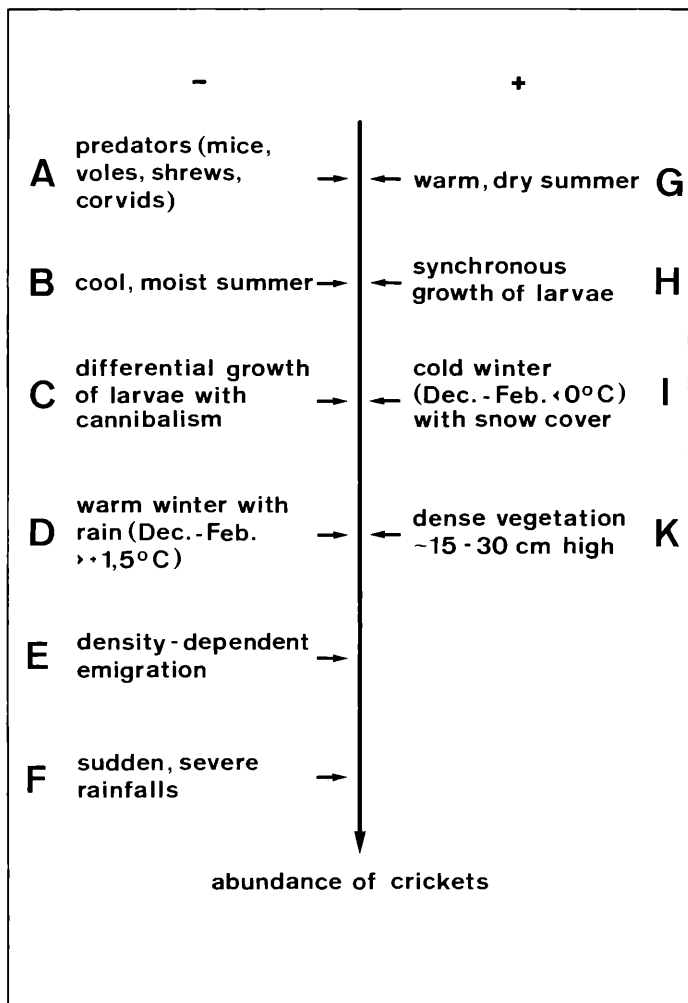


12 Klimakurve für die Stadt Erlangen (20 km vom Untersuchungsort entfernt) von 1971 bis 1977. Eingetragen ist jeweils das 30jährige Mittel und die für das Jahr zutreffende aktuelle Kurve. Hat die aktuelle Kurve höhere Werte als die Mittelwertskurve, ist der Bereich zwischen beiden Kurven dunkel schattiert, sinkt die aktuelle Kurve unter die Mittelwertskurve, ist der Raum zwischen beiden freigelassen. Deutlich erkennbar ist der starke Sonnenschein im Sommer 1971 und 1976, der sehr geringe Sonnenschein 1972, 1974, 1975 und 1977. Diese Sonnenschein-Stunden korrelieren sehr gut mit den Temperaturwerten der einzelnen Jahre.

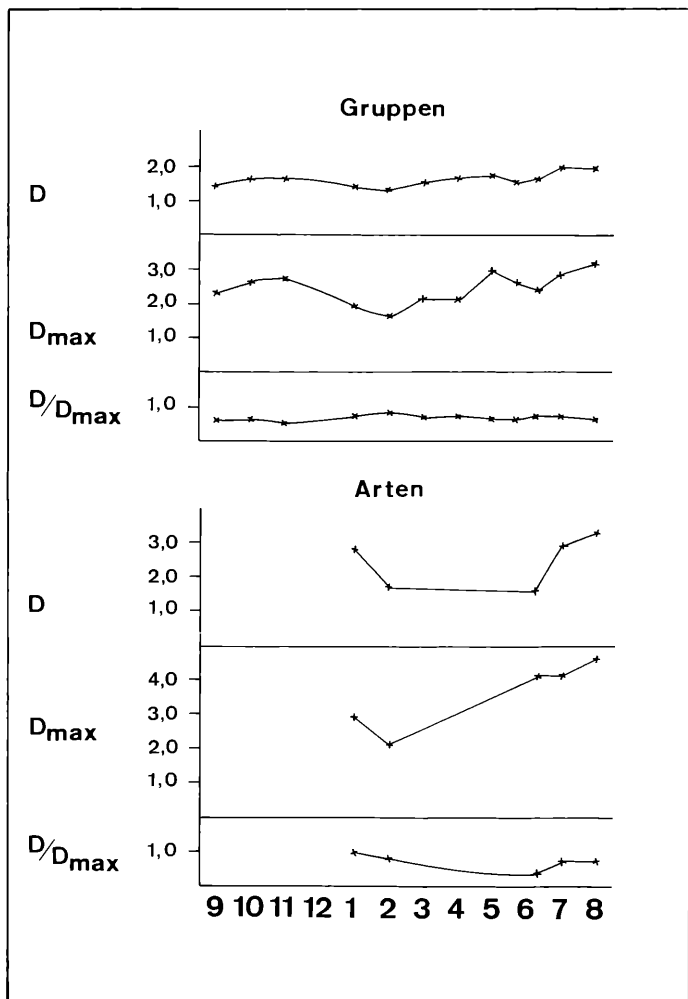


13 Vergleich der Tierfänge im Hauptuntersuchungsgebiet, in einem Gebiet mit höherer Pflanzenproduktion infolge mächtigerer Bodenschicht (HPA) und in einem durch Schafe gedüngten Gebiet.

14 Die hauptsächlich die Populationsdichte von *Gryllus campestris* beeinflussenden Faktoren.



15 Diversität im Jahreslauf. Oben nach Tiergruppen berechnet, unten nach artlicher Aufschlüsselung der Fänge. D = Diversität nach Shannon-Weaver; D_{max} = maximale Diversität (wenn alle vorkommenden Arten in gleicher Häufigkeit auftreten würden); D/D_{max} = Ausprägungsgrad der Diversität (vgl. BEZZEL u. REICHHOLF 1975). S. Siehe Seite 9.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege \(ANL\)](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [2_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Remmert Hermann

Artikel/Article: [Untersuchungen in einem fränkischen Mesobrometum 4-16](#)