

Über die Struktur der Lebensgemeinschaften des Festlandes¹⁾.

Von Wilhelm Kühnelt, Graz.

Es ist kennzeichnend für die biozönotische Arbeitsrichtung, daß immer wieder Arbeiten über die allgemeinen Grundlagen dieses Forschungszweiges veröffentlicht werden, sei es, daß ein Autor nach Abschluß einer größeren Anzahl praktischer Arbeiten seinen Standpunkt darlegt, sei es, daß einer größeren Einzeluntersuchung jene Gesichtspunkte vorangestellt werden, unter denen die Arbeit durchgeführt wurde. Obwohl also die Gefahr besteht, daß ähnliche Gedanken mit nur geringer individueller Abweichung immer wieder ausgesprochen werden, scheint mir ein solches Vorgehen insofern berechtigt, als dadurch die Arbeitshypothesen, auf die ja niemand verzichten kann, immer wieder auf ihre Anwendbarkeit in den speziellen Fällen geprüft werden.

Die vorliegende Darstellung verfolgt den Zweck, die Gesichtspunkte aufzuzeigen, unter denen eine fruchtbare Arbeit auf dem genannten Gebiet möglich ist und auf die Grundlagen hinzuweisen, die heute schon als gesichert angenommen werden können. Es sei hier ausdrücklich betont, daß es nicht darauf ankommt, Systeme aufzustellen und Definitionen einzelner Begriffe miteinander zu vergleichen, sondern eine Basis für weitere Arbeit und Verständigung zu finden. Es hat sich nämlich gezeigt, daß gerade auf dem Gebiet der Biozönotik die Gefahr besteht, dort dogmatisch vorzugehen, wo die Tatsachen in keinem Verhältnis zu den aus ihnen gezogenen Schlüssen stehen. Diese Tendenz zu unzulässigen Verallgemeinerungen wird dadurch unterstützt, daß man unerfüllbare Forderungen an die Genauigkeit der Untersuchungen stellt. Andererseits führt eine solche Einstellung zu einer gewissen Resignation und manche Autoren meinen, es wäre überhaupt die Zeit noch nicht gekommen, wo man sich mit Erfolg mit biozönotischen Fragen beschäftigen könne. So ist insbesondere bei museal veranlagten Spezialisten die Meinung verbreitet, man könne ohnehin nur eine kleine Organismengruppe wirklich kennen, müsse sich also auf diese beschränken und auf Lebenszeit auf einen Versuch einer Synthese verzichten. Demgegenüber ist zu sagen, daß die an sich notwendige Spezialisierung von dem Charakter des behandelten Wissens-

¹⁾ Der vorliegende Aufsatz stellt eine erweiterte Form eines Vortrages dar, der am 21. Februar 1950 auf einem von der Rockefeller Foundation ermöglichten und vom Centre National des recherches scientifiques in Paris veranstalteten internationalen Colloquium gehalten wurde. Da sich die ursprünglich zugesicherte Veröffentlichung in deutscher Sprache als unmöglich herausgestellt hat, wird versucht, den Inhalt auf diese Weise allen Interessenten zugänglich zu machen.

gebietes abhängt, daß also in der Biozönotik die Spezialisierung auf bestimmte Gemeinschaften oder bestimmte Erscheinungen naheliegender wäre als die auf eine Organismengruppe. Es bleibt somit nur die Möglichkeit, auf Grund der vorliegenden und leicht erhältlicher weiterer Tatsachen zu versuchen, die Grunderscheinungen der Biozönotik zu verstehen. Der erste Eindruck, den man beim Versuch einer Überschau gewinnt, ist der einer überwältigenden Mannigfaltigkeit der Erscheinungen. Jede Einzelbeobachtung stellt ein isoliertes Ereignis dar, das sich nie in absolut gleicher Weise wiederholt. Der Vergleich ähnlicher Beobachtungen führt aber auch hier dazu, daß man Wesentliches von Unwesentlichem unterscheiden lernt. Dieser Prozeß der Zuordnung bestimmter Tatsachen zueinander führt schließlich dazu, daß in der scheinbar regellosen Mannigfaltigkeit eine gewisse Ordnung sichtbar wird und daß man den Richtungen größter Übereinstimmung zu folgen vermag und schließlich zu Voraussagen beträchtlicher Wahrscheinlichkeit gelangen kann. Dabei geschieht es häufig, daß eine vermutete Regelmäßigkeit sich nicht bestätigen läßt, während eine andere, ihr übergeordnete, plötzlich in Erscheinung tritt. Nachfolgend sollen nun einige wichtige Grundlagen für das Verständnis der Organismengemeinschaften behandelt werden.

Von ausschlaggebender Bedeutung für weitere Betrachtungen ist die Frage nach den Gesichtspunkten für eine Untersuchung und somit Abgrenzung von Organismengemeinschaften. Obwohl alles Lebendige derart miteinander verflochten ist, daß man eigentlich nirgends scharfe Grenzen ziehen kann und konsequenterweise nur eine einzige, große Lebensgemeinschaft, die Biosphäre, anerkennen müßte, lassen sich doch auch in relativ kleinen Dimensionen enger verbundene Gemeinschaften feststellen, deren Heraushebung aus der Biosphäre berechtigt erscheint.

Es wird von vielen Autoren der Standpunkt vertreten, daß solche Gemeinschaften am besten durch die sie zusammensetzenden Organismen selbst gekennzeichnet werden können. Da a priori über die räumliche Ausdehnung einer Organismengemeinschaft nichts ausgesagt werden kann, ist es vorerst notwendig, beliebige Lokalitäten auf ihren Organismengehalt zu untersuchen und erst nachträglich die Frage zu behandeln, ob man in einer solchen „Probe“ eine, mehrere oder nur ein Fragment einer Gemeinschaft erfaßt hat.

Die erste Aufgabe bei der Verarbeitung einer solchen „Probe“ ist die Aufstellung einer Artenliste. Prinzipiell wäre eine vollständige Liste aller an der betreffenden Stelle vorhandenen Organismen zu verlangen, um irgendwelche genauere Aussagen machen zu können. In der Praxis erweist sich das aber als undurchführbar, einerseits deshalb, weil eine größere Anzahl von Organismen, insbesondere deren Entwicklungsstadien, derzeit überhaupt nicht mit Sicherheit bestimmt werden können, andererseits weil ganze Gruppen, wie Bakterien und Fadenpilze, trotz ihrer sehr wichtigen Rolle innerhalb der Gemeinschaft und ihres großen Anteils an dieser nur durch sehr zeitraubende Kulturverfahren auf Standardnährböden identifiziert werden können. Der hier meist gewählte Ausweg besteht in einer Beschränkung auf bestimmte Organismengruppen, wobei vorwiegend eine oder wenige systematische Gruppen ausgewählt werden. (Artenreiche Gruppen sind dabei artenarmen vorzuziehen!) Man bleibe sich aber immer der Willkürlichkeit eines solchen Vor-

gehens bewußt. Etwas weniger willkürlich wäre die Beschränkung auf ökologische Gruppen (Lebensformen), ein Weg, der nur verhältnismäßig selten gewählt wird. Über den Begriff Lebensform sei hier nur gesagt, daß er in dem Sinn angewendet wird, wie er beinahe gleichzeitig und unabhängig voneinander von A. Remane und vom Autor formuliert wurde. Nach dieser Auffassung repräsentiert ein bestimmter Organismus nicht eine einzige Lebensform, sondern kann hinsichtlich der Beziehung zu verschiedenen Faktoren sehr verschiedenen Lebensformen angehören. Es müßten also für den oben ange-deuteten Zweck Lebensformen hinsichtlich des Aufenthaltsortes oder der Nahrungsabhängigkeit ausgewählt werden (z. B. Bewohner der Laubstreu oder Aasfresser).

Eine solche unter Weglassung wichtiger Organismengruppen aufgestellte, also notgedrungen unvollständige Liste, wird in der Regel für weitere Vergleiche verwendet. Man stellt sie den nach gleichen Gesichtspunkten aufgestellten Listen von anderen Lokalitäten gegenüber um Unterschiede oder Übereinstimmungen zu beurteilen. Diesem Verfahren liegt die a priori nicht zu postulierende Annahme zugrunde, daß es durch weitgehende Ähnlichkeit ausgezeichnete „Gemeinschaftstypen“ gäbe, die in zahlreichen „Gemeinschaftsindividuen“ realisiert sind.

Die Art eines solchen Vergleiches führt aber notgedrungen weitere subjektive Elemente ein. Es werden hauptsächlich zwei verschiedene Verfahren angewendet, die an demselben Material zu sehr verschiedenen Ergebnissen führen können, wobei immer stillschweigend vorausgesetzt wird, daß die gewonnene Artenliste dem Anteil der gewählten Gruppe an einem Gemeinschaftsindividuum entspricht.

Die erste Art des Vergleiches besteht in der Heraushebung solcher Arten, die einer Liste fehlen, in einer anderen aber vorhanden sind. Bei entsprechend großem Material wird man in der Regel Listen finden, die mehrere solche Arten gemeinsam haben, die anderen Listen fehlen. Es sind hier wieder zwei Fälle möglich, daß nämlich eine Liste eine größere Artenzahl aufweist, eine andere also ihr gegenüber verarmt ist, oder daß in der einen Liste Arten enthalten sind, die der anderen fehlen. Insbesondere von den letztgenannten „Differentialarten“ wird vielfach bei weiteren Vergleichen ausgegangen. Bei rein statistischer Beurteilung der Listen können sich hier Unsicherheiten ergeben. Einmal können für eine Liste kennzeichnende Arten zufällig in die betreffende Probe gelangt sein, sei es, daß sie gewöhnlich in einer benachbarten Gemeinschaft leben, sei es, daß sie Vorläufer oder Nachzügler der jahreszeitlich aufeinanderfolgenden Stadien einer Gemeinschaft sind. Andererseits sind Differentialarten oft in so wenigen Individuen in einer Probe vertreten, daß sich nicht ausschließen läßt, ob sie nicht in anderen Proben gefunden werden könnten. Das beste, was sich auf diesem Weg erreichen läßt, ist die Aufstellung von „Gemeinschaftstypen“, die meist viele Arten gemeinsam haben, sich aber durch eine Anzahl „vikariierender“ oder Differentialarten voneinander unterscheiden. Es ist selbstverständlich, daß die Ergebnisse mit zunehmender Anzahl der untersuchten Proben und mit zunehmender Artenzahl an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Da nun die oben geschilderte Art des Vergleiches insbesondere in arten-

armen Gemeinschaften gelegentlich wenig befriedigende Ergebnisse liefert, ist man mehrfach dazu übergegangen, von den häufigsten Arten (Dominanten) auszugehen. Zur Durchführung eines solchen Vergleiches ist also eine Zählung oder mindestens mengenmäßige Schätzung der in den betreffenden Proben enthaltenen Individuen nötig¹). Wenn diese Mengenbestimmung auch oft nur unvollständig durchgeführt werden kann, so wird man auf alle Fälle Häufigkeits- (Abundanz-) Klassen feststellen können. Vergleicht man also die vorhandenen Listen, wobei rein statistische Methoden zur Anwendung gelangen, so ordnen sich die untersuchten Gemeinschaftsindividuen wiederum zu Gemeinschaftstypen, die aber vielfach nicht mit den nach der Methode der Differentialarten gewonnenen Typen übereinstimmen. Auch hier führt die rein statistische Auswertung zu Unsicherheiten, da beispielsweise eine Art, die in sehr großer Individuenzahl in einer Probe enthalten ist, nur „zufällig“ die betreffende Stelle, z. B. als Ruheplatz, aufgesucht haben kann.

Aus dem Gesagten geht eindeutig hervor, daß die rein statistische Auswertung von willkürlich genommenen Proben („Faunen- und Florenstatistik“) insbesondere bei Beschränkung auf einzelne Organismengruppen nur Ergebnisse mit geringem Wahrscheinlichkeitsgrad liefert. Eine Verbesserung der Ergebnisse ist, meiner Ansicht nach, auf folgende Weise möglich: Beim Aufsuchen von Differentialarten ist eine individuelle Beurteilung notwendig, die auf die Lebensweise der betreffenden Arten Rücksicht nimmt, also eine scharfe Trennung von Differentialarten und akzessorischen Arten ermöglicht. Bei der Beurteilung der Gemeinschaften nach Dominanten ist ebenfalls darauf Rücksicht zu nehmen, welche Lebensweise die betreffende Art führt, weil die Dominanz, auch dann, wenn es sich nicht nur um eine zufällige Ansammlung handelt, durch die Tendenz der betreffenden Art dicht beisammen zu leben (Soziabilität) wesentlich höher erscheinen kann, als sie bei Beurteilung größerer Flächen tatsächlich ist. Überhaupt wird es notwendig sein, sich nicht auf beliebige systematische Organismengruppen zu beschränken, sondern eine Auswahl mit Rücksicht auf deren Rolle in der Gemeinschaft zu treffen. Günstig ist z. B. die Auswahl von korrelativ miteinander verbundenen Formen, wie Gliedern von Nahrungsketten, während Organismen mit ausgeprägter gegenseitiger „sozialer“ Bindung, wie Familien, Herden, Staaten, dazu weniger geeignet sind. Es werden also auf alle Fälle diejenigen Organismen (und zwar nicht nach systematischen Gruppen, sondern nach Lebensformen zusammengefaßt) berücksichtigt werden müssen, die durch ihre Massen- (Volumen-) Entwicklung eine beherrschende Stelle innerhalb der betreffenden Gemeinschaft einnehmen. Gegen diesen Vorschlag kann eingewendet werden, daß die Beschränkung auf die „häufigsten“ Vertreter ebenfalls willkürlich ist und daß die häufigsten Arten meist eurytop und daher weniger charakteristisch sind. Demgegenüber muß gesagt werden, daß auf

¹) Einzelne Autoren (z. B. Forsslund) verwenden an Stelle der absoluten Individuenzahlen, die Volumina, durch die die betreffenden Arten in der Probe vertreten sind, was meist die Herstellung vergrößerter Modelle und Volumbestimmungen an diesen voraussetzt. In einzelnen Fällen wurde der Sauerstoffverbrauch pro Zeiteinheit als Maß der Dominanz verwendet (Overgaard).

die Berücksichtigung der Dominanten nicht verzichtet werden kann, da sie vielfach die Gesamtsituation innerhalb der Gemeinschaft erst erkennen lassen. Das gilt auch dann, wenn man nur das Studium einer kleinen Gruppe beabsichtigt, etwa der Oribatiden, denn die Dominanten, z. B. die Moosschicht eines Waldes, bestimmen weitgehend die Verhältnisse unter denen die Oribatiden in ihr leben. Es wird also die Unmöglichkeit einer „vollständigen“ Erfassung aller Mitglieder der Gemeinschaft anerkannt, aber die Berücksichtigung der Dominanten auf alle Fälle gefordert.

Weiterhin wurde bisher häufig außer acht gelassen, daß eine Gemeinschaft durch eine einzige Aufnahme oft auch nicht annähernd erfaßt werden kann. Es ist ja allgemein bekannt, daß eine Organismengemeinschaft starken, zeitlichen Veränderungen unterworfen sein kann, wobei kurzfristige periodische (Tag-Nacht), aperiodische (Witterung) und langfristige (jahreszeitliche und darüber hinaus mehrjährige) Schwankungen auftreten können. Damit soll nicht gesagt sein, daß grundsätzlich von jeder Gemeinschaft Beobachtungen über einen Jahreslauf vorliegen müssen, doch sei davor gewarnt, den Wert einmaliger Aufnahmen zu überschätzen. Man hat gelegentlich versucht, Gemeinschaften mit saisonmäßig beschränktem Auftreten zu unterscheiden (Renkonen). Es ist dabei nur zu berücksichtigen, ob die saisonmäßigen Unterschiede sich auf die Hauptmasse der Arten erstrecken oder ob solche durch Beschränkung auf eine Tiergruppe mit stark saisonbedingtem Auftreten vorgetäuscht, beziehungsweise übertrieben werden. Solche Befunde können damit zusammenhängen, daß beispielsweise viele Insektenlarven, die auch zu anderen Jahreszeiten vorhanden sind, nicht richtig erkannt werden konnten, während die Imago, die vielleicht nur eine kurze Erscheinungszeit hat, auffällig in Erscheinung tritt und dann sogar als Dominante gewertet werden muß.

An dieser Stelle sei daran erinnert, daß nicht selten innerhalb einer anscheinend durchaus homogenen Gemeinschaft an engumschriebenen Stellen bestimmte, oft sehr auffällige Arten vorkommen, die dem ganzen übrigen Bereich fehlen (z. B. die Noctuide *Mesotrosta signalis* auf einer wenige Quadratmeter großen Stelle der Münchendorfer Heide im Wiener Becken). Dabei brauchen solche Stellen sonst in keiner Weise von der Umgebung merkbar abzuweichen. (Ähnlich „launenhaft“ ist auch die Verteilung von Geophyten im Unterwuchs von Wäldern.)

Die bisherige Darstellung ist von der Annahme ausgegangen, daß eine untersuchte Probe nur eine Organismengemeinschaft enthält und diese mit hinreichender Vollständigkeit erfaßt. Da dieses Verhalten aber nicht von vornherein vorausgesetzt werden kann, muß durch Untersuchung verschieden großer Proben versucht werden, diese Annahme auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Ein schematisches Vorgehen ist hier deshalb nicht möglich, da die Größe des „Minimiareales“, also jenes Areales, in dem die betreffende Gemeinschaft noch hinreichend repräsentiert ist, von der Größe und dem Aktionsbereich der Dominanten weitgehend beeinflusst wird. Hier ergibt sich eine beträchtliche Schwierigkeit insofern, als bestimmte Komponenten der Gemeinschaft ausgesprochen kleinräumig verbreitet und standortstet sind, während andere zur Abwicklung ihres normalen Lebens große Räume

brauchen oder durch ihre absolute Größe, auch wenn sie absolut ortsgebunden sind, einen entsprechenden Raum beanspruchen. Es ist also das Minimiareal einer Gemeinschaftskomponente um ein Vielfaches überschritten, wenn das anderer Komponenten noch nicht erreicht ist. Diese Schwierigkeit ist allerdings einigermaßen dadurch auszuschalten, daß man die einzelnen Komponenten gesondert untersucht, ihre vielfache Wiederholung im Bereich der Gesamtgemeinschaft verfolgt und schließlich entsprechend bewertet. Falls sich die Untersuchung auf eine bestimmte Gruppe von Lebensformen, etwa das Edaphon oder die Bewohnerschaft von Flechten- und Moospolstern beschränkt, kann man die Dominanten der gesamten Gemeinschaft, die ihren Dimensionen nach weit über den Bereich der untersuchten Kleingemeinschaft hinausreichen, als „Bedingungen“ für die betreffende Kleingemeinschaft (Synusie) werten, also beispielsweise die Baumschicht eines Buchenwaldes als „Bedingung“ für die Bewohnerschaft der an Stamm und Ästen sitzenden Moospolster.

Eine besondere Behandlung verlangen zwei Gruppen von Arten, die auf die Gemeinschaft einen deutlichen Einfluß ausüben können. Die einen weisen sehr hohe Soziabilität auf, leben also an einer Stelle gehäuft, wobei diese Stelle nicht innerhalb der betrachteten Gemeinschaft zu liegen braucht (Nester sozialer Insekten). Die anderen leben einzeln oder familienweise weit verstreut über ein großes Gebiet, auf dem viele verschiedene Organismengemeinschaften vorhanden sind und das sie als Nahrungs- und Wohnraum benützen (territoriale Großtiere). Sie gehören unbedingt zur gesamten Gemeinschaft dazu, sind aber mit ihr nur locker verbunden, so daß man sie am besten unter den „Bedingungen“ erwähnt.

Die bisherige Darstellung hat sich mit Absicht hauptsächlich mit der statistischen Erfassung der Organismengemeinschaften beschäftigt und es soll anschließend versucht werden, Ausblicke auf die ursächlichen Beziehungen zu gewinnen. Geht man von der eingangs gemachten Voraussetzung aus, Organismengemeinschaften nach ihrer faunistischen und floristischen Zusammensetzung zu beurteilen, so ist es naheliegend, auch innerhalb von ihrem Charakter nach großräumigen Gemeinschaften (Biozönosen) solche Komponenten (Synusien) näher zu vergleichen, die in ihrem Artenbestand einander ähnlich sind. Man wird solche größere Übereinstimmungen beispielsweise bei den Bewohnern von Moospolstern finden, die in verschiedener Höhe und Exposition an den Stämmen und Ästen der Bäume leben, ferner zwischen diesen und den Moospolstern auf einem Stein am Waldboden oder auf einer kleinen Lichtung. Beim Vergleich solcher gut abgegrenzter Gemeinschaftsindividuen ergibt sich, daß die größten Übereinstimmungen nicht etwa zwischen den am nächsten benachbarten (z. B. in verschiedener Exposition an einem Stamm lebenden) Gemeinschaften bestehen, sondern oft zwischen räumlich weit voneinander entfernten, aber nach ihrer Lage übereinstimmenden Gemeinschaften. Solche Korrelationen zwischen Zusammensetzung der Gemeinschaft und deren räumlicher Anordnung lassen sich häufig über größere geographische Gebiete verfolgen. Es lassen sich also aus der Lage der betreffenden Stelle wahrscheinliche Voraussagen über deren Bewohnerschaft machen.

Der Unterschied zwischen benachbarten Gemeinschaften, die unter graduell verschiedenen Bedingungen leben, besteht meist darin, daß einzelne Arten durch andere ähnliche abgelöst werden. Das gleiche Verhältnis besteht zwischen Gemeinschaften, die einander weitgehend entsprechen, aber in geographisch weit voneinander liegenden Gebieten leben. Diese Erscheinung wird ja allgemein zur Kennzeichnung von Gemeinschaften durch Differentialarten herangezogen. Untersucht man solche „Differentialarten“ auf ihr Verhalten zu verschiedenen Umwelteinwirkungen, wie Verdunstungskraft der Atmosphäre, Temperaturabhängigkeit usw., so ergibt sich vielfach auch ein abgestuftes Verhalten der betreffenden Arten. Die Arten ordnen sich also im Experiment so an, wie die betreffenden Faktoren im Freien verteilt sind, wobei allerdings auf die „Ersetzbarkeit der Faktoren“ Rücksicht genommen werden muß. Auf diese Weise gelingt es also die Aufstellung „ökologischer Reihen“ von Gemeinschaften und deren kausale Analyse und Erklärung durch die Ansprüche, beziehungsweise Toleranz der Differentialarten. Wie fruchtbar diese Methode sein kann, geht aus der großen Zahl von Arbeiten hervor, die sowohl auf botanischem als auch auf zoologischem Gebiet die Verwendbarkeit solcher ökologischer Reihen beweisen. Es braucht nicht betont zu werden, daß nicht nur die Differentialarten, sondern auch viele andere Arten, die in den betreffenden Gemeinschaften enthalten sind, auf bestimmte Faktoren reagieren, indem sich ihre Häufigkeit oder Entwicklungsdauer ändert. Betrachtet man das Ergebnis der oben geschilderten Analyse genauer, so zeigt sich, daß die ursprüngliche Absicht, eine biozönotische (synökologische) Erklärung zu finden, nicht verwirklicht wurde, sondern daß ein autökologisches Ergebnis erhalten wurde. Diese Art von Biozönotik führt also zu einer Physiologie der Differentialarten (Leitformen).

Es gibt aber auch noch eine andere durchaus gleichberechtigte Betrachtungsweise von Organismengemeinschaften. Während oben von der Übereinstimmung des Artenbestandes ausgegangen wurde, stehen hier die physiologischen Beziehungen im Vordergrund des Interesses. Beispielsweise müssen viele Organismen verschiedene Abschnitte ihres Lebens unter sehr verschiedenen Bedingungen verbringen. Das Vorhandensein von Individuen solcher Arten an einer Stelle, setzt also das Vorhandensein von Stellen mit bestimmten anderen Bedingungen in für den betreffenden Organismus überbrückbaren Entfernungen voraus, wobei selbstverständlich jede der beiden Stellen eine charakteristische Organismengesellschaft beherbergen kann, als deren Mitglied die betreffende Art auftritt. (Beispielsweise muß, wenn Libellen zahlreich an einem Gebirgshang jagen, in erreichbarer Entfernung ein Gewässer liegen, in dem die Entwicklung erfolgte.) Wenn also die Lebensgeschichte der betreffenden Arten hinreichend bekannt ist und es sich um ein normales und regelmäßiges (nicht etwa ein vereinzelt und durch Verschleppung erklärliches) Vorkommen handelt, muß das Vorhandensein der für die Entwicklung der Art nötigen Bedingungen in erreichbarer Entfernung als sicher angenommen werden. Die hier immer angeführte „für den Organismus überbrückbare Entfernung“ kann natürlich im Einzelfall sehr verschieden sein. Es kann sich um Verhältnisse handeln,

wie sie bei der Besprechung der wanderfähigen Großtiere erwähnt wurden, es kann aber die Anordnung der betreffenden Stellen durchaus kleinräumig sein. (Beispielsweise entwickeln sich die Jungraupen von *Taeniocampa*-arten in Weidenkätzchen, während sie später an Pflanzen der Krautschicht fressen.) In diesem Zusammenhang können auch alle Fälle von Wirtswechsel von Parasiten angeführt werden.

Durch solche absolute Abhängigkeiten werden die einzelnen Stellen, die charakteristische Organismengemeinschaften enthalten, und einander benachbart, meist sogar mosaikartig miteinander verflochten sind, auch in physiologische Abhängigkeit voneinander gebracht. Ferner gibt es dabei noch zahlreiche, weniger feste, also nur mit verschiedenen Graden von Wahrscheinlichkeit anzunehmende Beziehungen, wie sie sich aus der Regelmäßigkeit des gemeinsamen Vorkommens in großer Zahl ergeben. Es erscheint somit ebenso berechtigt, die einzelnen Kleingemeinschaften (Synusien) eines Gebietes zu größeren Gemeinschaften (Biozönosen), beispielsweise Buchenwald, Felsheide und Komplexen, z. B. einem Moor, zusammenzufassen, wie die Zusammenfassung der Gemeinschaftsindividuen, z. B. von Moospolstern auf Felsen zu einem Gemeinschaftstypus. Daß die Behandlung solcher ganzer Biozönosen, sofern es sich nicht nur um statistische Aufnahmen, sondern um die Aufdeckung, der physiologischen Beziehungen (Nahrungsketten usw.) handelt, außerordentlich schwierig und zeitraubend ist, darf vom Versuch sie durchzuführen, nicht abschrecken. Den Ausgangspunkt bildet die Aufnahme der einzelnen Kleingemeinschaften und der in ihnen ablaufenden Teilprozesse (z. B. Verarbeitung des Fallaubes), ferner die Feststellung der Existenzbedingungen solcher Synusien, der Regelmäßigkeit und Dauer ihres Vorhandenseins. Beispielsweise ist die sehr charakteristische Organismengemeinschaft an Aas jeweils nur kurze Zeit voll entwickelt, zerstreut sich dann und überdauert die Zeit, während der ein geeignetes Substrat fehlt, im „latenten Zustand“. Die Mitglieder solcher Gemeinschaften erscheinen dann als „Zufällige“ bei der Aufnahme des Artenbestandes ihres Aufenthaltsortes. Hieran schließt sich die Feststellung der gegenseitigen Beziehungen der unterschiedenen Synusien, sowie die Schätzung ihres Anteiles an der gesamten Biozönose. Dazu kommen noch Einzelarten, die keiner Synusie oder Schicht zuzuweisen sind, sondern der ganzen Biozönose angehören (z. B. die territorialen Großtiere).

Außerordentlich wichtig ist die Feststellung der Spezialisierung der einzelnen Mitglieder der Biozönose. Es handelt sich hier nicht schlechthin um Produzenten und Konsumenten verschiedener Ordnung um Detritusfresser, Pflanzenfresser und Tierfresser, sondern vielfach um ausgesprochene Spezialisten, die hohe Ansprüche an die Bedingungen des Aufenthaltsortes und die Art der Nahrung stellen. Dabei hat sich im allgemeinen ergeben, daß solche Spezialisierungen um so deutlicher in Erscheinung treten, je vielfältiger die Bedingungen für die Entwicklung von Organismen sind. So sind beispielsweise die Gemeinschaften der polaren und alpinen „Tundra“ auffällig arm an oligophagen, spezialisierten Pflanzenfressern. Die vergleichende Untersuchung von Biozönosen zeigt ferner, daß die „gleiche“ Tätigkeit von Angehörigen sehr verschiedener Organismengruppen durchgeführt

werden kann, daß also Vertreter verschiedener Gruppen dieselbe Lebensform haben und so einander ersetzen können. Ebenso sind innerhalb einer Biozönose verschiedene Lebensmöglichkeiten vorhanden, die jeweils von verschiedenen Organismen ausgenützt werden können. Es ist daher eine sehr reizvolle Aufgabe, solche „Stellenpläne“ von Biozönosen zu ermitteln und deren „Besetzung“ durch verschiedene Organismen nachzuweisen. Beispielsweise werden die Wasserwanzen der Gattung *Gerris* auf der Oberfläche mancher alpiner Kleingewässer vollständig durch Fliegen: Empiden (Gattung *Hilara*) und Dolichopodiden (Gattung *Hydrophorus*) ersetzt, die in Bewegungsweise und Ernährung weitgehend mit *Gerris* übereinstimmen. Dabei braucht selbstverständlich eine Stelle nicht immer nur von einer Art besetzt zu sein, es können sich vielmehr mehrere Arten in die Durchführung eines bestimmten Prozesses teilen, unterscheiden sich dann aber meist durch unterschiedliche Abhängigkeit von den klimatischen Bedingungen.

Vertretungen einer Art durch eine andere mit entsprechender Lebensform sind sowohl im gleichen Gebiet in verschiedenen Biozönosen, als auch in einander weitgehend ähnlichen Biozönosen an weit voneinander entfernten Stellen der Erdoberfläche feststellbar. Unter solchen Gesichtspunkten ist eine viel weitergehende Vergleichung von Lebensgemeinschaften möglich, als mit der statistischen Methode, denn die Artenliste physiognomisch und in ihrer Struktur weitgehend übereinstimmender Biozönosen kann außerordentlich stark verschieden sein. Die Arten lösen also einander ab, während die Lebensformen dieselben oder mindestens sehr ähnlich bleiben, z. B. beim Vergleich der Tierwelt europäischer und nordamerikanischer Laubwälder. Hieraus ergibt sich weiter, daß dort, wo es auf Abgrenzung und Unterscheidung ankommt, die Artenliste heranzuziehen ist und dort, wo die Gemeinsamkeit und Übereinstimmung im Vordergrund des Interesses steht, die Lebensformen entscheidend sind.

In der gesamten bisherigen Darstellung wurde versucht, die Organismengemeinschaften lediglich auf Grund der sie zusammensetzenden Organismen selbst, sei es nach Arten, sei es nach Lebensformen geordnet, zu betrachten. Es hat sich dabei ergeben, daß Kombinationen vorliegen, die sich mit statistischer Wahrscheinlichkeit wiederholen. Sie sind mehr oder minder scharf voneinander abgegrenzt. Eine solche Auffassung steht selbstverständlich in Widerspruch zu der gelegentlich geäußerten Meinung, Biozönosen seien organische Wesen höherer Ordnung, die den Arten der Organismen zu vergleichen wären.

Bisher wurden also die Lebensbedingungen, unter denen sich die Organismengemeinschaften befinden, nur gelegentlich erwähnt. Es darf aber nicht vergessen werden, daß ihnen ein entscheidender Einfluß auf Entwicklung und Zusammensetzung der Organismengemeinschaften zukommt. Es ist somit zu erwarten, daß ebenso wie eine bestimmte Wahrscheinlichkeit besteht, daß sich Organismen zu einer Gemeinschaft mit einigermaßen konstanter Zusammensetzung zusammenfinden, auch eine gewisse Wahrscheinlichkeit besteht, daß an Stellen mit bestimmter Bedingungskombination auch eine bestimmte Gemeinschaft auftreten wird. Beispielsweise ist die Bindung zwischen dem Auftreten von Differentialarten und klimatischen Verhältnissen vielfach fester als die zwischen den betreffenden Arten und den Dominanten

derselben Gemeinschaft. So können Reihen von Arten als Anzeiger für die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens dienen, auch dort noch, wo die lokal nachweisbare Bindung an eine bestimmte Makrophytengemeinschaft nicht mehr besteht. Bei weiterer Verfolgung der Bindung zwischen Arten und bestimmten Bedingungen ergibt sich, daß praktisch alle diese Korrelationen nur innerhalb gewisser Gebiete gelten, daß die Arten also nur „regionale Stenözöe“ aufweisen. Diese Erscheinung wurde von mir seinerzeit ausführlich behandelt und in der Weise erklärt, daß die Ansprüche der Art innerhalb ihres ganzen Verbreitungsgebietes in der Regel konstant sind (Konstanz der ökologischen Valenz), daß also in Gebieten mit sehr verschiedenen Bedingungen diese Ansprüche an sehr verschiedenen Stellen befriedigt werden können, also z. B. im Norden an den wärmsten, trockensten Stellen, im Süden an den kühlfsten, feuchtesten.

Als Voraussetzung für ein Zusammentreffen zwischen Organismengemeinschaften und Umweltfaktoren gilt einerseits, daß die Bedingungen an der betreffenden Stelle eine gewisse Zeit lang nur innerhalb der von der Gemeinschaft ertragenen Grenzen schwanken, andererseits, daß die Organismen in der Lage sind, die betreffende Stelle zu erreichen. Der letztgenannte Umstand ist für die sehr schwankende Zusammensetzung von „Pioniargemeinschaften“ (außer unter extremen Außenbedingungen) verantwortlich zu machen, da jede Art, die die betreffende Stelle erreicht, sie soweit als möglich in Besitz nimmt und eine verhältnismäßig lange Zeit zur Stabilisierung der Gemeinschaft notwendig ist.

Weiterhin sei daran erinnert, daß die Gemeinschaften die Lebensbedingungen an den von ihnen bewohnten Stellen selbst beeinflussen und verändern, daß also eine gewisse Zeit notwendig ist, bis das Endstadium der Gemeinschaftsbildung erreicht ist. Trotz diesen Schwierigkeiten ist aber die Wahrscheinlichkeit an Stellen mit ähnlichen Bedingungen ähnliche Organismengemeinschaften anzutreffen hoch. Selbstverständlich ist es unzulässig an solchen Stellen, die bei oberflächlicher Betrachtung übereinzustimmen scheinen, von vornherein übereinstimmende Organismengemeinschaften anzunehmen. Auf diesen Umstand ist vor allem dort Rücksicht zu nehmen, wo es sich um die Beurteilung und Darstellung eines größeren Gebietes handelt.

Am deutlichsten wird die Beziehung zwischen der Zusammensetzung der Organismengemeinschaft und der Umweltbedingungen dort, wo ein starkes Faktorengefälle vorhanden ist. Hier summieren sich alle Faktoren zu Gunsten einer mit den physikalischen Bedingungen parallelen Anordnung der Organismengemeinschaften. Deshalb sind ja Profile, die in einem solchen Faktorengefälle angeordnet sind, so günstige Stellen für die genannten Untersuchungen. Es sei hier nur davor gewarnt, solche gürtelförmige Anordnungen von Gemeinschaften (Zonationen) ohne weitere Untersuchungen als Sukzessionen zu deuten. Selbstverständlich lassen sich solche Profile in den verschiedensten Dimensionen untersuchen. So kann beispielsweise eine deutliche Zonation um einen Waldtümpel bestehen, deren der ganze Wald eine große Zahl enthält. Somit besteht eigentlich eine mosaikartige Anordnung der Biotope, die zur leichteren Behandlung in ein Profil aufgelöst wird, das

sich also viele Male in ähnlicher Weise wiederholt. Andererseits kann am Ufer eines Sees ein ähnliches Profil in viel größeren Dimensionen beobachtet werden. Ebenso kann die Anordnung von Organismengemeinschaften entlang eines Gebirgshanges (Höhenstufen) und schließlich die Anordnung vom Pol zum Äquator als Profil gesehen und behandelt werden. Als gemeinsames Ergebnis aller derartigen Untersuchungen ist festzustellen, daß überall dort, wo starke Faktorengefälle auftreten, die Übereinstimmung der Grenzen der Verbreitung von Arten und in weiterer Folge auch von Gemeinschaften auffällt, dort aber, wo die Faktoren sich nur wenig ändern, wird die Bindung zwischen ihnen und der Organismenverteilung weniger deutlich und „individuelle“ Art- und Gemeinschaftsgrenzen sind festzustellen. Damit soll nicht gesagt sein, daß in solchen Gebieten die Verteilung der Gemeinschaften rein zufällig sei; es ist nur keine deutliche Beziehung zu den am meisten auffälligen Faktoren gegeben.

Aus den vorstehenden Ausführungen lassen sich gewisse praktische Richtlinien für die Erfassung der in einem bestimmten Gebiet vorhandenen Organismengemeinschaften ableiten. Zuerst suche man Stellen mit auffälligen Faktorengefällen auf. Hiebei ist eine weitere Beziehung von Bedeutung, daß sich nämlich solche Stellen schon topographisch erkennen lassen, daß also die jedesmalige Messung der betreffenden klimatischen Bedingungen umgangen werden kann. Durch ein nach solchen Gesichtspunkten ausgewähltes Gebiet wird nun ein Profil gelegt, das selbstverständlich nicht gerade verlaufen muß, sondern sich den natürlichen Gegebenheiten anpassen muß. Hiebei Sorge man dafür, daß mehrere topographisch übereinstimmende Stellen zur Verfügung stehen, um nachzuprüfen, wie weit die dort angetroffenen Organismenkombinationen übereinstimmen. Hierauf erfolgt eine Aufnahme des Organismenbestandes, die womöglich zu einer anderen Jahreszeit wiederholt werden sollte, um die saisonmäßigen Unterschiede zu erfassen. Auf Grund der so erhaltenen Listen kann nun entschieden werden, welche Gemeinschaften in dem betreffenden Gebiet unterschieden werden können und wieweit sie mit topographischen Gegebenheiten übereinstimmen. Eine solche Übersichtsaufnahme bildet die notwendige Voraussetzung für die Strukturanalyse der unterschiedenen Gemeinschaften, die ja das eigentliche Ziel der Biozönotik darstellt.

Literatur.

(Aus Raumangel können hier nur einige Werke genannt werden, die eine erste Orientierung ermöglichen.)

- W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park, T. Park, K. P. Schmidt, 1949: Principles of animal ecology. W. B. Saunders Co., Philadelphia.
F. E. Clements, V. E. Shelford, 1939: Bio-Ecology. John Wiley & Sons, New York.
K. Friederichs, 1930: Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, Bd. I. P. Parey, Berlin.
R. Hesse, F. Doflein, 1943: Tierbau und Tierleben, Bd. II. G. Fischer, Jena.
W. Kühnelt, 1943: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere, Biologia generalis 17, 101—146. Springer, Wien.
— 1950: Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. Herold, Wien.
A. Thienemann, 1950: Verbreitungsgeschichte der Tierwelt Europas, Die Binnen-gewässer, Bd. XVIII. Schweizerbart, Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [92](#)

Autor(en)/Author(s): Kühnelt Wilhelm

Artikel/Article: [Über die Struktur der Lebensgemeinschaften des Festlandes 56-66](#)