

Betrachtungen zum gegenwärtigen Stand in der Biozönotik.

Von Wilhelm Kühnelt, Wien.

Die Biozönotik als Lehre von den Beziehungen der Organismen zueinander und von der Abhängigkeit der Organismengemeinschaften von der unbelebten Umwelt gehört zu den kompliziertesten Teilgebieten der allgemeinen Biologie. Ihr Ziel, Aufbau und Stoffumsatz der Organismengemeinschaften zu erfassen und die hauptsächlich dynamischen Beziehungen zwischen den einzelnen Populationen darzustellen, läßt sich nur durch sehr zahlreiche und sorgfältige Beobachtungen und Versuche erreichen. Nichtsdestoweniger ist das Interesse, das diesen Fragen von verschiedenen Seiten entgegengebracht wird, beträchtlich und allenthalben ist das Bestreben zu bemerken, die Ergebnisse der einzelnen Teilgebiete, über die eine ständig anwachsende Zahl von Veröffentlichungen vorliegt, zusammenzufassen und Regeln von allgemeiner Gültigkeit aufzufinden. Von diesem Bestreben legen zahlreiche in letzter Zeit erschienene Aufsätze Zeugnis ab, von denen nur einzelne hier erwähnt seien: Balogh (1953), Caspers (1950), Dice (1952), Elton (1949), Friederichs (1953), Gisin (1947), Strenzke (1949), Thienemann (1950), Tischler (1950), Wauthier (1949). Ebenso fanden in den letzten Jahren nationale und internationale Besprechungen statt, auf denen eine Einigung über die Grundfragen angestrebt wurde (Mainz 1949, Paris 1950, Kopenhagen 1953). Die erwähnten Teilgebiete, die sich mehr oder weniger unabhängig voneinander entwickelt haben, sind, um nur die wichtigsten zu nennen: die marine Biozönotik, die Limnologie, die Bodenbiologie, die Festlandsbiozönotik mit Ausnahme der Bodenbiologie, die Vegetationskunde (Pflanzensoziologie), die Tiersoziologie¹⁾ und die mathematisch orientierte theoretische Biozönotik. In allen diesen Arbeitsrichtungen ergeben sich in letzter Linie dieselben Probleme, nur mit dem Unterschied, daß eine Frage, die sich in einem Gebiet geradezu aufdrängt,

¹⁾ Der Ausdruck „Soziologie“ bedeutet Gesellschaftslehre, was eine auf gegenseitiger Bezugnahme der Komponenten beruhende „Gesellschaft“ zur Voraussetzung hat und nicht ein bloßes „Zusammensein“ an einer Stelle. Manche Zoologen haben das Wort „Tiersoziologie“ im Sinne von Faunenstatistik verwendet, was aber in Hinblick auf die viel ältere und sprachlich richtige Verwendung im Sinne einer eigentlichen „Gesellschaftslehre“ abzulehnen ist. Die so gekennzeichnete Soziologie beschäftigt sich also mit Familien-, Herden- und Staatenbildung bei Tieren analog der menschlichen Soziologie.

in einem anderen weniger hervortritt. Bei den Versuchen einer Synthese zeigt sich deutlich, daß die einzelnen Autoren trotz oft weitgehend verschiedener Ausdrucksweise in der Regel das gleiche meinen und daß sich hieraus eine Bestätigung allgemein anerkannter Sätze ergibt.

Die Individuen einer Organismenart sind in der Regel nicht ganz gleichmäßig über ein bestimmtes Gebiet verteilt, sondern es liegen in der Regel voneinander mehr oder weniger stark isolierte Bevölkerungen (Populationen) vor. Wenn die Isolierung nicht durch scharfe Gefälle der Umweltbedingungen (Verbreitungshindernisse) hervorgerufen wird, ist der mittlere Abstand der einzelnen Populationen (Kolonien) ein entscheidender Faktor. In diesem Fall hängt der Grad der Isolierung von der Vagilität der betreffenden Organismen ab (Kühnelt, 1939). Es ist hier allerdings nicht die maximale Strecke wichtig, die von dem Organismus zurückgelegt werden kann, sondern der freiwillig von ihm zurückgelegte durchschnittliche Weg. (Hierauf wurde bei Versuchen vielfach nicht Rücksicht genommen!) Was die feinere Verteilung der betreffenden Art innerhalb des Wohngebietes der Population anbelangt, so sind folgende Extreme möglich. Die Individuen können entweder eng zusammengedrängt siedeln oder sich gleichmäßig über das ganze Gebiet verteilen. Diese in der Vegetationskunde als Soziabilität bekannte Erscheinung geht auf verschiedene Ursachen zurück. Eine der wichtigsten ist die gemeinsame Abstammung. Diese wird besonders deutlich bei festsitzenden Organismen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Hier bilden die von einem Organismus abstammenden Tochterindividuen oft eine Einheit höherer Ordnung (Stock). Ebenso findet sich auch bei frei beweglichen Organismen die Tendenz, daß Junge eines Elternpaares (Nestgemeinschaften) längere Zeit beisammenbleiben, wodurch Herden und Staaten (bei sozialen Insekten) entstehen. (Auf die Differenzierung und Arbeitsteilung der Individuen sei hier nicht weiter eingegangen.) Eine weitere Möglichkeit zu lokalem Zusammenhalten von Individuen liegt in gegenseitiger Anziehung teils auf sexueller Grundlage, teils ohne diese (Aggregation). Die letztgenannte Erscheinung findet sich sowohl bei Larven festsitzender Organismen (z. B. der Koralle *Siderastraea*) als auch bei dauernd frei beweglichen Formen (z. B. bildet *Blatta germanica* mit Vorliebe Gruppen von 4 Individuen unabhängig vom Geschlecht der Tiere). Besonders sei auf die zyklischen endogenen Veränderungen der Soziabilität hingewiesen, wie sie beispielsweise bei Lemmingsen und Wanderheuschrecken auftreten. Ein außerordentlich wichtiger Faktor für den Lebensablauf vieler Organismen ist die Individuendichte, die meistens ein deutliches Optimum erkennen läßt. Dabei ist oft ein Bereich deutlicher gegenseitiger Förderung zu erkennen (so wachsen Hefezellen und Pilzsporen in Einzelkulturen meist sehr schlecht, aber nach Zusatz der Stoffwechselprodukte von gleichartigen Individuen gut [Biotinwirkung]). Ebenso stellt sich in Kulturen vieler Insekten (*Drosophila*, *Tribolium*, *Stephanoderes*) eine optimale Individuendichte ein. Die Regulation erfolgt dadurch, daß einerseits eine gegenseitige Hemmung schon rein mechanisch durch häufige Störung auftritt, andererseits Stoffwechselprodukte (bei *Tribolium* ein Chinon) hemmend wirken oder die

sonst phytophagen Tiere die eigene Brut aufzehren (*Calandra*, *Tribolium*). Ein besonderer Effekt kann bei *Calandra* auftreten, wo bei zu großer Dichte so viel Wärme gebildet wird, daß dadurch gelegentlich die ganze Kolonie absterben kann (Park 1948). Der mittlere Abstand der Individuen einer Art kann aber auch durch bestimmte Verhaltensweisen aufrecht-erhalten werden. Diese werden unter der Bezeichnung „Territoriales Verhalten“ zusammengefaßt und wurden innerhalb verschiedener Tiergruppen (Krebse, Insekten, Wirbeltiere) nachgewiesen. Dabei stellt sich heraus, daß die Größe des von einem Individuum oder einem Paar bewohnten Territoriums bei starker Beengung des Wohnraumes sehr stark verkleinert werden kann, daß aber auf alle Fälle Territorien abgegrenzt und verteidigt werden.

Als engste zwischen Organismen verschiedener Art vorkommende Vergesellschaftung kommen Symbiose und Parasitismus in Betracht. Hinsichtlich der Festigkeit der gegenseitigen Abhängigkeit finden sich Reihen mit gleitenden Übergängen von intrazellulärer Symbiose zu extracellulärer und ferner zur Synökie, sowie vom Endoparasitismus zum Ektoparasitismus und Episitismus (räuberische Ernährung). Die Spezifität des Wirtes oder der Nährpflanze ist im Einzelfall sehr verschieden festgelegt. Oft ist die betreffende Bindung so fest, daß nur unter extrem abweichenden Bedingungen, denen der Partner nicht zu folgen vermag, ein Ersatz durch einen anderen eintritt. Diese Verhältnisse waren schon B. Valsh (1864) bekannt und E. C. Hopkins stellte auf Grund dieser Tatsachen 1921 seine Wirtswahlregel auf. Umso erstaunlicher ist es daher, daß diese Arbeiten in der neuesten Zeit nicht mehr erwähnt werden, obwohl die Autoren zu den gleichen Ergebnissen gekommen sind (S. Fraenkel 1953).

Liegen keine derartig engen Bindungen zwischen den verschiedenen Arten vor, so bilden sich Gemeinschaften auf Grund übereinstimmender oder komplementärer Ansprüche. Da die allgemeinen Umweltsprüche der beteiligten Arten in der Regel nicht absolut gleich sind, wird es im Falle von Konkurrenz zum Vorherrschen einer Art kommen. Beispielsweise finden sich bei gemeinsamem Vorkommen zweier sehr ähnlicher räuberischer Käfer (*Philonthus micans* und *Ph. quisquilius*) keine mittleren Häufigkeiten, sondern immer ein Vorherrschen einer Art (Renkonen 1944). Bei gemeinsamer Haltung verdrängt *Tribolium confusum* in der Regel *T. castaneum*. Werden aber beide Arten von ihren ständigen Parasiten (Gregarinen) befreit, so kann sich das Verhältnis umkehren (Park, 1948). Parallelerscheinungen finden sich allerdings auch zwischen Biotypen innerhalb einer Art, wie bei *Drosophila* und *Ephestia* bekannt ist, wo die Temperatur über das Vorherrschen einer Form entscheidet. In diesem Zusammenhang seien diejenigen Fälle erwähnt, wo Stoffwechselprodukte das Substrat so beeinflussen, daß bestimmte Arten ausgeschaltet werden. Hier sei an die baktericide Wirkung des Sekretes von Fliegenlarven (*Allantoin*) erinnert. Wasserschnecken (*Planorbis corneus*, *Paludina vivipara* und *Limnae*arten) schädigen durch ein Hautsekret Kleinkrebse (*Chydorus spaericus* und *Cypria ophtalmica*) (Kühnelt und Dölling

1952). Ähnliche Fälle sind aus dem Meer bekannt, wo reichliche Entwicklung von Dinoflagellaten Planktoncrustaceen (*Calanus*) ausschließen und dichte Phytoplanktonansammlungen von Fischen (Hering) gemieden werden (Lucas 1947). So werden sogar Fälle auffälligen Fischsterbens in Brackwassergebieten auf Massenentwicklung des Flagellaten *Prymnesium parvum* zurückgeführt (Otterstrom und Nielsen). Zwischen Blütenpflanzen sind ähnliche Fälle bekannt, wobei Wurzelsekrete sowie abgestorbene Blätter als Quelle der wirksamen Stoffe erscheinen. (So hemmt die Walnuß das Wachstum des Apfelbaumes, *Artemisia* die Umbellifere *Anthriscus silvestris*, *Erigeron canadense* den Weizen, *Scabiosa* den Lein und *Serratula* den Hafer [siehe Boas 1937]). Andererseits fördert *Campanula latifolia* das Wachstum von *Prunella grandifolia* (Vareschi, 1943). Neben diesen Fällen stärkerer Beeinflussung finden sich solche gegenseitiger „Abneigung“ z. B. zwischen Maikäfern und *Cetonia aurata* (Kühnelt, 1940).

Die Verfolgung solcher Wechselbeziehungen innerhalb der in der freien Natur vorhandenen aus zahlreichen Arten aufgebauten Organismengemeinschaften stellt einen Weg dar, von deren rein statistischer Erfassung (Faunen- und Florenstatistik) loszukommen, die gegenwärtig fast ausschließlich geübt wird und auch zweifellos eine wichtige Grundlage für weitere Untersuchungen darstellt. Dabei brauchen nicht immer die in größter Anzahl vorhandenen Arten (Abundanzdominanten) diejenigen zu sein, denen die wichtigste Rolle innerhalb der Gemeinschaft zukommt, da neben der Individuenzahl, deren Körpergröße (besser noch Stoffwechselintensität) (Macfadyen, 1950) und Lebensform von Bedeutung ist. Es werden also die einzelnen Arten nach ihren Lebensformen angeordnet werden müssen, um so eine Beurteilung ihrer Rolle innerhalb der Gemeinschaft zu ermöglichen. Zuerst wird man ganz grob Produzenten, Konsumenten und Reduzenten unterscheiden, wobei nicht alle drei Gruppen innerhalb einer Gemeinschaft vorhanden sein müssen. Es gibt gut gekennzeichnete Gemeinschaften, denen die Produzenten vollständig fehlen, wo also organische Nahrung regelmäßig von außen zugeführt werden muß (Tiefsee, Höhlen). In anderen Gemeinschaften treten die Reduzenten so stark zurück, daß Anhäufung von organischem Material stattfindet, wie in Mooren.

Innerhalb der Konsumenten lassen sich in der Regel mehrere Gruppen unterscheiden, die in ihrer Ernährung aufeinander angewiesen sind. Die erste Schicht von Konsumenten lebt entweder von den Produzenten selbst oder von deren abgestorbenen Teilen und Ausscheidungsprodukten, wobei eine weitgehende Spezialisierung auf bestimmte Stoffe möglich ist. Diese Konsumenten erster Ordnung liefern selbst wieder Nahrung für Räuber und Parasiten, während ihre toten Körper Aasfressern, ihre Exkremente Koprophagen als Nahrung dienen. Sowohl unter den Räubern (einschließlich der Parasiten), als auch unter den Koprophagen lassen sich Reihen unterscheiden, die in der Regel hinsichtlich ihrer Rolle ziemlich spezialisiert sind. Die Verfolgung solcher Nahrungsketten und die Feststellung der relativen Häufigkeit ihrer Glieder (Zahlenpyramide) bildet eine wich-

tige Komponente in der Analyse einer Gemeinschaft. Dabei zeigt sich, daß die einzelnen Konsumenten verschiedener Ordnung hinsichtlich ihrer Nahrung oft weitgehend spezialisiert sind. Dabei ist die Zahl der spezialisierten Pflanzenfresser und Parasiten in der Regel größer als die der spezialisierten Räuber, während Spezialisten unter den Koprophagen stärker zurücktreten und unter den Detritusfressern wenig verbreitet sind.

Auf Grund der Rolle, die die einzelnen Mitglieder einer Gemeinschaft spielen, läßt sich schließlich ein „Stellenplan“ (Kühnelt, 1948) dieser selbst entwerfen, dessen einzelne Plätze mindestens in Mitteleuropa in der Regel durch eine Art besetzt sind (Elton 1946, Williams 1947). Die Gegenüberstellung verschiedener vergleichbarer Gemeinschaften zeigt ferner, daß die Besetzung einander entsprechender Stellen durch Organismen gleicher Lebensform (mindestens in Bezug auf die Ernährung) erfolgt, die aber in anderen Eigenschaften weit voneinander abweichen und auch sehr verschiedenen systematischen Gruppen angehören können. (So aufschlußreich sorgfältig und auf Grund verlässlicher Beobachtungen aufgestellte Nahrungsschemata sind (wie z. B. die von C. Elton), so irreführend sind die vorschnell am Schreibtisch zusammengestellten Schemata solcher Autoren, die die betreffenden Lebensräume nie selbst gesehen haben.)

Eine außerordentlich wichtige Eigenschaft der Organismengemeinschaften ist deren sehr verschiedener Grad von Stabilität. Diese ist nicht identisch mit der zeitlichen Dauer des Bestehens einer Gemeinschaft, sondern ist davon abhängig, ob sich diese über mehrere Generationen der sie zusammensetzenden wichtigsten Arten erhalten kann. Die geringste Stabilität weisen solche Ansammlungen von Organismen auf, die durch irgendeinen Einfluß (passiver Transport oder aktive Einstellung auf ein Faktorengefälle) zusammengeführt wurden. Bei der Erstbesiedlung eines bewohnbar gewordenen Substrates durch Pioniere spielt der Zufall insofern eine Rolle als Arten aus der unmittelbaren Nachbarschaft unter der Voraussetzung gleicher Wanderfähigkeit die größte Wahrscheinlichkeit besitzen, die betreffende Stelle zu besiedeln. Allerdings gibt es auch Arten, deren Dauerstadien förmlich auf eine solche Gelegenheit „warten“ und unbemerkt lange Zeit bereitliegen können, um sich sofort zu entwickeln, wenn die betreffenden Bedingungen eintreten (z. B. Samen von Waldschlagpflanzen im dichten Wald, Dauerstadien des Nematoden *Rhabditis pellio* in den Dissepimenten von Regenwürmern, die sich sofort weiterentwickeln, sobald der Wirt abstirbt.) Oft versuchen viele verschiedene Arten sich anzusiedeln und verschwinden schnell wieder, bis sich eine Artenkombination einstellt, die eine gewisse Stabilität besitzt. (Beispielsweise ist nach Pacaud eine Gemeinschaft, bestehend aus Wasserpflanzen, Planorbis, *Daphnia* und *Simocephalus* unstabil, während sie stabil ist, wenn nur eine Art von Cladoceren beteiligt ist.) Die Instabilität einer Gemeinschaft findet ihren Ausdruck darin, daß verschiedene Arten und Lebensformen einander ablösen, also eine bestimmt gerichtete Veränderung der Gemeinschaft eintritt. Solche Sukzessionen sind von Botanikern außerordentlich stark beachtet worden. Leider wurde aber nur selten versucht, die Rolle

der Tierwelt irgendwie zu erfassen. Nur der Einfluß des Menschen und der großen Weidetiere wird in der Regel berücksichtigt, kaum aber die vielen Einwirkungen durch die freilebende Kleintierwelt und die Organismen des Bodens. Auf die Bedeutung der letzteren sei hier nachdrücklich hingewiesen (Kühnelt 1950). Besonders sei hier an die Ameisen erinnert, die Neuland schnell besiedeln und durch ihre zahlreichen organischen Abfälle Kleintieren des Bodens das Leben ermöglichen. Diese begünstigen die Humusbildung und weiter das Pflanzenwachstum. Sobald aber eine üppige Pflanzendecke den Boden allzusehr beschattet, müssen die Ameisen meist das Feld räumen. Wie sehr auch räuberische Großtiere die Stabilität einer Gemeinschaft beeinflussen können, hat kürzlich Gaussen (Colloque d'Ecologie Paris 1950) betont. In den Cedernwäldern des Atlas haben sich die Affen (Magots) seit der starken Verfolgung der großen Raubtiere (Löwe und Leopard) durch den Menschen derartig vermehrt, daß sie die Cedern erstlich durch Abreißen von Zweigen und Rinde schädigen. Dadurch nimmt auch die Feuchtigkeit im Bestand stark ab und die Keimung der Cedernsamen wird verhindert. Diese Wälder werden also vermutlich verschwinden und durch andere Vegetation ersetzt werden. Hier liegt also derzeit eine sehr langlebige, aber durch den Einfluß des Menschen nicht mehr stabile Gemeinschaft vor. Stabilität einer Gemeinschaft bedeutet nicht absolut gleiche Zusammensetzung zu allen Zeiten, besonders nicht hinsichtlich des quantitativen Auftretens der Arten. Es ist vielmehr eine ganz allgemein festgestellte Erscheinung, daß die Individuenzahlen der die Gemeinschaft kennzeichnenden Arten außerordentlich starken Schwankungen unterworfen sind. Solche kommen schon dadurch zu stande, daß zwei Arten zueinander im Verhältnis von Räuber und Beute oder Wirt und Parasit stehen, wie Volterra errechnet hat und zahlreiche Autoren (wie d'Ancona, Gause, Nichols, Park) experimentell zeigen konnten. Darüber hinaus verursachen Schwankungen der Umweltbedingungen ebenfalls Häufigkeitsschwankungen der Organismen. Es ist also garnicht zu verlangen, daß die quantitative Zusammensetzung einer Gemeinschaft über einen längeren Zeitraum konstant bleibt, obwohl manche Autoren dies stillschweigend voraussetzen. (Solche starke quantitative Unterschiede finden sich z. B. in der Tierwelt der Laubstreu unserer Wälder ebenso wie im „Psammon“ der Seeufer [Pennak] oder in den Gemeinschaften des Meeresbodens [Shelford]). In stabilen Gemeinschaften handelt es sich hier um Pendelschwankungen, die sich immer wieder ausgleichen. In instabilen Gemeinschaften kann es aber zu Massenvermehrungen einer Art kommen, die nicht rechtzeitig durch andere Arten kompensiert wird und zum Untergang der ganzen Gemeinschaft führen kann (Forstschädlingsskalamitäten).

Es bleibt noch die Frage der Einfügung der Organismengemeinschaften in das räumliche und zeitliche Gefüge der unbelebten Umwelt zu erörtern. Als allgemeinste Regel hat sich ergeben, daß eine bestimmte Gemeinschaft von einer bestimmten Kombination von Faktoren, unter Einrechnung der periodischen und aperiodischen Schwankungen, abhängig ist, daß aber aus

dem Vorhandensein dieser Faktoren nicht mit Sicherheit auf das der Gemeinschaft geschlossen werden, beziehungsweise dieses postuliert werden kann. Allerdings steigt die Wahrscheinlichkeit, an Stellen mit übereinstimmender Faktorenkombination dieselbe Gemeinschaft anzutreffen, mit der Dauer des Bestehens dieser Bedingungen und mit der Abnahme der Entfernung vom Aufenthaltsort einer solchen Gemeinschaft. Es wirken also die Faktoren der unbelebten Umwelt, die in der Landschaft unregelmäßig verteilt sind, mit dem Zufall der Besiedlung passender Stellen in dem Sinn zusammen, daß beide die Unregelmäßigkeit der Verteilung von Organismengemeinschaften begünstigen. Dazu kommt noch, daß ja die Zusammensetzung einer Gemeinschaft an sich nicht konstant ist, weder qualitativ noch quantitativ und daß man lediglich auf Grund grober Übereinstimmung zwei Artenkombinationen als Einzelbestände der „selben“ Gemeinschaft ansieht. Solche Betrachtungen können leicht dazu verleiten, den Wert der Freilandbeobachtung, die ja in der Biocoenotik eine große Rolle spielt, stark zu unterschätzen und allen Fortschritten von der Laboratoriumsarbeit mit „künstlichen“ Lebensgemeinschaften zu erwarten. Gegen eine solche Einstellung spricht aber schon der Umstand, daß man das Laboratoriumsexperiment nur dann richtig ansetzen wird, wenn man die entsprechenden Verhältnisse im Freiland kennt. (So hat sich beispielsweise gezeigt, daß die Verteilung der Planktons im Schilfgürtel des Neusiedlersees beträchtliche horizontale Unterschiede aufweist, die mit Unterschieden der benthonischen Konsumenten, ob vorwiegend *Planorbis planorbis* oder Trichopterenlarven, meist *Limnophilus flavicornis*, parallel gehen. Laboratoriumsversuche haben nun gezeigt, daß dieselben Kombinationen stabile Gemeinschaften liefern, während andere ausgesprochen labil sind.) Darüber hinaus gibt es so viele Erscheinungen, die eben nur im Freiland zu beobachten sind, weil die Anstellung entsprechender Laboratoriumsexperimente jahrelange Vorarbeiten erfordern würde. Hier kann die häufige, sorgfältige Freilandbeobachtung das Experiment ersetzen. Der Technik solcher Freilandbeobachtung und der auf Grund dieser durchführbaren Experimente seien noch einige Worte gewidmet.

Jeder Versuch, Organismengemeinschaften zu kennzeichnen, wird davon ausgehen müssen, vorerst die an der betreffenden Stelle vorhandenen Arten möglichst vollständig zu erfassen, was eine mehrmalige Untersuchung zu verschiedenen Zeiten sehr wünschenswert erscheinen läßt. Hierauf sollen die einzelnen Arten unter Berücksichtigung ihrer Häufigkeit hinsichtlich grundlegender ökologischer Beziehungen geordnet werden. Es handelt sich dabei um die Unterscheidung von Lebensformen (Kühnelt 1940, 1943, 1948, 1953, Remane 1943), wobei darauf aufmerksam gemacht sei, daß eine Art nicht einer einzigen Lebensform angehört, sondern je nach ihren hauptsächlichsten Eigenschaften wie Aufenthalt und Bewegungsweise, Ernährung, Klimaabhängigkeit sehr verschiedenen Lebensformen angehören kann. Andererseits können auch Entwicklungsstadien einer Art gegenüber demselben Faktor verschiedenen Lebensformen angehören. Der Charakter der betreffenden Gemeinschaft wird ja weitgehend von der Le-

bensform seiner Dominanten bestimmt und durch die der Influenten modifiziert. Neben der Anordnung dieser Formen in Nahrungsketten spielen diejenigen Eigenschaften der Dominanten die größte Rolle, die die Umweltfaktoren für andere Mitglieder der Gemeinschaft modifizieren, also ein „Bioklima“ schaffen. Im Meer sind es vielfach festsitzende Tiere (Korallenriffe), im Süßwasser und am Land hingegen Pflanzen. Hierin liegt einer der Hauptgründe, warum der biozönotisch arbeitende Zoologe die Pflanzenwelt nicht vernachlässigen darf, wobei für die Tierwelt die Physiognomie der Pflanzendecke vielfach wichtiger ist als ihre floristische Zusammensetzung. (In diesem Zusammenhang sei ausdrücklich davor gewarnt, die Ordnungen des statistisch-floristischen Systems von Braun-Blanquet dem Umfang nach mit den Biozöosen der Tiere gleichzusetzen. Auch geht es nicht an, ihrem Wesen nach azonale Gemeinschaften, wie die Fauna mitteleuropäischer Sanddünen, als Enklaven der „Wüste“ zu bezeichnen, wobei für Nordafrika eine Wüstenklimax postuliert wird.)

Ist eine Gemeinschaft nach Artenbestand und Lebensformen gekennzeichnet, so kann ihre Einfügung in die anorganische Struktur der betreffenden Landschaft erfolgen. Wie schon oben betont wurde, ist zwar keine vollständige Übereinstimmung in dieser Hinsicht zu verlangen; es besteht aber eine gewisse, in vielen Gebieten sogar sehr hohe Wahrscheinlichkeit, eine bestimmte Gemeinschaft an Stellen mit ganz bestimmter Faktorenkombination anzutreffen. Die Faktorenkombination ist aber schon vielfach aus der Landschaftsgliederung, also geomorphologisch, zu erkennen. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit, den Anteil einer Gemeinschaft an einer größeren Landschaft annähernd zu bestimmen und daraus Schlüsse auf deren Produktionsbiologie zu ziehen. Andererseits ermöglicht diese sich mosaikartig wiederholende Anordnung von Organismengemeinschaften die Betrachtung einer größeren Landschaft als Ganzes und ihre Gegenüberstellung mit anderen solchen Komplexen, wie Höhenstufen und Klimazonen (Kühnelt 1943). Bei derartig weitgehenden Vergleichen wird man bemerken, daß die Rolle derselben Art sich insofern verschieben kann, als sie unter verschiedenen Klimaverhältnissen in verschiedenen Gemeinschaften angetroffen wird. Diese als „regionale Stenözie“ bezeichnete Erscheinung beruht darauf, daß die einzelnen Arten einigermaßen konstante Ansprüche haben („Konstanz der ökologischen Valenz“), die unter verschiedenen Klimaten nur in verschiedenen Gemeinschaften befriedigt werden können (Kühnelt 1933, 1943).

So wird es verständlich, daß sich ähnlich aufgebaute Gemeinschaften aus klimatisch verschiedenen Gebieten durch vikariierende Arten unterscheiden. Auf die stark verschiedenen Ansprüche solcher wurde schon vielfach hingewiesen. Beispielsweise ist die Stoffwechselintensität (gemessen am Sauerstoffverbrauch) bei Schnecken, Asseln und Käfern aus verschiedenen Höhenstufen der Alpen bei gleicher Temperatur verschieden, aber bei den an den betreffenden natürlichen Aufenthaltsorten vorherrschenden Temperaturen übereinstimmend. Es verbraucht also die aus kühlerem Klima stammende Art bei gleicher Temperatur mehr Sauerstoff als

die aus warmem Klima stammende (Kühnelt 1954). Ausgehend von vikarierenden Arten lassen sich „Ökologische Reihen“ entsprechend der verschiedenen Intensität eines beliebigen Faktors (z. B. Temperatur, Feuchtigkeit, Korngröße des Bodens usw.) aufstellen, die eine übersichtliche Ordnung ermöglichen. Es sei aber ausdrücklich betont, daß alle diese Reihen prinzipiell gleichwertig sind und nur künstliche Schnitte durch eine mehrdimensionale Mannigfaltigkeit darstellen, wenn auch mitunter einzelne Reihen in bestimmten Gebieten besonders deutlich hervortreten.

Es wurde bisher immer nur von „Gemeinschaften“ (communities) gesprochen, womit Organismenkombinationen sehr verschiedenen Ranges bezeichnet wurden. Was speziellere Bezeichnungen anbelangt, so möchte ich im Sinne vieler Autoren den Ausdruck „Biozönose“ in dem ihm ursprünglich von Möbius gegebenen Sinn verwenden und nicht regulationsfähige Gemeinschaften als Synusien verschiedenen Grades bezeichnen. Es ändert nichts an der Verwendung dieser Ausdrücke, daß es im Einzelfall oft schwierig ist, zu entscheiden, ob man mit einer „Probe“ ein Biozönose erfaßt hat oder nicht. Hinsichtlich der Lokalisation der einzelnen Organismen innerhalb einer Biozönose sei auf deren in der Regel sehr ungleichmäßige Verteilung hingewiesen, auf die bei den Versuchen quantitativer Behandlung fast nie Rücksicht genommen wird. Allerdings lassen sich vielfach charakteristische Verteilungsmuster erkennen, die zum Teil für einzelne Arten übereinstimmen, sich bei anderen wie ein Negativ zum Positiv verhalten. Solche kleinste mehr oder weniger regelmäßige Anordnungen, die auch bei Tieren oft sehr deutlich werden, sind auch beim Versuch einer Aufnahme der ganzen Biozönose von großer Bedeutung. Sie geben Hinweise auf die gegenseitigen Beziehungen der Arten und auf deren Aufenthaltsort zu Ruhezeiten (Schlafplätze, Überwinterungsplätze). Dabei ist einer topographischen Analyse solcher mehr oder weniger regelmäßigen, oft auch rein zufällig erscheinenden Anordnung der Organismen nur durch deren Körpergröße eine untere Grenze gesetzt.

Dieser hoch komplizierte, auf den ersten Blick unregelmäßige, bei genauer Betrachtung aber verständlich werdende Aufbau der Lebensgemeinschaften macht aber gerade die Beschäftigung damit besonders reizvoll und dürfte in vielen Fällen der Anlaß zur näheren Beschäftigung mit biozönotischen Fragen gewesen sein.

L i t e r a t u r.

- B a l o g h J., 1953. A Zoocönológia Alapjai. Grundzüge der Zoozönologie. Akadémiai kiadó, Budapest, 248 S.
- u. L o k s a I., 1948. Quantitativ-biozoologische Untersuchung der Arthropodenwelt ungarischer Sandgebiete. Arch. biol. Hungarica, Ser. II, 18, 65—100.
- B o a s F., 1937. Dynamische Botanik. Lehmann, München.
- B o n e s s M., 1953. Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 42, 225—277.
- C a s p e r s, H., 1950. Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. Biol. Zentralbl. 69, 43—63.
- D i c e L. R., 1952. Natural Communities. Ann Arbor, University of Michigan Press, 547 p.

- Elton Ch., 1946. Competition and the structure of ecological communities. *J. animal ecol.* 15, 54—68.
- 1949. Population interspersions; an essay on animal community patterns. *J. animal ecol.* 37, 1—23.
- Friederichs, K., 1953. Biocönotik und angewandte Entomologie. *Z. angew. Ent.*, 35, H. 3, 374—378.
- Gisin H., 1947. Analyses et synthèses biocénologiques. *Arch. sci. phys. nat. Genf*, ser. 5, 29, 42—75.
- 1952. Die ökologische Forschung und die Lebensgemeinschaften. *Scientia*, sixième ser. 46, 151—155.
- Knülle W., 1951. Die Bedeutung natürlicher Faktorengefälle für tierökologische Untersuchungen, demonstriert an der Verbreitung der Spinnen. *Verh. d. Deutschen Zool. Ges. in Wilhelmshaven 1951.* 419—433. Geest & Phortig, Leipzig.
- 1952. Die geomorphologischen Grundlagen der Meeresküsten-Ökologie und ihre Bedeutung für die räumliche Anordnung der Spinnen-Lebensgemeinschaften. *Kieler Meeresforschungen* 9, H. 1, 112—125.
- 1953. Zur Ökologie der Spinnen an Ufern und Küsten. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere*, 42, 117—158.
- Kontkanen P., 1950. Sur les diverses méthodes de groupement des récoltes dans la biocénologie animale. *Vie et Milieu*, 1, 123—130.
- Kühnelt W., 1933. Kleinklima und Landtierwelt, *Zoogeographica* I. 566—572.
- 1940 a. Standortstetigkeit und Formengliederung bei einigen Landtieren der Ostalpen. *Verh. Deutschen Zool. Ges.* 1939.
- 1940 b. Aufgaben und Arbeitsweise der Ökologie der Landtiere. *Der Biologe*, Jg. 1940, H. 4.
- 1943. Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. *Biologia generalis*, 17, 106—146.
- 1944. Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften. *Biologia generalis*, 17, 566—593.
- 1948. Moderne Gesichtspunkte in der Ökologie der Landtiere. *Wissenschaft und Weltbild*, 1, H. 2.
- 1950. Einführung in die Bodenbiologie. Herold, Wien.
- 1950 a. Über die Struktur der Lebensgemeinschaften des Festlandes. *Colloque international du Centre National de la recherche scientifique sur écologie.* Paris.
- 1953. Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen. *Verh. d. Zoolog. Botan. Gesellschaft, Wien*, 93, 57—71.
- 1954. Wege zu einer Analyse der ökologischen Valenz. *Verh. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft Tübingen*, 1954 (im Druck).
- Kühnelt W. und Dölling L. 1952. Eine auffällige Wirkung von Wasserschnecken auf Kleinkrebse. *Sitzungsanzeiger der österr. Akad. Wiss. math. Naturw. Klasse* 19. VI. 1952.
- Lucas C. C., 1947. The ecological effect of external metabolites. *Biol. Rev.* 22, 270—295.
- Macfadyen A., 1950. Biologische Produktivität. *Arch. Hydrobiol.*, 43, 166—170.
- Marchand H., 1953. Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. *Beiträge z. Entom.*, 3, Nr. 1/2, 116—162.
- Pärk T., 1948. Experimental studies of interspecies competition. *Ecol. Monographs*, 18, 265—308.
- Renkonen O., 1944. Die Carabiden- und Staphylinidenbestände eines Seeufers in SW-Finland. *Ann. Entom. Fenn.*, 10, 33—104.
- Schmölzer K., 1953. Die Kartierung von Tiergemeinschaften in der Biocönotik. *Österr. Zool. Z.*, 4, H. 3, 356—362.
- Strenzke K., 1949. Die biozönotischen Grundlagen der Bodenzoologie. *Z. f. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde*, 45 (90), 245—303.
- 1951. Grundfragen der Autökologie. *Acta biotheoretica*, 9, p. 4, 163—184.

- Thienemann A.**, 1950. Lebensraum: Lebensbedingung und Lebenshindernis. Orion 1950, 5, 417—421.
- Tischler W.**, 1947. Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. Biol. Zentralblatt, 66, H. 1/2, 49—56.
- 1950. Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biozönotik. Biol. Zentralblatt, 69, 33—43.
- 1951. Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta biotheoretica, 9, p. 4, 135—162.
- Vareschi V.**, 1943. Pflanzensoziologie. In: Handbuch d. Biologie. Athenion-verlag, 4, 187—204.
- Wauthier J.**, 1949. Biocenotique. Soc. Linneene d. Lyon, 18, 76—95.
- Williams C. B.**, 1947. The generic relation of species in small ecological communities. J. animal ecol. 16, no. 1, 11—18.
- Tagungsberichte 1):** 1939. Proceedings of the conference on plant and animal communities (Cold spring harbour 1938) American Midland Naturalist, 21, 1—255.
- 2): 1948. A Symposium on fish populations. Bull Bingham oceanographic collection Peabody Museum of Natural History, 11, 1—283.
- 3): 1950. Colloques internationaux du Centre National de la recherche scientifique sur l'écologie. 81—582, Paris.

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: 1954

Band/Volume: [94](#)

Autor(en)/Author(s): Kühnelt Wilhelm

Artikel/Article: [Betrachtungen zum gegenwärtigen Stand in der Biozönotik 29-39](#)