

## Waldökosysteme in der Analyse von Struktur und Funktion – Untersuchungen an Arthropodenzöosen

Werner Funke

Investigations on structure and dynamics in arthropod coenoses are placed into the centre of considerations about forest ecosystems. - Arthropod communities of different forests in Central Europe are compared using catch results with photo-electors. Generally, the total number of pterygote insects, caught per m<sup>2</sup> and year, ranges between 2300-4400 individuals. Production of insect-imagines yields average values of 5.9 - 9.5 kg (dry weight)/ha/year. Marked differences are found between so-called *Nematocera*- and *Brachycera*-forests. - Spatial structures of zoocoenoses are up to a certain degree the result of special orientation abilities. Trunk-silhouettes are of extraordinary significance not only for inhabitants of trunk and canopy areas but also for those living on soil surface. - Time structures of zoocoenoses are attributed to season, weather-conditions within shorter periods and daily periodicity of illumination, stand temperature, humidity etc. Climbing up and flying to tree-trunks are activities which are exceptionally suitable for the demonstration of influences of abiotic conditions. - Ecosystem research is emphasized to be done at several levels. Thus, ecophysiological studies on single individuals are as important as large scale investigations on populations or communities.

*Activity density, arthropod communities, biomass, climbing up and flying to tree-trunks, emergence abundance of insect-imagines, forest ecosystems, orientation towards trunk-silhouettes, production of insect-imagines, spatial structure of zoocoenosis and orientation, time structure of zoocoenosis and activity.*

### 1. Einführung

Die Analyse von Strukturen und Funktionen terrestrischer Ökosysteme hat, vor allem in den letzten 10-15 Jahren, in der Zusammenarbeit von Klimatologen, Bodenkundlern, Botanikern, Mikrobiologen, Zoologen etc. eine große Zahl wertvoller Erkenntnisse gebracht, die für das 'pilot project' im Solling (s. ELLENBERG 1967, 1971, 1973) inzwischen in einer ersten knappen 'Synthese' zusammengestellt wurden (ELLENBERG et al. 1979). Das zoologische Forschungsprogramm (FUNKE 1977a; WEIDEMANN 1978) ist hierbei infolge der etwas einseitigen Konzentration auf 'Umsatzleistungen der Tiere' im Energiefluß durch das Ökosystem 'Hainsimsen-Buchenwald' bei anderen Zielsetzungen über 'Struktur und Dynamik von Zoozöosen und Populationen' und 'spezifische Funktionen der Tiere' bis heute zu keinem befriedigenden Abschluß gelangt. Neue Projekte, die noch von Göttingen aus begonnen wurden (Solling - Fichtenforste, s. THIEDE 1977a/b; Solling - Goldhaferwiese, s. HAAS 1976; Göttinger Kalkbuchenwald, s. HERLITZIUS R., H. 1977) und in Ulm (FUNKE und Mitarbeiter) bzw. in Wuppertal (KOLBE und Mitarbeiter) fortgesetzt werden, schließen - teilweise - an die ersten Untersuchungen in den Luzulo-Fageten des Sollings an (FUNKE 1971, GRIMM et al. 1975, SCHAUERMANN 1977). Sie besitzen gegenüber dem o.g. zoologischen Forschungsprogramm bescheidenere Ausmaße, hingegen schärfere Zielsetzungen und deshalb kürzere, überschaubarere Laufzeiten.

Dabei geht es um

- I. die qualitativ-quantitative Analyse der Arthropodengesellschaften mittel-europäischer Wälder, den Vergleich der 'Eklektorfauna' (d.h. der Arthropoden, die mit Boden- und Baumphotoeektoren, s. FUNKE 1971, erfaßt werden) zur Abklärung von
  - a) Gruppen- und Arteninventaren, Diversität
  - b) Aktivitätsdichte (von Arthropoden), Schlüpfabundanz (bei pterygoten Insekten-Imagines)
  - c) Biomasse (von Arthropoden) Produktion (an pterygoten Insekten-Imagines);
- II. die Analyse von lokalen Abundanzunterschieden bei Arthropodenpopulationen unter dem Einfluß abiotischer Faktoren
- III. die Analyse der Raum/Zeit-Struktur bei Arthropodengesellschaften im Zusammenhang von Orientierung und Aktivität
- IV. die Analyse der 'Abbauleistungen' von Waldböden.

Im vorliegenden Beitrag wird zu den Punkten I. (b, c) und III. Stellung genommen. Detailliertere Angaben zu den Projekten bringen in diesem Band GRIMM, HERLITZIUS, PALLASKE und ROTH et al.

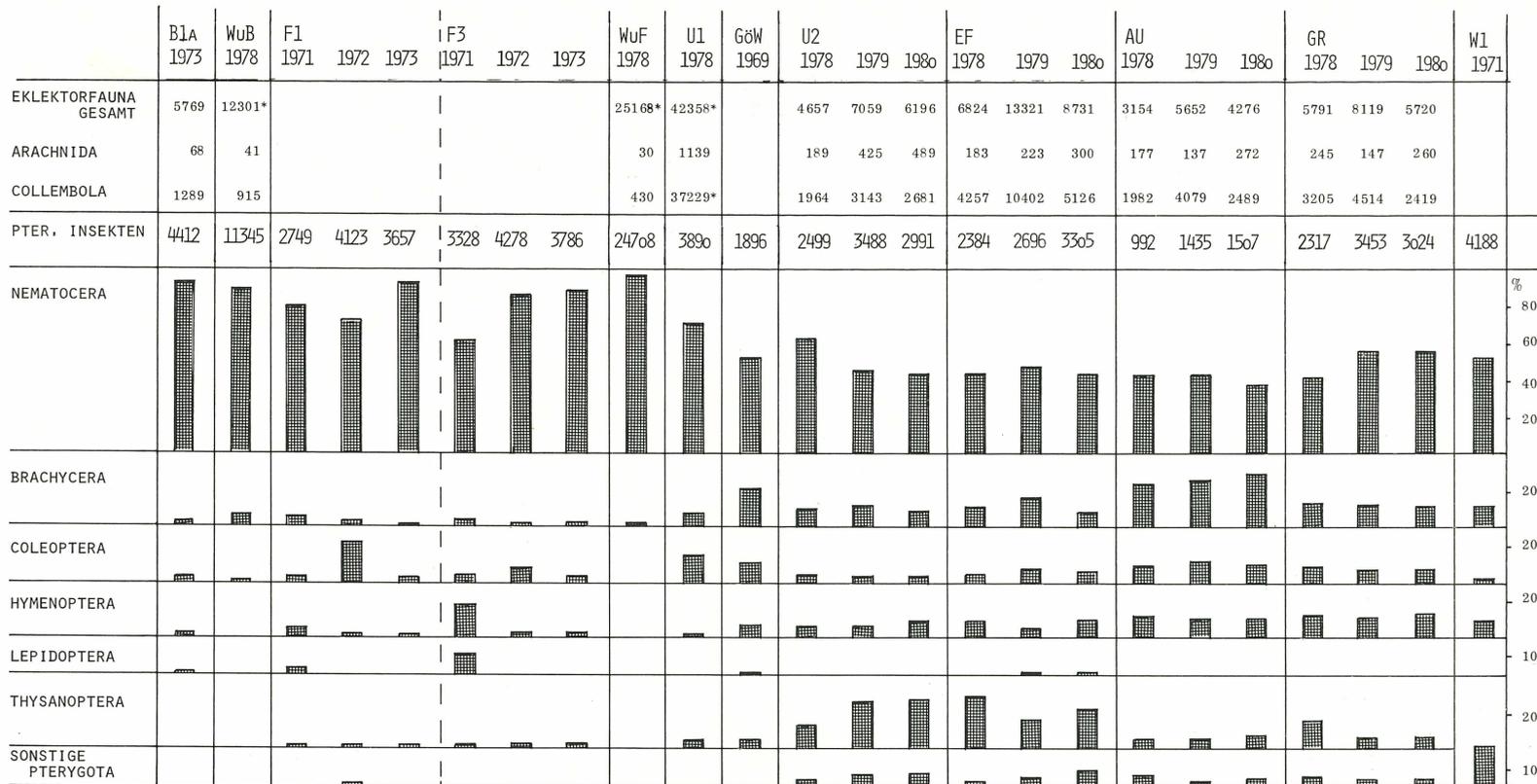


Abb. 1: Aktivitätsdichte aller in Boden-Photoelektoren erbeuteten Arthropoden und Schlüpfabundanz an Insekten-Imagines (Ind./ha/Jahr) in 11 Wäldern und auf einer Wiese (W1).

Säulen: Anteile einzelner Gruppen an der Schlüpfabundanz an Insekten-Imagines.

\* zu beachten sind die extrem hohen Werte.

## 2. Arthropodengesellschaften mitteleuropäischer Wälder

Die Untersuchungen wurden von vornherein so konzipiert, daß durch den Vergleich der Ergebnisse in verschiedenen Wäldern und in verschiedenen Jahren Aussagen von weiterreichender Gültigkeit gelingen konnten, was bei Beschränkung auf eine einzelne Region, eine einzelne Versuchsfläche und auf kurze Zeiträume nicht möglich ist.

Die vorliegenden Befunde sollen - auf grobem taxonomischen Niveau - ein erstes Übersichtsbild der Arthropodenzönosen vermitteln. Angaben über einzelne Arthropodengruppen und -arten folgen an anderer Stelle (ROTH et al. 1982; FUNKE u. Mitarbeiter in Vorb.).

Die Untersuchungsgebiete liegen in Südniedersachsen, Ostwürttemberg, Westbayern und (s. KOLBE 1981) in Nordrhein-Westfalen. Die Versuchsflächen sind bei ROTH et al. (1982) kurz skizziert. Folgende Waldgesellschaften werden miteinander verglichen:

- I. Sauerhumusbuchenwälder (B1a, WuB)
- II. Fichtenforste (F1, F3, WuF, U1)
- III. ein durch das Vorherrschen von Eiche und Hasel stark abweichender Sauerhumusbuchenwald (= Eichen-Haselmischwald U2)
- IV. Kalkbuchenwälder (GÖW, EF)
- V. Auenwälder, die keinen Überschwemmungen mehr unterliegen (Au, GR).

Eine Grünlandgesellschaft (Goldhaferwiese Solling - W1, s. ELLENBERG 1967, 1971; HAAS 1976) wird - teilweise - in den Vergleich einbezogen.

### 2.1 Aktivitätsdichte von Arthropoden, Schlüpfabundanz an Insekten-Imagines

Auf den meisten Versuchsflächen wurden pro m<sup>2</sup> und Jahr mit Boden-Photoeklektoren 2300-4400 pterygote Insekten erfaßt (Abb. 1). In allen stark sauren Wäldern dominieren die Nematoceren. Es sind Wälder, wo die großen Streuzersetzer am Boden (*Lumbricidae*, *Isopoda*, *Diplopoda*, Gehäuseschnecken) weitgehend fehlen und den Nematocerenlarven beim primären Streuabbau deshalb eine besondere Bedeutung zukommen muß. Diesen 'Nematocerenwäldern' stehen die 'Brachycerenwälder' gegenüber, in denen die Nematoceren nach Individuenzahlen zwar ebenfalls dominieren, die Brachyceren aber - vor allem mit den Gruppen saprophager Larven - stärker hervortreten. Hier handelt es sich um Wälder, in denen die großen Streuzersetzer am Boden (s.o.) häufig sind, und in denen die Brachycerenlarven wichtige Folgezersetzer stellen. - In den 'Brachycerenwäldern' wird die Streu schnell, in den "Nematocerenwäldern" langsam zersetzt (s.a. HERLITZIUS in diesem Band). Auch für andere Insektengruppen lassen sich aus Abb. 1 generelle "Gesetzmäßigkeiten" ablesen. So sind *Coleoptera* und *Hymenoptera* in den "Brachycerenwäldern" in allen Jahren in annähernd gleichen Anteilen vertreten. *Thysanoptera* (vorwiegend *Thripidae*) sind teilweise sehr häufig; in den 'Nematocerenwäldern' fehlen sie fast völlig. Starke Fluktuationen der Abundanz sind in den Fichtenforsten F1 und F3 zu beobachten bei *Coleoptera*, *Lepidoptera* und *Hymenoptera* (s.a. THIEDE 1977a/b, 1979; ROTH et al. 1982). Die Versuchsfläche W1 im Solling ähnelt in der groben Übersicht von Abb. 1 (nähere Angaben s. HAAS 1976) nicht den benachbarten Wäldern B1a, F1, F3, sondern eher den 'Brachycerenwäldern' anderer Regionen.

### 2.2 Biomasse von Arthropoden, Produktion an Insekten-Imagines

Individuenzahlen sind für Vergleiche zwischen Ökosystemen i.d.R. nur von begrenztem Aussagewert. Biomasse- oder Produktionsdaten sind von größerer Bedeutung. Die Produktion an Insekten-Imagines hat sich als einzige leicht bestimmbare Größe im Energieumsatz von Insekten für Vergleichszwecke bereits seit Jahren gut bewährt (FUNKE 1971, 1973, 1977a/b; THIEDE 1977).

Nach Untersuchungen auf sieben Versuchsflächen (Abb. 2) liegen die Mittelwerte der Produktion an Insekten-Imagines zwischen 5.6 und 9.5 kg TG/ha/Jahr. 'Nematocerenwälder' erbringen höhere Werte als 'Brachycerenwälder'. Die Fluktuationen der Produktion sind in den Fichtenforsten F1 und F3 (THIEDE 1977) höher als in den Laubwäldern an Donau (GR), Iller (AU) und in der Schwäbischen Alb (U2, EF).

Bei den Dipteren wird das für die Schlüpfabundanz skizzierte Bild noch deutlicher. Auf den Versuchsflächen B1a, F1 und F3 dominieren die *Nematocera* ('Nematocerenwälder'). Das gleiche dürfte - bei z.T. extrem hohen Schlüpfzahlen (Abb. 1) - auch für die Versuchsflächen WuB, WuF und U1 zutreffen. Auf den Versuchsflächen U2, EF, AU und GR dominieren die Brachyceren ('Brachycerenwälder'). Dabei überwiegen hier (s.o.) vor allem Gruppen mit saprophagen Larven (in Vorb.). In allen Wäldern und in allen Jahren entfallen hohe Anteile der Produktion an Insekten-

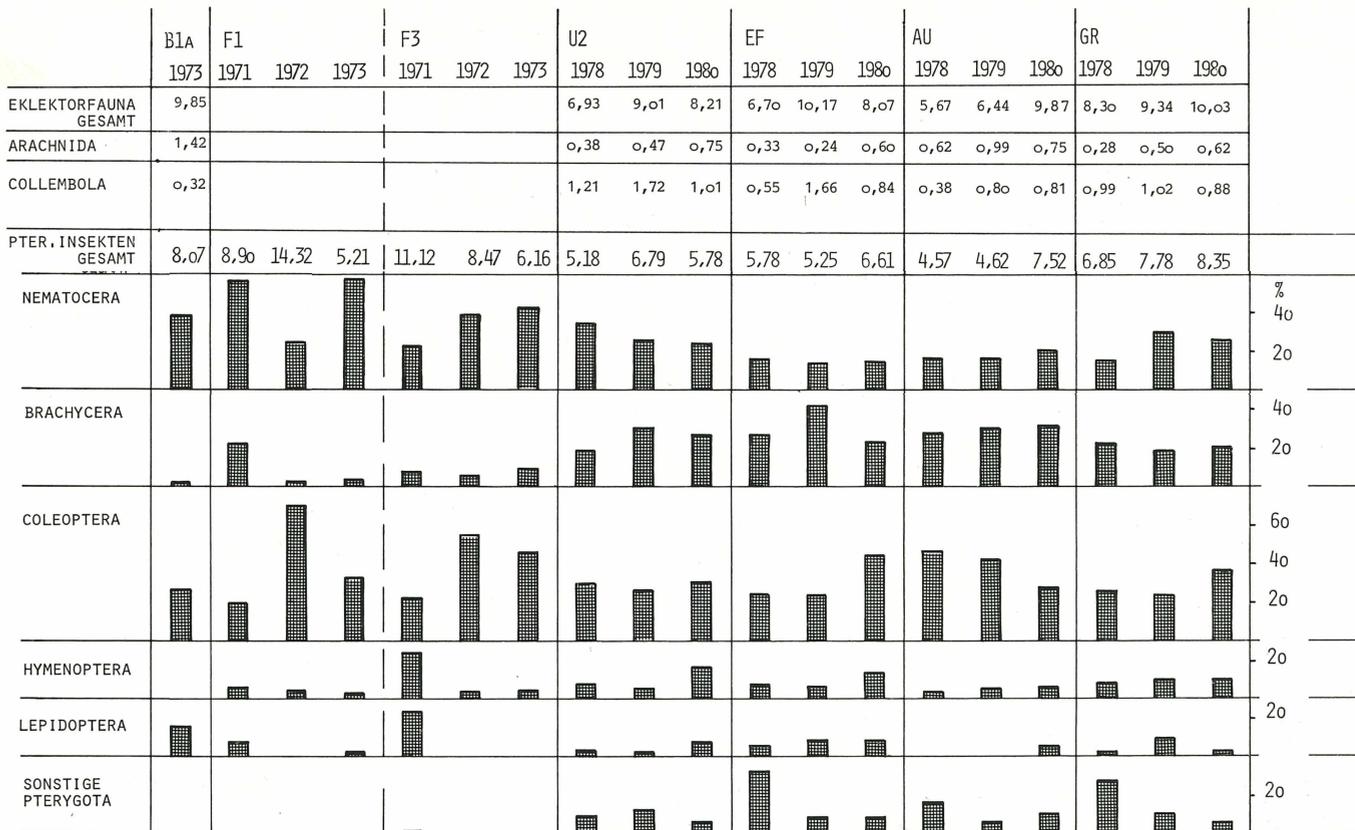


Abb. 2: Biomasse aller in Boden-Photoektoren erbeuteten Arthropoden und Produktion an Insekten-Imagines (kg TG/ha/Jahr) in 7 Wäldern. Säulen: Anteile einzelner Gruppen an der Produktion von Insekten-Imagines. Werte von B1a wurden - ebenso wie bei allen übrigen Flächen - gemessen und nicht (s. SCHAUERMANN 1977) geschätzt.

Imagines auf die *Coleoptera*. Dabei dominieren überall die *Staphylinidae*, im Kalkbuchenwald EF und im Sauerhumusbuchenwald U2 zusätzlich die *Elateridae* und im Auenwald Au zusätzlich die *Curculionidae* (s.a. ROTH et al. 1982). Andere Insektengruppen fallen nur selten stärker ins Gewicht, in F3 1971 z.B. wieder *Lepidoptera* und *Hymenoptera* (THIEDE 1977a), in EF und GR 1978 innerhalb der 'sonst. Pterygota' vor allem die *Dermaptera* (*Chelidurella acanthopygia*). Hohe Anteile an der Gesamtbioasse der Eklektorfauna entfallen auch auf *Collembola* (s. vor allem EF 1979) und *Arachnida* (vorwiegend *Araneae*, s. bes. B1a 1973), die zwar in hohen Individuenzahlen (Abb. 1), aber mit Sicherheit weit weniger quantitativ abgefangen werden als die meisten pterygoten Insekten.

Die am Beispiel der *Diptera* grob skizzierten Unterschiede bei den bis jetzt eingehend untersuchten Waldgesellschaften gewinnen weiter an Interesse, wenn z.B. neben Angaben über den Streuabbau (HERLITZIUS 1982, 1983) umfassendere Daten über Produktion oder Biomasse bei *Lumbricidae*, *Enchytraeidae* und anderen Zersettern, Daten über die primäre Produktion der grünen Pflanzen und die Aktivitäten von Mikroorganismen zu Verfügung stehen.

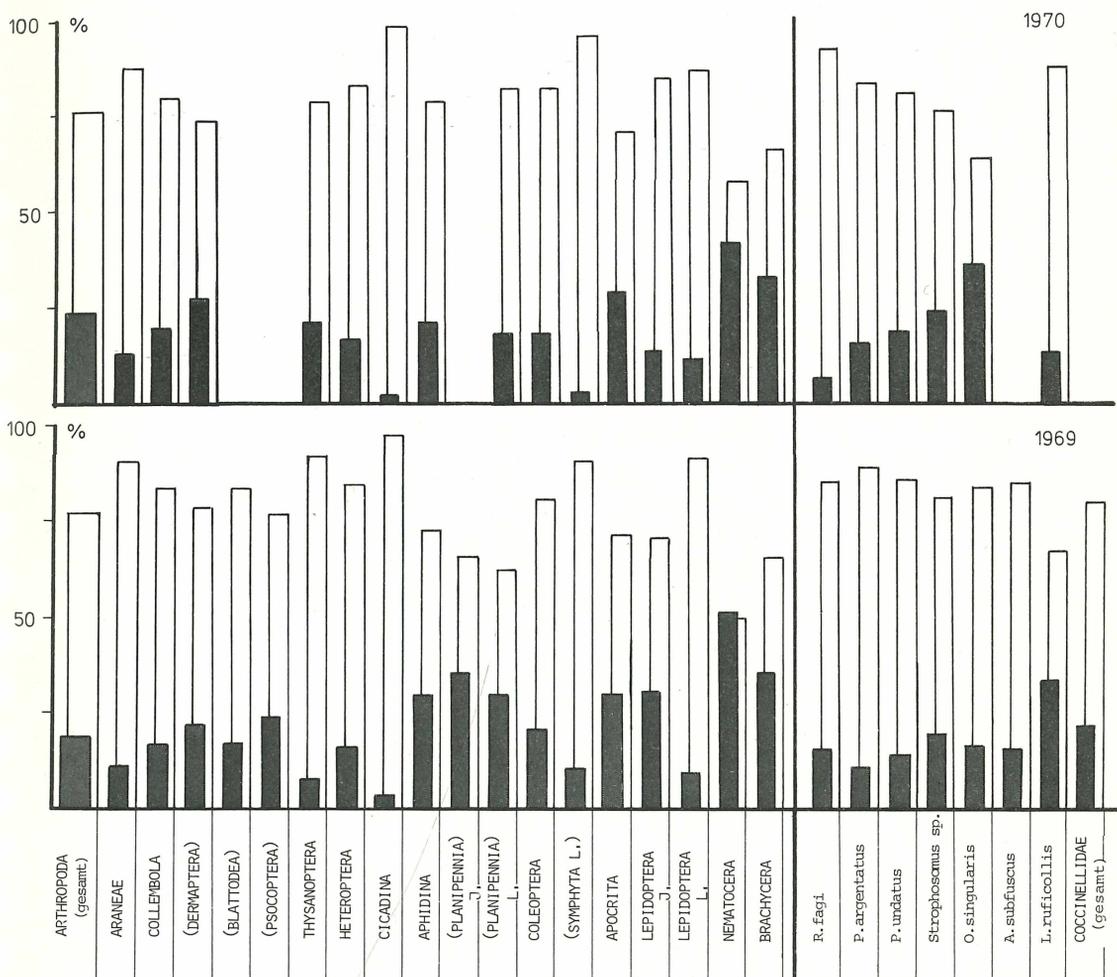


Abb. 3: Stammaufbau und Stammanflug von Arthropoden im Buchenwald (Solling B1A). Bis 2 m Höhe: weiße Säulen, in 2-4 m Höhe: schwarze Säulen, in Klammern: Gruppen mit  $\leq 100$  Individuen.

### 3. Untersuchungen zur Raum-Zeitstruktur der Arthropodenzönosen in Wäldern

#### 3.1 Raumstruktur

Die räumliche Struktur der Zoozönose, die Verteilung der einzelnen Populationen in ihren verschiedenen Entwicklungs- und Reifestadien ist oft das Ergebnis spezifischer Orientierungsleistungen, die ausgerichtet sind

- a) auf Raum- und Substratstrukturen
- b) auf Nahrung und Artgenossen
- c) auf abiotische Bedingungen,  
z.B. Licht, Temperatur, Feuchte etc. von Luft und Substrat.

Die Orientierung nach Raumstrukturen ist für das Verständnis der räumlichen Struktur der Arthropodengesellschaften von Wäldern von besonderem Interesse.

Manche Insekten orientieren sich z.B. nach Waldsilhouetten (s. SCHNEIDER 1952, LAUTERBACH 1964 u.a.). Das gleiche gilt nach neueren Untersuchungen von GRIMM (1982) wahrscheinlich auch für den Buchenspringrüßler *Rhynchaenus fagi* bei seinen Wanderflügen zwischen Fichtenforsten und Buchenwäldern (FUNKE 1972, GRIMM 1973).

Die auffallendsten Raumstrukturen im Wald sind i.d.R. die Stämme der Bäume. Viele Arthropoden nutzen diese als 'Siedlungsraum', 'Jagdrevier', 'Zufluchtsort', als 'Landebahn' und als 'Kletterstange in den Kronenraum'. Das Ausmaß dieser vielseitigen Aktivitäten wurde erst durch den Einsatz der o.g. Baum-Photoelektoren aufgezeigt (FUNKE 1971, 1977a/b, 1979; FUNKE, SAMMER 1980; GRIMM et al. 1975; KOLBE 1981; ROTH et al. 1982). Die meisten Arthropoden werden an Stämmen mit Fangvorrichtungen in verschiedenen Höhen (Abb. 4 in FUNKE 1977a) bereits in Bodennähe erfaßt (Abb. 3).

Stammssilhouetten besitzen vielfach einen besonders hohen Orientierungswert. Von großer Bedeutung sind hierbei, neben einer gewissen Dicke, vor allem Höhe und Helligkeits- bzw. Farbkontrast der Stämme.

Viele Arthropoden bevorzugen hohe Stämme bzw. hohe Stammattrappen (FUNKE, SAMMER 1980). Im Experiment wurden drei verschiedene Typen mit einheitlichem Durchmesser (38 cm) verwendet (Abb. 4):

- Typ a: Stammhöhe 300 cm, Fangtrichter 50 cm u. 260 cm über dem Boden
- Typ b: Stammhöhe 300 cm, Fangtrichter nur 260 cm über dem Boden
- Typ c: Stammhöhe 70 cm, Fangtrichter nur 50 cm über dem Boden.

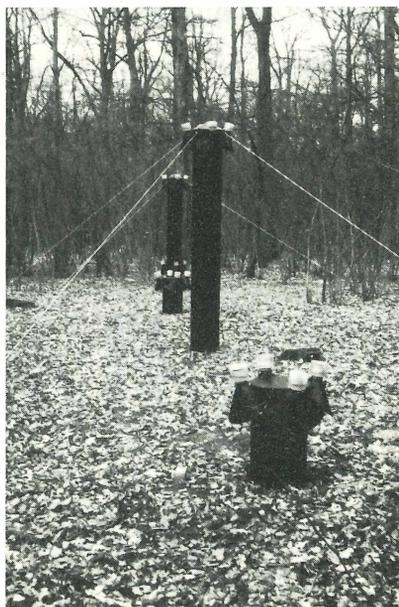


Abb. 4: Baum-Photoelektoren an Stammattrappen verschiedener Höhe in Versuchsfläche U2.

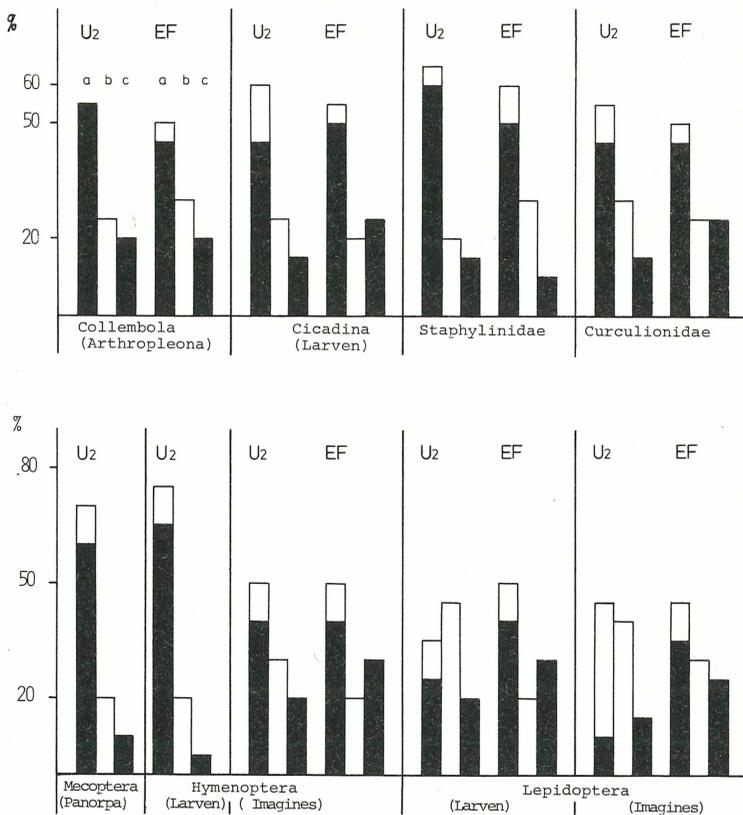


Abb. 5: Stammauflauf und Stammenflug von Arthropoden in zwei Versuchsflächen (U2, EF).

Orientierung nach Stammsilhouetten verschiedener Höhe mit Fangvorrichtungen in verschiedenen Höhen (schwarz: 50 cm, weiß: 260 cm). Einzelheiten s. Text.

Mit Stamm-Typ a wurden die meisten Tiere erfaßt, und zwar fast nur dicht über dem Boden (Abb. 5). Typ b war nur geringfügig fangeffektiver als Typ c. Typ b ist optisch zweifellos genauso attraktiv wie Typ a. Viele Tiere dürften hier aber vor Erreichen der - einzigen - Fangvorrichtung (260 cm über dem Boden) abspringen, abfliegen oder einfach herunterfallen. Viele - vor allem flugunfähige - Arthropoden bevorzugten dunkle Stämme. Im Experiment wurden 1971 im Buchenwald (Solling B1a) drei dicht nebeneinanderstehende Stämme bis in 3 m Höhe mit farbigen Tüchern umwickelt (Abb. s. DFG-Tätigkeitsbericht 1973). 1972 wurden die Farben gewechselt, 1973 wurden die Tücher entfernt. Die Präferenz für 'schwarz' ist besonders deutlich beim Rüsselkäfer *Strophosomus* sp., bei der Baldachin- spinne *Drapetisca socialis* und bei Lepidopterenraupen; 'schwarz' und 'weiß' bevorzugt der Ohrwurm *Chelidurella acanthopygia*; 'grün' ist attraktiv für Hymenopteren-Imagines. Bei den flugfähigen Rüsselkäfern *Phyllobius argentatus* und *Polydrosus undatus* sind keine eindeutigen Präferenzen nachzuweisen (Abb. 6). Nach Beseitigung der farbigen Tücher waren alle Stämme für alle Arten annähernd gleich attraktiv. Standortbedingte Präferenzen waren, zumindest bei den in Abb. 6 ausgewählten Spezies und Gruppen nicht nachzuweisen.



Daß Tiere der Stamm- und Kronenregion sich nach Stammsilhouetten orientieren, ist naheliegend. Wie verhalten sich nun aber Tiere der Bodenoberfläche? Zur Klärung dieser Frage wurden ringförmige Bodenfallen ( $\varnothing$  außen 59 cm,  $\varnothing$  innen 40 cm; Gangbreite 8.5 cm) mit und ohne Stammattrappe ( $\varnothing$  38 cm, Höhe 300 cm) in ihrem Zentrum eingesetzt (s. Abb. 7a/b). Die Stämme wurden i.d.R. alle 14 Tage umgestellt. Mögliche standortsbedingte Präferenzen fallen so kaum ins Gewicht (FUNKE, HERLITZIUS in Vorb.).

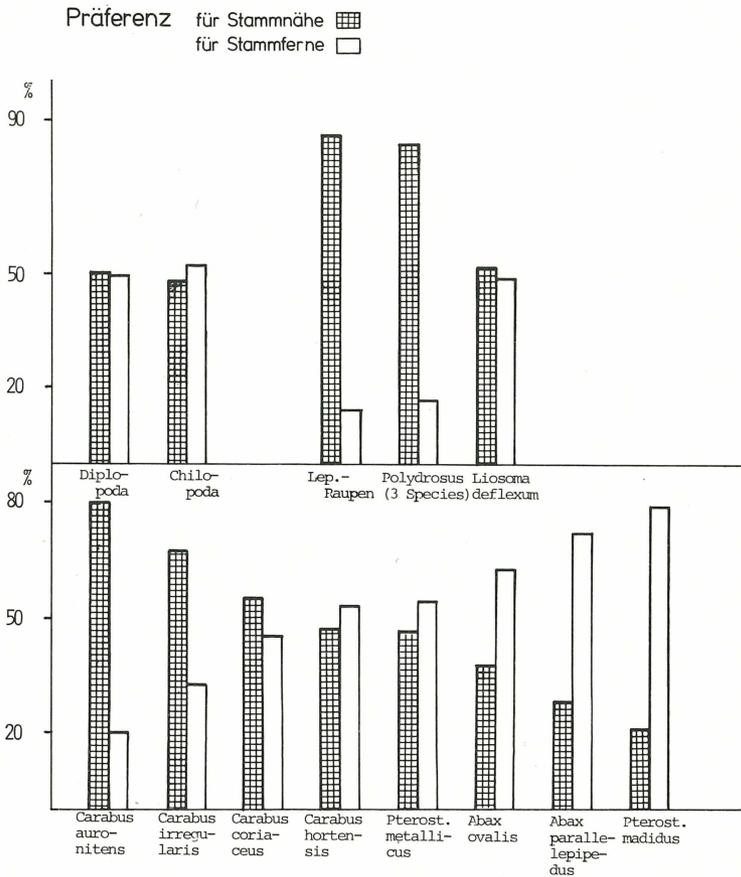


Abb. 8: Arthropoden auf der Bodenoberfläche.  
 Präferenz für Stammnähe, für Stammferne  
 in Versuchsfläche EF.

Diplopoden und Chilopoden zeigen keine besondere Präferenz für Stammnähe und Stammferne, auch nicht der Rüsselkäfer *Liosoma deflexum*, ein typischer Bewohner der Streuschicht (Abb. 8). Tiere der Kronenregion, Schmetterlingsraupen und Rüsselkäfer orientieren sich - erwartungsgemäß - nach Stammsilhouetten. Die großen Carabiden der Bodenoberfläche verhalten sich demgegenüber recht unterschiedlich. *Carabus auronitens* und *C. irregularis* zeigen eine eindeutige Präferenz für Stammnähe, *Abax ovalis*, *A. parallelepipedus* und *Pterostichus madidus* für Stammferne. Andere Arten verhalten sich indifferent. Obwohl die meisten Arten vorwiegend nacht- und dämmerungsaktiv sind, kann kaum ein Zweifel bestehen, daß auch für diese Tiere Baumstämme optische 'Merkmale' darstellen. Offen bleibt vorerst, ob die Orientierung nach Stämmen bei der Jagd auf Beute erfolgt, ob die o.g. Arten einer interspezifischen Nahrungskonkurrenz - also durch eine mehr oder weniger ausgeprägte Spezialisierung auf unterschiedliche Raunteile - am Waldboden begegnen, oder ob die Präferenz für Stammnähe bzw. Stammferne beim Eintritt in die Ruhephase erfolgt (= "Verbergeorientierung" i.S. von BATHON 1973).

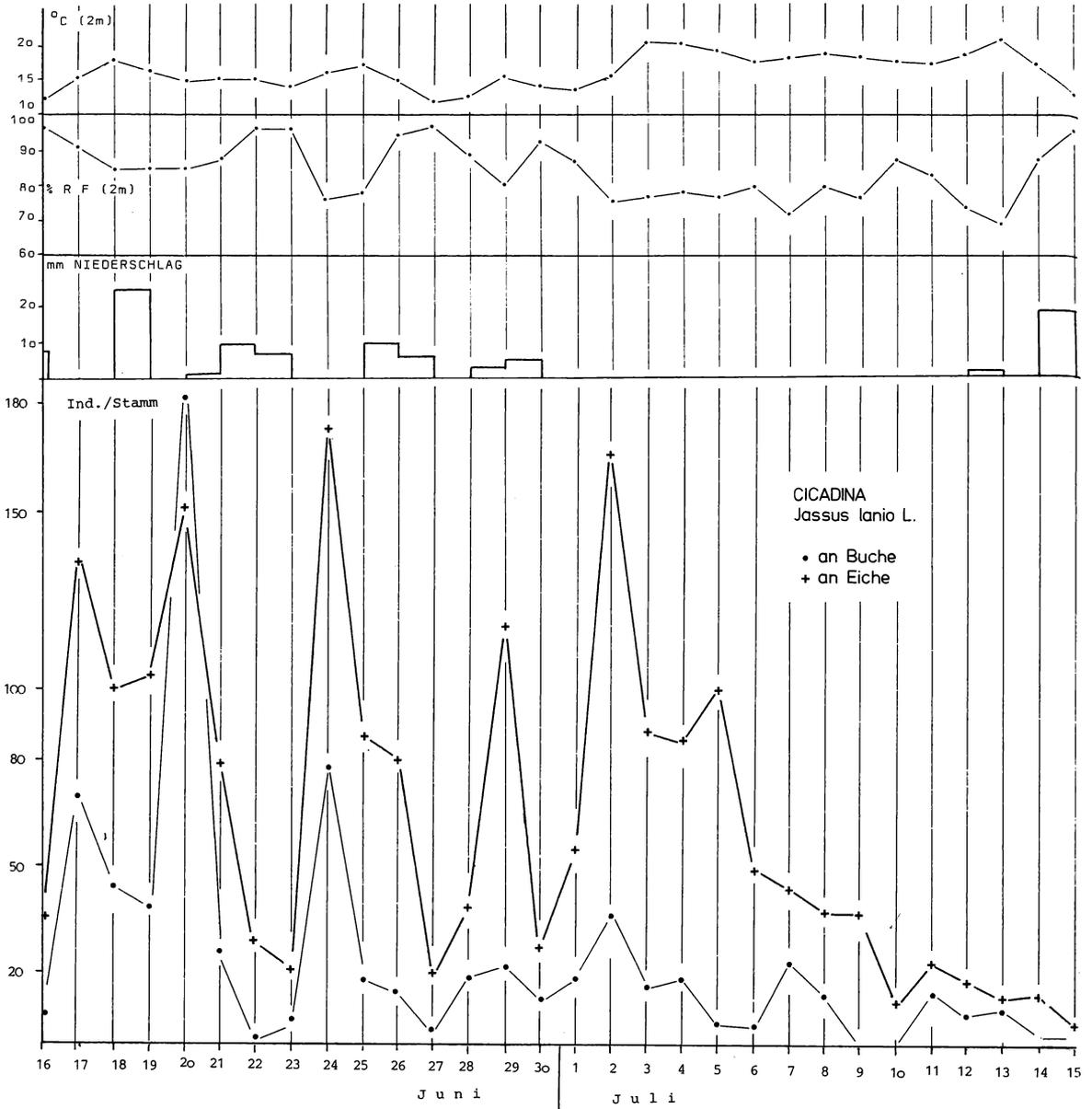


Abb. 9: Stammaufbau der Zikade *Jassus lanio* (Ind./Stamm/Tag) in Abhängigkeit von Temperatur, rel. Luftfeuchte und Niederschlägen (Tagesmittelwerte) im Eichen-Haselmischwald U2 (Jahr 1977) an einer Eiche und an einer Buche.

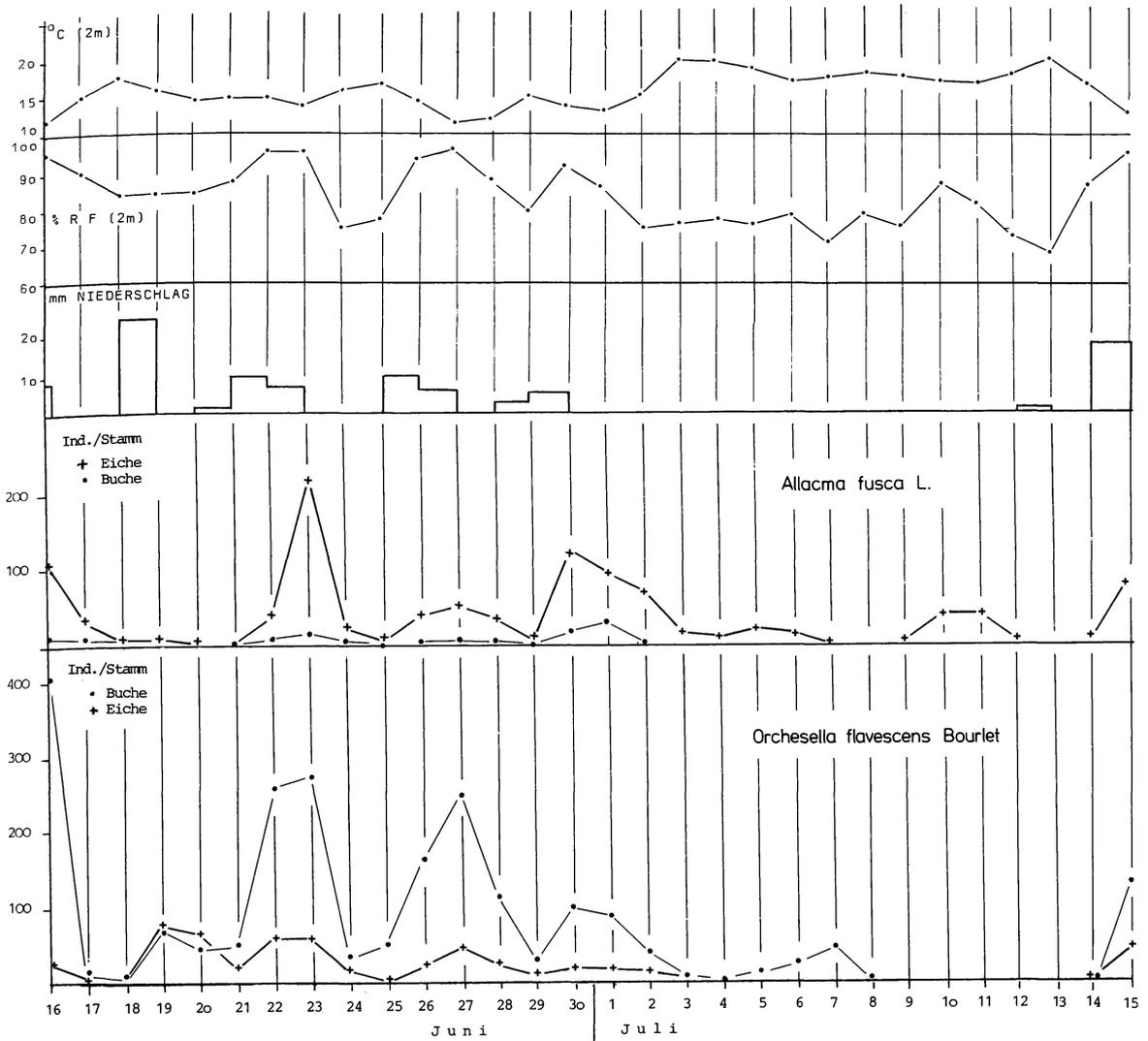


Abb. 10: Wie Abb. 9 für Collembolen.

### 3.2 Zeitstruktur

Die zeitliche Struktur der Zoozöosen wird gesteuert:

- von den Jahreszeiten und geprägt von den Entwicklungs- und Aktivitätszyklen, mit denen die einzelnen Arten in unterschiedlicher Weise in die phänologische Abfolge von abiotischen Bedingungen (bei Klima- und Substratfaktoren) und trophischen Strukturen (bei Pflanzenentwicklung und Beuteorganismen) eingepaßt sind;
- von Witterungseinflüssen (Hitze und Kälte, Regen- und Trockenperioden) während kürzerer Zeiträume;
- vom Tag/Nacht-Wechsel von Licht, Temperatur, rel. Luftfeuchte etc. (am Meer auch von den Gezeiten) und ist abhängig vom art- und individualspezifischen endogenen Aktivitätsmuster.

Die mit den Jahreszeiten wechselnde Struktur der Arthropodenzönosen von Wäldern wurde, vor allem beim Sollingprojekt, in zahlreichen Arbeiten eingehend untersucht (Literatur s. FUNKE 1977a; WEIDEMANN 1977; s. auch KOEHLER 1977, THIEDE 1977a, ALTMÜLLER 1979, HARTMANN 1979) und in ersten Ansätzen zusammengefaßt (WEIDEMANN 1977, ELLENBERG et al. in Vorb.). Ein zeitlich gut fixierbares Ereignis, das Schlüpfen von Insekten-Imagines am Waldboden (korrekter: ihr Auftreten in den Fangdosen von Boden-Photoelektoren) bildete bei diesen Untersuchungen einen besonderen Schwerpunkt (FUNKE 1971) und führte bei Insektenpopulationen zur Aufstellung umfangreicher Phänogramme (THIEDE 1977; s.a. ROTH et al. 1982). In Fortführung dieser Arbeiten wird z.Z. die 'Schlüpfphänologie' von Insekten-Imagines (i.w.S.) unter experimentellen Bedingungen bei konstanten und wechselnden Temperaturen sowie bei unterschiedlichen Lichtbedingungen analysiert (FUNKE u. Mitarb. in Vorb.). Die Tagesperiodik der Aktivität wird im Freiland mit Zeitsortierfallen untersucht: für Tiere der Bodenoberfläche (GRIMM, JANS in Vorb.), für Tiere beim Stratenwechsel im Eklektor und beim Stammaufwurf (FUNKE et al. in Vorb.). Laborversuche ergänzen, am Beispiel der *Carabidae*, das von anderen Autoren gewonnene Bild der lokomotorischen Aktivität (GRIMM, JANS in Vorb.).

Wenig Beachtung fand bisher die vorhin an zweiter Stelle genannte Aktivität von Arthropoden während kürzerer Zeiträume unter dem Einfluß der natürlichen Witterung, insbesondere der Schwankungen von Temperatur und rel. Luftfeuchte. Stammaufwurf und Stammaufzug sind für derartige Betrachtungen besonders geeignet. Unter dem Einfluß von Regen und Wind fallen ständig zahlreiche Arthropoden aus den Kronen der Bäume zu Boden. Viele klettern bei hohen oder steigenden Temperaturen, bei gleichzeitig niedriger Luftfeuchte wieder empor (s. Abb. 9, Beispiel *Jassus lanio*). Andere, z.B. die Collembolen *Allaema fusca* und *Orchesella flavescens*, verhalten sich gerade umgekehrt (s. Abb. 10), d.h. ihr Stammaufwurf ist besonders stark bei sinkenden Temperaturen und zunehmender Luftfeuchte, sehr gering bei steigenden Temperaturen und fallender Luftfeuchte (s.a. BAUER 1979).

Bei den geschilderten Untersuchungen ging es um Raum/Zeit-Phänomene, um Orientierung und Aktivität von Arthropoden auf bzw. an Substratoberflächen etc. Dabei wurden die großräumigeren Orientierungsflüge des *Rhynchaenus fagi* nur gestreift (s. GRIMM in diesem Band), die Orientierung von Arthropoden - auch der Bodenoberfläche - nach Stammsilhouetten eingehender besprochen und der Stammaufwurf von Arthropoden - als eine der auffallendsten Aktivitäten im Wald - in Abhängigkeit von Witterungseinflüssen herausgestellt.

Die Untersuchungen an Waldarthropoden wurden in neuerer Zeit auf Organismen ausgedehnt, die im Holz leben. Am Beispiel des für eingehende, hier unumgänglich notwendige Laboruntersuchungen geeigneten Hausbockkäfers *Hylotrupes bajulus* wurden (s. PALLASKE in diesem Band) Arbeitsmethoden entwickelt, mit denen alle Aktionen der Larven im Holz registrierbar sind. Die vorliegenden Ergebnisse machen deutlich, daß im Rahmen der Ökosystemforschung eingehende ökophysiologische Untersuchungen an einzelnen Individuen oft sehr wichtig sind. Eine ähnliche Situation hatte sich schon bei der Analyse von Umsatzleistungen bei Populationen über den Energieumsatz sog. Durchschnittsindividuen ergeben (s. FUNKE 1972, 1973, 1977; GRIMM 1973; ALTMÜLLER 1979 u.a.).

#### 4. Schlußbetrachtung

Ökosystemforschung in Wäldern muß auf verschiedenen Ebenen erfolgen. Sie kann den Prozessen beim Streuabbau gelten; sie kann über die sekundäre Produktion der Tiere (z.B. über die Produktion an Insekten-Imagines) Anhaltspunkte für Energieflüsse liefern. Populationsökologische Untersuchungen ermöglichen Aussagen u.a. über dichteabhängige bzw. dichteunabhängige Einflüsse auf Oszillationen und Fluktuationen der Abundanz. Untersuchungen über Orientierung und Aktivität geben Aufschlüsse über räumliche und zeitliche Strukturen der Zoozönose oder einzelner Populationen im Ökosystem. Von großer Bedeutung sind hierbei auch autökologische Arbeiten, z.B. über die Aktionen von Tieren im Substrat, im Boden oder im Holz, Arbeiten, bei denen vielfach neue Wege für Registrierung und Auswertung beschritten werden müssen.

## Literatur

- ALTMÜLLER R., 1979: Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). *Pedobiologia* 19: 245-278.
- BATHON H., 1973: Über das Formensehen bei der Verbergeorientierung der Laufkäfer (Col. Carabidae). *Z. Tierpsychol.* 32: 337-352.
- BAUER Th., 1979: Die Feuchtigkeit als steuernder Faktor für das Kletterverhalten von Collembolen. *Pedobiologia* 19: 165-175.
- ELLENBERG H., 1967: Internationales Biologisches Programm. Beiträge der Bundesrepublik Deutschland. Bad Godesberg (Deutsche Forschungsgemeinschaft).
- ELLENBERG H., 1971: Integrated experimental ecology. Introductory survey. *Ecol. Studies* 2: 1-15.
- ELLENBERG H., 1973: Ökosystemforschung. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 280 S.
- ELLENBERG H., SCHAUERMANN J., ULRICH B., 1979: Ökosystemforschung im Solling - eine knappe Synthese. Göttingen.
- FUNKE W., 1971: Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. *Ecol. Studies* 2: 81-93.
- FUNKE W., 1972: Energieumsatz von Tierpopulationen in Landökosystemen. *Verh. Dt. Zool. Ges.* (65. Jahresvers. 1971, Helgoland): 95-106.
- FUNKE W., 1973: Die Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. In (Ed. ELLENBERG H.): *Ökosystemforschung*. Berlin (Springer): 143-174.
- FUNKE W., 1977a: Das Zoologische Forschungsprogramm im Sollingprojekt. *Verh. Ges. Ökol. Göttingen* (1976): 49-58.
- FUNKE W., 1977b: Die Stammregion von Wäldern - Lebensraum und Durchgangszone von Arthropoden. *Verh. Dt. Zool. Ges.* (70. Jahresvers. Erlangen): 244.
- FUNKE W., 1979: Wälder, Objekte der Ökosystemforschung. Die Stammregion - Lebensraum und Durchgangszone von Arthropoden. *Jber. naturw. Ver. Wuppertal* 32: 45-50.
- FUNKE W., SAMMER G., 1980: Stammaufbau und Stammanflug von Gliederfüßern in Laubwäldern (Arthropoda). *Entomologia Generalis* 6: 159-168.
- FUNKE W., 1983: Arthropodengesellschaften mitteleuropäischer Wälder. Abundanz und Biomasse - "Eklektorfauna". *Verh. Ges. Ökol.* 11: (im Druck).
- GRIMM R., 1973: Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. I. Untersuchungen an Populationen der Rüsselkäfer (Curculionidae) *Rhynchaenus fagi* L., *Strophosomus* (Schönherr) und *Otiorrhynchus singularis* L. *Oecologia* 11: 187-262.
- GRIMM R., FUNKE W., SCHAUERMANN J., 1975: Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse: Untersuchungen an Tierpopulationen in Waldökosystemen. *Verh. Ges. Ökol.* (Erlangen 1974): 77-87.
- GRIMM R., 1982: Die Wanderflüge von *Rhynchaenus fagi* L. (Curculionidae). *Verh. Ges. Ökol.* 10: 51-55.
- HAAS H., 1976: Investigations on secondary productivity in a meadow in the Solling, FRG. Abundance, phenology and production of imagines of Homoptera Auchenorrhyncha. *Pol. ecol. Stud.* 2: 153-162.
- HARTMANN P., 1979: Biologisch-Ökologische Untersuchungen an Staphylinidenpopulationen verschiedener Ökosysteme des Solling. Diss. Göttingen.
- HERLITZIUS H., 1982: Zur Phänologie des Streuabbaus in Waldökosystemen. *Verh. Ges. Ökol.* 10: 27-34.
- HERLITZIUS H., 1983: Biological decomposition efficiency in different woodland soils. (in print).
- HERLITZIUS R., HERLITZIUS H., 1977: Streuabbau in Laubwäldern. *Oecologia* 30: 147-171.
- KOEHLER H., 1977: Nahrungsspektrum und Nahrungskonnex von *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) und *Pterostichus metallicus* (F.) (Coleoptera, Carabidae). *Verh. Ges. Ökol.* (Göttingen 1976): 103-111.
- KOLBE W., 1981: Die Arthropodenfauna im Staatswald Burgholz Solingen, ermittelt mit Boden- und Baum-Photoektoren (Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse): eine Jahresübersicht. *Decheniana* 134: 87-90.
- LAUTERBACH A.W., 1964: Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abh. Landesmus. Naturkunde Münster* 26: 1-100.
- PALLASKE M., 1982: Autökologische Untersuchungen (Aktivität und Orientierung) an Larven von *Hylotrupes bajulus* L. *Verh. Ges. Ökol.* 10: 619-623.
- ROTH M., FUNKE W., GÜNL W., STRAUB S., 1982: Die Käfergesellschaften mitteleuropäischer Wälder. *Verh. Ges. Ökol.* 10: 35-50.
- SCHAUERMANN F., 1977: Energy metabolism of rhizophagous insects and their role in ecosystem. *Ecol. Bull.* 25: 310-319.

- SCHNEIDER F., 1952: Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (Melolontha vulgaris F. und Melolontha hippocastani F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 25: 269-340.
- THIEDE U., 1977a: Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten (Populationsökologie, Energieumsatz). Zool. Jb. Syst. 104: 137-202.
- THIEDE U., 1977b: Quantitative Untersuchungen an Insektenpopulationen in Fichtenforsten des Solling. Verh. Ges. Ökol. (Göttingen 1976): 139-144.
- THIEDE U., 1979: Insekten-zöologische Untersuchungen in Fichtenforsten: Coleoptera. Jber. naturw. Ver. Wuppertal 32: 51-55.
- WEIDEMANN G.; 1977: Struktur der Zoozönose im Buchenwald-Ökosystem des Solling. Verh. Ges. Ökol. (Göttingen 1976): 59-73.
- WEIDEMANN G., 1978: Über die Bedeutung von Insekten im Ökosystem Laubwald. Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent. 1: 196-204.

Adresse

Prof. Dr. Werner Funke  
Abt. Ökologie und Morphologie der Tiere  
Biologie III, Univ.  
Oberer Eselsberg  
D-7900 Ulm

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10\\_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Funke Werner

Artikel/Article: [Waldökosysteme in der Analyse von Struktur und Funktion - Untersuchungen an Arthropodenzönosen 13-26](#)