©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 11, 201-221. Hannover 1999

# Interaktionen von Pflanzen- und Tierarten in Lebensgemeinschaften: ausgewählte Aspekte biozönologischer Forschung

- Anselm Kratochwil und Angelika Schwabe, Osnabrück und Darmstadt -

## Abstract

**Interactions of plant and animal species in communities: selected aspects of biocoenological research**

The term „biocoenosis", coined by KARL MÖBIUS in 1877, was for several decades only used by zoologists and limnologists. GAMS (1918) first introduced it into geobotany. In the present article, we outline MÖBIUS' definition of the biocoenosis and redefine it from today's point of view. Several current objects of biocoenosis research will be exemplarily presented, covering on the one hand general principles of research approaches (e.g. holistic vs. individualistic approach) and aspects of delimitation of biocoenoses, on the other hand functional and dynamic aspects. Important aspects are: coenological coincidences and affinities (joint occurrence of species/species groups in certain habitats), importance of individual species in habitats (e.g. keystone species), importance of herbivory, food webs in biocoenoses and their regulation. The terms „key species" and „keystone species" are precisely defined. Biocoenosis research complements ecosystem research.

Key words: biocoenosis, emergent characteristics, keystone species, herbivores, food web

## 1. Einführung

Pflanzen, Tiere und Mikroorganismen, die mehr oder weniger regelmäßig miteinander vergesellschaftet sind, und die zumindest teilweise in direkte oder indirekte Wechselbeziehungen untereinander treten, bilden eine Biozönose. Der Begriff „Biozönose" wurde 1877 von KARL MÖBIUS geprägt (MÖBIUS 1877) und mehrere Jahrzehnte nur von Zoologen und Limnologen benutzt; GAMS (1918) führte den Begriff als erster in die Geobotanik ein.

Der Anlaß für diese Publikation ist ein Festkolloqium, das im Februar 1999 in Hannover im Gedenken an REINHOLD TÜXEN (1899-1980) veranstaltet wurde. TÜXEN war ein besonderer Förderer verknüpfender botanisch-zoologischer Sichtweisen; dies belegen auch u.a. die von ihm herausgegebenen Tagungsbände „Biosoziologie", „Vegetation und Fauna" und „Epharmonie" der Rintelner Symposien (TÜXEN 1965, 1977, WILMANNS & TÜXEN 1980).

Einige ausgewählte Fragen biozönologischer Forschung sollen im folgenden nach einer historischen und aktuellen Analyse des Biozönosebegriffes erörtert werden.

## 2. Der Biozönose-Begriff: historische Betrachtung und Definition aus heutiger Sicht

KARL MÖBIUS führte den Begriff „Biozönose" in der Arbeit „Die Auster und die Austernwirthschaft" am Beispiel der Sylter Austernbänke ein (MÖBIUS 1877). Er definiert:

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

„Jede Austernbank ist gewissermaßen eine Gemeinde lebender Wesen, eine Auswahl von Arten und eine Summe von Individuen, welche auf dieser Stelle alle Bedingungen für ihre Entstehung und Erhaltung finden, also den passenden Boden, hinreichende Nahrung, gehörigen Salzgehalt und erträgliche und entwicklungsgünstige Temperaturen. Jede daselbst wohnende Art ist durch die größte Zahl von Individuen vertreten, die sich den vorhandenen Umständen gemäß ausbilden können,... Die Wissenschaft besitzt noch kein Wort für eine solche Gemeinschaft von lebenden Wesen, für eine den durchschnittlichen äußeren Lebensverhältnissen entsprechende Auswahl und Zahl von Arten und Individuen, welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten. Ich nenne eine solche Gemeinschaft Biocoenosis oder Lebensgemeinde."

„Jede Veränderung irgend eines mitbedingenden Faktors einer Biozönose bewirkt Veränderungen anderer Faktoren derselben. Wenn irgendeine der äußeren Lebensbedingungen längere Zeit von ihrem früheren Mittel abweicht, so gestaltet sich die ganze Biozönose um; sie wird aber auch anders, wenn die Zahl der Individuen einer zugehörigen Art durch Einwirkungen des Menschen sinkt oder steigt, oder wenn eine Art ganz ausscheidet oder eine neue Art in die Lebensgemeinde eintritt. ... Das Übermaß, welches die Natur durch Steigerung einer der biocoenotischen Kräfte erzeugte, wird also durch das Zusammenwirken aller biocoenotischen Kräfte wieder vernichtet. Immer tritt wieder das biocoenotische Gleichgewicht ein."

Die Definition nach MÖBIUS (l.c.) beinhaltet folgende Kernpunkte:

1. regelmäßiges Vorkommen spezifischer Pflanzen- und Tierarten in bestimmter Individuenzahl in einem durch definierbare Faktoren charakterisierbaren begrenzten Lebensraum (Biotop)
2. Ablauf der gesamten Entwicklung über alle Entwicklungsstadien der meisten Individuen der die Biozönose charakterisierenden Arten und damit ihre dauerhafte Erhaltung im Biotop
3. Vorkommen wechselseitig fördernder und hemmender Beziehungen zwischen den Arten
4. Existenz eines biozönotischen Gleichgewichtes als ein endogen bedingter, weitgehend stabiler und von der Biozönose selbst einregulierter Zustand
5. Abhängigkeit der Biozönose von exogenen Faktoren.

Einige Aspekte sind aus heutiger Sicht zu präzisieren:

- Der Biozönose von MÖBIUS fehlt die eigentliche Produzentenstufe; unter produktionsbiologischen Kriterien ist die Austernbank keine Biozönose. Für MÖBIUS war es klar, daß auch ein biotisch-trophischer Faktor, hier das außerhalb der Biozönose produzierte Plankton, zur Umwelt der von ihm untersuchten „Biozönose" gehört. MÖBIUS hat unter diesem Gesichtspunkt seine fruchtbare Konzeption an einem weniger geeigneten Objekt entwickelt.
- Die Forderung, daß die meisten Individuen der charakteristischen Arten ihre gesamte Ontogenese im Biotop durchlaufen, kann nicht generell gelten. Dies trifft für die Mehrzahl der Tierarten, die auch ökologisch sehr unterschiedlich zu bewertende Stadien besitzen (Larvenstadien, Adulttier), nicht zu.
- Entscheidend war für MÖBIUS die Beständigkeit und die Fähigkeit zur Selbstregulation bei konstant bleibenden exogenen Faktoren. Biozönosen und Ökosysteme sind jedoch als dynamische und offene Systeme durch Stabilitäts- und durch Instabilitätseigenschaften charakterisiert. Letztere führen dazu, daß das System seine Konstanz verlieren kann, sich demnach nicht immer selbst einreguliert und auch bei konstant bleibenden exogenen Umweltkonstellationen einer Sukzession unterliegen kann.
- Die von MÖBIUS gegebene Charakterisierung einer Biozönose bezieht sich auf natürliche Biozönosen (primäre Biozönosen), nur zum Teil läßt sie sich auf anthropozoogen bedingte sekundäre Biozönosen übertragen.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Nachdem in der Frühzeit biozönologischer Forschung die Vorstellungen von der Lebensgemeinschaft als „Überorganismus" eine große Rolle spielten (CLEMENTS 1916, 1936), ist diese Vorstellung inzwischen nur noch von wissenschaftshistorischem Interesse. Die Lebensgemeinschaft wird von vielen Autoren als Interaktionsraum mit einer Verdichtung von Partnersystemen verstanden.

Zusammengefaßt legen wir aus heutiger Sicht die folgende Biozönosedefinition zugrunde:

Eine **Biozönose** ist eine Lebensgemeinschaft mit einer Artenzusammensetzung, die sich an einem Ort infolge ähnlicher Ansprüche ihrer Arten an abiotische und biotische Verhältnisse einstellt. Gegenseitige Beziehungen (Nahrungsketten, mutualistische Beziehungen u.a.) sind zumindest für einen Teil der Arten vorhanden. Typisierbare Eigenschaften in Bezug auf Struktur, Konnexe, Verbreitung u.a. existieren. Die bestehenden Nahrungsketten und Nahrungsnetze beschränken sich nicht ausschließlich auf die Biozönose, sondern haben hier ihren oder einen Schwerpunkt. Biozönosen weisen in der Regel eine Kompartimentierung auf; die Teilzönosen sind von der Gesamtstruktur der Biozönose (oft von den Pflanzen als den wichtigsten Strukturträgern) abhängig.

Eine weitere Aufschlüsselung in Teilzönosen (Strato-, Chorio-, Merozönosen) ist möglich (s. dazu ausführlich KRATOCHWIL & SCHWABE i.Dr.).

Biozönosen lassen sich u.a. in Bezug auf ihre Struktur, funktionelle und dynamische Aspekte sowie historische Gesichtspunkte (Chronologie) analysieren. Außerdem spielen angewandte Aspekte, z.B. des Naturschutzes und allgemein der angewandten Umweltforschung eine große Rolle (ausführlich bei KRATOCHWIL & SCHWABE i.Dr.).

Besonders bewährt hat sich ein Ansatz, der ökologische Gilden betrachtet. Zu einer **Gilde** gehört nach ROOT (1967) eine Gruppe von Arten, welche dieselbe Klasse von Umweltressourcen in ähnlicher Weise ausbeutet. Dies können z.B. unter den Insekten Säftesauger sein, die den pflanzlichen Phloëmstrom nutzen, Blütenbesucher, Blattminierer u.a. Im Rahmen der Ökosystem- und Biozönoseforschung wurde anstelle von „Gilde" oft der Begriff „funktionelle Gruppe" verwendet; beide Begriffe sind mehr oder weniger synonym. Dieser Ansatz entspringt dem Wunsch, eine komplexe Zönose in Untereinheiten zu zerlegen und funktionelle Zusammenhänge mit einer begrenzten Zahl von beteiligten Arten zu studieren (s. z.B. WALTER et al. 1988). WALTER et al. (l.c.) entwickelten eine Hierarchie der Gildenstrukturen am Beispiel der Prädatoren (Räuber) im Boden: von der funktionellen Gruppe s.str. (z.B. Nematodenprädator) über den Typ der Nahrungsaufnahme (z.B. Organismen, die außerhalb des Körpers = extraintestinal verdauen, z.B. Milben) bis hin zu unterschiedlichen Nahrungspräferenzen. Die Autoren sehen im Gildenkonzept einen Brückenschlag zwischen taxonomisch orientierter Forschung und solchen ökosystemaren Ansätzen, die nicht mit konkreten Arten, vielmehr mit einer Fülle von „black boxes" arbeiten. Umfangreiche Arbeiten existieren z.B. über die Gilde der blütenbesuchenden Insektenarten. Hier ergeben sich Konnexe zwischen trophischem Angebot durch die Pflanzenarten und der Bestäubungseffektivität. Hinzu kommen Aspekte der Synchronisation („Co-Phänologie", KRATOCHWIL 1984, 1988).

Auch im botanischen Bereich wurden Gilden untersucht; z.B. konnten WILSON & ROXBURGH (1994) in Grünlandgesellschaften Graminoiden- sowie Kräuter-/Moosgilden differenzieren. Konkurrenz spielt sich hier in starkem Maße innerhalb der Gilde besonders bei konstanten äußeren Bedingungen ab. Außenfaktoren (z.B. Beweidung und damit verbundene indirekte Förderung der Gilde mit „versteckten" basal liegenden Vegetationspunkten) bedingen eine Verschiebung der gesamten Gildenstruktur.

In einem biozönologischen Ansatz sind Vergleiche einer Gilde in verschiedenen Lebensraumtypen/-komplexen oder die Gildenstrukturen in Lebensräumen von besonderem Interesse.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Im folgenden sollen einige ausgewählte Fragen, die die Biozönoseforschung beschäftigen, erörtert werden. Wir gliedern sie nach zwei übergeordneten Gesichtspunkten:

- Allgemeine Prinzipien: zur Biozönosenstruktur und Abgrenzung (Kap. 3.1);
- Funktionelle Aspekte: Biotische Konnexe (Kap. 3.2).

# 3. Ausgewählte Fragen der Biozönologie

## 3.1 Allgemeine Prinzipien: zur Biozönosenstruktur und Abgrenzung

### 3.1.1 Sind Biozönosen durch deterministische oder stochastische Ereignisse geprägt, gibt es Koinzidenzen zwischen Zoo- und Phytozönosen?

Lebensgemeinschaften können deterministisch organisiert (also Gesetzmäßigkeiten folgend), aber auch zu großen Anteilen stochastisch „nichtorganisiert" (zufallsbedingt) sein. Dies ist abhängig von Alter, Natürlichkeitsgrad und anderen Faktorenkomplexen. So sind z.B. jüngere Sukzessionsstadien eher durch stochastische Ereignisse geprägt, ältere Stadien stärker deterministisch organisiert.

Emergente Eigenschaften sind auf der Ebene der Organismen allgemein anerkannt; auf der Ebene von Biozönosen/Ökosystemen existieren nachweislich Systeme, die emergente Eigenschaften aufweisen. (Teil-) Systeme mit emergenten Eigenschaften wurden u.a. im Bereich einzelner biozönotischer Konnexe herausgearbeitet, z.B. bei Nahrungsbeziehungen und bei den Verknüpfungen mit Sukzessions- und Stabilitätseigenschaften eines Systems.

Insgesamt lassen sich aufgrund emergenter Eigenschaften Qualitäten bei Biozönosen aufzeigen, die ihre Teilsysteme allein nicht aufweisen (MÜLLER et al. 1978, GIGON & GRIMM 1997). Die Frage, ob dies generell so ist, wird jedoch kontrovers diskutiert (s. z.B. DEN BOER & REDDINGIUS 1996).

Ein Beispiel für ein Teilsystem mit emergenten Eigenschaften sei im folgenden wiedergegeben:

Im Bereich der Lärchen-Arvenwälder (*Larici-Pinetum cembrae*) der subalpinen Stufe in den Zentralalpen (z.B. Engadin) entwickelt sich ein Zyklus, der alle ca. 8-10 Jahre zu einem Kahlfraß der Lärchen (*Larix decidua*) durch den Grauen Lärchenwickler (*Zeiraphera diniana*, Tortricidae) führt (BALTENSWEILER 1964; GIGON & GRIMM 1997). Charakteristisch für dieses System sind folgende Gesetzmäßigkeiten:

- Alle ca. 8-10 Jahre erreicht die Raupendichte größere Ausmaße und führt zum Kahlfraß an Lärchen.
- Im Verlauf von 4-5 Jahren sinkt die Raupendichte durch Verschlechterung der Nahrungsqualität, bedingt durch die veränderten (erhöhten) Rohfasergehalte und die geringeren Proteingehalte der Nadeln. Wie VAN DEN BOS & RABBINGE (1976) in Simulationsmodellen gezeigt haben, kommt der Kombination aus Futterqualität und -quantität für die Periodizität eine besondere Bedeutung zu. Es erfolgen auch Reduktionen der Raupenpopulationen durch Parasitoide wie z.B. Schlupfwespen (Ichneumonoidea).

Pheromonbehandlungen zur Reduzierung von Lärchenwickler-Populationen können zwar in einem Subsystem Wirkung erzielen; es kommt aber immer auch zu Immigrationen von Tieren aus entfernteren Populationen, die nicht behandelt wurden, und die dann neue stabile Populationen aufbauen können, so daß eine hohe Elastizität bezogen auf größere Räume vorhanden ist (BALTENSWEILER & DELUCCHI 1988).

Das weitgehend selbstorganisierte System läßt sich somit nicht als einfache Summation von Individuen-Eigenschaften der Lärche und des Lärchenwicklers ableiten, sondern nur als Wechselwirkung.

Die „Superorganismus"-Theorie auf der einen Seite (CLEMENTS 1916, 1936) und das reine Kontinuum-Konzept von GLEASON (1917, 1926) auf der anderen Seite sind Extremauffassungen; vermittelnde Ansätze werden von den meisten Autoren akzeptiert (Abb. 1 A, D).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Räumlich abgrenzbare, typisierbare Einheiten (Abb. 1, B) werden in der Vegetationskunde und bei verschiedenen Ausrichtungen der Biozönoseforschung betrachtet; sie lassen sich auch mit dem Studium von funktionellen Gruppen verknüpfen. Der funktionelle Ansatz (Abb.1, C) betont die Abgrenzbarkeit von Funktionseinheiten.

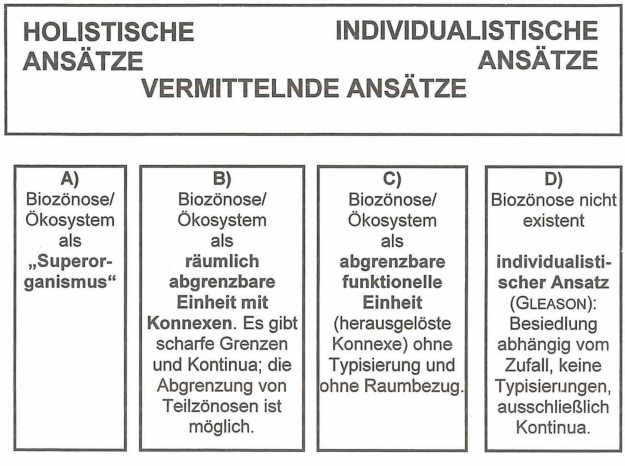


Abb.1: Holistische und individualistische Ansätze in der Ökologie.

Biozönosen/Teilbiozönosen weisen eigene, typische Arten und charakteristische Artenverbindungen auf. Oft kann die Vegetation als zumeist entscheidender Habitatparameter für Tierarten den Ausgangspunkt für die Charakterisierung von Biozönosen darstellen.

Eine Auswertung der Haupt-Biotoptypen des Binnenlandes auf ihre Charakterisierbarkeit durch Vegetation erbrachte folgendes Ergebnis: 86 % aller Haupt-Biotoptypen des Binnenlandes sind durch Vegetation gekennzeichnet (Abb. 2); s. dazu auch RIECKEN et al. (1994). Damit bietet es sich an, zönologische Koinzidenzen und Affinitäten zwischen Zoo- und Phytozönosen mit Hilfe der Vegetation zu suchen. **Zönologische Koinzidenz** bedeutet das gemeinsame Vorkommen einzelner Arten oder Artengruppen in bestimmten Lebensräumen. Mit diesem Begriff wird weder eine vollständig nachgewiesene Regelmäßigkeit im Vorkommen, noch eine kausal erklärbare Bindung der Organismen untereinander und mit ihrem Lebensraum belegt. **Zönologische Affinitäten** sind demgegenüber kausal begründbare, gemeinsame Arten- und Artengruppen-Vorkommen.

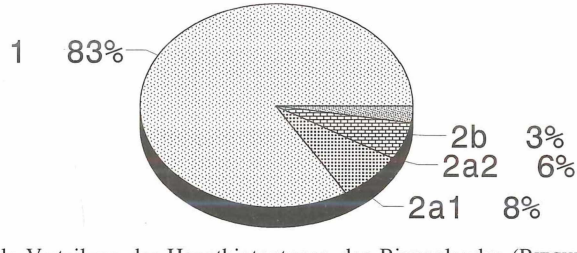


Abb. 2: Prozentuale Verteilung der Hauptbiotoptypen des Binnenlandes (RIECKEN et al. 1994), ohne „technische Biotoptypen“.

1: Biotoptypen, durch Vegetation charakterisiert
2a1: Biotoptypen abiotisch, zumeist durch Tierarten charakterisiert (ohne Bauwerke)
2a2: Biotoptypen abiotisch, zumeist durch Tierarten charakterisiert (Bauwerke)
2b: Biotoptypen abiotisch, zumeist durch Tierarten charakterisiert, zusätzlich durch Vegetation.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Mit dem Bezug zur Vegetation ist immer auch ein ökosystemarer Bezug zur Produzentenstufe des Ökosystems und zu abiotischen Umweltfaktoren hergestellt (z.B. Wasserhaushalt, Temperatur). Biozönologische Forschung ist oft zunächst Koinzidenz-, dann Affinitätsanalyse.

Die Abb. 3 und Tab. 1 zeigen das Beispiel von Koinzidenzen zwischen dem Auftreten bestimmter Spinnenarten und einzelnen Pflanzengesellschaften in der Dümmerniederung (MERKENS 1995). In der Tab. 1 wurden zusätzlich die Koinzidenzen zwischen dem Auftreten von Spinnenarten und einzelnen Umweltparametern dargestellt (MERKENS 1995).

### 3.1.2 Wo liegen die Grenzen von Biozönosen? Welche Bedeutung haben Mosaikstrukturen?

Die Frage der Möglichkeiten der scharfen Abgrenzung von Gesamtbiozönosen wird kontrovers diskutiert. Oft lassen sich Teilzönosen (Höhere Pflanzen, Kryptogamen, manche taxonomisch definierte Tiergruppen) auch räumlich abgrenzen. Eine genaue Abgrenzungsmöglichkeit von Gesamtbiozönosen kann es jedoch kaum geben. Ein Grund liegt in der vielfältigen oft ineinander verschachtelten Kompartimentierung von Lebensräumen. Stratotope (hori-

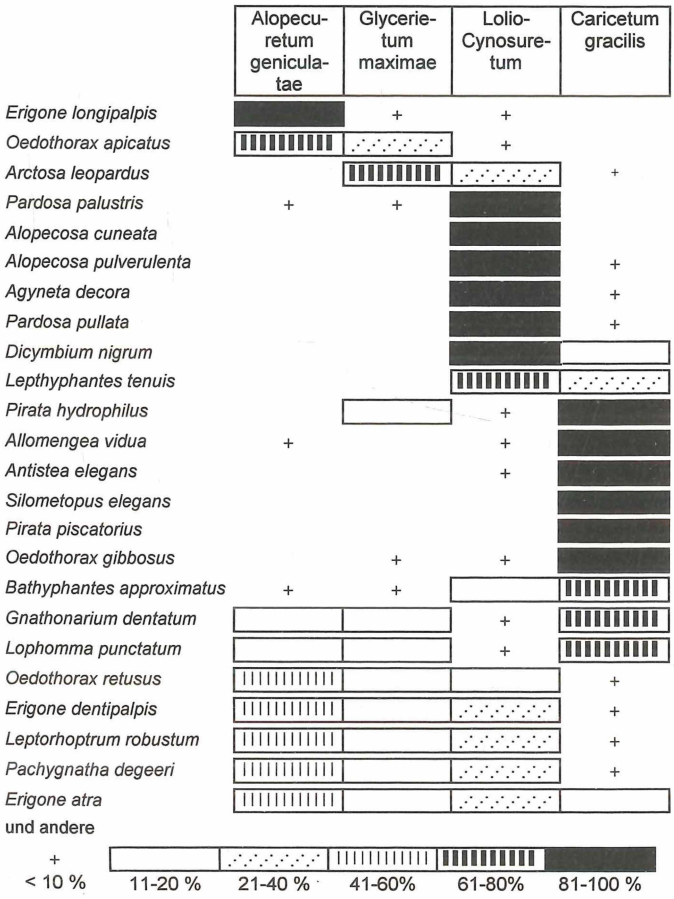


Abb. 3: Zönologische Koinzidenz: Lokaler Stenotopiegrad der in den untersuchten Pflanzengesellschaften nachgewiesenen Spinnenarten in einem Feucht-Vegetationskomplex der Dümmerniederung (Nordwestdeutschland); nach Daten von MERKENS (1995).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab. 1: Signifikante Korrelationen zwischen den Individuenzahlen einzelner Spinnenarten und bestimmten Standortsfaktoren. Signifikanzgrenzen des Korrelationskoeffizienten: $\alpha = 0.05$ (*), $\alpha = 0{,}01$ (**), $\alpha = 0{,}001$ (***); nach MERKENS (1995).

| | Boden-wasser-gehalt | Rinder-dichte | Tritt, Fraß | Vegeta-tions-höhe | Grund-wasser-stand |
|---|---|---|---|---|---|
| *Erigone longipalpis* | -** | -* | | | |
| *Oedothorax apicatus* | -** | -** | | | |
| *Pardosa palustris* | | | +** | | -** |
| *Alopecosa cuneata* | | | | | -** |
| *Alopecosa pulverulenta* | | | | | -* |
| *Agyneta decora* | | | | | -* |
| *Pardosa pullata* | | | | | -* |
| *Pirata hydrophilus* | | -** | -** | +*** | |
| *Allomengea vidua* | +* | -** | -** | +*** | |
| *Antistea elegans* | +** | -*** | -*** | +*** | -* |
| *Pirata piscatorius* | | -** | -** | +** | |
| *Oedothorax gibbosus* | +* | -** | -** | +** | +* |
| *Bathyphantes approximatus* | +** | -*** | -** | +** | |
| *Gnathonarium dentatum* | +** | | | | |
| *Oedothorax retusus* | -*** | +*** | +* | -* | -* |
| *Erigone dentipalpis* | -*** | +* | +* | | -* |
| *Leptorhoptrum robustum* | -** | | | | -* |
| *Erigone atra* | -*** | +* | +* | | -* |
| *Pardosa agrestis* | -** | | +* | | -** |
| *Pardosa amentata* | -** | | +*** | -** | -*** |
| *Pirata piraticus* | +** | -* | | | +* |
| *Savignia frontata* | | -* | -* | +** | |
| *Oedothorax fuscus* | -*** | +*** | +*** | -*** | -*** |

zontale Strukturen wie Baum-, Strauch-, Krautschicht), Choriotope (ein Baum, Strauch, Ameisenhaufen, Vogelnest) und Merotope (Strukturelemente innerhalb eines Strato- bzw. Choriotops; z.B. Blätter, Rinde, Holz, Blüten, Fruchtstände) greifen ineinander. Hinzu kommen unterschiedliche Größendimensionen und verschiedene Raumansprüche insbesondere bei den Tierarten.

Um den Raumbezug für ausgewählte Tiergruppen herzustellen, werden in der Regel Pflanzensynusien, Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe herangezogen. Während es auf der Ebene von Pflanzensynusien (z.B. Moos- und Flechtensynusien) bzw. Pilzsynusien einige Untersuchungen über die spezifische Tierwelt und ihre Konnexe gibt, und inzwischen auch eine Fülle von Arbeiten vorliegen, bei denen das Auftreten spezifischer Zootaxozönosen in Bezug zu definierten Pflanzengesellschaften dargestellt wird (KRATOCHWIL & SCHWABE i. Dr.), fehlen Arbeiten auf der Landschaftsebene. Als „Klammer" für die Abgrenzung von biozönologisch zu untersuchenden Einheiten eignen sich besonders Flächen mit einheitlichen physisch- und/ oder anthropogeographischen Bedingungen. Bei diesen Flächen handelt es sich um kleinste Landschaftseinheiten, um Physiotope (= Geotope) (NEEF 1981). Biozönologische Untersuchungen, die sich auf ein solches Physiotop-Raster auf der Ebene von Vegetationskomplexen beziehen, fehlen, wie oben angedeutet, weitgehend, wenngleich eine Lebensraumanalyse einzelner Tierarten mit Physiotopbezug bereits Ergebnisse erbracht hat (Untersuchungen an Vogelarten, s. SCHWABE & MANN 1990, an Schmetterlingen, s. SCHWABE et al. 1992, Libellen, s. BUCHWALD 1989). Viele Tierarten sind Mosaikbewohner (s.u., Beispiel Haselhuhn).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

## - Beispiel für einen Mosaikbewohner: das Haselhuhn

Gut bearbeitete Beispiele für die Habitatanalyse von Vogelarten sind die Untersuchungen an den Rauhfußhühnern Birkhuhn (*Tetrao tetrix*), Auerhuhn (*Tetrao urogallus*), Haselhuhn (*Bonasa bonasia*) über die eine reiche Literatur existiert (zusammengefaßt bei GLUTZ VON BLOTZHEIM 1973, BERGMANN et al. 1996).

Alle Arten sind an kleinräumig wechselnde Mosaikstrukturen der Vegetation oder an Ökotone (s.u.) gebunden (Abb. 4). Das Auerhuhn benötigt *Vaccinium*-Teppiche, z.B. im Wechsel mit Kiefern, die waagerechte Äste haben, offene Plätze, Lichtungen u.a. Das Birkhuhn bewohnt ausgesprochene Ökotonbereiche wie z.B. solche an der Waldgrenze und an Hochmooren, die jeweils offene und bewaldete Übergangszonen haben. Am Beispiel des Haselhuhns sollen die Ansprüche an ein Vegetationsmosaik näher erläutert werden; s. auch die Haselhuhnmonographie von BERGMANN et al. (1996).

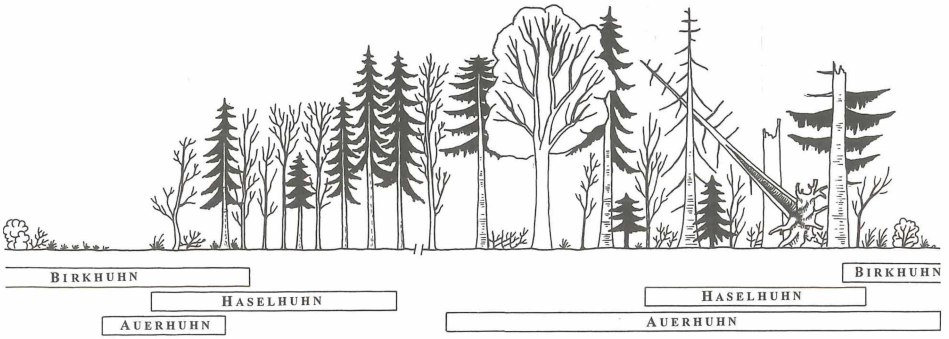


Abb. 4: Bindungen von Haselhuhn (*Bonasa bonasia*), Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) und Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) an verschiedene Strukturtypen in Wäldern; nach SCHERZINGER (1996), verändert.

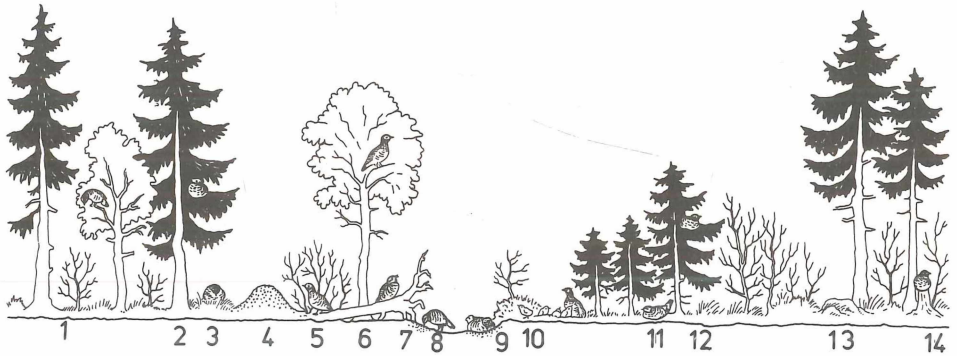


Abb. 5: Wichtige Habitatstrukturen in Flachlandlebensräumen des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*) am Beispiel einer Windwurffläche im Urwaldreservat von Bialowieza (Polen); nach BERGMANN et al. (1996).
1 Eingesprengte Erlen (*Alnus glutinosa*), Birken (*Betula*) und Zitterpappeln (*Populus tremula*) als Winternahrung, 2 Altfichten (*Picea abies*) als Deckungsbäume, 3 Beerstraucharten (*Vaccinium*) als Winter- und Frühlingsnahrung bei geringer Schneehöhe, 4 Ameisenhaufen, 5 Hainbuchen- (*Carpinus betulus*) und Haseldickung (*Corylus avellana*) als Versteck und Nahrungsreservoir, 6 Windwurfstamm als Warte für den Hahn, 7 Hainbuchen-Überhälter als Nahrungsbaum genutzt, 8 Wurfboden zur Aufnahme von Magensteinchen, 9 Huderpfanne, 10 Blöße mit reicher Bodenvegetation, Deckung und Insektenangebot für die Jungvögel, 11 Nistplatz mit Deckung, 12 Schlafplatz in Jungfichten, 13 Weichholzsukzession, 14 Grenzlinie zwischen Jungwald und Altbestand mit besonderem Reichtum an Nahrungspflanzen und Insekten bei optimalen Versteckmöglichkeiten.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Das Haselhuhn ist ein typischer Mosaikbewohner (Abb. 5). Die Vogelart hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in den borealen Nadelwaldgebieten Eurasiens; in Zentraleuropa bewohnt die seltene und gefährdete Art Gebirgswälder, lokal auch Niederwälder. In naturnahen Lebensräumen haben Windbruch, Brand und Insektenfraß als sukzessionsfördernde Ereignisse eine große Bedeutung für das Habitatmuster des bevorzugten Lebensraumes sowie Ökotonstrukturen, z.B. an Moorrändern und bei abnehmender Wüchsigkeit der Nadelbaumarten. Solche Verhältnisse können z.T. auch durch den wirtschaftenden Menschen bewirkt werden (Niederwälder, forstwirtschaftliche Techniken: z.B. Entnahme von Einzelstämmen = Plenterbetrieb oder größeren Gruppen = Femelschlag). Die Mosaikstrukturen können durch kleinräumige Sukzessionsprozesse, aber auch durch abiotisch verursachte Komplexbildung bedingt sein (z.B. Vorkommen von Auenwaldfragmenten).

Tab. 2: Wichtige Vegetationsstrukturen in Haselhuhnhabitaten (*Bonasa bonasia*) und ihre Funktion (Auswahl; verändert nach BERGMANN et al. 1996, LIESER 1994). Für alle Typen gilt: reich entwickelte Strauchschicht, oft Sukzessionsstadien (Windbruchflächen, Regenerationsflächen nach Brand oder Insektenfraß), oft Ökotone, zumeist Fichten als Sichtschutz; hinzu kommt die Notwendigkeit von Sandbadestellen (Huderpfannen), z.B. an Wegrändern am Fuß von Fichten.

| **Ressourcen/ Requisiten** ——— **Vegetation/ Gebiet** | **Sing-/ Beobachtungswarte Hahn (B), Schlafplatz (S)** | **Versteck** | **Nistplatz** | **Nahrungspflanzen Sommer** | **Nahrungspflanzen Winter** |
|---|---|---|---|---|---|
| Fennoskandien: reicher nordischer Fichtenwald | Winter: Schneehöhlen (S) | z.B. Jungfichten | z.B. an Baumstümpfen, Baumfüßen | *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Anemone nemorosa*, *Melampyrum* | *Alnus incana*, *Betula* spec., *Sorbus aucuparia* |
| Taiga | z.B. Waldbrandfläche (B), Winter: Schneehöhlen (S) | z.B. Jungfichten | z.B. an Baumstümpfen, Baumfüßen | *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* | *Betula*, z.B. nach Waldbrand, *Alnus incana* an Waldbächen |
| Bialowieza/Polen, Rußland: Querco-Piceetum, Vaccinio-Quercetum | Windwurfstamm (B), Jungfichten auf Sukzessionsfläche (S) | *Carpinus*, *Corylus* auf Windwurf-Sukzessionsfläche alte Fichten, Jungfichten | z.B. Dickung randlich von Windwurffläche, Baumfuß | *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Fragaria vesca*, *Anemone nemorosa* | Erlen-Bruchwald (*Alnus glutinosa*), *Corylus* z.B. in Sukzessionsflächen nach Windwurf, *Vaccinium*-Knospen bei geringer Schneehöhe |
| Bayerischer Wald: Fichten-Buchen-Tannenwald, oft im Komplex mit Bachtälern (Fichten-Auenwälder), Bergfichtenwald mit *Sorbus aucuparia* | niedrigere Bäumchen auf Wurffläche (B), kleine Buchengruppen (S) | z.B. Jungfichten | z.B. Wurffläche mit *Salix* und *Sorbus aucuparia* | *V. vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa*, *Fragaria vesca* | Birke am Moorrand, *Sorbus aucuparia*, Lichtung (Knospen, Früchte) |
| Schwarzwald: Vaccinio-Abietetum, Schluchsee | verschieden (B), Winter: vorwiegend Fichte (S) | z.B. Jungfichten | z.B. Jungfichten | Kätzchen von *Salix*, Knospen von *Sorbus aucuparia*, Blüten/ Knospen von *Fagus sylvatica*, *Vaccinium myrtillus* | *Betula*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, Bucheckern, Birkengewächse in unmittelbarer Nähe zu Nadelbaumbeständen |
| Schwarzwald: Birke/Buche/Hasel-Sukzessionsflächen im ehemaligen Brandfeldbau-Gebiet | verschieden (B), Sommer: z.B. *Corylus* (S), Winter: vorwiegend *Abies alba* (S) | z.B. Fichtendickung | z.B. dichte Sukzessionsflächen | Kätzchen von *Salix*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*), Moose, *Impatiens noli- tangere*, Carices | *Corylus*, *Betulus*, grüne Teile von *Vaccinium myrtillus*, Birkengewächse in unmittelbarer Nähe von Nadelbaumbeständen |

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Die großräumige Koinzidenzanalyse verschiedener Habitattypen in Zentraleuropa und im borealen Nadelwald läßt erkennen, daß zwar in den naturnahen Lebensräumen, z.B. im nordischen Nadelwald oder im Bayerischen Wald, das Haselhuhn eine Mosaikstruktur mit Nadelwald-/Laubholzbereichen besiedelt, aber ebenso reine Laubholzbestände mit ausreichender Deckung, vegetabilischer und in der Brutzeit auch animalischer Nahrung, Huder-/Schlafplätzen angenommen werden (Tab. 2). Hierbei spielen *Alnus*-Arten eine große Rolle, für das in Nordamerika vikariierende Kragenhuhn (*Bonasa umbellus*) *Populus*-Arten, insbesondere *Populus tremuloides*. Die Ausbildung einer dichten Strauchschicht ist essentiell; dies zeigen z.B. die Untersuchungen im Bialowieza-Reservat (Polen), Tab. 3.

Tab. 3: Frühjahrsabundanz (Siedlungsdichte Individuen/100 ha) des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*) in verschiedenen Waldgesellschaften des Reservates Bialowieza/Polen (nach BERGMANN et al. 1996).

| Waldgesellschaft | Siedlungsdichte |
|---|---|
| Querco-Piceetum, Pino-Quercetum serratuletosum, strauchreich | 30,6 |
| Alnetea glutinosae, strauchreich | 29,1 |
| Peucedano-Pinetum, strauchreich | 14,1 |
| Tilio-Carpinetum reich an *Tilia cordata* | 10,7 |
| Vaccinio uliginosi-Pinetum, straucharm | - |

Es gibt zwar keine „obligatorische Nahrungspflanze"; das Haselhuhn kommt jedoch vor allem dort vor, wo im Sommer Beersträucher der Ericaceae i.w.S. vorhanden sind: *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, V. uliginosum, V. oxycoccos*, z.T. auch *Empetrum*. Beim Haselhuhn ist noch ein weiterer wichtiger Vegetationstyp-/Pflanzenarten-bezogener Faktor entscheidend: im Winter wird energiereiche Nahrung in Form von Kätzchen im wesentlichen von Vertretern der Betulaceae s.l. benötigt, z.B. *Alnus incana*, Sippen der *Alnus alnobetula*-Gruppe, *Betula*-Arten und *Populus tremula* in den winterkalten Gebieten; *Alnus glutinosa, Corylus avellana, Carpinus betulus* in den milderen Gebieten. Im Winter benötigt ein Haselhuhn-Individuum ca. 8 kg Kätzchennahrung (BERGMANN et al. l.c.). Die Windbestäubung dieser Baumarten, die damit verbundene Notwendigkeit, früh zu blühen, und die Anpassung, die Kätzchen mit den Protein-reichen Pollen schon im Vorjahr anzulegen, ermöglicht dem Haselhuhn die winterliche Nutzung dieser Nahrungsquelle. Ein Mosaik zwischen Weichholzzonen mit Kätzchenträgern und Deckungs-reichen Habitatbereichen ist z.B. im Bereich von kleinen Fließgewässern oder Windwurfflächen gegeben. Hinzu treten Sandbadestellen, die in den Mittelgebirgen nicht selten in lückigen Randbereichen von Fahrwegen liegen (LIESER 1994).

Telemetrie-Ergebnisse von LIESER (1994) belegten, daß die von Einzeltieren im Schwarzwald genutzte Flächengröße über das Jahr bei etwa 30 ha liegt.

Die Niederwaldhabitate des Haselhuhns weisen zumeist eine wenig spezifische Vogelgemeinschaft auf. HOCHHARDT (1996) untersuchte Niederwälder im Mittleren Schwarzwald und studierte dort Vegeta-

Tab. 4: Brutvögel im Gebiet Hornisloch/Mittlerer Schwarzwald bezogen auf 10 ha, auf-/abgerundet: Brutpaare/10 ha (nach HOCHHARDT 1996).

| | Brutpaare pro 10 ha |
|---|---|
| Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) | 19,5 |
| Buchfink (*Fringilla coelebs*) | 8,5 |
| Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) | 4,3 |
| Kohlmeise (*Parus major*) | 3,7 |
| Sumpfmeise (*Parus palustris*) | 3,7 |
| Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*) | 3,7 |
| Amsel (*Turdus merula*) | 2,4 |
| Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) | 1,4 |
| Kuckuck (*Cuculus canorus*) | 1,2 |
| Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*) | 1,2 |
| Blaumeise (*Parus caeruleus*) | 1,2 |
| Baumpieper (*Anthus trivialis*) | 1,2 |
| Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*) | 1,2 |
| Haselhuhn (*Bonasa bonasia*) | 1,2 |

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

tion, Vogel- und Laufkäfergemeinschaften. Er erarbeitete Vegetationskarten mit einem typisierten Vegetationsmosaik. Bezogen auf definierte Probeflächen wurden Vogelbestandsaufnahmen durchgeführt. Es zeigt sich hier, daß außer dem Haselhuhn und der Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*) vorwiegend euryöke Arten, die in Gebüschen und Unterholz-reichen Wäldern vorkommen, die Brutvogelgemeinschaft bestimmen (Tab. 4).

## 3.2 Funktionelle Aspekte: Biotische Konnexe

### 3.2.1 Bisysteme: Welche Bedeutung hat die Konkurrenz?

Aus der großen Fülle der Bisysteme, die insbesondere im Falle der Mutualismen, der Räuber-Beute-Beziehungen, des Parasitismus eine große Bedeutung für die Struktur von Biozönosen haben, sei die Rolle der Konkurrenz betrachtet.

Konkurrenz spielt offenbar im Freiland, insbesondere bei der Vielzahl seltener Tierarten, eine geringere Rolle, als von manchen Autoren vermutet (s. die kritische Diskussion z.B. bei DEN BOER 1985). Inzwischen wurde gezeigt, daß vielfach Koexistenz und Prädation bedeutender sind als Konkurrenz (DEN BOER 1985, 1986). Dies gilt z.B. für hoch diverse Systeme mit unvorhersagbarer Wirkung physikalischer Faktoren wie z.B. das Phytoplanktonsystem in Seen (HUTCHINSON 1961), aber auch bei Bodentierarten im Buchenwald (SCHAEFER 1996, 1999). Trotz hoher Artendiversität scheint die Konkurrenz keine dominierende Rolle zu spielen. Nach JERMY (1985) ist auch bei phytophagen Insekten die interspezifische Konkurrenz nicht als Motor der Evolution allein zu betrachten, vielmehr das übergroße Angebot von diversifizierten Ressourcen und auch die Möglichkeit zur phänologischen Einnischung und Habitatpräferenz.

Ein Beispiel für Phytophage sei wiedergegeben:

BLOSSEY (1995) konnte in Labor- und Feldversuchen zeigen, daß zwei Blattkäferarten (*Galerucella calmariensis* und *G. pusilla,* Chrysomelidae), die beide an *Lythrum salicaria* fressen und syntop vorkommen, sich weder in der Nutzung der Fraßpflanze noch in ihrer Phänologie oder weiteren relevanten Parametern unterscheiden.

Kleinräumige Heterogenitäten, die z.T. zufällig (Absterben von Pflanzenindividuen, Aktivitäten von Kleinsäugetieren u.a.) entstehen und damit „Regenerationsnischen" (GRUBB 1977) bilden, können auch bei Pflanzengemeinschaften eine große Rolle spielen und eine geringere Bedeutung der Konkurrenz bedingen (BENGTSSON et al. 1994). Dies wurde für Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) von GIGON & LEUTERT (1996) und GIGON (1997) herausgearbeitet. Fluktuationen, z.B. durch Trockenjahre, haben in diesem Falle eine große Bedeutung und bewirken, daß viele Pflanzenarten in der Zeitachse nur kurzfristig optimale Wachstumsbedingungen erreichen und nicht konkurrenzüberlegen sind. Es entstehen durch diese Prozesse Mikrolebensräume („keyholes"), die besiedelt werden können („keyhole-key-Modell", GIGON & LEUTERT l.c.).

Die folgenden Gesetzmäßigkeiten lassen sich festhalten:

- Unbestritten ist die Bedeutung der Konkurrenz bei vielen Pflanzenarten und bei sessilen Tierarten, weniger sicher ist ihre Bedeutung z.B. für viele phytophage Insektenarten.
- Eine geringe Rolle spielt die Konkurrenz allgemein bei einem „Überangebot" von Ressourcen (z.B. Vielzahl an Blüten mit leicht zugänglichem Nektar und Pollen oder an Früchten, z.B. in Heckengesellschaften).

Es ist außerordentlich schwierig, das Wirken von Konkurrenz in Lebensgemeinschaften nachzuweisen, da eine räumliche oder zeitliche Trennung von Arten auch ohne Konkurrenz auftreten kann (s. dazu für Laufkäfer: NIEMELÄ 1993).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

### 3.2.2 Welche Bedeutung können einzelne Arten haben?

Vielfach ist die funktionelle Bedeutung von Arten nicht bekannt, und es existieren keine Hinweise, wie einzelne Arten z.B. auf Streßfaktoren reagieren und sich dieses dann auf das gesamte System auswirkt. In diesem Zusammenhang wurden zwei extreme Hypothesen formuliert (LAWTON & BROWN 1993):

- Jede Art ist wichtig, das Verschwinden führt zur Störung der jeweiligen Biozönose.
- Das Fehlen einer Art hat keine größeren Auswirkungn, es kann durch „funktionale Kompensation" ausgeglichen werden („Redundanz-Hypothese").

Neben der ethischen Verpflichtung, jede Art zu schützen, gibt es für viele Arten Belege, daß sie unverzichtbar sind und wesentliche Rollen in Biozönosen spielen. Das gilt insbesondere für Schlüsselarten i.w.S., die besondere „Schalterstellen" in Biozönosen bilden.

Der Begriff „keystone species" wird z.T. mit „Schlüsselart" übersetzt; er hatte ursprünglich aber eine andere Intention („Schlußsteinart": gemeint ist der letzte Stein, der in die Mitte eines Steinbogens gesetzt, ihm Stabilität verleiht).

Unter **Schlußsteinarten** (**keystone species**) versteht man solche, deren Einfluß auf ein Ökosystem groß ist, größer, als man es von der Biomasse der Art her erwarten würde. Es besteht hier eine Disproportion zwischen Biomasse und Bedeutung im Ökosystem (BOND 1993). Der Wegfall einer Schlußsteinart verursacht ernste Störungen oder gar den Zusammenbruch eines Ökosystems.

Eine bedeutende Rolle spielen auch manche dominante Arten, die insbesondere unter den Pflanzen- und sessilen Tierarten zu finden sind (MOONEY et al. 1995). Wir unterscheiden im folgenden Schlußsteinarten nach der oben gegebenen Definition und **Schlüsseldominanten**. Letztere bilden oft monodominante Bestände und bestimmen Ökosysteme auch physiognomisch: so z.B. *Phragmites, Fagus sylvatica, Ammophila* u.a. Zusammenfassend sprechen wir von **Schlüsselarten i.w.S.** (**key species**).

Sowohl bei Prädatoren (Beispiel Meerotter, *Enhydra lutris*, s.u.) als auch bei Herbivoren (Beispiel Biber, *Castor fiber, C. canadensis*) und auch bei Primärproduzenten gibt es Schlußsteinarten. Zu letzteren gehören z.B. Pflanzenarten, die mit geringer Deckung auftreten, aber hochdiverse spezifische Phytophagenkomplexe haben (z.B. *Plantago maritima*, s. T. TISCHLER 1985). Zu den Schlußsteinarten unter den Primärproduzenten gehören auch z.B. *Ficus*-Arten im gut untersuchten Tieflandregenwald von Barro Colorado, Panama, die die Diversität der Früchtefresser beeinflussen, da sie ganzjährig auch zu Zeiten mit geringem Fruchtangebot fruktifizieren (FENNER 1998). Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) und verwandte Häherarten in Nordamerika sowie Ostasien lassen sich als mutualistische Schlußsteinarten klassifizieren.

Die Faktoren, die die Stellung von Schlußsteinarten bedingen, können verschiedener Natur sein (Tab. 5), z.B.:

- in der Regel trophischer Einfluß
- besondere Stoffwechseleigenschaften (z. B. Stickstoff-Fixierung, Lignin-Zersetzung)
- mechanische Einflüsse: „Ökosystemingenieure"
- Anpassung an extreme abiotische Verhältnisse, z.B. Erstbesiedler auf Kiesrohböden, Sanden („sukzessionale Schlüsselarten").

Die Bedeutung mancher vermuteter Schlüsselarten ist nicht immer geklärt, insbesondere gilt das für den Einfluß von Prädatoren in terrestrischen Systemen. Gut untersucht und mit Hilfe von Ausschlußexperimenten zweifelsfrei belegt wurde als Beispiel eines marinen Systems die Bedeutung des Meerotters (*Enhydra lutris*) für die Biozönosenstruktur und die Entwicklung der charakteristischen Braunalgen-Tang „wälder" („kelp forest" mit *Nereocystis*

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

*luetkeana, Laminaria dentigera* u.a.) im pazifischen nördlichen Amerika. Die Hauptnahrung der Otter besteht aus Seeigeln (z.B. *Strongylocentrotus polyacanthus*, Echinoidea), die wiederum phytophag von den Braunalgen leben. Wenn Otter fehlen, kann dies zu einer starken Dezimierung der Tange durch die Seeigel führen. Die gesamte Lebensgemeinschaft aus benthischen und pelagischen Wirbellosen sowie Fischen schwindet (ESTES et al. 1978, DUGGINS 1980). Eine synoptische Betrachtung von Schlußsteinarten und Schlüsseldominanten findet sich bei KRATOCHWIL & SCHWABE (i.Dr.).

Tab. 5: Typologie von Schlußsteinarten („keystone species") nach BOND (1993) verändert.

| Typ | hauptsächlicher Effekt | Beispiel |
|---|---|---|
| Räuber (Prädatoren) | Unterdrückung/Regulation der Beute | Meerotter |
| Herbivore, rhizophage Arten | selektiver Fraß, Förderung und Unterdrückung von Arten | Elch, Biber, Nematoden an *Ammophila*-Wurzeln |
| Pathogene Parasiten | Suppression von Prädatoren, Herbivoren u.a. | |
| Mutualisten | effektive Reproduktion, Ausbreitung u.a. | Tannenhäher |
| Konkurrenten | Unterdrückung eines Konkurrenten | erfolgreiche Arten bei Sukzessionen (z.B. *Acer*) |
| Bodenbewegende Tiere | Veränderung der Erdoberfläche, Verlagerung von Bodenmaterial | Murmeltier, Wildschwein, Ziesel, Kaninchen, Erdhügel bauende Ameisen |
| Dammbauer, Wasseraufstauer „Ökosystem-Ingenieure" | Veränderung der Gewässerdynamik | Biber |
| Prozessoren in Systemen | Veränderungen im Nährstofftransfer | Stickstoff-Fixierer, Mykorrhiza-Organismen, Streuzersetzer, Nährstoffakkumulierende Ameisen |
| Auf extreme abiotische Agentien reagierende Organismen | physisch-geographische Faktoren: Wind, Feuer, Frost u.a., Absterben von Organismen verursachend | „Wegbereiter" nach abiotischen Störungen: feuerresistente Arten, oft Schlüsseldominanten, z.B. Besenginster (*Sarothamnus*), Proteaceen in Südafrika und Westaustralien |

### 3.2.3 Biozönotische Konnexe

Die Struktur innerhalb von Biozönosen wird durch charakteristische Arten-Verbindungen dokumentiert, die jedoch erst dann im biozönotischen Konnex als bedeutsam herausgestellt werden können, wenn funktionale Zusammenhänge belegt sind. Unter einem biozönotischen Konnex versteht man das Abhängigkeitsnetz in Mehrpartnersystemen.

#### 3.2.3.1 Herbivorie in Kleinsystemen: Fallbeispiel *Allium ursinum*

Innerhalb des *Hordelymo-Fagetum* wurde von HÖVEMEYER (1987, 1992, 1995) das Pflanzenarten-zentrierte Nahrungsnetz von *Allium ursinum* entschlüsselt (Abb. 6, Tab. 6). Es ist ein Beispiel für ein sehr gut untersuchtes Subsystem innerhalb des großen Nahrungsnetzes im Mull-Buchenwald. *Allium ursinum* spielt eine große Rolle in der oft artenreichen Krautschicht (z.T. um 40 Arten pro pflanzensoziologische Aufnahme) und baut eine eigene Subassoziation auf etwas tiefgründigeren Terra fusca-Böden auf (DIERSCHKE 1994: 382).

Der Zwiebelgeophyt *Allium ursinum* ist von April bis Mai in der *Sorbus aucuparia-Galium odoratum*-Phänophase bezeichnend und hat dann im Juni bereits seine Vegetationsperiode abgeschlossen. Die Blätter entfalten sich im März, so daß das oberirdische Ressourcenangebot für Herbivore nur wenige Monate zur Verfügung steht.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

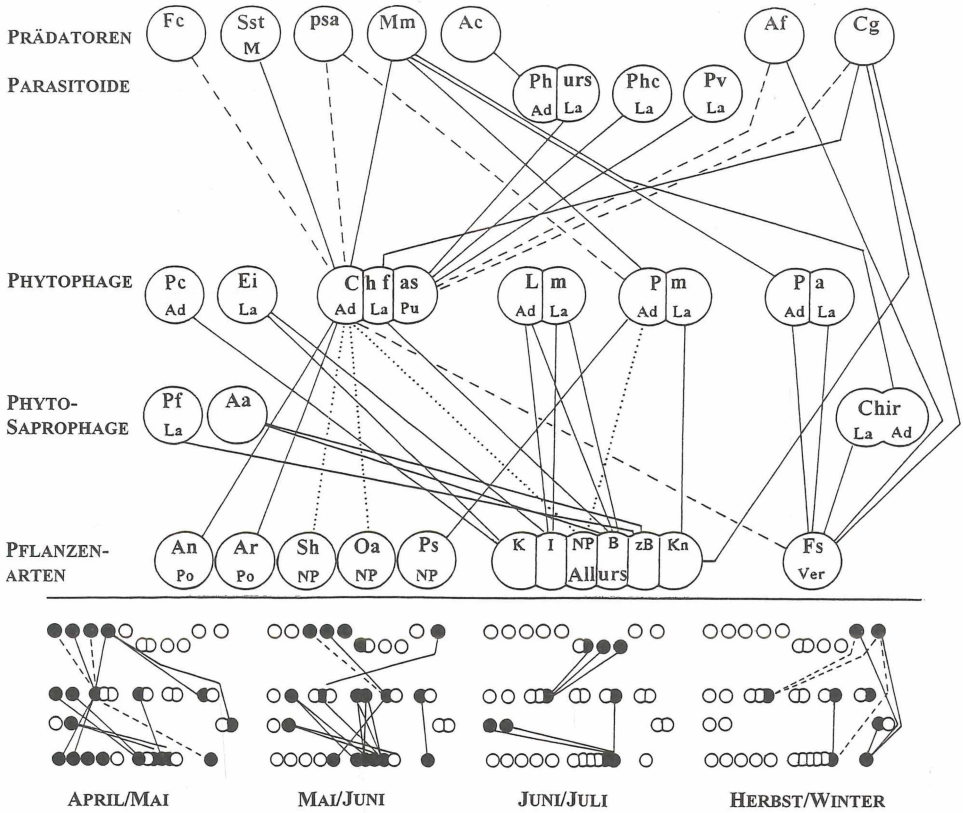


Abb. 6: Das Nahrungsnetz von *Allium ursinum* im Göttinger Wald (oben) und der Zustand des Konnexes zu vier Zeitpunkten im Jahr (unten); ausgezogene Linien: feste Nahrungsbeziehungen, gestrichelt: mögliche Beziehungen, gepunktet: Nahrungsbeziehung nur bei phänologischer Überlappung zwischen Blütezeit der Pflanze und Aktivitätszeit der Blütenbesucher; nach HÖVEMEYER (1995).
M = Männchen, Ad = Adulttiere, La = Larven, Pu = Puppen, P = Pollen, N = Nektar, NP = Nektar und Pollen, K = Knospen, I = Infloreszenzen, B = Blätter, zB = sich zersetzende Blätter, Kn = Zwiebeln, Ver = Verschiedenes (Blätter, kleine Wurzeln, Pollen, Bucheckern, Laubstreu).

Zu den bedeutendsten phytophagen Insektenarten an *Allium ursinum* gehören die Larven der Schwebfliegenarten *Cheilosia fasciata* (Blattminierer) und *Portevinia maculata* (Zwiebelminierer). Als Parasitoid von *Cheilosia*-Puppen tritt die Schlupfwespe *Phygadeuon ursini* (Hymenoptera Ichneumonidae) auf. Neben der qualitativen Struktur des Nahrungsnetzes wurden Energieflüsse als entscheidende quantitative Parameter berücksichtigt. Das Nahrungsnetz enthält ein „source foodweb" mit *Allium ursinum* als bedeutendster Art.

Die phänologischen Änderungen im Nahrungsnetz werden in der Abb. 6 unten angegeben. Zunächst überwiegen Prädatoren-*Cheilosia*-Interaktionen, in der zweiten Periode Herbivorie in der Zwiebel und Prädatoren-*Portevinia*-Interaktionen, in der dritten Periode die Parasitoidenausbeutung der *Cheilosia*-Puppen und dann folgt die Hauptfraßaktivität von *Portevinia*-Larven. Die qualitativen Unterschiede der Nahrungsbeziehungen in den einzelnen Entwicklungsstadien werden oft zu grob zusammengefaßt; in der Abb. 6 (nach HÖVEMEYER 1995) wurden sie getrennt.

Die Kohlenstoff- und Stickstoff-Flüsse im *Allium-Cheilosia-Phygadeuon*-System zeigen bei experimenteller Prüfung, daß Stickstoffverbindungen bei *Cheilosia* die limitierende Ressource darstellen (HÖVEMEYER l.c.).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab. 6: Trophische Gruppen der Abb. 6.

| Trophische Gruppe | Abkürzung | Taxon |
|---|---|---|
| Prädatoren | Fc | *Fringilla coelebs* (Buchfink) |
| | Sst | *Scatophaga stercoraria* (Scatophagidae, Dungfliegen) |
| | PsA | parasitoide Arthropoden |
| | Mm | *Meta mengei*, (Metidae, Radnetzspinnen) |
| | Ac | *Araniella curcurbitina* (Araneidae, Radnetzspinnen) |
| | Af | *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Gelbhalsmaus) |
| | Cg | *Clethrionomys glareolus* (Rodentia, Rötelmaus) |
| Parasitoide | Phurs | *Phygadeuon ursini* (Ichneumonidae, Schlupfwespen) |
| | Phc | *Phygadeuon cheilosii* (Ichneumonidae, Schlupfwespen) |
| | Pv | *Pleolopus vestigialis* (Ichneumonidae, Schlupfwespen) |
| Phytophage | Pc | *Platycerus caraboides* (Lucanidae, Hirschkäfer) |
| | Ei | *Eana incanana* (Tortricidae, Wickler) |
| | Chfas | *Cheilosia fasciata* (Syrphidae, Schwebfliegen) |
| | Lm | *Lilioceris merdigera* (Chrysomelidae, Blattkäfer) |
| | Pm | *Portevinia maculata* (Syrphidae, Schwebfliegen) |
| | Pa | *Phyllobius argentatus* (Curculionidae, Rüsselkäfer) |
| Phytosaprophage | Pf | *Pegohylemyia fugax* (Anthomyiidae, Blumenfliegen) |
| | Aa | *Arion ater* (Arionidae, Wegschnecken) |
| | Chir | Chironomidae (Zuckmücken) |
| Primärproduzenten Pflanzenarten d. Kraut- (K) und Baumschicht (B) | An | K *Anemone nemorosa* |
| | Ar | K *Anemone ranunculoides* |
| | Sh | K *Stellaria holostea* |
| | Oa | K *Oxalis acetosella* |
| | Ps | K *Phyteuma spicatum* |
| | Allurs | K *Allium ursinum* |
| | Fs | B *Fagus sylvatica* |

Die Lebensform von *Allium ursinum* ermöglicht Syrphidenarten zwei verschiedene Lebensweisen: eine „oberirdisch" und eine „unterirdisch" geprägte. Verbunden damit ist eine Co-Phänologie zwischen Pflanze und Insekt. *Cheilosia* ist die größte Zeit vom Jahr im Puppenstadium, das 3. Larvenstadium von *Portevinia* kann 7 Monate konsumieren. Die Zwiebeln werden dabei zumeist nicht zerstört und können wieder austreiben. Von Mai bis Februar bietet eine einzige Zwiebel mehr Nährstoffe als *Portevinia maculata* benötigt. Die oft schwer erklärbaren Dominanzmuster von *Allium* könnten mit dem „Herbivorie-Impact" zusammenhängen.

### 3.2.3.2 Herbivorie auf der Ökosystem-Ebene

Herbivoren-Fraßpflanzen-Systeme lassen sich auf der Ebene der Bisysteme, der Konnexe und der Ökosysteme betrachten. Sklerenchym-/Silizium-Reichtum bei den Fraßpflanzen und Entwicklung z.B. hoch entwickelter Mahlzähne bei den Ungulaten oder giftiger Inhaltsstoffe (u.a. sekundäre Pflanzenstoffe: Tannine, Alkaloide, ätherische Öle u.a.) der Fraßpflanzen sind auf coevolutive Anpassungen zurückzuführen.

Die Bedeutung der Herbivorie muß differenziert betrachtet werden. So können z.B. in der Etablierungsphase von Keimlingen Schnecken und Nager eine Schlüsselrolle spielen und bis zu 30 % aller Keimlinge konsumieren (HULME 1994). Sie beeinflussen damit auch Sukzessionen. An den Wurzeln fressende Nematoden bedingen in hohem Maße das frühe Absterben von Keimlingen. In einem späteren phänologischen Stadium hat dies geringere Bedeutung.

Die prozentualen Anteile der pflanzlichen Biomasse, die von Herbivoren gefressen werden, schwanken - bezogen auf alle Biome der Erde - enorm; die Mittelwerte liegen im terrestrischen Bereich bei 10-20 % Entzug von pflanzlicher Biomasse durch Herbivore, bei aquatischen Pflanzenarten sind sie höher (CRAWLEY 1997). Die Werte in terrestrischen Ökosystemen reichen von Prozentsätzen um 50 % z.B. durch Schneegänse (*Chen caerulescens*) in

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Salzmarschen (s.u.) und 20-60 % in afrikanische Savannen bis zumeist zu solchen unter 10 % z.B. in mitteleuropäischen Buchenwäldern (CRAWLEY 1983).

Schneegänse in Kanada konsumieren zahlreiche Pflanzenindividuen vollständig, vergleichbar den Prädatoren (destruktive Herbivorie), indem sie oberirdische Teile sowie Wurzeln und Rhizome von Salzmarschpflanzen (z.B. von *Carex subspathacea* oder von *Plantago maritima*) bis zu einer Tiefe von 25 cm entfernen (SMITH & ODUM 1981, JEFFERIES 1988). Nach Landsat-Daten konnte die Vegetationszerstörung durch Herbivorie in einem Gebiet in Kanada (s.u.) für die Zeit von 1973-1993 mit 2454 ha angegeben werden (JANO et al. 1998); sie läßt sich vor allem zurückführen auf die stetige Zunahme der Gänse von ca. 7 % pro Jahr (wahrscheinlich gefördert durch die Nutzung von Feldern im Winterquartier) und das Fraßverhalten: destruktives Herausziehen von Schößlingen/Trieben und „Wühlen/Graben". Im Untersuchungsgebiet „La Pérouse"/Ostkanada nahmen die Gänse von 2000 Paaren im Jahre 1968 auf 23.000 Paare im Jahre 1990 zu (JANO et al. 1998).

Die folgenden Gesetzmäßigkeiten lassen sich erkennen; einige Fallbeispiele seien erwähnt:

Es gibt vielfach eine direkte Beziehung zwischen der verfügbaren Vegetation und der Biomasse der Herbivoren; bei größerem Äsungsdruck kann die begrenzt zur Verfügung stehende Ressource limitierend auf eine weitere Zunahme der Herbivoren-Populationen wirken. Hierfür gibt es eine Reihe von Belegen, die sich vor allem auf Säugetiere beziehen. So besteht z.B. eine direkte Koinzidenz der Biomasse (große herbivore Säugetiere) der afrikanischen Savannen mit den Regenfällen auf der einen Seite, und dieser Wert korreliert wiederum mit der Biomasse der Herbivoren und dem Nährstoffangebot dieser Savannen (COWLING et al. 1997).

Herbivorie ist ein Faktor für die floristische Zusammensetzung, die „Architektur" und das räumliche Muster der Vegetation. Alle Grasland-Vegetationstypen können den Verlust an Biomasse durch Herbivorie - wenn kein Überbesatz vorliegt - in hohem Maße kompensieren. Die Selektivität der Äsung/Beweidung führt zu einer Veränderung der floristischen Struktur; es werden bewehrte (Dornen, Stacheln), toxische und oft Sklerenchym-reiche Pflanzenarten indirekt angereichert sowie solche mit versteckten Meristemen (Gräser) bzw. regenerationsfähige Arten.

Die Blattlaus *Holcaphis holci* reduziert z.B. nach Untersuchungen, die in englischen Magerrasen durchgeführt wurden, *Holcus mollis* gravierend; dies führt zur Dominanz des niedrigwüchsigen *Galium saxatile* (CRAWLEY 1983). Experimentelle Ansätze zur Ausschaltung von Blatt-Herbivoren unter den Insekten mit Insektiziden zeigten, daß durch diese Maßnahme Gräser wie *Agropyron repens* gefördert werden. Die Bedeutung der Insekten-Herbivorie für das Konkurrenzgefüge solcher Pflanzengesellschaften ist erheblich und beeinflußt auch die Sukzession der Vegetation (BROWN 1989, BROWN et al. 1988).

### 3.2.3.3 Wie funktionieren Nahrungsnetze?

In vielen Nahrungsnetzen sind allenfalls Teilbeziehungen bekannt, wenig jedoch darüber, wie Gesamtnetze funktionieren. Eine Vielzahl von Arbeiten widmet sich der Frage, ob die Populationsdichten der beteiligten Arten in Nahrungsnetzen „von oben, von der höheren Konsumentenstufe" (**top down, „sink foodweb"**) oder „von unten, von der Produzentenstufe" (**bottom up, „source foodweb"**) kontrolliert werden (s. dazu die zusammenfassende Arbeit von PERSSON et al. 1996). Verschiedene gut untersuchte Beispiele belegen, daß es „top down"-Kontrollen gibt. So erbeutet nach einer klassischen Untersuchung von PAINE (1966) der an der Pazifikküste Nordamerikas vorkommende Ockerstern *Pisaster ochraceus* (Seesterne: Asteroida) in der Gezeitenzone u.a. Rankenfüßer (Cirripedia), Miesmuscheln (*Mytilus*), Napfschnecken (Patellacea) und Käferschnecken (Placophora). Nach experimenteller Entfernung von *Pisaster ochraceus* über mehrere Jahre wurden z.B. alle Algenarten bis auf eine aufgrund

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

von Platzmangel durch Miesmuscheln verdrängt. *Mytilus californicus* dominierte, die Artenzahl reduzierte sich von 15 auf 8 Arten. Eine ähnliche Bedeutung der „top down-Kontrolle" liegt bei dem Meerotter-Nahrungsnetz (*Enhydra lutris*, s.o. ) vor. Auch Untersuchungen an eingeführten Rentieren (*Rangifer tarandus*) auf den Pribilof-Inseln im Bering-Meer deuten auf die Bedeutung der top down-Kontrolle: Auf zwei Prädatoren-freien Inseln wurde die Entwicklung der Ren-Populationen über 40 Jahre lang verfolgt. In einem Falle kam es durch die extremen Steilküsten immer wieder zu Todesfällen und zu einer Stabilisierung der Populationsgröße ähnlich wie bei einer Prädatorenregulation. Auf der anderen Insel reduzierten die Rentiere ihre Winternahrung (Flechten) so stark, daß die gesamte Renpopulation zusammenbrach und erloschen ist (TISCHLER 1993: 133). In zusammenhängenden großen arktischen Gebieten können Populationen durch Wanderungen immer wieder neue Weidegebiete erschließen.

Andererseits gibt es insbesondere bei Primärzersetzern „bottom up"-Kontrollen, z.B. über Schutzstrategien bei Pflanzen, die Herbivorenfraß herabsetzen, oder über Veränderungen ihrer Inhaltsstoffe, die zu Populationseinbrüchen bei den Herbivoren führen. Im Buchenwald bei Göttingen (*Hordelymo-Fagetum*) wurden von SCHEU & SCHAEFER (1998) Manipulationsexperimente in der Bodenstreu durchgeführt, z.B. mit Nährstoffzugaben, die die mikrobielle Biomasse erhöhten. Dies ermöglichte, die „bottom-up"-Kräfte zu untersuchen, ohne die Habitatstruktur zu verändern. Ein Maximum der mikrobiellen Biomasse wurde bei der Kombination einer Kohlenstoff-/Stickstoff-/Phosphorgabe erreicht. Die Bodenmakrofauna zeigte eine differenzierte Reaktion: Die meisten Regenwürmer (Lumbricidae) korrelierten in ihrer Biomasse positiv mit der Verfügbarkeit von Glucose, und die Individuenzahlen erhöhten sich im Mittel um 83 %. Die Doppelfüßer- (Diplopoda), Hundertfüßer- (Chilopoda) und andere Gemeinschaften werden ebenfalls „bottom-up" durch das Ressourcenangebot reguliert.

Auch Populationseinbrüche und Invasionen in schlechten Samenjahren, z.B. beim Sibirischen Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*), der von Zirbensamen (*Pinus cembra*) abhängig ist, weisen auf eine „bottom up"-Kontrolle.

Zumeist besteht in den Arthropoden-Pflanze-Beziehungen ein so großes Angebot an Phytomasse, daß dies nur mit wenigen Prozent durch Herbivorie reduziert wird. Ausnahmen mit Teilkahlfraß bestehen bei manchen mono-, oligophagen Arten (Beispiel Erlenblattkäfer, *Agelastica alni*, Chrysomelidae; Grauer Lärchenwickler, *Zeiraphera diniana,* Tortricidae) und bei der Konsumption sehr empfindlicher Stadien (Keimlinge u.a., s. o.). Effektive Strategien sind durch Säugetiere („browser" = Baum-/Strauchfresser und „grazer" = Grasfresser/Weidegänger) entwickelt worden.

Nach CRAWLEY (1997) sind sowohl „top down"- als auch „bottom up"-Modelle zu wenig komplex, um z.B. die Vielfalt der Herbivoren-Pflanzen-Beziehungen zu beschreiben, Kombinationen beider Typen treten häufig auf (SCHEU & SCHAEFER 1998).

## 4. Ausblick

Biozönosen sind außerordentlich komplex aufgebaut; es wirken sowohl stochastische als auch deterministische Prozesse. Ihre Analyse muß sich aufgrund dieser Komplexität in der Regel auf einzelne Kompartimente beschränken. Die Anfänge der Biozönoseforschung waren stark deskriptiv orientiert, Raumabgrenzungen auf der Basis vegetationskundlicher Einheiten wurden gesucht, um aus der Viefalt von Erscheinungen das Regelhafte herauszuarbeiten. Heute muß aus einer Koinzidenzforschung eine kausal orientierte Biozönoseforschung erwachsen, die Aspekte der Populationsbiologie einbezieht. Dabei stehen funktionelle und dynamische Prozesse im Vordergrund. Eine solche auf die biotischen Wechselwirkungen hin

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

orientierte kausale Biozönosenforschung gibt auch der Ökosystemforschung wichtige Impulse.

## Zusammenfassung

Der Begriff „Biozönose", 1877 von KARL MÖBIUS geprägt, fand zunächst über mehrere Jahrzehnte nur bei Zoologen und Limnologen Berücksichtigung. GAMS (1918) führte ihn als erster in die Geobotanik ein. In der vorliegenden Arbeit betrachten wir zunächst die Definition der Biozönose von MÖBIUS und definieren sie aus heutiger Sicht. Anschließend werden beispielhaft einige Fragen vorgestellt, die die Biozönoseforschung heute beschäftigen. Sie betreffen einerseits allgemeine Prinzipien zu Forschungsansätzen (z.B. holistische versus individualistische Ansätze) sowie solche zur Abgrenzung von Biozönosen und andererseits funktionelle und dynamische Aspekte. Wichtige Gesichtspunkte sind: zönologische Koinzidenzen und Affinitäten (gemeinsames Vorkommen von Arten/Artengruppen in bestimmten Lebensräumen), Bedeutung einzelner Arten in Lebensräumen (z.B. keystone species), Bedeutung von Herbivorie, Nahrungsnetze in Biozönosen und ihre Regulation. Die Begriffe „key species" und „keystone species" werden präzisiert. Die Biozönoseforschung erweist sich als wichtige ergänzende Disziplin zur Ökosystemforschung.

## Literatur

BALTENSWEILER, W. (1964): *Zeiraphera griseana* Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. - Canadian Entomologist **96**: 792-800.

BALTENSWEILER, W. & V. DELUCCHI (1988): The larch bud moth in the Alps. - In: BERRYMANN, A.A. (Ed.): Dynamics of Forest Insect Populations: 332-351. Plenum Press, New York.

BENGTSSON, J., FAGERSTRÖM, T. & H. RYDIN (1994): Competition and coexistance in plant communities. - Trends Ecol. Evol. **9** (7): 246-250.

BERGMANN, H.-H., KLAUS, S., MÜLLER, W., SCHERZINGER, W., SWENSON, J.E. & J. WIESNER (1996): Die Haselhühner *Bonasa bonasia* und *B. sewerzowi*. - Die Neue Brehm-Bücherei **77**. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.

BLOSSEY, B. (1995): Coexistence of two leaf-beetles in the same fundamental niche. Distribution, adult phenology and oviposition. - Oikos **74**: 225-234.

BOND, W.J. (1993): Keystone species.- In: SCHULZE, E.-D. & H.A. MOONEY (Eds): Biodiversity and Ecosystem Function. - Ecological Studies **99**: 237-253. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

BROWN, V.K. (1989): The effects of insect herbivores on weed communities. - Brighton Crop Protection Conference Weeds: 775-783.

BROWN, V.K., GANGE, A.C. & C.W.D. GIBSON (1988): Insect herbivory and vegetation structure. - In: WERGER, M.J.A., VAN DER AART, P.J.M., DURING, H.J. & J.T.A. VERHOEVEN (Eds): Plant Form and Vegetation Structure: 263-279. SPB Academic Publishing, The Hague.

BUCHWALD, R. (1989): Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer. - Phytocoenologia **17** (3): 307-448.

CLEMENTS, F.E. (1916): Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. - Carnegie Institution of Washington. Publ. No. 242. - Neudruck (1963): Plant Succession and Indicators. Hafner Publ. Co., New York, London.

CLEMENTS, F.E. (1936): Nature and structure of the climax. - J. Ecol. **24**: 252-284.

COWLING, R.M., RICHARDSON, D.M. & S.M. PIERCE (1997): Vegetation of Southern Africa. - Cambridge University Press, Cambridge.

CRAWLEY, M.J. (1983): Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant-Interactions. - Studies in Ecology **10**. Blackwell, Oxford.

CRAWLEY, M.J. (1997): Plant Ecology. - 2nd edn. Blackwell, Cambridge.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

DEN BOER, P.J. (1985): Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypotheses. - Z. f. zool. Syst. u. Evolutionsforsch. **23** (4): 259-274.

DEN BOER, P.J. (1986): The present status of the competitive exclusion principle. - Trends Ecol. Evol. **1** (1): 25-28.

DEN BOER, P.J & J. REDDINGIUS (1996): Regulation and Stabilization Paradigms in Population Ecology. - Chapman & Hall, London, New York.

DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. - Ulmer, Stuttgart.

DUGGINS, D.O. (1980): Kelp beds and sea otters: an experimental approach. - Ecology **61** (3): 447-453.

ESTES, J.A., SMITH, N.S. & J.F. PALMISANO (1978): Sea otter predation and community organization in the Western Aleutian Islands, Alaska. - Ecology **59** (4): 822-833.

FENNER, M. (1998): The phenology of growth and reproduction in plants. - Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **1** (1): 78-91.

GAMS, H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffserklärung und Methodik der Biocoenologie. - (Diss. Univ. Zürich) Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **63**: 1-205.

GIGON, A. (1997): Fluktuationen des Deckungsgrades und die Koexistenz von Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*). - Phytocoenologia **27** (2): 275-287.

GIGON, A. & V. GRIMM (1997): Stabilitätskonzepte in der Ökologie: Typologie und Checkliste für die Anwendung. - In: FRÄNZLE, O., MÜLLER, F. & W. SCHRÖDER (Eds) (1997 ff.): Handbuch der Umweltwissenschaften **II-2.3:** 1-19. Ecomed, Landsberg a.L.

GIGON, A. & A. LEUTERT (1996): The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. - J. Veg. Sci. **7**: 29-40.

GLEASON, H.A. (1917): The structure and development of the plant association. - Bull. Torrey Bot. Club **44**: 463-481.

GLEASON, H.A. (1926): The individualistic concept of the plant association. - Bull. Torrey Bot. Club **53**: 7-26.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (Ed.) (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5. Galliformes und Gruiformes.- Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt.

GRUBB, P.J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - Biological Reviews Cambr. Philos. Soc. **52**: 107-145.

HOCHHARDT, W. (1996): Vegetationskundliche und faunistische Untersuchungen in den Niederwäldern des Mittleren Schwarzwaldes unter Berücksichtigung ihrer Bedeutung für den Arten- und Biotopschutz. - Schr.-R. Inst. Landespflege Univ. Freiburg **21**: 1-252.

HÖVEMEYER, K. (1987): The population dynamics of *Cheilosia fasciata* (Diptera, Syrphidae): significance of environmental factors and behavioural adaptations in a phytophageous insects. - Oecologia **73**: 537-542.

HÖVEMEYER, K. (1992): Population studies of *Cheilosia fasciata* (Diptera: Syrphidae), a leaf miner of *Allium ursinum*. - Ecological Entomology **17**: 331-337.

HÖVEMEYER, K. (1995): Trophic links, nutrient fluxes, and natural history in the *Allium ursinum* foodweb, with particular reference to life history traits of two hoverfly herbivores (Diptera: Syrphidae). - Oecologia **102**: 86-94.

HULME, P.E. (1994): Seedling herbivory. - J. Ecol. **82**: 873-880.

HUTCHINSON, G.E. (1961): The paradox of the plankton. - American Naturalist **95**: 137-145.

JANO, A.P., JEFFERIES, R.L. & R.F. ROCKWELL (1998): The detection of vegetational change by multitemporal analysis of LANDSAT data: the effects of goose foraging. - J. Ecol. **86**: 93-99.

JEFFERIES, R.L. (1988): Pattern and process in arctic coastal vegetation in response to foraging by lesser snow geese. - In: WERGER, M.J.A., VAN DER AART, P.J.M., DURING, H.J. & J.T.A. VERHOEVEN (Eds): Plant Form and Vegetation Structure: 281-300. SPB Academic Publishing, The Hague.

JERMY, T. (1985): Is there competition between phytophagous insects? - Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung **23** (4): 275-285.

KRATOCHWIL, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: biozönologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - Phytocoenologia **11** (4): 455-669.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

KRATOCHWIL, A. (1988): Co-phenology of plants and anthophilous insects: a historical area-geographical interpretation. - Entomol. Gener. **13** (3): 67-80.

KRATOCHWIL, A. & A. SCHWABE (i.Dr.): Ökologie der Lebensgemeinschaften (Biozönologie). - Ulmer, Stuttgart.

LAWTON, J.H. & V.K. BROWN (1993): Redundancy in ecosystems. - In: SCHULZE, E.-D. & H.A. MOONEY (Eds): Biodiversity and Ecosystem Function. - Ecological Studies **99**: 255-270. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

LIESER, M. (1994): Untersuchungen der Lebensraumansprüche des Haselhuhns (*Bonasa bonasia* L. 1758) im Schwarzwald im Hinblick auf Maßnahmen zur Arterhaltung. - Ökologie d. Vögel (Ecol. of Birds) **16**, Sonderheft: 1-117.

MERKENS, S. (1995): Untersuchungen zur Eignung ausgewählter Spinnenzönosen als Feuchte-Indikatoren im extensiv genutzten Grünland (Dümmer, Dümmerlohausen, Lkr. Vechta). - Diplomarbeit Univ. Osnabrück.

MÖBIUS, K. (1877): Die Auster und die Austernwirthschaft. - Wiegandt, Hempel, Parey, Berlin.

MOONEY, H.A., LUBCHENKO, J., DIRZO, R. & O.E. SALA (1995): Biodiversity and ecosystem functioning: ecosystems analysis. - In: HEYWOOD, V.H. & R.T. WATSON (Eds): Global Biodiversity Assessment. UNEP: 327-452. Cambridge University Press, Cambridge.

MÜLLER, H.J., BÄHRMANN, R., HEINRICH, W., MARSTALLER, R., SCHÄLLER, G. & W. WITSACK (1978): Zur Strukturanalyse der epigäischen Arthropodenfauna einer Rasen-Katena durch Kescherfänge. - Zool. Jb. Syst. **105**: 131-184.

NEEF, E. (1981): Das Gesicht der Erde. - 5. Auflage. Harri Deutsch, Zürich, Frankfurt a./M.

NIEMELÄ, J. (1993): Interspecific competition in ground-beetles assemblages (Carabidae): What have we learned? - Oikos **66**: 325-335.

PAINE, R.T. (1966): Food web complexity and species diversity. - Amer. Nat. **100**: 65-75.

PERSSON, L., BENGTSSON, J., MENGE, B.A. & M.E. POWER (1996): Productivity and consumer regulation - concepts, pattern, and mechanism. - In: POLIS, G.A. & K.O. WINEMILLER (Eds): Integration of Patterns and dynamics: 396-434. Chapman and Hall, New York.

RIECKEN, U., RIES, U. & A. SSYMANK (1994): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. - Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. **41**: 1-184. BfN, Bonn-Bad Godesberg.

ROOT, R.B. (1967): The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. - Ecol. Monogr. **37**: 317-350.

SCHAEFER, M. (1996): Die Bodenfauna von Wäldern: Biodiversität in einem ökologischen System. - Abhandl. Math.-Naturwiss. Klasse Jg. 1996, 2: 1-81.

SCHAEFER, M. (1999): The diversity of the fauna of two beech forests: some thoughts about possible mechanisms causing the observed pattern. - In: KRATOCHWIL, A. (Ed.): Tasks for Vegetation Science **34**: Biodiversity in Ecosystems - Analysis of Different Complexity Levels in Theory and Practice: 39-57. Kluwer, Dordrecht, Boston, London.

SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. - Ulmer, Stuttgart.

SCHEU, S. & M. SCHAEFER (1998): Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. - Ecology **79** (5): 1573-1585.

SCHWABE, A. & P. MANN (1990): Eine Methode zur Beschreibung und Typisierung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*). - Ökologie der Vögel (Ecology of Birds) **12**: 127-157.

SCHWABE, A., KÖPPLER, D. & A. KRATOCHWIL (1992): Vegetationskomplexe als Elemente einer landschaftsökologisch-biozönologische Gliederung, gezeigt am Beispiel von Fels- und Moränen-Ökosystemen. - Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. **4**: 135-145.

SMITH, T.J. & W.E. ODUM (1981): The effects of grazing by snow geese on coastal salt marshes. - Ecology **62**: 98-106.

TISCHLER, T. (1985): Freiland-experimentelle Untersuchungen zur Ökologie und Biologie phytophager Käfer (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) im Litoral der Nordseeküste. - Faun.-ökol. Mitt. Suppl. **6**.: 1-180.

TISCHLER, W. (1993): Einführung in die Ökologie. - 4. Auflage. Gustav Fischer, Stuttgart.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

TÜXEN, R., (Ed.) (1965): Biosoziologie. - Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegkde, Stolzenau/Weser 1960. Junk, Den Haag.

TÜXEN, R. (Ed.) (1977): Vegetation und Fauna. - Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegkde, Rinteln 1976. Cramer, Vaduz.

VAN DEN BOS, J. & R. RABBINGE (1976): Simulation of the fluctuations of the grey larch bud moth.- Simulation Monographs. Centre for Agricultural Publ. Doc. Pudoc, Wageningen.

WALTER,. D.E., HUNT, H.W. & E.T. ELLIOT (1988): Guilds or functional groups? An analysis of predatory arthropods from a shortgrass steppe soil. - Pedobiologia **31**: 247-260.

WILMANNS, O. & R. TÜXEN (Eds) (1980): Epharmonie. - Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegkde, Rinteln 1979. Cramer, Vaduz.

WILSON, J.B. & S.H. ROXBURGH (1994): A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. - Oikos **69**: 267-276.

Anschriften der Verfasser:
Prof. Dr. Anselm Kratochwil, Universität Osnabrück, Fachbereich Biologie/Chemie, Fachgebiet Ökologie, Barbarastraße 11, D-49069 Osnabrück.
Prof. Dr. Angelika Schwabe, Technische Universität Darmstadt, Institut für Botanik, Geobotanik, Schnittspahnstraße 4, D-64287 Darmstadt.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Kratochwil Anselm, Schwabe [Kratochwil] Angelika

Artikel/Article: Interaktionen von Pflanzen- und Tierarten in Lebensgemeinschaften: ausgewählte Aspekte biozönologischer Forschung 201-221