

BIO I 90.463/17

GESELLSCHAFT FÜR ÖKOLOGIE

VERHANDLUNGEN BAND XVII

17. Jahrestagung Göttingen 1987

Göttingen 1989



Verhandlungen
Gesellschaft für Ökologie
Band XVII
Göttingen 1987

Im Auftrag der Gesellschaft
herausgegeben
von Matthias Schaefer

BIO I 90,463/17

Inv. 1999/8398

Göttingen 1989

Die 17. Jahrestagung der GfÖ fand statt in Göttingen
vom 27. September bis 3. Oktober 1987.

Für die Exkursionen wurde ein Führer publiziert (Redaktion: J. Schauermann).

Redaktionelle Mitarbeit: Hans Heller

Bei der mit Band VII neueingeführten Zählung wurden gewertet die Verhandlungen der

2. Jahrestagung 1972 in Gießen als Band I,
3. Jahrestagung 1973 in Saarbrücken als Band II,
4. Jahrestagung 1974 in Erlangen als Band III,
5. Jahrestagung 1975 in Wien als Band IV,
6. Jahrestagung 1976 in Göttingen als Band V,
7. Jahrestagung 1977 in Kiel als Band VI,

Es folgten:

8. Jahrestagung 1978 in Münster (Band VII),
9. Jahrestagung 1979 in Freising (Band VIII),
10. Jahrestagung 1980 in Berlin (Band IX),
11. Jahrestagung 1981 in Mainz (Band X),
Festschrift Ellenberg (Band XI),
12. Jahrestagung 1982 in Bern (Band XII),
13. Jahrestagung 1983 in Bremen (Band XIII),
14. Jahrestagung 1984 in Hohenheim (Band XIV),
15. Jahrestagung 1985 in Graz (Band XV),
16. Jahrestagung 1986 in Gießen (Band XVI),
17. Jahrestagung 1987 in Göttingen (Band XVII),
18. Jahrestagung 1988 in Essen (Band XVIII).

Die Verhandlungen der 1. Jahrestagung – damals noch der „Arbeitsgemeinschaft für Ökologie (Biologische Umweltforschung)“ – 1971 in Konstanz wurden nicht gesamthaft publiziert. Einzelne Beiträge erschienen in den Zeitschriften „Oecologia“ 9 (1972) und „Umschau“ (1972) sowie in dem 1973 von Heinz Ellenberg herausgegebenen Sammelband „Ökosystemforschung“ (Springer).

INHALT

Ein längeres Vorwort (M. Schaefer)	11
Laudatio für Wolfgang Tischler (M. Schaefer)	14

I. Waldökosystemforschung

Phillipson J.: Biological processes in forest ecosystems (Enigmas of European beech)	21
Anderson J.M.: Forest soils as short, dry rivers: effects of invertebrates on transport processes	33

1. Ein Moderbuchenwald: Stadtwald Ettlingen

Lebensraum Buchenwaldboden (I-XIII)

Beck L.: Bodenfauna und Streuabbau (I)	47
Franke U., Beck L. (Poster): Streueintrag und Streuabbau (II)	55
Mittmann H.-W. (Poster): Änderungen des Elementgehaltes beim Streuabbau (III)	61
Schönborn W. (Poster): Mikroflora (IV)	67
Franke U. (Poster): Makrofauna (V)	71
Schallnaß H.-J. (Poster): Diplopoden (VI)	77
Dumpert K. (Poster): Spinnen (VII)	83
Heynen C. (Poster): Dipterenlarven (VIII)	89
Römbke J. (Poster): Enchytraeen und Regenwürmer (IX)	97
Dielmann H. J. (Poster): Collembolen (X)	103
Mittmann H.-W. (Poster): Milben (XI)	109
Woas S., Wunderle I., Beck L. (Poster): Oribatiden (XII)	117
Zell H. (Poster): Nematoden (XIII)	125

2. Ein Mullbuchenwald: Göttinger Kalkbuchenwald

Dierschke H.: Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus	131
Schmidt W., Hartmann T., Kothe-Heinrich G., Schultz R.: Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht	145
Kothe-Heinrich G. (Poster): Jahreszeitliche Populationsdynamik in <i>Mercurialis perennis</i> -Beständen	159
Eggert A.: Zur saisonalen Kohlenstoff- und Stickstoffdynamik der Krautschichtvegetation	167
Hellmold C., Schmidt W. (Poster): Energiegehalt und Energiebilanz der Krautschicht	177
Kriebitzsch W.-U.: CO ₂ - und H ₂ O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen	189

Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald (I-XIX)

Schaefer M.: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt (I)	203
Wolters V.: Die Zersetternahrungskette von Buchenwäldern: Untersuchungen zur ökosystemaren Bedeutung der Interaktionen zwischen Bodentieren und Mikroflora (II)	213
Meisterfeld R.: Die Bedeutung der Protozoen im Kohlenstoffhaushalt (III)	221
Hövemeyer K.: Der Einfluß von Streumenge und Streuqualität auf die Siedlungsdichte von Dipterenlarven (IV)	229
Scheu S., Sprengel T.: Die Rolle endogäischer Regenwürmer und ihr Zusammenwirken mit saprophagen Makroarthropoden (V)	237
Judas M., Poser K., Joger H. G., Schaefer M. (Poster): Langfristige Populationsdynamik der Regenwürmer (VI)	245
Judas M. (Poster): Die Reaktion der Lumbriciden-Zönose auf experimentell veränderte Streumengen (VII)	251
Corsmann M. (Poster): Buchenstämme als wichtige Habitatstrukturen für Schnecken (VIII)	257
Sprengel T. (Poster): Die Rolle der Diplopoden als saprophage Makroarthropoden (IX)	263
Strüve-Kusenbergr R. (Poster): Zur Nahrungsbiologie der Asseln (X)	267
Wagner B., Schaefer M. (Poster): Rüsselkäfer und Blattkäfer als Phytophage (XI)	273
Poser T. (Poster): Aufteilung der Ressourcen innerhalb der Chilopodengemeinschaft (XII)	279
Schulz E. (Poster): Abundanzdynamik der <i>Gamasina</i> und <i>Uropodina</i> (XIII)	285
Stippich G. (Poster): Die Bedeutung von natürlichen und künstlichen Strukturelementen für die Besiedelung des Waldbodens durch Spinnen (XIV)	293
Ulrich W.: Parasitoidgilden des Göttinger Waldes: Zahl der Arten, Populationschwankungen und Aggregation (XV)	299
Sayer M. (Poster): Zur Nahrungsbiologie der Kleinsäuger (XVI)	307
Büttner V. (Poster): Untersuchungen zur Ökologie semiaquatischer Evertrebraten (XVII)	315
Mellin A. (Poster): Ökologie der Enchytraeiden, Aeolosomatiden und Tubificiden (XVIII)	321
Wise D. H.: Modelling of energy flow in forest decomposer communities (XIX)	327

3. Weitere Wälder

Werner D. J., Draths M., Wallossek C., Würz A. (Poster): Dauerquadratuntersuchungen über vier Vegetationsperioden auf einer Kalkbuchenwaldschlagfläche	341
Meyercordt J., Werner W., Wittig R. (Poster): Untersuchungen zur Bewurzelung von <i>Milium effusum</i> in Flattergras-Buchenwäldern	347
Schäfer H.: Untersuchungen zur potentiellen Stickstoffnettonmineralisation in Buchenwäldern	353
Kolbe W.: Das Burgholz-Projekt	365

Foissner W.: Ciliatostasis: Ein neuer Ansatz zum Verständnis terricoler Protozoen-Zönosen	371
Wanner M., Funke W. (Poster): Zur Mikrofauna von Waldböden: I. <i>Testacea</i>	379
Lehle E., Funke W. (Poster): Zur Mikrofauna von Waldböden. II. <i>Ciliata</i>	385
Ratajczak L., Funke W., Zell H. (Poster): Die Nematodenfauna eines Fichtenforstes	391
Petz W., Foissner W. (Poster): Effects of irrigation on the protozoan fauna of a spruce forest	397
Irmiler U., Tischler T., Heydemann B. (Poster): Der Einfluß von <i>Adela reaumurella</i> L. auf den Abbau der Laubstreu	401
Janz H.: Buchenlaubabbau in Waldtümpeln und die Veränderung der Fauna im Abbauverlauf	407
Nicolai V. (Poster): Mikroklima und Fauna mitteleuropäischer und afrikanischer Baumrinden	417
Ellenberg H.: Eutrophierungsveränderungen der Waldvegetation: Folgen für und Rückwirkungen durch Rehwildverbiß	425
Schröpf R.: Habitatpräferenz und Struktur silvicolier Theriozönosen	437
Venzke J.-F. (Poster): Charakteristika des Interzeptionsvermögens ausgewählter borealer Wald- und Forststandorte	445
Venzke J.-F. (Poster): Puffervermögen borealer Wald- und Moorböden	449
 II. Waldschadensforschung	
Ulrich B. (Kurzfassung): Stabilität, Elastizität und Resilienz von Waldökosystemen	455
Faensen-Thiebes A., Cornelius R.: Stoffbilanzen in ballungsraumnahen Kiefern-Eichen-Beständen	457
Weigmann G., Renger M., Marschner B.: Untersuchungen zur Belastung und Gefährdung ballungsraumnaher Waldökosysteme	465
Kratz W., Bielitz K.: Streuabbau und Schwermetалldynamik (Pb, Cd) in Blatt- und Nadelstreu in ballungsraumnahen Waldökosystemen	473
Godt J., Weyer M., Mayer R.: Schadstoffbelastungen von zwei Buchenaltbeständen in Nordhessen: ein Vergleich der Säurebelastung und des Puffervermögens an Standorten über Kalk und über Buntsandstein	479
Werner W., Wittig R., Neite H.: Monitoring in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht	487
Stickan W.: Auswirkungen von Kalk- und Stickstoffdüngungsmaßnahmen auf den CO ₂ - und H ₂ O-Gaswechsel von Buchen im Solling	497
Niederstadt F., Stickan W., Runge M. (Poster): Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Buchen unter dem Einfluß von Kalk- oder Stickstoffdüngung	507
Fangmeier A., Steubing L.: Auswirkung gasförmiger Immissionen auf Pflanzengesellschaften des Waldbodens	513
Bender J., Seufert G., Jäger H.-J., Arndt U. (Poster): Wirkungsuntersuchungen in immissionsbelasteten Modellökosystemen mit jungen Waldbäumen	529
Rode M.: Die Beeinflussung von Aluminiumtoleranz durch die Form der Stickstoffernährung	535

Schaefer M.: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt (I)	203
Wolters V.: Die Zersetternahrungskette von Buchenwäldern: Untersuchungen zur ökosystemaren Bedeutung der Interaktionen zwischen Bodentieren und Mikroflora (II)	213
Meisterfeld R.: Die Bedeutung der Protozoen im Kohlenstoffhaushalt (III)	221
Hövemeyer K.: Der Einfluß von Streumenge und Streuqualität auf die Siedlungsdichte von Dipterenlarven (IV)	229
Scheu S., Sprengel T.: Die Rolle endogäischer Regenwürmer und ihr Zusammenwirken mit saprophagen Makroarthropoden (V)	237
Judas M., Poser K., Joger H. G., Schaefer M. (Poster): Langfristige Populationsdynamik der Regenwürmer (VI)	245
Judas M. (Poster): Die Reaktion der Lumbriciden-Zönose auf experimentell veränderte Streumengen (VII)	251
Corsmann M. (Poster): Buchenstämme als wichtige Habitatstrukturen für Schnecken (VIII)	257
Sprengel T. (Poster): Die Rolle der Diplopoden als saprophage Makroarthropoden (IX)	263
Strüve-Kusenbergr R. (Poster): Zur Nahrungsbiologie der Asseln (X)	267
Wagner B., Schaefer M. (Poster): Rüsselkäfer und Blattkäfer als Phytophage (XI)	273
Poser T. (Poster): Aufteilung der Ressourcen innerhalb der Chilopodengemeinschaft (XII)	279
Schulz E. (Poster): Abundanzdynamik der <i>Gamasina</i> und <i>Uropodina</i> (XIII)	285
Stippich G. (Poster): Die Bedeutung von natürlichen und künstlichen Strukturelementen für die Besiedelung des Waldbodens durch Spinnen (XIV)	293
Ulrich W.: Parasitoidgilden des Göttinger Waldes: Zahl der Arten, Populationschwankungen und Aggregation (XV)	299
Sayer M. (Poster): Zur Nahrungsbiologie der Kleinsäuger (XVI)	307
Büttner V. (Poster): Untersuchungen zur Ökologie semiaquatischer Evertebraten (XVII)	315
Mellin A. (Poster): Ökologie der Enchytraeiden, Aeolosomatiden und Tubificiden (XVIII)	321
Wise D. H.: Modelling of energy flow in forest decomposer communities (XIX)	327
 3. Weitere Wälder	
Werner D. J., Draths M., Wallossek C., Würz A. (Poster): Dauerquadratuntersuchungen über vier Vegetationsperioden auf einer Kalkbuchenwaldschlagfläche	341
Meyercordt J., Werner W., Wittig R. (Poster): Untersuchungen zur Bewurzelung von <i>Milium effusum</i> in Flattergras-Buchenwäldern	347
Schäfer H.: Untersuchungen zur potentiellen Stickstoffnettomineralisation in Buchenwäldern	353
Kolbe W.: Das Burgholz-Projekt	365

Foissner W.: Ciliatostasis: Ein neuer Ansatz zum Verständnis terricoler Protozoen-Zönosen	371
Wanner M., Funke W. (Poster): Zur Mikrofauna von Waldböden: I. <i>Testacea</i> . . .	379
Lehle E., Funke W. (Poster): Zur Mikrofauna von Waldböden. II. <i>Ciliata</i>	385
Ratajczak L., Funke W., Zell H. (Poster): Die Nematodenfauna eines Fichtenforstes	391
Petz W., Foissner W. (Poster): Effects of irrigation on the protozoan fauna of a spruce forest	397
Irmiler U., Tischler T., Heydemann B. (Poster): Der Einfluß von <i>Adela reaumurella</i> L. auf den Abbau der Laubstreu	401
Janz H.: Buchenlaubabbau in Waldtümpeln und die Veränderung der Fauna im Abbauverlauf	407
Nicolai V. (Poster): Mikroklima und Fauna mitteleuropäischer und afrikanischer Baumrinden	417
Ellenberg H.: Eutrophierungsveränderungen der Waldvegetation: Folgen für und Rückwirkungen durch Rehwildverbiß	425
Schröpfer R.: Habitatpräferenz und Struktur silvicoles Theriozönosen	437
Venzke J.-F. (Poster): Charakteristika des Interzeptionsvermögens ausgewählter borealer Wald- und Forststandorte	445
Venzke J.-F. (Poster): Puffervermögen borealer Wald- und Moorböden	449

II. Waldschadensforschung

Ulrich B. (Kurzfassung): Stabilität, Elastizität und Resilienz von Waldökosystemen	455
Faensen-Thiebes A., Cornelius R.: Stoffbilanzen in ballungsraumnahen Kiefern-Eichen-Beständen	457
Weigmann G., Renger M., Marschner B.: Untersuchungen zur Belastung und Gefährdung ballungsraumnaher Waldökosysteme	465
Kratz W., Bielitz K.: Streuabbau und Schwermetалldynamik (Pb, Cd) in Blatt- und Nadelstreu in ballungsraumnahen Waldökosystemen	473
Godt J., Weyer M., Mayer R.: Schadstoffbelastungen von zwei Buchenaltbeständen in Nordhessen: ein Vergleich der Säurebelastung und des Puffervermögens an Standorten über Kalk und über Buntsandstein	479
Werner W., Wittig R., Neite H.: Monitoring in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht	487
Stickan W.: Auswirkungen von Kalk- und Stickstoffdüngungsmaßnahmen auf den CO ₂ - und H ₂ O-Gaswechsel von Buchen im Solling	497
Niederstadt F., Stickan W., Runge M. (Poster): Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Buchen unter dem Einfluß von Kalk- oder Stickstoffdüngung	507
Fangmeier A., Steubing L.: Auswirkung gasförmiger Immissionen auf Pflanzengesellschaften des Waldbodens	513
Bender J., Seufert G., Jäger H.-J., Arndt U. (Poster): Wirkungsuntersuchungen in immissionsbelasteten Modellökosystemen mit jungen Waldbäumen	529
Rode M.: Die Beeinflussung von Aluminiumtoleranz durch die Form der Stickstoffernährung	535

Schultz R., Lamersdorf N. (Poster): Schwermetallverteilung in einem Fichtenwald- ökosystem im Solling	543
Clement M., Werner W. (Poster): Schwermetallgehalte des Mooses <i>Mnium hornum</i> in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht	549
Röder U., Breckle S.-W. (Poster): Der Einfluß von Blei und Cadmium auf das Wachstum und den Kationengehalt von Buchenkeimlingen auf Waldboden	557
Noack G., Breckle S.-W. (Poster): Der Einfluß von Blei auf die Wurzelentwicklung von Buchenkeimlingen im Rhizotron	563
Godoy R., Steubing L., Debus R. (Poster): Die Borke von <i>Tilia cordata</i> als Bioindi- kator für die Luftbelastung chilenischer Städte	567
Schopp-Guth A. (Poster): Untersuchungen zum Stammbafluß bei Buchen und der Wirkung auf epiphytische Moose	571
Jochheim H., Koenies H., Borgschulze M., Fehlberg K., Holzki A., Lütter U., Schäfer V., Schalles M., Sinemus K., Wehner A., Wriedt C., Glavač V. (Po- ster): Gradientenanalyse der baumspezifischen Mineralstoffhaushalte von unter- schiedlich stark immissionsgeschädigten Altbuchen	577
Hartmann P., Fischer R., Scheidler M. (Poster): Auswirkungen der Kalkdüngung auf die Bodenfauna in Fichtenforsten	585
Irmiler U., Heydemann B. (Poster): Der Einfluß einer Kalkmergelbehandlung auf die Bodenfauna dreier schleswig-holsteinischer Waldtypen	591
Graefe U. (Poster): Der Einfluß von sauren Niederschlägen und Bestandeskalkun- gen auf die Enchytraeidenfauna in Waldböden	597
Schoch-Bösken J., Greven H. (Poster): Veränderung der Enchytraeidenfauna in einem Sauerhumus-Buchenwald nach Bestandeskalkung	605
Demuth M., Streit B. (Poster): Untersuchungen zur Bleibelastung von Kleinsäu- gern in urbanen und ruralen Gebieten	611
Vogel J., Breimer R. F., Ottow J. C. G. : Fluoridbelastung von Böden, Vegetation und Bodentieren in der unmittelbaren Umgebung eines Emittenten	619
Tobias K., Bachhuber R., Großmann M. (Poster): Landschaftsinformationssystem: Methodischer Beitrag zur Ökosystemforschung	627
Lenz R., Schall P. : Darstellung waldschadensrelevanter Ökosystembeziehungen als Grundlage von dynamischen Modellen und Hypothesensimulationen am Bei- spiel der Stickstoffhypothese	633

III. Offene Landschaften als Ökosysteme

Zwölfer H., Stechmann D.-H. : Struktur und Funktion von Hecken in tierökologi- scher Sicht	643
Reif A. : Nordbayerische Hecken - abiotische Standortsfaktoren und Bewirtschaf- tung -	657
Pott R. : Entwicklung von Hecken in der Kulturlandschaft Nordwestdeutschlands	663
Knauer N., Stachow U., Marxen-Drewes H. : Wirkung von Wallhecken auf Ertrag und Fauna angrenzender Felder	671
Jeckel G. : Vegetationsentwicklung in nordwestdeutschen Heidemooren nach Ent- waldung bzw. Waldbrand	677
Lottausch W. (Poster): Artenrückgang der Ackerwildkräuter in Stuttgart	683

Bröring U., Brux H., Gebhardt M., Heim R., Niedringhaus R., Wiegleb G. (Poster): Grünanlagen zwischen Naturnähe und Erholungsfunktion - eine floristisch-faunistische Untersuchung -	689
Sayer M. (Poster): Straßenbegleitgrün als Lebensraum für Tiere: Zum Einfluß der Mahd	695
Kratochwil A.: Erfassung von Blütenbesuchergemeinschaften verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet Taubergießen	701
Kohl A. (Poster): Untersuchung von eingetragenen Pollen bei in künstlichen Nestern gehaltenen Hummelarten und Rekonstruktion der besuchten Phytozönosen im Jahresverlauf	713
Mader H.-J.: Untersuchungen über das Bewegungsmuster von Wolfspinnen an unterschiedlich ausgebauten Feldwegen	719
Geipel K.-H., Kegel B. (Poster): Die Ausbildung der metathoracalen Flugmuskulatur von Laufkäferpopulationen ausgewählter Straßenrandbiotope	727
Kegel B. (Poster): Die räumliche und zeitliche Verteilung von Larven und Adulten der Laufkäferart <i>Nebria brevicollis</i> F. in einem Niedermoor	733
Tscharntke T. (Hinweis): Die Vorhersage der Phytophagendichte durch Wirtspflanzenmerkmale: Die Gallmücke im Ökosystem Schilf	738
Kentner E. (Poster): Aasbesuchende Insekten in verschiedenen Ökosystemen . . .	739
Rehfeld K., Sudhaus W.: Die Sukzession der Nematoden im Kuhfladen	745
 IV. Freie Themen	
Herrmann B. (Hinweis): Zur Rekonstruktion von Umweltbedingungen in der Historie	756
Bornkamm R., Sauer A. (Poster): Untersuchungen zum Lebenszyklus zweijähriger Pflanzenarten	757
Theiß H. (Hinweis, Poster): Lokalisation von Blei in Kressekeimlingen	764
Bartsch D., Runge M. (Poster): Die Reaktion von Buchweizen auf Eisenmangel . .	765
Moog P. R., Janiesch P. (Poster): Influence of anoxia on organic acid metabolism of <i>Carex remota</i>	771
Sharifi M. R., Rundel P. W., Virginia R. A., Jarrell W. M. (Poster): Response of an evergreen shrub, <i>Larrea tridentata</i> , to water and nitrogen augmentation in the Sonoran Desert	775
Markert B. (Poster): Klassifizierung biologischer Varianzen im Elementhaushalt von Pflanzen	779
Hertstein U., Jäger H.-J. (Poster): Veränderungen der interspezifischen Konkurrenz von Pflanzen unterschiedlicher Schadstofftoleranz unter Schadstoffbelastung .	785
Westheide W., Bethke-Beilfuß D., Hagens M., Brockmeyer V. (Poster): Enchytraeiden als Testorganismen - Voraussetzungen für ein terrestrisches Testverfahren und Testergebnisse	793
Meineke T. (Poster): Fluktuationskurven einiger Schmetterlingsarten bewaldeter und offener Lebensräume	799
Pfau J. (Poster): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie von <i>Heterocypris incongruens</i>	805
Wellner G. (Poster): Zusammensetzung der Plathelminthenzönosen stark lotischer Sandstrände der Insel Sylt	809

Zimmermann P., Burghardt W. (Poster): Untersuchungen zum Einfluß der Relief-
ausformung auf die Ausgangsstadien der Bodenbildung und die Entwicklung des
Bodentierbesatzes auf Bergehalden 815

V. Aus dem Arbeitskreis ‚Forschung zur Umweltbildung‘

Weigmann G.: Ökologie-Ausbildung an der Universität 819

Fingerle K.: Aspekte der Forschung zur beruflichen Umweltbildung 825

Keyword-Register 828

Verzeichnis der Autoren 833

Zur Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie in Göttingen: ein längeres Vorwort

Die Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie fand zum zweiten Mal in Göttingen statt. Dies hängt sicher damit zusammen, daß die Ökologie an der Universität Göttingen in vielen Bereichen repräsentiert ist, die von der Biologie bis zur Landwirtschaft und Forstwissenschaft reichen. Die Veranstaltung der Tagung ist aber - vordergründig gesehen - auch nur deshalb möglich geworden, weil eine Einladung ausgesprochen wurde - vor 11 Jahren vom Lehrstuhl für Geobotanik des Systematisch-Geobotanischen Instituts, diesmal von der Abteilung Ökologie des II. Zoologischen Instituts. Warum nimmt man die Anstrengungen der Vorbereitung, Durchführung und Nachbereitung einer derart großen Tagung auf sich? Es sind aus meiner Sicht vier Gründe:

- (1) die Verpflichtung gegenüber der Ökologie als Wissenschaft, Möglichkeiten der Kommunikation zwischen den Wissenschaftlern zu schaffen;
- (2) die Verpflichtung gegenüber der Universität und der Gesellschaft, die sich teure Forschung leistet und daran interessiert ist, daß wissenschaftliche Themen der Öffentlichkeit zugänglich gemacht werden;
- (3) der Dienst an der Gesellschaft für Ökologie und schließlich
- (4) ein gewisses Maß an Eigennutz, indem das Forum auch zur Präsentation eigener Arbeiten genutzt wird.

Die Auswahl der Rahmenthemen ('Waldökosystemforschung', 'Waldschadensforschung', 'Offene Landschaften als Ökosysteme') hat sich stark an den Forschungsschwerpunkten an der Universität Göttingen orientiert. Diese Dominanz des *genius loci* sollte der Tagungsteilnehmer tolerieren. Mein Vorschlag ist, daß bei zukünftigen Jahrestagungen der Gesellschaft für Ökologie eine thematische Straffung angestrebt wird, die den Nutzen und Wert der Verhandlungsbände erhöht. Anderenfalls unterliegt man der Gefahr, 'Diversa' aus dem gesamten umfänglichen Gebiet der Ökologie zusammenzutragen. Im übrigen war die Durchführung der Tagung - von den ersten Planungen bis zur Erstellung des Verhandlungsbandes - nur möglich durch das Engagement von Herrn Dr. Jürgen Schauer- mann und allen Mitarbeitern der Abteilung Ökologie. Zahlreiche Gutachter gaben viele nützliche Hinweise für die Gestaltung der Manuskripte und strapazierten die Geduld so manchen Autors. Prof. Dr. David H. Wise sah dankenswerterweise die englischen Synopsen durch.

Herr Prof. Dr. Wolfgang Tischler, einer der Nestoren der Ökologie in Deutschland, hat 1987 seinen 75. Geburtstag feiern können. Wir nehmen dies zum Anlaß, ihm die Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie in Göttingen zu widmen. Vor allen das Rahmenthema 'Offene Landschaften' nimmt Bezug auf die wissenschaftliche Arbeit von Prof. Tischler.

Ich nannte eingangs als eines der Motive dafür, eine Tagung zu veranstalten, 'Dienst an der Ökologie als Wissenschaft'. Dies möchte ich zum Anlaß nehmen (auch mit dem nicht selbstlosen Gedanken, daß ich hier über den Verhandlungsband die Gemeinde der Ökologen in Mitteleuropa erreiche), einige Worte über die Stellung der Ökologie in Deutschland zu sagen.

Es gibt eine von vielen Ökologen empfundene Diskrepanz zwischen der Entwicklung der Ökologie in Deutschland und in Teilen (in großem Maße tonangebenden Teilen) der übrigen Welt (vor allem dem angelsächsischen Raum). Ökologische Forschung in der Bun-

desrepublik Deutschland ist auffällig gering auf internationaler Ebene repräsentiert. Hierzu möchte ich kurz einige aus sehr persönlicher Sicht entstandene Belege bringen:

Die Ökologie in Mitteleuropa hat mehrere Entwicklungslinien, die Schwerpunkte der Forschung darstellen. Es sind dies traditionell unter anderem (ohne bei dieser Aufzählung einen Anspruch auf Vollständigkeit oder logische Gruppierung zu stellen) Physiologische Ökologie, Pflanzensoziologie, Deskriptive Biozönologie, Angewandte Entomologie, Agrarökologie, Limnologie, Marine Ökologie. In letzter Zeit dominieren Ökosystemforschung und Fragen der Angewandten Ökologie, die vom 'Monitoring' von Schadstoffen über Bioindikation bis zur Analyse der Auswirkung von Belastungen auf ökologische Systeme und zum Ökosystemschutz reichen. Andere Gebiete der Ökologie waren und sind in Mitteleuropa im internationalen Vergleich stark unterrepräsentiert, z.B. die Populationsökologie, die theoretische Ökologie, die analytische Biozönoseforschung.

In den bedeutenden ökologischen Zeitschriften ECOLOGY, JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY (hier auch als stellvertretend für JOURNAL OF ECOLOGY und JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY betrachtet), OECOLOGIA und OIKOS sind bundesdeutsche Autoren sehr wenig vertreten - mit Ausnahme des 'Hausorgans' OECOLOGIA - im Gegensatz zu manchen kleineren aktiven europäischen Ländern. In der folgenden Tabelle sind für die Jahrgänge 1986 und 1987 (ECOLOGY Vol. 67, 68; JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY Vol. 55, 56; OECOLOGIA Vol. 68-74; OIKOS Vol. 46-50) die Herkunftsländer der Autoren aufgeführt, abzulesen an der in der Arbeit angegebenen Forschungsinstitution. Länder, die mit 5 oder weniger Artikeln vertreten sind, sind nicht berücksichtigt.

In einer Aufstellung aus dem BULLETIN OF THE ECOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA Vol. 67 geht im Hinblick auf die Wirkung ökologischer Artikel (nach SCIENCE CITATION INDEX) der starke Einfluß angelsächsischer ökologischer Zeitschriften hervor, wobei sich

Herkunftsland der Autoren (Forschungs- Institution)	Summe	ECOLOGY	Zeitschrift JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY	OECOLOGIA	OIKOS
USA	806	332	23	345	106
Großbritannien	168	4	78	55	31
Kanada	116	32	18	47	19
Schweden	99	10	5	28	56
BR Deutschland	74	0	3	70	1
Australien	72	8	9	43	12
Finnland	35	1	1	11	22
Niederlande	29	2	0	19	8
Norwegen	20	2	5	4	9
Japan	17	0	2	14	1
Südafrika	17	2	1	12	2
Israel	16	3	1	10	2
Frankreich	16	1	4	4	7
Dänemark	14	0	2	5	7
Spanien	11	2	0	4	5
Österreich	10	0	0	10	0
Panama	10	2	1	6	1
Schweiz	8	0	2	5	1
Neuseeland	7	0	1	5	1
Indien	6	3	0	2	1
Venezuela	6	1	0	5	0

der Einflußfaktor als durchschnittliche Frequenz pro Artikel in den Literaturzitaten 1984 von Artikeln aus den Jahrgängen 1982 und 1983 der betreffenden Zeitschrift (Zahl der Zitate/Artikel der Zeitschrift) errechnet: NATURE 10.2, SCIENCE 8.2, ECOLOGICAL MONOGRAPHS 4.0, ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS 4.0, AMERICAN NATURALIST 2.5, ECOLOGY 2.5, JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY 1.8, OIKOS 1.5, JOURNAL OF ECOLOGY 1.5, OECOLOGIA 1.4, ECOLOGICAL MODELLING 0.5.

Die Teilnahme deutscher Ökologen mit Vorträgen auf dem '4th International Congress of Ecology' war gering (allerdings erklärt sich die Dominanz der US-Amerikaner auch daraus, daß die Tagung gleichzeitig 71st Annual Meeting of the Ecological Society of America und 5th Meeting of the International Society of Ecological Modelling war). Die folgenden Angaben über die Zahl der Vorträge beziehen sich auf das Heimatland der Forschungsinstitution des Erstautors: USA 984, Kanada 92, Indien 43, VR China 30, Italien 17, Frankreich 15, BR Deutschland 15, Australien 14, Japan 14, Israel 10, Niederlande 10, Großbritannien 9, Polen 9, Mexiko 8, Dänemark 7, Neuseeland 7, Venezuela 7, Schweden 6, Finnland 6, Südafrika 6, Ägypten 5 und weitere Länder mit 4 oder weniger Vorträgen.

In dem Werk von Sharon E. KINGSLAND (1985) 'Modelling nature' werden in der Bibliographie mit mindestens 5 Zitaten genannt: GAUSE, HUTCHINSON, LACK, LOTKA, MACARTHUR, PEARL, THOMPSON; es erscheint kein einziger deutscher Autor.

In der Bibliographie des Werkes von Robert P. MCINTOSH (1985) 'The background of ecology' werden knapp 1000 Literaturangaben aufgeführt. Als Autoren aus dem mitteleuropäischen Raum erscheinen: DRUDE (3x), ELSTER, FRIEDERICH (2x), FUCHS, GRISEBACH, HAECKEL (2x), HENSEN, A.v.HUMBOLDT, KOLKWITZ u. MARSSON, MÖBIUS, MUELLER-DOMBOIS u. ELLENBERG, SACHS, SCHRÖTER (2x), SEMPER, THIENEMANN (2x). Viel zitiert werden hingegen ADAMS, ALLEE, CLEMENTS, COWLES, ELTON, FORBES, GAUSE, GLEASON, HARPER, HUTCHINSON, MACARTHUR, MAY, ODUM, PATTEN, SHELFORD, SLOBODKIN, TANSLEY.

Es gibt vordergründige Erklärungen für das Ungleichgewicht in der Repräsentanz ökologischer Forschung einzelner Länder, wie z.B. die Sprachbarriere, restriktive Herausgabepolitik bei den Zeitschriften mit Bevorzugung nationaler Autoren, mangelnde Rezeptionsbereitschaft für Literatur aus weiter entfernt stehenden Ländern.

Es gibt aber auch andere Gründe für die fehlende Internationalität ökologischer Forschung in Deutschland: Manche mehr deskriptive Forschungsinhalte erregen außerhalb unserer Grenzen weniger Interesse. Eine Hauptursache mag die geringere Förderung der Ökologie als Grundlagenwissenschaft an den Universitäten, in der Max-Planck-Gesellschaft, in der DFG und in anderen Forschungsinstitutionen sein, ganz im Gegensatz zu anderen Ländern wie Polen, Skandinavien, den Niederlanden, England oder den USA.

Wenn es stärkere öffentliche Förderung gibt, wird der Schwerpunkt auf angewandte Fragen gelegt. Man kann sich leicht beantworten, für welches der zwei im folgenden genannten Forschungsprojekte eher finanzielle Unterstützung zu erwarten ist: ein blütenökologisch-evolutionsbiologisches Projekt (als genuine ökologische Forschung) oder Suche nach Schwermetallen für das Auffüllen einer Datenbank, eines Umweltkatasters. Die Förderungspolitik kann über die Vergabe von Finanzmitteln Inhalte ökologischer Forschung bestimmen. Die Richtung ökologischer Forschung sollte aber von den Wissenschaftlern selbst formuliert und vorgegeben werden. Hierzu sind wir aufgerufen.

Göttingen, im September 1988

Matthias Schaefer



William Tisler

WOLFGANG TISCHLER und die Entwicklung der Ökologie in Deutschland

Matthias Schaefer

Herr Prof. Dr. WOLFGANG TISCHLER, emeritierter Professor am Lehrstuhl für Ökologie des Zoologischen Instituts der Universität Kiel, ist am 2. August 1987 75 Jahre alt geworden. Wolfgang Tischler hat in seiner wissenschaftlichen Arbeit die Entwicklung der Ökologie in Deutschland entscheidend mitgeprägt. Deshalb haben wir seinen Geburtstag zum Anlaß genommen, ihm, der Ehrenmitglied der Gesellschaft für Ökologie ist, die Jahrestagung in Göttingen 1987 zu widmen.

Wolfgang Tischler wurde 1912 in Heidelberg geboren. Seine Familie stammt aus Ostpreußen, von dem Rittergut Losgehnen bei Bartenstein. Seine Jugendzeit verbrachte er in Braunschweig, dann in Hohenheim. Nachdem sein Vater, Georg Tischler, einen Ruf auf den Lehrstuhl für Botanik an der Universität Kiel angenommen hatte, übersiedelte die Familie im Jahre 1922 nach Kiel.

Nach Beendigung der Schule studierte Wolfgang Tischler von 1931 bis 1936 Biologie an der Universität Kiel. Als akademische Lehrer hatten besonders Adolf Remane und August Thienemann großen Einfluß auf den Studenten, der sich schon früh für ökologische Fragen interessierte. Die Zeit des Studiums in Kiel war unterbrochen durch einen einjährigen Aufenthalt an der Cornell University in Ithaca, New York. Im Jahre 1936 wurde Wolfgang Tischler bei Wolfgang Freiherr von Buddenbrock mit einem Beitrag über das Formensichen bei Insekten promoviert.

Es schloß sich eine Zeit als Volontärassistent an der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft unter Otto Kaufmann an; hier entstanden die Arbeiten über Getreidewanzen.

Im Jahre 1938 heiratete Wolfgang Tischler Ursula Wendig, die er als Biologie-Studentin während des Studiums kennengelernt hatte und die ihm in der Folgezeit mit viel Verständnis das Umfeld und die Freiräume schaffte, in denen er seinen Forschungen nachgehen konnte.

Im April 1939 erhielt Wolfgang Tischler eine Assistentenstelle bei Adolf Remane am Zoologischen Institut in Kiel, an der er sich aber nicht lange erfreuen konnte. Am 26. August 1939 erfolgte die Einberufung zum Wehrdienst, von dem er Mitte Dezember 1940 bis Mitte April 1941 'Habitationsurlaub' erhielt. Habilitationsthema waren die Arbeiten über die Ökologie der auf Getreide übergehenden Schildwanzen. Anfang 1942 wurde Wolfgang Tischler verwundet und hielt während der Genesung im Zustand der Dienstuntauglichkeit im WS 1942/43 Vorlesungen und Übungen für Studenten an der Universität in Kiel ab. In der Endphase des Krieges war Wolfgang Tischler als 'Heeresentomologe' tätig.

Mitte November 1945 wurde der Lehrbetrieb an der Universität Kiel wieder aufgenommen. Wolfgang Tischler beteiligte sich am Wiederaufbau des Zoologischen Instituts und wurde 1947 zum apl. Professor ernannt. Freilanduntersuchungen (über Wallhecken) und theoretische Fragen über ein einheitliches Begriffssystem in der Ökologie standen im Vordergrund. 1949 erschien als Meilenstein das Buch "Grundzüge der terrestrischen Tierökologie". Mit Beginn des Jahres 1950 erhielt Wolfgang Tischler eine Dozentenstelle in Zoologie und war auch seit 1949 Mitglied der Landwirtschaftlichen Fakultät, in der er 15 Jahre

lang das Fach Pflanzenpathologie vertrat. Aus der Tätigkeit im Bereich der Allgemeinen Ökologie und der Agrarökologie - in der Lehre wurde auch eine Vorlesung über Humanparasitologie angeboten - hatte sich die 'Abteilung für Ökologie und Angewandte Biologie' entwickelt. In dieser schöpferischen Zeit kam es zu vielen internationalen Kontakten, vor allem nach Skandinavien und nach Osteuropa; im Jahre 1973 wurde Wolfgang Tischler zum Ausländischen Ehrenmitglied der Entomologischen Gesellschaft der Akademie der Wissenschaften der UdSSR berufen. 1963 wurde die Abteilung in einen 'Lehrstuhl für Allgemeine und Landschaftsökologie' umgewandelt, 1966 wurde Wolfgang Tischler zum ordentlichen Professor ernannt und hatte den ersten Lehrstuhl für Ökologie in Deutschland inne (es ist dies auch heute noch eines der wenigen Ordinariate für Ökologie an einem Zoologischen Institut in der Bundesrepublik). In der Forschung stand eine weite Spanne von Themen von experimentell-autökologischen Studien über biozönotische Analysen bis zu theoretischen Betrachtungen im Vordergrund. Im Jahre 1977 wurde Wolfgang Tischler emeritiert.

Wolfgang Tischler hat etwa 100 ökologische Arbeiten publiziert. Seine wissenschaftliche Vielseitigkeit und Produktivität wird aber nicht durch diese Meßgröße, sondern eher dadurch dokumentiert, daß unter diesen Veröffentlichungen eine größere Anzahl von Büchern aus dem gesamten Bereich der Ökologie ist, die im folgenden aufgezählt seien (vgl. Literatur):

- 1949 Grundzüge der terrestrischen Tierökologie
- 1955 Synökologie der Landtiere
- 1957 Ökologie der Landtiere
- 1957 Pflanzenpathologie
- 1965 Agrarökologie (übersetzt ins Polnische 1971,
 ins Russische 1971)
- 1969 Grundriß der Humanparasitologie (2. Auflage 1977,
 3. Auflage 1982)
- 1969 P. BROHMER, Fauna von Deutschland, Herausgabe und
 Gestaltung der 10. Auflage (bis zur 15. Auflage 1982)
- 1975 Ökologie (Wörterbücher der Biologie) (2. Auflage 1983
 mit M. SCHAEFER)
- 1976 Einführung in die Ökologie (2. Auflage 1979, 3. Auflage
 1984)
- 1980 Biologie der Kulturlandschaft
- 1985 Ein Zeitbild vom Werden der Ökologie

Ich möchte ganz kurz auf die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand der ökologischen Forschung eingehen, bevor ich das Werk von Wolfgang Tischler zu diesem Wissenschaftsgebiet in Beziehung setze. Die Entwicklung der Ökologie als Wissenschaft ist gerade in letzter Zeit häufiger Thema von Analysen gewesen (z.B. REISE 1980; TISCHLER 1981, 1987; KINGSLAND 1985; MCINTOSH 1985; TREPL 1987).

Die Ökologie wurzelt in ihrer Entwicklung in der Naturgeschichte. In dem letzten und diesem Jahrhundert gab es ein Nebeneinander holistischer und individualistischer Konzepte. Aus der ersten Betrachtungsweise haben sich die Synökologie und Biozönoseforschung etabliert. Der letztgenannten sind Gebiete wie Autökologie und Populationsökologie zuzuordnen. Andere Zugänge - wie Nischenbetrachtung, Analyse von Feind-Beute-Beziehungen oder interspezifischer Konkurrenz - trachten, Holismus und Individualismus zu vereinen. Seit den 50er Jahren hat eine 'Verwissenschaftlichung', Scientifizierung der Ökologie eingesetzt, mit Quantifizierung, Mathematisierung, Hypothesenbildung (mit dem Bemühen der Falsifizierung der Hypothesen), System-Betrachtung. Der Begriff 'ökologisches System' ist zentral geworden

Was ist ein ökologisches System? Zwei oder mehr Komponenten, die interagieren. Ein Komplex, dessen Komponenten miteinander kommunizieren, d.h. in steter Wechselwirkung stehen. Systeme haben dadurch eine besondere Ordnung oder Struktur. Die Komponenten sind Organismen, Populationen oder Gruppen von Populationen. Ökologische Systeme (oder Ökosysteme s.l.) können Ein-Arten-Systeme (Monosysteme nach TISCHLER), Zwei-Arten-Systeme (Bisysteme nach TISCHLER), Mehrarten-Systeme (Polysysteme, biozönotische Konnekte nach TISCHLER) oder komplexe Ökosysteme s. str. sein. Wechselwirkungen beziehen sich auf aktuelle Situationen und historische Abläufe (also Evolutionsvorgänge), betreffen also proximate und ultimate Wirkungen. Man muß sich darüber klar sein, daß ein vom Beobachter erkanntes und abgegrenztes ökologisches System mit seinen Elementen und Verknüpfungen ein Konstrukt des menschlichen Geistes ist; auch besteht hier das Problem der Grenze. Einfache Systeme ("small-number-systems") lassen sich relativ leicht beschreiben. Sehr komplexe Systeme ("large-number-systems") gehorchen den Gesetzen der statistischen Mechanik; die Komponenten interagieren zufällig, die Prozesse sind jedoch beschreibbar. (Ein Beispiel wäre die Zersetzung toter organischer Substanz gemessen an der Respiration der Mikroflora). Ökologische Systeme sind - als Systeme mittlerer Komplexität ("medium-number-systems") - einer Analyse sehr schwer zugänglich (O'NEILL et al. 1986).

In der Entwicklung der Ökologie gibt es also drei Linien: Der Holismus betont die Ganzheit, die Integration von Systemen; die Einheit ist mehr als die Summe ihrer Teile. Beispiele sind Konzepte über 'Superorganismus', Lebensgemeinschaften, ökologisches Gleichgewicht, Sukzession, Klimax. Der Individualismus betrachtet einzelne Populationen und bemüht sich, daraus höhere Einheiten aufzubauen. Der Reduktionismus versucht, als erklärender Reduktionismus das Ganze in seine Teile zu zerlegen, um es zu verstehen, als abstrahierender ('synthetischer') Reduktionismus eine Rückführung auf allgemeine Gesetze, Quantitäten.

Eine Analyse der thematischen Schwerpunkte ökologischer Forschung in heutiger Zeit macht nach meiner Ansicht eine ökologische Forschungskrise offenbar. Sie hat sich aus dem Spannungsfeld zwischen theoretischen Modellvorstellungen, die vor allem mit EVELYN HUTCHINSON und ROBERT MACARTHUR weite Verbreitung in der ökologischen Literatur fanden, und realen deskriptiven oder experimentellen Befunden entwickelt. Ziel der Theoretiker war es, einfache Regeln dafür zu finden, wie Arten in der Umwelt eingenischt sind, oder mathematische Modelle zu erstellen, die als Grundgesetze der Ökologie dienen können. Es klappt eine Lücke zwischen Theorie und Realität, eine Deckungsungleichheit, die sich nun, nach einer Periode optimistischer und vielleicht sogar naiver Theoriegläubigkeit, auch in der Gedankenwelt der Ökologen manifestiert. Es hat sich in der Ökologie eine Fülle von leichtfertig formulierten, ungeprüften Modellen angesammelt. Deterministischen Vorstellungen stehen die Phänomene der Stochastik und Variabilität ökologischer Systeme gegenüber.

lang das Fach Pflanzenpathologie vertrat. Aus der Tätigkeit im Bereich der Allgemeinen Ökologie und der Agrarökologie - in der Lehre wurde auch eine Vorlesung über Humanparasitologie angeboten - hatte sich die 'Abteilung für Ökologie und Angewandte Biologie' entwickelt. In dieser schöpferischen Zeit kam es zu vielen internationalen Kontakten, vor allem nach Skandinavien und nach Osteuropa; im Jahre 1973 wurde Wolfgang Tischler zum Ausländischen Ehrenmitglied der Entomologischen Gesellschaft der Akademie der Wissenschaften der UdSSR berufen. 1963 wurde die Abteilung in einen 'Lehrstuhl für Allgemeine und Landschaftsökologie' umgewandelt, 1966 wurde Wolfgang Tischler zum ordentlichen Professor ernannt und hatte den ersten Lehrstuhl für Ökologie in Deutschland inne (es ist dies auch heute noch eines der wenigen Ordinariate für Ökologie an einem Zoologischen Institut in der Bundesrepublik). In der Forschung stand eine weite Spanne von Themen von experimentell-autökologischen Studien über biozönotische Analysen bis zu theoretischen Betrachtungen im Vordergrund. Im Jahre 1977 wurde Wolfgang Tischler emeritiert.

Wolfgang Tischler hat etwa 100 ökologische Arbeiten publiziert. Seine wissenschaftliche Vielseitigkeit und Produktivität wird aber nicht durch diese Meßgröße, sondern eher dadurch dokumentiert, daß unter diesen Veröffentlichungen eine größere Anzahl von Büchern aus dem gesamten Bereich der Ökologie ist, die im folgenden aufgezählt seien (vgl. Literatur):

- 1949 Grundzüge der terrestrischen Tierökologie
- 1955 Synökologie der Landtiere
- 1957 Ökologie der Landtiere
- 1957 Pflanzenpathologie
- 1965 Agrarökologie (übersetzt ins Polnische 1971,
 ins Russische 1971)
- 1969 Grundriß der Humanparasitologie (2. Auflage 1977,
 3. Auflage 1982)
- 1969 P. BROHMER, Fauna von Deutschland, Herausgabe und
 Gestaltung der 10. Auflage (bis zur 15. Auflage 1982)
- 1975 Ökologie (Wörterbücher der Biologie) (2. Auflage 1983
 mit M. SCHAEFER)
- 1976 Einführung in die Ökologie (2. Auflage 1979, 3. Auflage
 1984)
- 1980 Biologie der Kulturlandschaft
- 1985 Ein Zeitbild vom Werden der Ökologie

Ich möchte ganz kurz auf die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand der ökologischen Forschung eingehen, bevor ich das Werk von Wolfgang Tischler zu diesem Wissenschaftsgebiet in Beziehung setze. Die Entwicklung der Ökologie als Wissenschaft ist gerade in letzter Zeit häufiger Thema von Analysen gewesen (z.B. REISE 1980; TISCHLER 1981, 1987; KINGSLAND 1985; MCINTOSH 1985; TREPL 1987).

Die Ökologie wurzelt in ihrer Entwicklung in der Naturgeschichte. In dem letzten und diesem Jahrhundert gab es ein Nebeneinander holistischer und individualistischer Konzepte. Aus der ersten Betrachtungsweise haben sich die Synökologie und Biozönoseforschung etabliert. Der letztgenannten sind Gebiete wie Autökologie und Populationsökologie zuzuordnen. Andere Zugänge - wie Nischenbetrachtung, Analyse von Feind-Beute-Beziehungen oder interspezifischer Konkurrenz - trachten, Holismus und Individualismus zu vereinen. Seit den 50er Jahren hat eine 'Verwissenschaftlichung', Scientifizierung der Ökologie eingesetzt, mit Quantifizierung, Mathematisierung, Hypothesenbildung (mit dem Bemühen der Falsifizierung der Hypothesen), System-Betrachtung. Der Begriff 'ökologisches System' ist zentral geworden

Was ist ein ökologisches System? Zwei oder mehr Komponenten, die interagieren. Ein Komplex, dessen Komponenten miteinander kommunizieren, d.h. in steter Wechselwirkung stehen. Systeme haben dadurch eine besondere Ordnung oder Struktur. Die Komponenten sind Organismen, Populationen oder Gruppen von Populationen. Ökologische Systeme (oder Ökosysteme s.l.) können Ein-Arten-Systeme (Monosysteme nach TISCHLER), Zwei-Arten-Systeme (Bisysteme nach TISCHLER), Mehrarten-Systeme (Polysysteme, biozönotische Konnekte nach TISCHLER) oder komplexe Ökosysteme s. str. sein. Wechselwirkungen beziehen sich auf aktuelle Situationen und historische Abläufe (also Evolutionsvorgänge), betreffen also proximate und ultimate Wirkungen. Man muß sich darüber klar sein, daß ein vom Beobachter erkanntes und abgegrenztes ökologisches System mit seinen Elementen und Verknüpfungen ein Konstrukt des menschlichen Geistes ist; auch besteht hier das Problem der Grenze. Einfache Systeme ("small-number-systems") lassen sich relativ leicht beschreiben. Sehr komplexe Systeme ("large-number-systems") gehorchen den Gesetzen der statistischen Mechanik; die Komponenten interagieren zufällig, die Prozesse sind jedoch beschreibbar. (Ein Beispiel wäre die Zersetzung toter organischer Substanz gemessen an der Respiration der Mikroflora). Ökologische Systeme sind - als Systeme mittlerer Komplexität ("medium-number-systems") - einer Analyse sehr schwer zugänglich (O'NEILL et al. 1986).

In der Entwicklung der Ökologie gibt es also drei Linien: Der Holismus betont die Ganzheit, die Integration von Systemen; die Einheit ist mehr als die Summe ihrer Teile. Beispiele sind Konzepte über 'Superorganismus', Lebensgemeinschaften, ökologisches Gleichgewicht, Sukzession, Klimax. Der Individualismus betrachtet einzelne Populationen und bemüht sich, daraus höhere Einheiten aufzubauen. Der Reduktionismus versucht, als erklärender Reduktionismus das Ganze in seine Teile zu zerlegen, um es zu verstehen, als abstrahierender ('synthetischer') Reduktionismus eine Rückführung auf allgemeine Gesetze, Quantitäten.

Eine Analyse der thematischen Schwerpunkte ökologischer Forschung in heutiger Zeit macht nach meiner Ansicht eine ökologische Forschungskrise offenbar. Sie hat sich aus dem Spannungsfeld zwischen theoretischen Modellvorstellungen, die vor allem mit EVELYN HUTCHINSON und ROBERT MACARTHUR weite Verbreitung in der ökologischen Literatur fanden, und realen deskriptiven oder experimentellen Befunden entwickelt. Ziel der Theoretiker war es, einfache Regeln dafür zu finden, wie Arten in der Umwelt eingenischt sind, oder mathematische Modelle zu erstellen, die als Grundgesetze der Ökologie dienen können. Es klappt eine Lücke zwischen Theorie und Realität, eine Deckungsungleichheit, die sich nun, nach einer Periode optimistischer und vielleicht sogar naiver Theoriegläubigkeit, auch in der Gedankenwelt der Ökologen manifestiert. Es hat sich in der Ökologie eine Fülle von leichtfertig formulierten, ungeprüften Modellen angesammelt. Deterministischen Vorstellungen stehen die Phänomene der Stochastik und Variabilität ökologischer Systeme gegenüber.

Dazu vielleicht kurz vier Beispiele aus zoologischer Sicht:

(I) Die Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz für die Strukturierung von Tiergemeinschaften wurde - ausgehend von einfachen Modellvorstellungen - lange Zeit maßlos überschätzt; heute ist gewiß, daß Konkurrenz in realen 'Gemeinschaften' entweder geringere Bedeutung hat oder schwer nachzuweisen ist.

(II) In der Frage der Struktur von Phytophagen-Gemeinschaften auf bestimmten Pflanzenarten herrscht eine gewisse Ratlosigkeit. Artenzahl und Aufteilung der Ressourcen folgen nicht nur Gesetzmäßigkeiten, die sich aus Kolonisationszeit, Arealgröße oder Nahrungsqualität der Pflanze ergeben. Offenbar spielt der Zufall eine große Rolle.

(III) Die Bedeutung des Feinddrucks als dichteabhängiger Faktor für die Regulation von Tierpopulationen ist lange Zeit überschätzt worden. Es mehren sich die Zeichen, daß stochastische Wirkungen, gekoppelt vor allem an abiotische (klimatische) Faktoren, eine große Rolle spielen.

(IV) Die Diversitäts-Stabilitäts-Hypothese - nun zum Teil Historie, aber immer wieder aufgewärmt - ist ein Art Selbstzweck geworden. Sie ist vielleicht theoretisch gar nicht zwingend beweisbar; vor allem fällt auf, wie unzulänglich experimentelle Beweise für Gültigkeit oder Ungültigkeit dieser Hypothese geführt werden.

Der Beitrag WOLFGANG TISCHLERs zur Ökologie manifestiert sich auf verschiedenen Ebenen der Betrachtung und Analyse.

Der biologische Ansatz, der sich schon in den Arbeiten über Getreidewanzen dokumentiert, stellt die Lebensweise der Arten in den Mittelpunkt und versucht, über eine detaillierte Deskription der Bionomie mit dem Blick für das Wesentliche den biologische Hintergrund für ökologische Phänomene zu erkennen. In der 'Agrarökologie' gibt es viele Beispiele dafür und es gelang auch, die 'Synanthropie' als Phänomen auf biologische Anpassungen der Arten zurückzuführen.

Der analytische, experimentell-ökologische Ansatz wird zum einen in den mehr autökologisch orientierten Arbeiten sichtbar, wobei auch hier die autökologische Analyse kein Selbstzweck ist, sondern sich an einem ökologischen Problem orientiert (z.B. der Frage, warum die Wanze *Ischnodemus sabuleti* im Gegensatz zu ihrer nordamerikanischen Verwandten *Blissus leucopterus* kein Getreideschädling ist). Aber auch viele der freilandökologischen Arbeiten nutzen die Kulturlandschaft als ein synökologisches Großexperiment.

Der landschaftsökologische Ansatz versucht, ausgehend von Arten, Tierpopulationen und Tiergemeinschaften mehr in struktureller Hinsicht Verknüpfungen zwischen diesen und Eigenschaften des untersuchten Lebensraumes oder Lebensraumkomplexes herzustellen. Ein gutes Beispiel sind die Heckenuntersuchungen und die Analysen der Tierwelt der Agrarlandschaft, aber auch die Arbeiten über Strukturen und Grenzen in ökologischen Systemen.

Der Systemansatz stellt biozönotische Konnexen in den Mittelpunkt und untersucht die mannigfachen Interrelationen zwischen Strukturelementen und der Fauna, sowie zwischen wichtigen Tier- und Pflanzenpopulationen. Beispiele sind *Angelica sylvestris* als strukturbestimmendes Element oder das System Erle-Erlenblattkäfer.

Die Fähigkeit zur Synthese, zur Ordnung des Wissens hat zu vielen begrifflichen Klärungen geführt, die - vor allem in der Anfangszeit - die ökologischen Arbeiten von Wolfgang Tischler durchziehen. Hierbei hat er sich von den häufig fruchtlosen Streitigkeiten um terminologische Fragen distanziert und zur Versachlichung der Debatte beigetragen. In diesem Zusammenhang sei auf die Grundbegriffe autökologischer Forschung (in "Grundzüge

der terrestrischen Tierökologie", 1949) und synökologischer Forschung (als Zusammenfassung mehrerer Aufsätze in "Synökologie der Landtiere", 1955) hingewiesen.

Schließlich hat sich Wolfgang Tischler unter Nutzung seiner umfassenden Kenntnis der ökologischen Literatur und seiner Interessen in Philosophie, Literatur und Geschichte um die Stellung der Ökologie als Wissenschaft und um ihre weitere Entwicklung Gedanken gemacht. Dabei plädiert er für eine Synthese holistischer und individualistischer Konzepte und für die Gleichberechtigung qualitativer und quantitativer Betrachtungsweisen.

Diese Anstöße und die 'Krise in der Ökologie als Wissenschaft' sollten Anlaß dazu sein, über sinnvolle Schwerpunkte zukünftiger ökologischer Forschung nachzudenken.

In Anknüpfung an den von Wolfgang Tischler gewiesenen Weg lassen sich aus biologischer Sicht einige Perspektiven für sinnvolle Forschungsinhalte in der Ökologie aufzeigen. Die Biologie ist die Kernwissenschaft der Ökologie. Forschungsgegenstand sind ökologische Systeme unterschiedlicher Größenordnung vom Organismus und der Population mit ihrem Geflecht von Umweltbeziehungen bis zu Großlandschaften (Biome). Dabei ist das Studium der Ökophysiologie von Arten nur dann von ökologischer Bedeutung, wenn es in den Zusammenhang von Systemwirkungen, d.h. interorganismerischer oder interpopulärer Relationen gestellt werden kann. Beziehungen zwischen Systemelementen sind vor allem Informationsflüsse zwischen Populationen und damit Steuerungsgrößen für Funktionen und Prozesse in ökologischen Systemen unterschiedlicher Größenordnung und Komplexität (Biosysteme, biozönotische Konnekte, Lebensgemeinschaften).

In natürlichen und anthropogen bedingten Systemen sind Arten in größeren oder kleineren Gemeinschaften vergesellschaftet. Diese Populationen wirken aufeinander, häufig in komplexen Wirkungsketten oder Wirkungsnetzen. Der Ökologe muß diese Interaktionen aufspüren, die die Struktur, die Leistung, die Funktion ökologischer Systeme bedingen.

Man sollte sich also ein ökologisches System als Untersuchungsobjekt abgrenzen, Lebewesen (Populationen) als Bestandteile (Komponenten) dieses Systems erkennen, Hypothesen und Modellvorstellungen formulieren, versuchen, diese über Deskription und Experimente zu verifizieren oder zu falsifizieren und somit zu einem Verständnis der Funktion des Systems (Wie?-Frage) und der Anpassungen seiner Komponenten über Evolutionsvorgänge (Warum?-Frage) zu kommen.

Auf die Notwendigkeit eines vielschichtigen Ansatzes in der ökologischen Forschung und den Zwang zur Selbstbescheidung bei der Erwartung von Resultaten hat Wolfgang Tischler in seinem "Zeitbild vom Werden der Ökologie" (1985, S. 143) hingewiesen: "Für mich waren immer Analyse und Synthese, Reduktionismus (Vereinfachung) und Holismus (Gesamtschau), Quantität und Qualität zwei gleichwertige, sich ergänzende Seiten. Ich meine, daß zur Kunst des Ökologen der Mut zur Vereinfachung gehört, ohne unbedingt zu einer mathematischen Formulierung kommen zu müssen. Man sollte daher auch Qualitäten anerkennen, ohne sie um jeden Preis auflösen zu wollen. Je mehr man die Erscheinung des Lebens in seiner Vielfalt erforschen will, zu je größeren Einheiten man vordringt, desto geringer wird die Möglichkeit zu allgemeingültigen Aussagen. Der Ökologe kann daher nur bestimmte Tendenzen und Prinzipien aufzeigen. Damit sollte er sich begnügen."

Literatur

MCINTOSH R.P., 1985: The background of ecology. Concept and theory. Cambridge (Cambridge University Press): 383 p.

- KINGSLAND S.E., 1985: Modelling nature. Episodes in the history of population ecology. Chicago/London (University of Chicago Press): 267 p.
- O'NEILL R.V., DEANGELIS D.L., WAIDE J.B., ALLEN T.F.H., 1986: A hierarchical concept of ecosystems. Princeton (Princeton Univ. Press): 253 S.
- REISE K., 1980: Hundert Jahre Biozönose. Die Evolution eines ökologischen Begriffs. Naturwiss. Rundschau 33: 328-335.
- TISCHLER W., 1949: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig (Vieweg): 220 S.
- TISCHLER W., 1955: Synökologie der Landtiere. Stuttgart (G. Fischer): 415 S.
- TISCHLER W., 1957: Pflanzenpathologie. In: (Ed. L. v. BERTALANFFY) Handbuch der Biologie 7: 177-232. Wiesbaden (Akademische Verlagsanstalt), 1962. (Einzeldruck 1957).
- TISCHLER W., 1957: Ökologie der Landtiere. In: (Ed. L. v. BERTALANFFY): Handbuch der Biologie 3: 49-114. Wiesbaden (Akademische Verlagsanstalt), 1963. (Einzeldruck 1957).
- TISCHLER W., 1965: Agrarökologie. Jena (Fischer): 499 S.
- TISCHLER W., 1969: Grundriß der Humanparasitologie. Jena (Fischer): 178 S.
- TISCHLER W., 1975: Ökologie, mit besonderer Berücksichtigung der Parasitologie (Wörterbücher der Biologie). Jena/Stuttgart (Fischer): 125 S.
- TISCHLER W., 1976: Einführung in die Ökologie. Stuttgart (Fischer): 307 S.
- TISCHLER W., 1980: Biologie der Kulturlandschaft.
- TISCHLER W., 1981: Historische Entwicklung der Ökologie und ihre heutige Situation. Zool. Anz. 207: 223-237.
- TISCHLER W., 1985: Ein Zeitbild vom Werden der Ökologie. Kiel (Selbstverlag): 200 S.
- TISCHLER W., 1987: Naturgeschichte und Ökologie. Zool. Anz. 219: 297-304.
- TREPL L., 1987: Geschichte der Ökologie: vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart. Frankfurt (Athenäum): 280 S.

Biological processes in forest ecosystems (Enigmas of European beech)

John Phillipson

Synopsis

Biologische Prozesse sind in ihren Ausprägungen und ihren Raten - beeinflusst durch abiotische Faktoren wie Temperatur, Niederschlag, Gesteinsuntergrund - wichtige Determinanten für Struktur und Funktion in Ökosystemen. Die unterschiedlichen Strukturen von Ökosystemen - gegeben z.B. durch Sukzessionsphasen der Pflanzengesellschaft oder als vom Menschen geprägte Monokultur - sind weit besser bekannt als Unterschiede oder Ähnlichkeiten in den funktionellen Attributen. Durch Manipulation von Ökosystemen oder Ansiedlung von Pflanzenpopulationen am Rand ihrer geographischen Verbreitung gewinnt die Frage von Ähnlichkeiten oder Unterschieden zwischen Struktur und Funktion von Ökosystemen, in denen dieselben Pflanzenarten dominieren, an Bedeutung. Es werden folgende Hypothesen geprüft: (I) Ökosysteme mit einer unterschiedlichen Struktur haben unterschiedliche funktionelle Merkmale; (II) Ökosysteme mit ähnlicher Struktur sind auch in ihren funktionellen Eigenschaften ähnlich. Hierzu werden vier Themen behandelt:

- die Verbreitung der Buche in Großbritannien in Vergangenheit und Gegenwart;
- die Struktur von drei unterschiedlichen Buchenwäldern (Brogden's Belt bei Oxford, Großbritannien; Solling und Göttinger Wald in Südniedersachsen, Bundesrepublik Deutschland);
- die Kronenfauna der Buche und
- die Bodenfauna mit dem Prozeß der Streuzersetzung.

Im Verteilungsmuster der phytophagen Insekten der Kronenschicht von Brogden's Belt und Solling ergeben sich Gemeinsamkeiten (für *Chimabacche fagella* und *Operophtera brumata*) und Unterschiede (für *Rhynchaenus fagi*). Der Fraß durch Phyllophage ist mit etwa 5% der Blattfläche pro Jahr in der Größenordnung vergleichbar und erfolgt in beiden Ökosystemen vor allem in den ersten 6 Wochen nach Erscheinen der Blätter. Die Rate der Kohlendioxidproduktion ist im Solling etwa 1.5mal so groß wie in Brogden's Belt; diese Relation entspricht dem jährlichen Streufall von nicht-holzigem Pflanzenmaterial in beiden Ökosystemen. Die unterschiedlichen Bodenbiota haben also eine vergleichbare Leistung. Allerdings erfolgt die Mineralisation von Stickstoff und Phosphor in unterschiedlichen Raten. Jedes Ökosystem hat charakteristische, nur ihm eigene Besonderheiten, die Struktur und Funktion beeinflussen. Auf der anderen Seite können offenbar strukturell ähnliche und strukturell unterschiedliche Ökosysteme ähnliche funktionelle Merkmale haben.

Beech forest, canopy fauna, decomposition, distribution, *Fagus sylvatica*, soil fauna.

1. Introduction

Comparative studies frequently give rise to intriguing puzzles. The present contribution compares selected aspects of research in three european beechwoods located at similar latitudes; Solling (FRG 51°47'N, 9°34'E), Göttingen (FRG 51°31'N, 9°55'E) and Oxford

(UK 51°45'N, 1°15'W). The British beechwood, known as Brogden's Belt, occurs close to the generally accepted north-western margin of the distribution of naturally occurring *Fagus sylvatica* L. whereas the forests at Solling and Göttingen are more centrally placed.

Four aspects are dealt with (I) the past, and present, distribution of beech in Britain (II) the structure and functioning of the three contrasting beechwoods (III) the faunas of beech canopies and (IV) soil faunas and litter decomposition.

Two, at first sight trivial, hypotheses are considered:

- ecosystems with differing structures possess differing functional attributes.
- ecosystems with similar structures possess similar functional attributes.

2. Beech in Britain: its distribution past and present

DIERSCHKE (1985) wrote "The absence of natural *Fagus* in Ireland and the greater part of Great Britain is astonishing to the central European botanist." There is good reason for the British to join central Europeans in their astonishment. The currently held view about beech in Britain is that the species arrived naturally in the south-east ca. 6000 BC, some five hundred years before the formation of the English Channel and the separation of Britain from the mainland. The period 5500 to 3200 BC, variously known as the Flandrian Early-Temperate (Fl. II) or Atlantic, was warm and wet; the mean annual temperature being 2 to 3°C higher than that experienced today. It is argued that under such conditions the newly arrived *Fagus* was unable to penetrate the already established lowland mosaic of mixed deciduous forest dominated by *Tilia cordata* in association with, among other species, *Quercus* spp., *Ulmus* spp. and *Fraxinus excelsior* (RACKHAM 1986). It has been suggested by GODWIN (1975) that beech could only become dominant after forest clearance or the abandonment of fields, especially on limestone in southern England. There is, in my view, sufficient circumstantial evidence to warrant a re-appraisal of the generally accepted scenario.

Lack of suitable pollen profiles in calcareous soils has led to much speculation about the species composition of natural forests in southern England during the period 5500 to 3200 BC. As depicted by RACKHAM (1986) *Tilia* is thought to have dominated the south and south-east of England ca. 4500 BC, although by 3000 BC the nature of the woodland overlying the soils derived from Jurassic limestone and Cretaceous chalk seems to be less certain (RACKHAM 1980 and Fig. 1). There is a distinct possibility that beech was more abundant in the 'uncertain' area ca. 4500 BC than currently supposed. There are four types of evidence that lead me to this conclusion (I) the distribution pattern of known 'fossil' remains of beech (II) the competitive ability of beech growing in shallow calcareous soils (III) vegetation succession on chalk and limestone soils and (IV) the number of insect species associated with beech in Britain.

The distribution of 'fossil' beech remains shows quite clearly that the highest frequencies of beech pollen recorded for the periods 7000 to 5000 BC (pollen zone VI) and 5000 to 3200 BC (pollen zone VIIa) are concentrated around the margins of the mainly calcareous 'uncertain' area of the wildwood province map of ca. 3000 BC, while macro-remains are known from its northern border. Furthermore, the majority of high frequency sites are within 10-15 kilometres of present day rendzina soils over chalk and limestone (Fig. 1). It may be inferred that in the millennia immediately following the separation of Britain from mainland Europe *F. sylvatica* was probably most abundant on calcareous soils.

In terms of competitive ability *Fagus* and *Fraxinus* are highly favoured on dampish, shal-

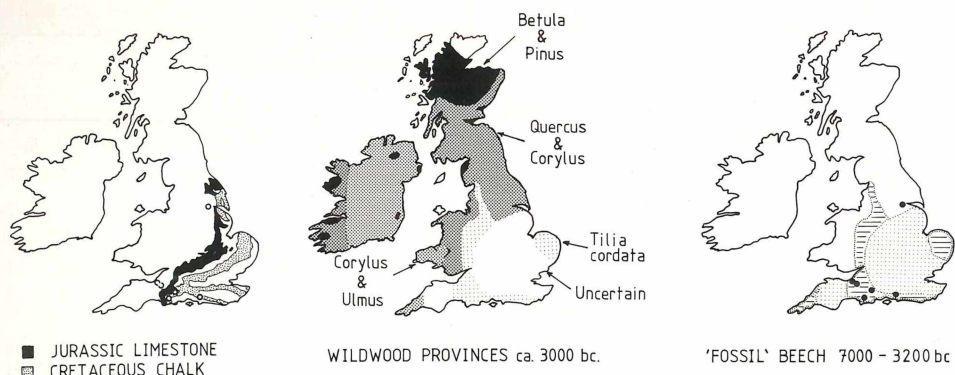


Fig. 1: Geology, wildwood, and 'fossil' beech in Britain.

low calcareous soils (ELLENBERG 1978). With the assumption that *Fagus* and the other tree species have not undergone marked changes in their ecological/physiological requirements since ca. 6000 BC it is quite probable that *Fagus* and *Fraxinus* were well established on the shallow calcareous soils of Britain ca. 4000 to 3000 BC.

Research on vegetation succession in southern Britain has shown quite clearly that although *Fagus* migrates much more slowly than *Fraxinus* it steadily invades *Crataegus* shrub and young ashwood on calcareous soils and eventually becomes dominant (WATT 1934). *Quercus*, by contrast, comes to dominate damper clay soils. Again it seems eminently reasonable to postulate that during the Flandrian Early-Temperate period (5500 to 3200 BC) *Fagus* may have been quite common in those areas of southern Britain characterised by shallow calcareous soils.

The number of species of insects associated with various trees is said to reflect not only the length of time that a tree species has been continuously resident in Britain but also the tree's abundance throughout that time (KENNEDY, SOUTHWOOD 1984). The observed number of insect species associated with *Fagus sylvatica*, when compared with those of other tree species, shows little deviation from the expected number predicted by both time of residence and present day abundance (Fig. 2).

The 'closeness of fit' in both regressions is somewhat surprising when one recognises that *Fagus* was extensively planted in Britain during the 18th and 19th centuries and now occurs over most of the British Isles (PERRING, WALTERS 1976). Under such circum-

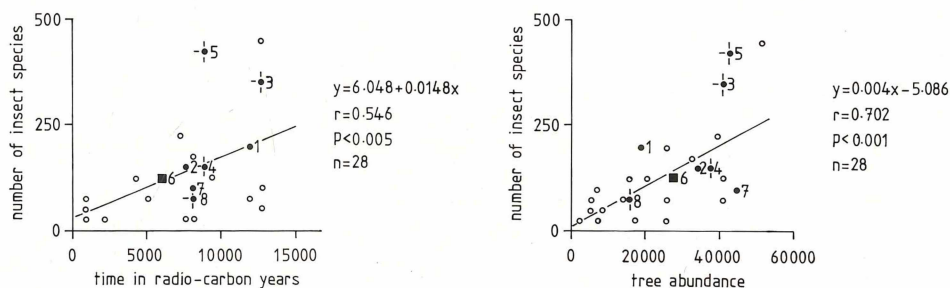


Fig. 2: Number of insect species versus 'residence time' and 'present day abundance' of trees in Britain.

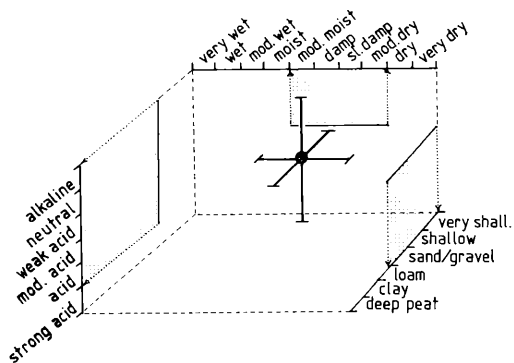


Fig. 3: Soil conditions that favour beech.

stances one would have expected the observed number of insect species to deviate markedly from the expected number as predicted by present day abundance.

There is a distinct possibility that beech occupied a bigger area of land in the past than is currently believed. Whether this missing beech of yesteryear earlier occupied the shallow chalk and limestone soils of south England is unknown but it is a plausible hypothesis that it did. The distribution of native beech in the U.K. is a problem not yet satisfactorily resolved. Whether natural or not the present day beechwoods of Europe are, or have been, manipulated in some way by man.

3. The structure of beechwoods

Beech survives and grows well in a wide variety of soil conditions, these range from moderately moist to moderately dry shallow or sandy soils which can be either acid or alkaline (Fig. 3). Soil type is frequently reflected by the species composition of the generally sparse ground flora (Tab. 1). The twelve species of the *Luzulo-Fagetum* at Solling reflect the sandy, acid soil of pH 3.7; while the thirty-nine species rich *Mercuriali-Fagetum* at Brogden's Belt is characteristic of the shallow rendzina soil at pH 7.6. At Göttinger Wald the mull rendzinas support a *Melico-Fagetum* association, of which the *Mercurialis* sub-association in soils of pH 5.8 to 6.4 has fifty-six recorded species - thirty-eight of them typical of base-rich soils.

Tab. 1: Ground floras of three contrasting beechwoods

	Solling B1	Brogden's Belt	Göttinger Wald (<i>Mercurialis</i> sub-ass.)
Species of base-poor soils	12	2	5
Species of base-rich soils	0	28	38
Eurytopic	0	9	13
Total	12	39	56

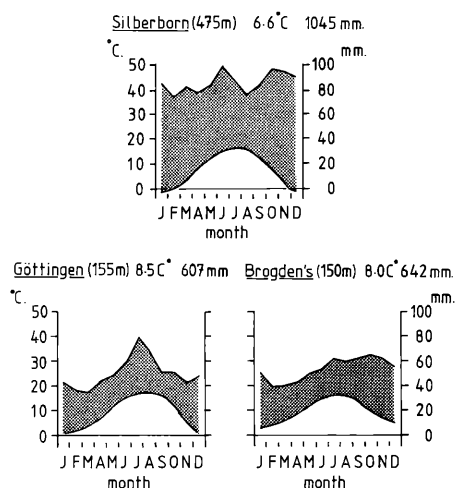


Fig. 4: Temperature and rainfall at Silberborn, Göttingen and Brogden's Belt.

Despite being dominated by the same species of tree the beechwoods at Solling, Brogden's Belt and Göttingen differ in the species structure of their ground floras. They also show differences with respect to climate (Fig. 4). Without doubt Göttingen and Brogden's Belt are climatically more similar to each other than either of them is to Solling. The lower rainfall levels at the two limestone sites carry the implication that soil water deficits in summer are more likely. In addition to soil and climate the age of trees in a stand, and management procedures past and present, have an effect on forest structure and function (Tab. 2). The higher density of younger, taller and thinner trees at Solling, for example, influences the amount of photosynthetic machinery present per unit area; the two-fold difference in leaf area index is indicative of this.

Tab. 2: Characteristics of contrasting beechwoods.

	Solling B1	Brogden's Belt
Age (years)	120	160
Number of stems (per ha)	245	81
Mean top height (m)	25.4	22.4
Mean diam. breast height (cm)	37.1	111.0
Leaf area index (m^2/m^2)	5.88	2.90

4. Fauna of the beech canopy

Recognition of abiotic and biotic similarities and differences between forests inevitably leads to questions about the composition and functional aspects of their faunas. Differences in the quantities of photosynthetic machinery per unit area at Solling and Brogden's Belt have been demonstrated already. Even so the distribution of leaves within individual tree crowns in the two forests exhibits no marked differences (Fig. 5a). One consequence of this would appear to be that the occurrence of leaf damage by macrophagous larvae of *Lepidoptera* is similar in both forests (Fig. 5b). The high levels of damage in the lower canopy are a direct result of the fact that the brachypterous females of the major agents (*Chimabacche fagella* and *Operophtera brumata*), having emerged from pupae in the

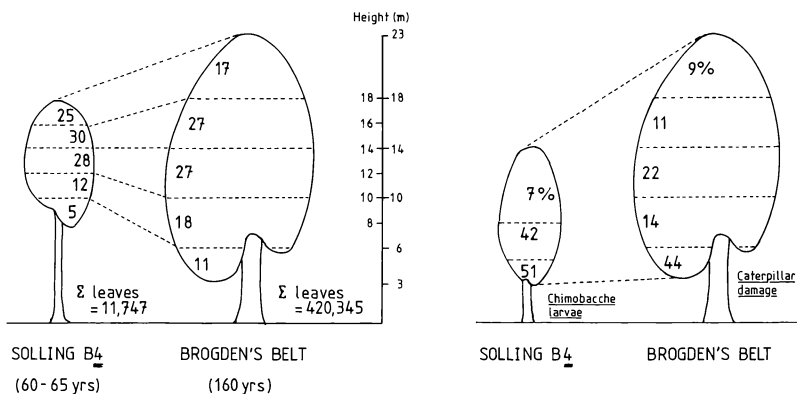


Fig. 5: Solling and Brogden's Belt compared
a) beech leaf distribution (percent)
b) distribution of *macrolepidoptera* larvae.

soil, must climb tree trunks to lay their eggs. They naturally encounter leaves of the lower canopy first.

In contrast to *Chimabacche* and *Operophtera* the females of the other phyllophages that attack beech are able to fly. For example, adults of the curculionid *Rhynchaenus fagi* overwinter away from the leafless beech trees and frequently seek shelter in nearby conifers, although some may overwinter in either bark crevices or in the litter of the forest floor. Following bud-break in the beechwood the adults make their return flight and feed on the newly emerged leaves before laying eggs which give rise to leaf-mining larvae. At Brogden's Belt most adult damage was found in the upper canopy (Fig. 6a).

Unexpectedly, larval damage proved to be greatest in the lower canopy. Do the adults move down the canopy to lay their eggs or is there a differential mortality between canopy strata in the early larval stages? Research by GRIMM (1973) at Solling suggests the latter in that 30 to 56% of larvae in shade and mid-canopy leaves pupated successfully whereas only 10 to 15% did so in sun leaves.

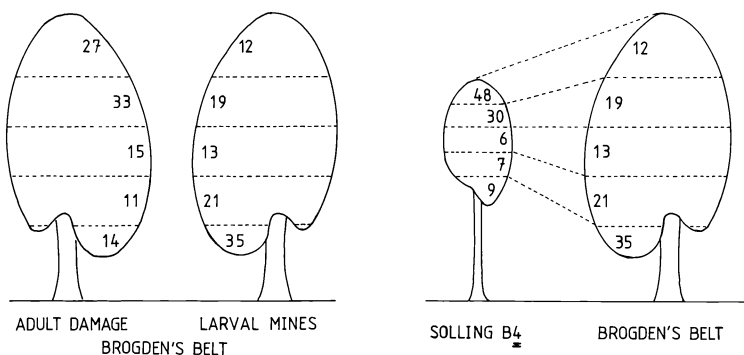


Fig. 6: Solling and Brogden's Belt compared (percentage)
a) *R. fagi* damage at Brogden's Belt
b) damage by *R. fagi* larvae in the two beechwoods.

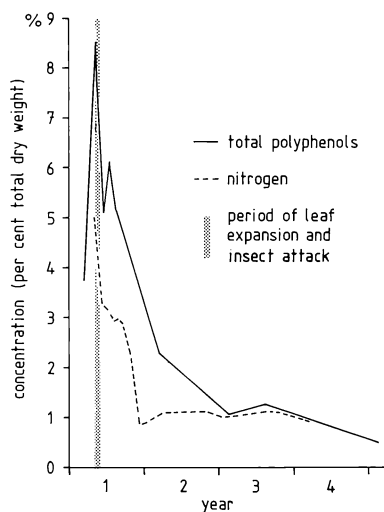


Fig. 7: Total polyphenol and nitrogen content of beech leaves.

There still remains a problem however, the percentage distributions of *Rhynchaenus fagi* larval mines at Brogden's Belt and Solling display obvious differences (Fig. 6b). Are these differences attributable to the location of adult overwintering sites, adult flight and egg laying patterns, or different larval mortality rates? Whatever the answer to this puzzle it is of interest that both forests suffer ca. 5% damage to their total leaf area per year. Moreover most attacks by the phyllophages are initiated over a short period of some six weeks. This is the period from bud-break to full leaf expansion, a time when both nitrogen and polyphenol levels are high (Fig. 7). High levels of phenolic substances are generally thought to be deterrents to larval growth because they tan proteins and reduce the effectiveness of the enzymes which digest them.

In view of the success of the beech phyllophages it would seem that an evolutionary compromise has been reached between the need for nitrogen to build proteins and the impact of growth retarding polyphenols. It has been suggested that the important characteristic may well be the nitrogen to polyphenol ratios rather than the absolute quantities of either. This argument does not stand close inspection in the case of phyllophages at Brogden's Belt, nitrogen to polyphenol ratios remain fairly constant from bud-break to leaf fall. The role of tannins in plant defence may have been overemphasised, a possibility therefore arises that BERNAYS' (1981) argument about polyphenols being phagostimulants for some insect species may well apply to the beech phyllophages. If this is so the phyllophages either tolerate high polyphenol levels for the sake of nitrogen or can, in some way, overcome their ill effects. There can be little doubt that beech operates in a manner quite distinct from that of oak. An intriguing enigma that is worthy of further investigation.

5. Soil fauna and litter decomposition

In spite of the damage caused by phyllophages the beech leaves, through their photosynthetic activities, are responsible for most of the plant production in the forests (Tab. 3). Although the above-ground biomass is greater in the 160 year old wood than at Solling the annual production per unit area is higher in the younger stand. Interestingly, non-woody i.e., mainly leaf production at Solling is ca. 1.5 times that in Brogden's Belt. After leaf ab-

Tab. 3: Biomass, production and litterfall in two beechwoods.

	Solling B1	Brogden's Belt
Above-ground biomass (t/ha·a)	275	449
Wood production (t/ha·a)	6.68	5.16
Non-woody production (t/ha·a)	3.63	2.30
Wood fall (t/ha·a)	?	1.78
Total litter fall (t/ha·a)	> 3.63	4.08

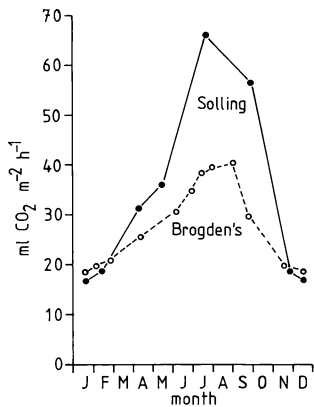


Fig. 8: Carbon dioxide evolution from the soils of two contrasting beechwoods.

scission this non-woody litter becomes a food resource for the soil dwelling organisms which play an active role in breaking down litter and the re-cycling of plant nutrients.

Carbon dioxide is given off during litter breakdown and carbon dioxide evolution from the forest floor is a reasonable index of litter decomposition. It is of interest to note that the amount of CO₂ evolved per unit area per same ratio as found for non-woody litter production (Fig. 8). One can only surmise that the soil organisms in the two woods function in a manner which leads to a similar end result; namely, similar proportions of the total litter are mineralised each year. Similar proportional litter disappearance does not imply mineralisation of similar quantities, or even similar proportions, of individual nutrient elements in the two forests. Affected by soil type the nutrient content of the trees and their litter differs from site to site (Tab. 4). Nitrogen and phosphorus are clearly in shorter supply at Brogden's Belt than they are at Solling.

Tab. 4: Tree and litter nutrient content as percentage of biomass.

	Above ground (kg/ha d.w.)	Ca	N	P	K
Trees					
Brogden's Belt	448969	0.12	0.10	0.01	0.10
Solling B1	275005	0.11	0.21	0.03	0.10
Litter					
Brogden's Belt	23777	0.58	0.34	0.02	0.17
Solling B1	29700	0.31	2.73	0.18	0.28

Tab. 5: Selection of animal densities and biomasses in three beechwoods.

	Density (no./m ²)			Biomass (mg d.w./m ²)		
	Solling B1a	Göttingen	Brogden's	Solling B1a	Göttingen	Brogden's
<i>Nematoda</i>	11.9x10 ⁶	0.691x10 ⁶	0.386x10 ⁶	2139	28	15
<i>Enchytraeidae</i>	108000	20000	15000	1640	700	382
<i>Lumbricidae</i>	19	235	165	168	9800	8200
<i>Acarina</i> (part)	344000	26000	?	1902	180	?
<i>Collembola</i>	3000	37000	?	246	150	?
<i>Diptera</i> (larvae)	7400	2847	442	628	167	34
<i>Isopoda</i>	0	207	480	0	36	52
<i>Mollusca</i>	?	120	679	?	430	442

Even though proportional litter disappearance at the two sites is similar the faunas which help effect that disappearance exhibit different structural features (Tab. 5). In terms of animal numbers the two forests on limestone soils are clearly more similar to one another than either of them is to the forest growing on sandy, acid soil. Biomass values make the distinction even more obvious. At Solling the soil fauna is dominated by *Nematoda*, *Enchytraeidae* and *Oribatida* while at Göttinger Wald and Brogden's Belt the faunas are characterised by *Lumbricidae*.

It is not difficult to determine the relative roles of the animal groups in the different forest types. At Brogden's Belt this was achieved by the well known, but sometimes criticised, litter bag technique (Fig. 9). The tethered leaf approach, which showed the greatest loss rates of litter, was not pursued because after a period of one year the losses brought about by mechanical factors such as wind and handling could not be separated from those caused by soil organisms.

As Fig. 9 shows, fitted curves of litter disappearance indicate that although losses from bags of different mesh-size were differential during the first year they were virtually identical during the second year. The inference to be drawn from these results is that the macrofauna plays a particularly important role during the first year of litter breakdown. The relative roles of the agents responsible for litter breakdown can be further elucidated by means of simple arithmetic manipulation of the data.

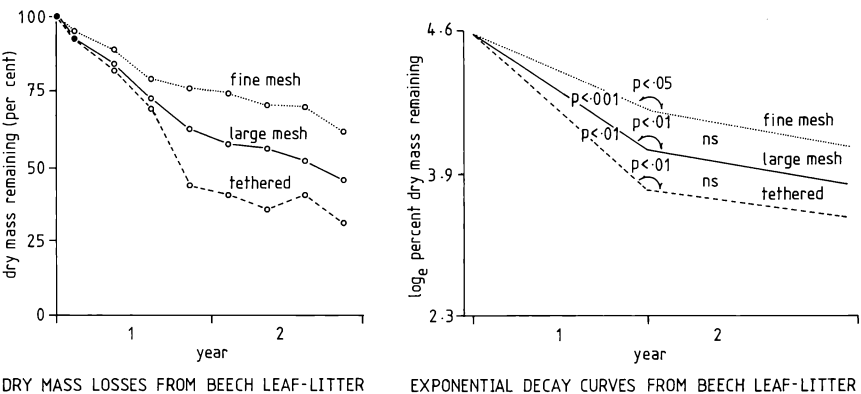


Fig. 9: Disappearance of leaf litter from bags of different mesh-size.

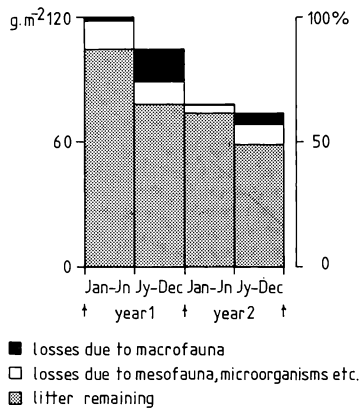


Fig. 10: Apportionment of leaf-litter losses between macrofauna and other agents.

Proportional weight loss from fine mesh bags is:

$$p = \frac{f_n - f_{n+1}}{f_n}$$

where f_n and f_{n+1} are resource weights in fine mesh bags at times t_n and t_{n+1} .

Losses due to mesofauna and other agents is:

$$m = l_n \times p$$

where l_n is resource weight in large mesh bag at time t_n .

Losses attributable to macrofauna:

$$M = (l_n - l_{n+1}) - m$$

where l_{n+1} is resource weight in large mesh bag at time t_{n+1} .

The results of such calculations show quite clearly that the macrofauna at Brogden's Belt not only makes its greatest contribution during the first year of the decomposition process but also that it is especially active during the autumn and winter periods (Fig. 10). Whether this is a function of autumn litter fall or summer drought remains to be determined. Although the losses attributable to macrofauna can be distinguished easily it is more difficult to separate the losses caused by mesofauna, microorganisms and leaching. A clue to the

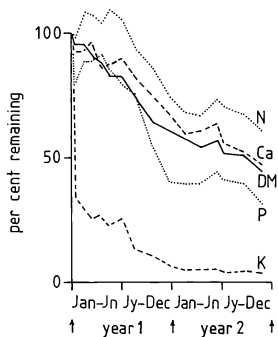


Fig. 11: Dry matter and nutrient losses during leaf decomposition at Brogden's Belt.

roles of these various agents can be obtained by examining the losses of individual plant nutrients (Fig. 11). Soluble potassium and phosphorus appear to be rapidly removed by leaching. Calcium, as might be expected, disappears at a similar rate to dry matter while some enrichment of nitrogen occurs in the early stages. The rates of loss of all the nutrients increase during the first autumn - winter period, a time when the macrofauna is both abundant and active. It would be of interest to learn whether the process of mineralisation follows a similar path in both Solling forest and Göttinger Wald.

6. Ecosystem structure and function

Two, at first sight trivial, hypotheses were advanced in the introduction to this contribution:

- ecosystems with differing structures possess differing functional attributes
- ecosystems with similar structures possess similar functional attributes.

It is my contention that we do not yet have sufficient evidence to fully support either of them, much depends on the scale at which the various systems are examined. Soils and abiotic factors have a major role to play in determining the overall and detailed structures of ecosystems; nevertheless as we saw with the beech phyllophages biotic factors can also influence faunal abundance and distribution. In terms of functional attributes overall patterns of plant production conform, according to tree age and management practice, to the prevailing soil and climatic conditions. The same may be said about litter disappearance; however, although litter in superficially similar systems disappears at similar rates the important organisms which effect the disappearance belong to different groups. The available evidence suggests that no two ecosystems are identical. Each one is unique. Structurally similar and structurally different ecosystems may possess broadly similar functional attributes. There remain however marked differences of detail that influence the structure and functioning of them all.

Literature

A) References referred to in the text:

- BERNAYS E.A., 1981: Plant tannins and insect herbivores: an appraisal. *Ecol. Entomol.* 6: 353-360.
- DIERSCHKE H., 1985: Anthropogenous areal extension of central European woody species on the British Isles and its significance for the judgement of the present potential natural vegetation. *Vegetatio* 59: 171-175.
- ELLENBERG H., 1978: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 2nd ed. Stuttgart (Ulmer).
- GODWIN H., 1975: *The history of the British Flora*. 2nd ed. Cambridge (University Press).
- GRIMM R., 1973: Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. I. Untersuchungen an Populationen der Rüsselkäfer (Curculionidae) *Rhynchaenus fagi* L., *Strophosomus* (Schoenherr) und *Otiorhynchus singularis* L. *Oecologia* 11: 187-262.
- KENNEDY C.E.J., SOUTHWOOD T.R.E., 1984: The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. *J. Anim. Ecol.* 53: 455-478.
- PERRIN F.H., WALTERS S.M. (ed.), 1976: *Atlas of the British Flora*. 2nd ed. (E.P. Publishing Ltd.).
- RACKHAM O., 1980: *Ancient woodland: its history, vegetation and uses in England*. London (Arnold).
- RACKHAM O., 1986: *The history of the countryside*. London (J.M. Dent & Sons).
- WATT A.S., 1934: The vegetation of the Chiltern Hills with special reference to the beechwoods and their seral relationships. *J. Ecol.* 22: 230-270, 445-507.

B) Source references for Solling and Göttingen data:

- CORSMANN M., 1981: Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsdichte, Phänologie und kleinräumige Verteilung. *Drosera* 81(2): 75-92.
- DIERSCHE H., SONG Y., 1982: Die Vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihrer Umgebung im Göttinger Wald. *Kurzmitt. SFB 135*, 1: 3-8.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts. Stuttgart (Ulmer).

C) Source references for Brogden's Belt data:

- PHILLIPSON J., PUTMAN R.J., STEEL J., WOODDELL S.R.J., 1975: Litter input, litter decomposition and the evolution of carbon dioxide in a beech woodland - Wytham Woods, Oxford. *Oecologia* 20: 203-217.
- PHILLIPSON J., ABEL R., STEEL J., WOODDELL S.R.J., 1976: Earthworms and the factors governing their distribution in an English beechwood. *Pedobiologia* 16: 258-285.
- PHILLIPSON J., ABEL R., STEEL J., WOODDELL S.R.J., 1977: Nematode numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland - Wytham Woods, Oxford. *Oecologia* 27: 141-155.
- PHILLIPSON J., ABEL R., STEEL J., WOODDELL S.R.J., 1978: Earthworm numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland - Wytham Woods, Oxford. *Oecologia* 33: 291-309.
- PHILLIPSON J., ABEL R., STEEL J., WOODDELL S.R.J., 1979: Enchytraeid numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland - Wytham Woods, Oxford. *Oecologia* 43: 173-193.
- PHILLIPSON J., 1983a: Wood biomass, production and litter-fall in an English beechwood. *Oecologia* 57: 189-195.
- PHILLIPSON J., 1983b: Life cycle, numbers, biomass and respiratory metabolism of *Trichoniscus pusillus* (Crustacea, Isopoda) in a beech woodland - Wytham Woods, Oxford. *Oecologia* 57: 339-343.
- PHILLIPSON J., ABEL R., 1983: Snail numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland - Wytham Woods, Oxford. *Oecologia* 57: 333-338.
- PHILLIPSON J., THOMPSON D.J., 1983: Phenology and intensity of phyllophage attack on *Fagus sylvatica* in Wytham Woods, Oxford. *Ecol. Entomol.* 8: 315-330.

Address

Prof. Dr. J. Phillipson
Animal Ecology Research Group
Zoology Dept.
South Parks Road
Oxford
Großbritannien

**Forest soils as short, dry rivers:
effects of invertebrates on transport processes**

J.M. Anderson

Synopsis

Es besteht eine Analogie zwischen Entstehung und Transport von Detritus in Fließgewässern und ähnlichen Prozessen in Waldböden; dies gilt besonders für Humusformen auf sauren Standorten mit ausgeprägten Subhorizonten. In Fließgewässern wird die Zerkleinerung des organischen Materials durch den Fraß der Tiere bewirkt, wobei Pilze als Zersetzer beteiligt sind. Die Detritus-Partikel und die gelöste organische Substanz werden dann flußabwärts transportiert, wo diese Stoffe unter anderen physikochemischen Bedingungen durch eine andere Zersetzergemeinschaft weiter abgebaut werden. Zersetzungsvorgänge im Boden laufen theoretisch in ähnlicher Weise, aber über kürzere Entfernungen ab. Im Gegensatz zu Fließgewässern beeinflussen Tiere über Fraß und Grabtätigkeit die Wege des Wasserflusses im Boden; allerdings beziehen sich die meisten Untersuchungen auf Regenwürmer in landwirtschaftlichen Böden, nur wenige Studien wurden für Waldböden durchgeführt. Es gibt zu wenige Daten über physikochemische Eigenschaften und die Dynamik der Kleinhabitate der Bodenzone, um die Hypothese zu stützen oder zu widerlegen, daß Streuzersetzung ein durch Tiere regulierter, als Kaskade ablaufender Prozeß ist. Die meisten bodenökologischen Untersuchungen sind deskriptiv oder aber prozeßorientiert, ohne Verknüpfungen zu Struktur und Funktion der Bodenorganismen-Gemeinschaft herzustellen.

Cascade process, decomposition, detritus, forest soil, invertebrates, nutrient cycling, soil organisms, water flux.

1. Introduction

The general literature on decomposition and nutrient mineralization in forest soils discusses these processes in terms of a simple sequence of microbially mediated steps and the roles of specific organisms, particularly soil invertebrates, are rarely invoked. For example, most studies investigating litter decomposition have not characterized faunal populations and activities which can determine the patterns mass and nutrient losses from experimental litter; especially where experimental litter is enclosed in bags of different mesh sizes (ANDERSON, SWIFT 1983). Furthermore, our understanding of controls over litter decomposition rates is, to a large extent, based on measurements of the mass and composition of residual experimental materials we have very little information on the subsequent decomposition rates of particulate and soluble materials lost from the litter layers. The net result of these approaches is that we have considerable difficulty in relating information on specific organisms, operating on more or less defined spatiotemporal scales, to soil processes such as carbon and nitrogen mineralization which operate on a continuum from microsites to ecosystems over time scales from seconds to decades (ANDERSON 1988a).

In contrast, the literature on decomposition and nutrient cycling in aquatic systems reflects a greater degree of integration between community structure and functioning as a consequence of a more empirical approach to linking the roles and interactions of organisms to

ecosystem processes than is generally evident in soil ecology. The reason for this may be that the action of organisms and the products of their activities may be spatially separated in aquatic systems, particularly flowing waters. Aquatic systems are thus more accessible for experimental manipulation and monitoring of cause and effect relationships. But the processes and controlling variables are exactly the same as in soils (ANDERSON 1988b) and therefore some of the concepts and approaches in aquatic ecology may provide insights into indirect effects of soil invertebrates on carbon and nutrient fluxes in terrestrial systems.

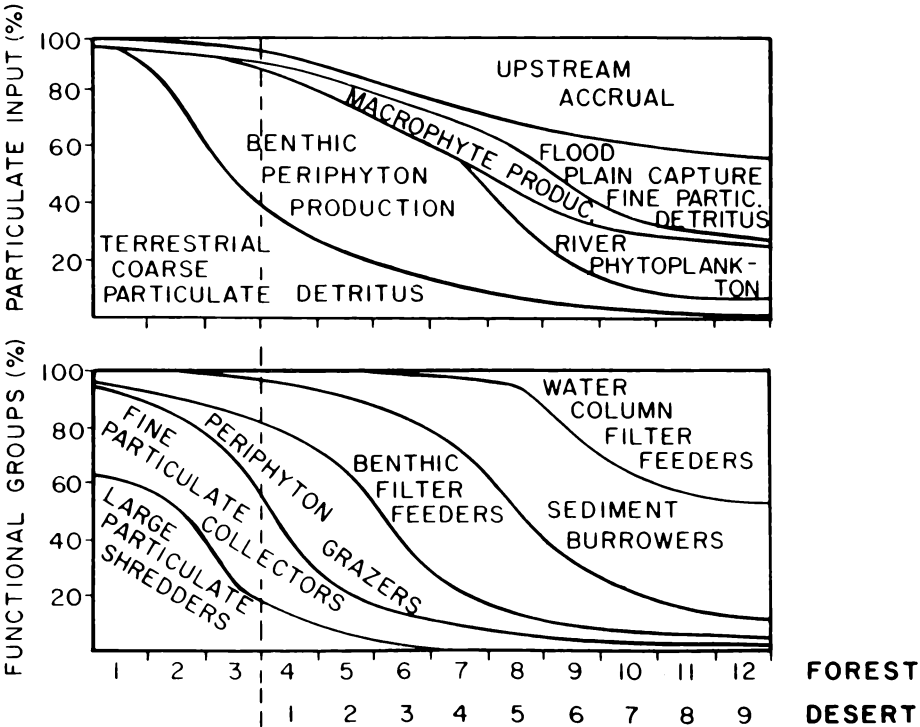


Fig. 1: Changes in organic matter inputs and processing along a river system. (After MINSHALL et al. 1985).

2. Production and transport of particulate and dissolved materials in streams

Streams and rivers may be considered as a functional continuum of systems (Fig. 1) which are not only integrated along their course from source to sea but with the surrounding catchments (VANNOTE et al. 1980, MINSHALL et al. 1985). The aquatic community in each compartment is supported by litter inputs terrestrial systems as well as production by aquatic micro- and macrophytes exploiting nutrients from that particular catchment as well as materials entering the system from upstream. The outputs of particulate and dissolved, organic and inorganic materials from one compartment and its catchment form inputs to the next compartment so that the environment for the decomposition of organic matter changes as the material passes down stream into different habitats to that of the parent material. This environmental complex includes physical, chemical and biological determinants of litter processing.

The main physical parameters are temperature and oxygen, which regulate community metabolism, as well as current speed which structures the community and determines the

transport of organic and inorganic materials down stream and settlement according to their mass. The chemical parameters, or quality of resources exploited by the detritus feeders, include not only the energy and nutrient availability in particulate and dissolved organic materials but also nutrients in solution which are immobilized by aquatic microorganisms thus improving the nutritional quality of litter and particulate materials exploited by invertebrates. The organisms of the decomposer community can be classified into functional groups processing litter and particulate organic matter with the products of one group providing resources for others (Fig. 1).

Consumption of tree leaf litter by larval *Trichoptera* (shredders) was shown by ARSUFFI and SUBERKROPP (1984) to be unrelated to the fungal species colonizing leaves or to conditioning time alone, but to the interaction of these factors. The most palatable leaves were those colonized by particular fungi and showing maximum weight losses, softening of leaf tissue and increased N concentrations in relation to uninoculated leaves. Leaves colonized by *Lemmonia aquatica* were unpalatable irrespective of the degree of conditioning while *Alatospora acuminata* rendered leaves the most palatable. The pattern of fungal colonization therefore, influences the proportion of slow decomposing leaves which remain in stream empoundments, and the amount and size of particulate organic matter which is exported down stream. This regulatory role of consumers for detritus production has been experimentally demonstrated by WALLACE et al. (1982) by treating sections of head-water streams with pesticides. The particulate organic matter exports were about 8 times higher in control streams where the shredders were active than in the pesticide treatments. In these headwater streams the energy flux through the invertebrates is only 1-2% of community metabolism (FISHER, LIKENS 1973) but the shredders alone have proportionately much larger indirect effects on the transport of particulate materials, their subsequent rates of microbial decomposition, which may be a function of particle surface area (HARGRAVE 1976), and on further processing by animals collecting fine detrital particles (SHORT et al. 1980).

The concept of the stream continuum can be applied to acid forest soils in that the sub-horizons form a series of compartments linked by inputs and outputs of materials controlled by organism activities. Here the soil fauna only contributes 5-15% of community metabolism (PETERSEN, LUXTON 1982) but may have proportionately larger impacts on soil processes by acting as regulators to organic matter, nutrient and water transfers (ANDERSON 1988 c).

3.1 A cascade of processes

SWIFT et al. (1979) defined decomposition of a resource as the sum of mass losses due to leaching (L), litter comminution (C) and microbial catabolism (K). The controls over the rates and relative importance of these component processes are, as for aquatic systems, the quality (Q) of the resources (particularly lignin and N contents) and the physical (P) environmental constraints of climate and soil conditions on organism (O) activities. Litter decomposition in terrestrial systems can thus be considered as a cascade of processes (Fig. 2) in which the leachates, products of animal and microbial activities form inputs to other modules where the OPQ variables determining subsequent rates of decomposition may be different to those operating on the parent resource. Hence an understanding of the role of invertebrates in litter decomposition and nutrient cycling involves understanding controls over the production and subsequent fate of particulate and soluble materials which are actively (by animals) or passively (by water or gravity) transported between litter and soil horizons.

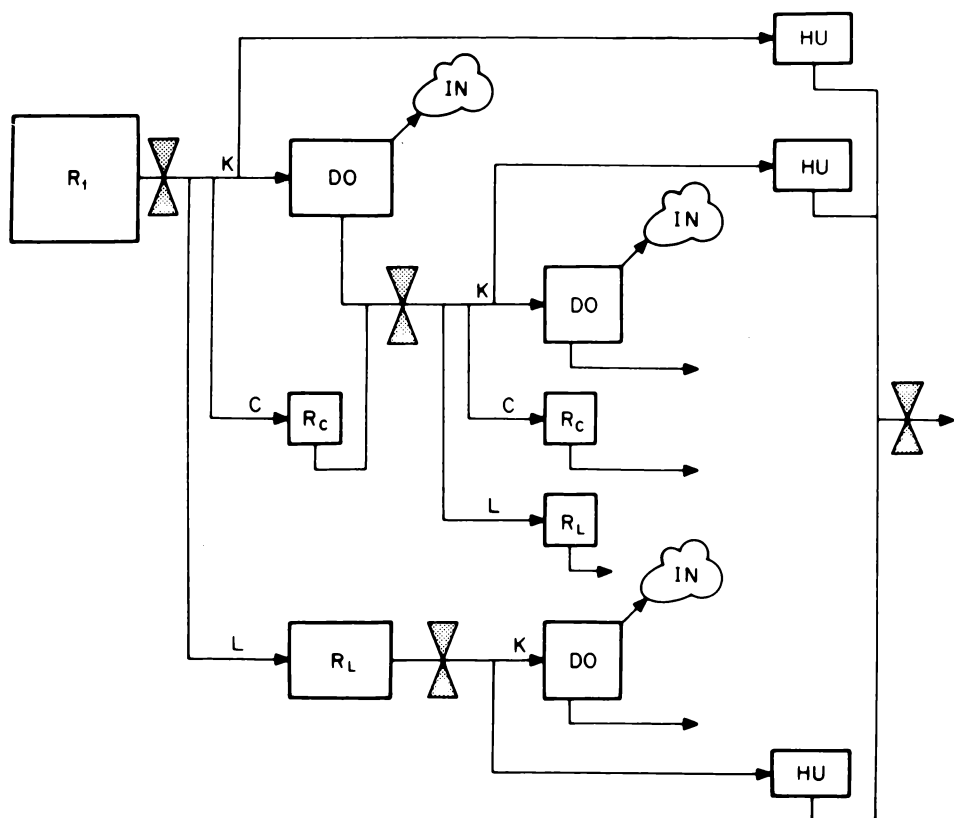


Fig. 2: A simplified model of the cascade processes in soils whereby a resource (R_1) is dissociated by the processes of catabolism (K), comminution (C) and leaching (L) and the products are mineralized (IN) or resynthesised into organism tissues (O) or humus (HU). Soluble materials (R_L) and particulate organic matter (R_c) may be transported to other sites for further processing. The gates represent the organism, resource quality and physical environmental complex which regulate the processing rate of each transfer in the cascade. (After SWIFT et al. 1979).

3.2 Microbial effects on animal feeding activities

It is generally recognised that litter comminution by invertebrates occurs after a period of microbial conditioning determined by the chemical composition of leaves from different tree species (with temperature and moisture conditions regulating microbial and animal activities). Paradoxically, and despite the considerable literature on fungal species selection by microarthropods (VISSER 1985), few studies appear to have been carried out on the influence of fungal species decomposing litter on the rates of litter consumption by macrofauna. GUNNARSON (1987) observed that the attack on maple leaves by *Oniscus asellus* was initiated at patches on the leaves occupied by stroma of *Rhytisma acerinum* while a range of fungal species have been shown by COOK (1983) to influence leaf litter palatability to *Lumbricus terrestris*: *Mucor hiemalis*, *Fusarium oxysporum*, *Alternaria solani* and *Trichoderma viride* enhanced palatability while *Cladosporium cladosporoides*, *Poria piliformis*, *Chaetomium globosum* and *Penicillium digitatum* had inhibitory effects on feeding. Litter selection was correlated with fungal biomass of the fungi but the hyphae of

these species of microfungi is likely to be of short term significance compared to that of litter-decomposing basidiomycetes under field conditions.

In another laboratory study, ANDERSON and INESON (1984) showed a significant correlation between N mineralisation by five species of fungi, including 3 species of basidiomycetes, grown on oak litter and N mobilization by millipedes added to the cultures. It was observed that the extent of litter decomposition and/or fungal species influenced feeding activities but these relationships were not investigated further using more appropriate leaf-litter decomposing species from the field sites. Experiments on these interactions could readily be carried out under laboratory conditions but establishing the distribution and identity of mycelia dominating litter patches and horizons is much more difficult. SWIFT (1982) and FRANKLAND (1984) showed by recording the distribution of basidiocarps that the individual mycelia of leaf-litter decomposing species such as *Mycena gallopus* and *Collybia peronata* occupy patches of woodland floor in the order of 1 to 5 m² over a period of years. If fungal species were found to influence the distribution and activities of litter-feeding animals then these relationships could have long term effects on litter comminution and the heterogeneity of soil processes.

Tab. 1: Litter mass loss from oak leaves enclosed in litter bags of coarse (10 mm), medium (1.1 mm) or fine (0.05 mm) mesh (ZLOTIN 1971) or shade leaves of beech in containers with coarse (6 mm), medium (1.1 mm) or fine (0.05 mm) mesh bases (HERLITZIUS, HERLITZIUS 1977).
Data from ZLOTIN (1971) only cover a field season of 22 weeks. The increase in mass losses between fine and medium, and medium and coarse mesh bags are shown in brackets.

Site	Mass loss (%) from litter in mesh enclosures				Coarse
	Fine	(Diff.)	Medium	(Diff.)	
Oak forest (base rich soil) (ZLOTIN 1971)	8.9	(1.9)	16.7	(2.0)	33.1
Beech forest: Solling (acid soil)	13.0	(3.0)	38.9	(1.1)	44.0
Beech forest: Göttingen (calcareous soil) (HERLITZIUS, HERLITZIUS 1977)	18.3	(2.6)	48.3	(1.8)	89.0

3.3 Litter comminution by invertebrates

Comminution involves the physical breakdown of litter by invertebrate feeding activities. From a functional standpoint the temperate litter and soil fauna can be classified by body width into microfauna (0.1 mm; nematodes and *protozoa*), mesofauna (1-2 mm; *collem-bola* and mites) and macrofauna (10 mm; millipedes, isopods and earthworms). These size groups broadly reflect the ability of the animals to feed more or less selectively on fungi and bacteria, the extent to which they are constrained by, or disrupt, the structure of soil and litter habitats, and their access to experimental material enclosed in mesh containers. Some indication of the relative importance of these groups in litter comminution is provided in Tab. 1.

Mass losses from the fine mesh bags theoretically represent leaching and microbial decomposition so that additional losses from the larger mesh sizes are a measure of litter comminution by animals. The data show that the feeding activities of mesofauna increased mass losses two to three times while the activities of macrofauna (predominantly earthworms) in the base rich soils resulted in further mass losses of comparable magnitude. The contribution of mesofauna to litter comminution in north-temperate ranges from 4% to 69% of total losses (SEASTEDT 1984). WOOD (1974) carried out an extensive series of litter bag experiments using *Eucalyptus* leaves in 21 temperate Australian sites and showed that the total faunal contribution to litter mass-losses ranged between 4 and 58% with a mean of 34%. KURCEVA (1971) has shown that applying naphthalene to an oak forest soil to expel invertebrates reduced litter comminution 2 to 3.5 fold over the course of a year and by 6 to 9 fold during the summer.

It is evident that invertebrates produce large ammounts of faecal material from litter and yet we have little quantitative information on the mechanisms and significance of its relocation in litter and soil horizons.

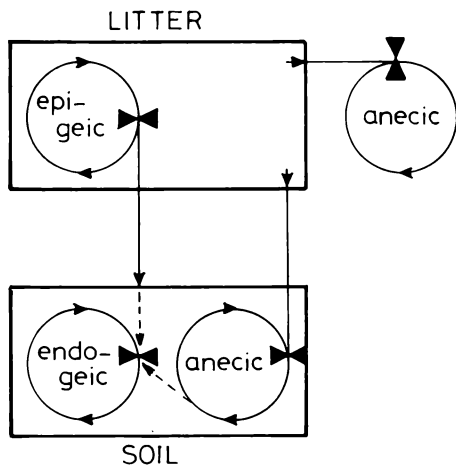


Fig. 3: Roles of saprotrophic invertebrates in effecting organic matter redistribution in litter and soil habitats.
For details see text.

3.4 Effects of invertebrates on the transport of particulate and dissolved materials

Invertebrates can influence the movement of materials in soils by comminuting litter and facilitating the relocation of material by water, wind and gravity; by actively transporting litter material from one habitat to another; and by influencing water flux pathways in soils and hence the transport of dissolved and particulate materials. These roles of litter- and humus-feeding animals in transport processes can be related to the ecological classification into epigeic, endogeic and anecic forms (Fig. 3) proposed by BOUCHE (1977) for earthworms.

The epigeic invertebrates comminute litter and rework relatively undecomposed materials on, or in, the litter layers and surface soil horizons. The comminuted material is not redistributed by the animals themselves, to any significant extent, but may be transported passively by physical processes. Epigeic mesofauna grazing litter fungi can reduce nitrogen immobilization in litter (VERHOEF, GOERDE 1985) and affect the retention of nutrients in

canopy throughfall (SEASTEDT, CROSSLEY 1983). Hence although the mass of faecal particles produced by mycophagous *collembola* and mites may be small, the concentration of elements they contain may be much higher than in the larger mass of litter particles derived from leaves.

One of the few studies to make quantify particulate matter transfers from litter to the underlying horizons through invertebrate activities was carried out by STACHURSKI and ZIMKA (1977). Filter plates were introduced under the litter layers in an alder and a mixed oak/pine woodland and material accumulating on the filters was analysed after 1 year. In the alder woodland, with litter subject to rapid microbial decomposition, 36% C and 39% N in the litterfall was present as particulate material on the filters. Litter quality was lower in the oak/pine woodland so that about 55% of litterfall C was recorded on the filters and N showed an increase of 25% as a consequence of microbial immobilization. Further interpretation of the experiments is limited by the lack of background detail on animal and microbial processes. However, the approach is interesting and could be applied to studies on the influence of fungal species and faunal groups on litter comminution and transport.

In mor and moder humus forms the faecal aggregates, 30-1000 μ m in diameter, of meso- and macrofauna constitute a considerable proportion of the organic matrix (BABEL 1972, PAWLUK 1985, RUSEK 1985). SPIERS et al. (1986) have also shown by micromorphological analyses that casts of a megascolecid earthworm made up 60% of the constituent solids in the organic horizons of a Canadian pine-forest soil. The dynamics of this organic matter fraction in terms of faecal inputs from the litter layers, in situ production and re-consumption by endogeic invertebrates and effects on decomposition rates are virtually unstudied. As with the epigeic invertebrates, the endogeics do not actively redistribute organic matter but their feeding and burrowing activities may affect porosity, aggregate structure and clay/humus complexing. But the consequence of these effects for alluviation of particulate and dissolved materials has not been determined. SHAW and PAWLUK (1986) have shown in laboratory experiments that endogeic earthworms may stabilize carbon by complexing with clays but this has not been demonstrated in the field.

In contrast, the anecic species actively transport organic and inorganic materials between soil habitats (e.g. litter incorporation into the soil by earthworms) or may even remove litter materials from the soil system (some mound-building termites). Analysis of 'bomb' ^{14}C distribution in forest soils showed that in the absence of anecic lumbricids litter and soil was enriched with ^{14}C to a depth of 10 cm but in soils where they were present there was no surface litter accumulation and the ^{14}C had been incorporated into the soil to a depth of 18 cm (STOUT 1983). The incorporation of litter into mineral soils by anecic earthworms increases decomposition rates (KLADIVCO et al. 1986; SHAW, PAWLUK 1986) but whether this is a consequence of improvement in microbial chemical or physical environmental parameters has not been established.

Further indications of the dynamics of particulate organic matter in a forest soil are shown by results from lysimeters set up in an oak woodland to investigate the effects of macrofauna on nitrogen mineralization (anderson et al. 1985). The lysimeters consisted of large, plastic trays (0.25 m²) containing aliquots of litter and humus material based on a 2 mm plastic mesh overlying a plastic bead, drainage bed. Three replicates of each treatment were set up with and without epigeic macrofauna (millipedes, woodlice and *Lumbricus rubellus* added at the equivalent of 13 g f.wt./m²), and with and without living tree roots (introduced through holes in the sides of the lysimeters) to form nutrient sinks. After two years the units were destructively sampled and standing crops of litter, humus and fine particulate material in the drainage bed were determined.

Tab. 2: Distribution of organic matter standing crops in lysimeters with and without epigeic macrofauna after two years.
 Each unit was set up with equal weights of organic matter and aliquots of litter were added once a year. Differences between treatments with and without animals were tested by ANOVA: * P 0.05 (ANDERSON 1988b).

	No roots		Organic matter (g d.w./unit)	Roots	
	Without fauna	With fauna		Without fauna	With fauna
Litter	91	59	*	82	66
Humus	486	486	n.s.	452	488
Bed	68	112	*	97	106
Total	645	657	n.s.	631	660

The results in Tab. 3 show that litter standing crops were reduced by the feeding activities of the animals and a significantly higher down-wash of particulate organic matter had occurred in the animal treatments. However, the organic matter contents of lysimeters with and without animals are not significantly different suggesting that comminution has influenced the redistribution of material but the decomposition rate, set by the resource quality of the original litter, over-rides the effects of comminution, gut transit and the different microbial environment in the lysimeter to that in the litter and humus layers. This supports the conclusions of HANLON (1981) who showed that although litter comminution increased microbial respiration as particle size decreased the effects were transitory and all treatments showed similar respiratory rates after 10 days. He concluded that the initial stimulatory effect of litter comminution litter on microbial respiration reflected the mobilization of a readily available carbon pool and comminution did not increase the decomposition rate of structural polysaccharides. HENDRIKSON and ROBINSON (1984) found that microbial respiration rates were inversely related to particle sizes in sieve fractions of litter and soil in a pine forest. But if respiration rates were expressed on an ash-free weight basis carbon mineralization rates were similar for all size fractions: again suggesting that once the readily metabolised carbon sources are exploited by animals or microorganisms the mineralization rate of the more recalcitrant carbon fraction is relatively constant.

The results from the lysimeter experiment (Tab. 3) suggest that invertebrates have insignificant effects on carbon mineralization in acid soils. Cumulative mineral-N losses, how-

Tab. 3: Cumulative mineral nitrogen losses from a series of lysimeters in an oak woodland over two periods from April to October (weeks 132) and November to June (weeks 33-64).
 Treatments as in Tab. 2. Results are calculated as kg N/ha (SE, n = 3). (From ANDERSON 1987).

Period (weeks)	No roots		Roots	
	Without animals	With animals	Without animals	With animals
Ammonium-N				
1-32	23.26 ± 1.09	23.68 ± 0.92	11.27 ± 3.63	9.89 ± 1.00
33-64	16.25 ± 1.13	10.03 ± 1.47	1.23 ± 0.37	0.63 ± 0.02
Nitrate-N				
1-32	8.86 ± 1.91	15.06 ± 1.14	2.18 ± 0.33	2.27 ± 0.34
33-64	12.20 ± 0.87	13.46 ± 1.67	0.79 ± 0.03	0.46 ± 0.05

ever, showed larger effects of faunal treatments (Tab. 3). Over the first 32 weeks after adding macrofauna, from spring to leaf fall, the mineral-N losses from animal treatments without roots were equivalent to 5.4 kg/ha as ammonium and 11.6 kg/ha as nitrate; a total of 11.6 kg N/ha or approximately a third of the N content of litter inputs. The macrofauna also increased the labile nitrogen pool in soil organic matter so that greater mineral-N losses from animal treatments, up to 3.8 kg/ha, than from controls following drying and rewetting events over a hot summer period (ANDERSON et al. 1985). Over the winter period mineral-N losses from animal treatments without roots were equal to or lower than those from treatments without roots and animals. This difference may have been attributable to larger losses of organic-N from animal treatments (up to 50% of the total N flux) which were not detected until the end of this phase of the experiment.

The studies discussed above show that soil and litter animals can have significant indirect effects on the location of carbon and nitrogen pools in forest soils. Invertebrates may also indirectly affect water flux pathways in soils and hence the transport of materials.

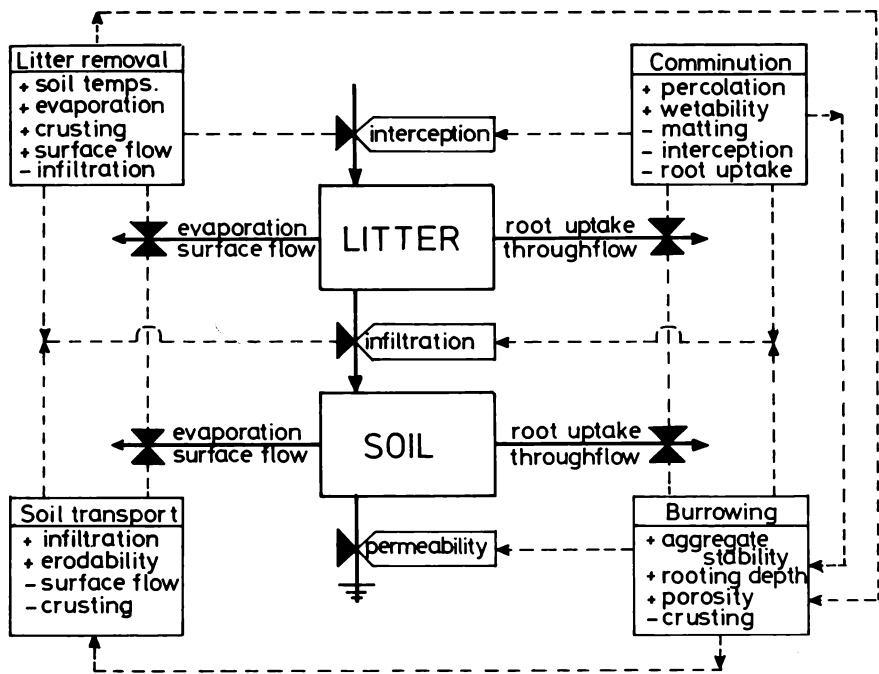


Fig. 4: Effects of invertebrate feeding and burrowing activities on water balances in soils. The mechanisms affected by litter removal, comminution, burrowing and soil transport are shown in terms of positive (+) or negative (-) regulatory effects (ANDERSON 1988c).

4. Invertebrates activities and water balances

Faunal effects on water balances in soils are represented in Fig. 4. Litter removal, comminution, burrowing and soil transport by invertebrates, particularly earthworms and termites in agricultural systems, have been shown to affect water interception, overland flow, infiltration and permeability and hence soil particle transport and erosion (LEE 1985, LAL 1987). But there are no comprehensive studies where these parameters have been specifically related to animal populations and activities in water balance models, and little information is available for forest soils.

The three key processes potentially affected by invertebrates are interception of throughfall by litter, infiltration of effective precipitation and the permeability of mineral soil horizons.

The water-holding capacity of litter depends upon the surface area of the material. For the entire litter layer the water holding capacity is about 215% at field capacity and 33% at saturation; average values for broad-leaf litter are 160% and 220% respectively (WARING et al. 1981). Litter interception losses in temperate regions are about 1-5% of annual precipitation and comparable to canopy interception (LEE 1980). For practical purposes litter interception is negligible but the removal of litter exposes the surface to canopy drip and the potential of splash erosion. Here the unevenness of surface microtopography and the stability of surface aggregates are key factors determining erodability and both parameters are affected by soil fauna activities; particularly by earthworms. However in undisturbed temperate forests ground vegetation and litter cover protect the soil surface and splash erosion is a very local phenomenon. But in tropical plantation forests drop impactation can lead to capping of the soil surface and overland flow during storms. Earthworm and termite activities can be critical in maintaining soil physical properties and processes (LAL 1987).

Many field studies from temperate and tropical regions have reported that earthworm-worked soils generally have higher porosity, increased field water-holding capacity, 2 to 10 times higher infiltration rates and more water-stable aggregates than soils where earthworms are scarce or absent (LEE 1985, LAL 1987). Earthworm activities also reduce soil surface crusting (KLADIVCO et al. 1986). The clearest demonstration of these effects is where anecic species have been introduced into new habitats or eliminated by agrochemicals. CLEMENTS (1978) has shown that the elimination of earthworms from a UK pasture after it had been sprayed with pesticide for three years resulted in the reduction of infiltration rates and hydraulic conductivity by about 93% and bulk density increased by up to 17%. The burrows of anecic species which are open to the surface and in contact with free water are primarily responsible for increased infiltrability; the burrows of epigeic and endogeic species which remain air-filled have comparatively little effect on infiltration (SYERS, SPRINGETT 1983). In Nigeria, AINA (1984) recorded infiltration rates of 82 l/h and 6 l/h respectively for an old bush-fallow and a cleared site cultivated under cassava for 12 years. In the bush-fallow earthworm burrows, 1 to 10 mm in diameter, with a modal frequency of 3 to 5 mm, averaged 220/m² compared with the arable plot where channels averaged 36/m² and were mainly in a 1 to 3 mm diameter range.

No comparable studies appear to have been carried out on the physical effects of earthworms on temperate forest soils although the bioturbation caused by feeding, burrowing and casting may be comparable to that in pasture soils. In some base-rich- mull humus forms earthworms remove most of the leaf litter from the soil surface, they can turnover several times the organic matter input as litter per year and cast as much as 60 t/haa (SCHEU 1987a) to 250 t/ha-a (GRAFF 1971). On the other hand most temperate forest soils appear to have infiltration potentials in excess of precipitation irrespective of the structure and abundance of the invertebrate community. Hence litter cover and macropores formed by the roots may be primarily responsible for the hydraulic properties of these soils and invertebrate effects are of little consequence. NORDSTRÖM and RUNDGREN (1973) could find no significant correlation between soil porosity and earthworm biomass in 20 forest and pasture sites in Sweden and concluded that the turnover of roots had a major effect on pore space.

5. Conclusions

The analogy explored here between the production and transport of materials in streams and forest soils reveals a lack of information on the effects of soil fauna, other than anecic earthworms, on soil physical properties and processes; particularly on the transport of materials in soils.

Micromorphological studies on forest soils have shown that a considerable proportion of the organic matrix of surface horizons is composed of meso- and macro-fauna faecal aggregates; does this have any functional significance for soil processes? There are many reports of changes in the structure of invertebrate communities associated with management practices or pollution; do the changes in feeding and burrowing activities affect soil processes or are they buffered out by compensatory responses in the activities of other species? Soil moisture and the structural properties of soils affect the distribution and feeding activities of invertebrates, but what about the reciprocal effects of litter comminution by invertebrates on surface microclimates and the litter as a habitat for other animals? Soil invertebrates have been shown to affect the processes of humification (GERE, HARGITAI 1971), the forms of sulphur in litter (MORGAN, MITCHELL 1987) and there is increasing evidence of indirect effects of animals on nitrogen mineralization by microorganisms (ANDERSON et al. 1985, SCHEU 1987b). It is therefore important to understand the location and dynamics of these processes and their relationships to these soil structural features.

The underlying question is whether soil animals have any long term significance for the functioning of soil systems and whether more or less complex soil organism communities have functional attributes in terms of decomposition, nutrient cycling and the water balances of soils.

Soils under natural forests and grasslands theoretically develop towards a state of dynamic equilibrium between carbon and nutrient inputs and losses from the system. Under these conditions annual carbon and nitrogen turnover in soils can be similar although pool sizes, the distribution of organic matter in the profile, and the structure and functioning of the soil organism community may be very different; as in mull and mor soils. Similarly, under undisturbed vegetation cover, water infiltration rates are usually high, and nutrient and sediment losses usually low, irrespective of the nature of soil fauna activities. Thus a number of compensatory processes (microbial activity and ground-vegetation cover as well as in the activities of different animal species) are operating in relation to seasonal patterns of energy and water inputs to the system. If some component of the system is changed, such as climate, the quality and quantity of organic matter and nutrient inputs, or soil parameters, such as water regimes, then the whole functioning of the system may shift to a new equilibrium state. During the transitional phase soil fauna could act as driving variables determining both the rate of change and the new equilibrium state of the soil system through positive and negative feed-back effects on soil physical processes.

The functioning of stream systems is more experimentally accessible when they are viewed as a functional series of modules with organisms regulating the state of carbon and nutrient outputs which form inputs to the next module. A similar approach in soil ecology may provide a means of experimentally determining the scales at which the roles of specific organisms, or functional groups, can be defined and quantified to establish the functional significance of animal and microbial community structure for soil processes.

Literature

- AINA P.O., 1984: Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long-term cultivation. *Pedobiologia* 26: 131-136.
- ANDERSON J.M., SWIFT M.J., 1983: Decomposition in tropical forests. In: (Ed. SUTTON S.L., WHITMORE T.C., CHADWICK A.C.): *Tropical rain forest: Ecology and management*. Oxford (Blackwell): 287-309.
- ANDERSON J.M., INESON P., 1984: Animal-microbial interactions in forest ecosystems. In: (Ed. ANDERSON J.M., RAYER A.D.M., WALTON D.W.): *Invertebrate-microbial interactions*. Cambridge (Cambridge Univ. Press): 59-88.
- ANDERSON J.M., HUIISH S.A., INESON P., LEONARD M.A., SPLATT P.R., 1985: Interactions of invertebrates, micro-organisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soils. In: (Ed. FITTER A.H., ATKINSON D., READ D.J., USHER M.B.): *Ecological interactions in soil*. Oxford (Blackwell): 377-392.
- ANDERSON J.M., 1987: Interactions between invertebrates and microorganisms: noise or necessity for soil processes? In: (Ed. FLETCHER M., GRAY T.R.G., JONES J.G.): *Ecology of microbial communities*. Cambridge (Cambridge Univ. Press): 125-145.
- ANDERSON J.M., 1988a: Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biol. Fertil. Soils* 6: 216-227.
- ANDERSON J.M., 1988b: Production and decomposition in aquatic ecosystems and relevance for aquaculture. In: (Ed. PULLIN R., MORIARTY D.): *Detritus in aquaculture*, Manila (ICLARM).
- ANDERSON J.M., 1988c: Fauna-mediated transport processes in soils. In: *Agriculture, ecosystems, environment* 24: 5-19.
- ARSUFFI T.L., SUBERKROPP K., 1984: Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influences on shredder feeding preferences. *Oikos* 42: 144-154.
- BABEL U., 1972: *Modersprofile in Wäldern*. Stuttgart (Ulmer).
- BOUCHE M.B., 1977: Strategies lombriciennes. In: (Ed. LOHM U., PERSSON T.): *Soil organisms as components of ecosystems*. *Ecol. Bull.* 25: 122-132.
- CLEMENTS R.O., 1978: The benefit and some long-term effects of controlling invertebrates in a perennial rye grass field. *Sci. Proc. Roy. Dubl. Soc. A* 6: 335-341.
- COOK R.C., 1983: The effect of fungi on food litter selection by *Lumbricus terrestris*. In: (Ed. SATCHELL J.E.): *Earthworm ecology*. London (Chapman & Hall): 365-373.
- FISHER S.G., LIKENS G.E., 1973: Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* 43: 421-439.
- FRANKLAND J.C., 1984: Autecology and the mycelium of a woodland litter decomposer. In: (Ed. JENNINGS D.H., RAYNER A.D.M.): *The ecology and physiology of the fungal mycelium*. Cambridge (Cambridge Univ. Press): 241-260.
- GERE G., HARGITAL L., 1971: Untersuchungen über die Humifizierungsprozesse der Laubstreu im Freien und unter Laboratoriumsverhältnissen. In: *Organisms du sol et production primaire*. Paris (INRA): 463-472.
- GRAFF O., 1971: Stickstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlösung auf der Wiesenversuchsfläche des Sollingprojektes. In: *Organisms du sol et production primaire*. Paris (INRA): 503-510.
- GUNNARSON T., 1987: Selective feeding on a maple leaf by *Oniscus asellus* L. (Isopoda). *Pedobiologia* 30: 161-166.
- HARGRAVE B.T., 1976: The central role of invertebrate faeces in sediment decomposition. In: (Ed. ANDERSON J.M., MACFADYEN A.): *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Oxford (Blackwell): 301-321.
- HANLON R.D.G., 1981: Some factors influencing microbial growth on soil animal faeces. I. Bacterial and fungal growth on particulate, oak leaf-litter. *Pedobiologia* 21: 264-270.
- HERLITZIUS R., HERLITZIUS H., 1977: Streuabbau in Laubwäldern. Untersuchungen in Kalk- und Sauerhumusbuchenwäldern. *Oecologia* 30: 147-171.
- HENDRIKSON O.Q., ROBINSON J.B., 1984: Effects of roots in mineralization processes in forest soil. *Pl. Soil* 80: 391-405.
- KLADIVCO E.J., MACKAY A.D., BRADFORD J.M., 1986: Earthworms as a factor in the reduction of soil crusting. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 50: 191-196.
- KURCEVA G.F., 1971: Die Rolle der Bodenwirbellosen in der Zersetzung der Grasvegetation. In: *Organisms du sol et production primaire*. Paris (INRA): 361-370.

- LAL R., 1987: Tropical ecology and physical edaphology. Chichester (Wiley): 732 p.
- LEE K.E., 1985: Earthworms: Their ecology and relationships with land use. Sydney (Academic Press).
- LEE R., 1980: Forest hydrology. New York (Colombia Univ. Press).
- MINSHALL G.W., CUMMINGS K.W., PETERSEN R.C., CUSHING C.E., BRUNS D.A., SEDDELL J.R., VANNOTE R.L., 1985: Developments in stream ecosystem theory. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1045-1055.
- MORGAN C.R., MITCHELL M.J., 1987: The effects of feeding by *Oniscus asellus* on leaf litter sulfur constituents. Biol. Fertil. Soils 3: 107-111.
- NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1973: Associations of lumbricids in southern Sweden. Pedobiologia 14: 1-27.
- PAWLUK S., 1985. Soil micromorphology and soil fauna: Problems and importance. Quaesest. Ent. 21: 473-496.
- PETERSEN H., LUXTON M., 1982: A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. Oikos 39: 287-388.
- RUSEK J., 1985. Soil microstructures - contributions on specific soil organisms. Quaesest. Ent. 21: 497-514.
- SCHEU S., 1987a: The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil. Oecologia 72: 192-196.
- SCHEU S., 1987b: The influence of earthworms (Lumbricidae) on the nitrogen dynamics in the soil litter system of a deciduous forest. Oecologia 72: 197-201.
- SEASTEDT T.R., 1984: The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. Ann. Rev. Ent. 29: 25-46.
- SEASTEDT T.R., CROSSLEY, 1983: Nutrients in forest litter treated with naphthalene and simulated throughfall: a field microcosm study. Soil Biol. Biochem. 12: 337-342.
- SHAW C., PAWLUK S., 1986: Faecal microbiology of *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* and its relation to the carbon budgets of three artificial soils. Pedobiologia 29: 377-389.
- SHORT R.A., CANTON S.P., WARD J.V., 1980: Detrital processing and associated invertebrates in a Colorado mountain stream. Ecology 61: 727-732.
- SPIERS G.A., GANON D., NASON G.E., PACKEE E.C., LOUSIER J.D., 1986: Effects and importance of indigenous earthworms on decomposition and nutrient cycling in coastal forest ecosystems. Can. J. For. Res. 16: 983-989.
- STACHURSKI A., ZIMKA J., 1977: Release of macronutrients from decomposing litter in Pino-Quercetum and Carici elongatae-Alnetum associations. The role of litter microorganisms and saprophages in releasing processes. Bull. Acad. Pol. Sci. 24: 655-662.
- STOUT J.D., 1983: Organic matter turnover by earthworms. In: (Ed. SATCHELL J.E.): Earthworm Ecology. London (Chapman & Hall): 35-48.
- SWIFT M.J., HEAL O.W., ANDERSON J.M., 1979: Decomposition in terrestrial ecosystems. Oxford (Blackwell): 372 p.
- SWIFT M.J., 1982: Basidiomycetes as components of forest ecosystems. In: (Ed. FRANKLAND J.C., HEDGER J.N., SWIFT M.J.): Decomposer Basidiomycetes. Cambridge (Cambridge Univ. Press): 307-338.
- SYERS J.K., SPRINGETT J.A., 1983 : Earthworms and soil fertility. Pl. Soil 76: 93-104.
- VERHOEF H.A., GOERDE R.G.M. de, 1985: Effects of collembola grazing on the nitrogen dynamics in a coniferous woodland. In: (Ed. FITTER A.H., ATKINSON D., READ D.J., USHER M.B.): Ecological interactions in soil. Oxford (Blackwell): 367-376.
- VANNOTE R.L., MINSHALL G.W., CUMMINGS K.W., SEDDELL J.R., CUSHING C.E., 1980: The river continuum concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 130-137.
- VISSER S., 1985: The role of arthropods in determining the composition of soil microbial communities. In: (Ed. FITTER A.H., ATKINSON D., READ D.J., USHER M.B.): Ecological interactions in soil. Oxford (Blackwell): 297-317.
- WALLACE J.B., WEBSTER J.R., CUFFNEY T.F., 1982: Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. Oecologia 53: 197-200.
- WARING R.H., RODGERS J.J., SWANK W.T., 1981: Water relations and hydrologic cycles. In: (Ed. REICHLE D.E.): Dynamic properties of forest ecosystems. Cambridge (Cambridge Univ. Press): 205-264.
- WOOD T.G., 1974: Field investigations on the decomposition of leaves of *Eucalyptus delegatensis* in relation to environmental parameters. Pedobiologia 14: 343-371.

ZLOTIN R.I., 1971: Invertebrate animals as a factor of the biological turnover. In: Organisms du sol et production primaire. Paris (INRA): 455-462.

Address

Prof. Dr. J.M. Anderson
Wolfson Ecology Lab.
Department of Biological Sciences
University of Exeter
Exeter EX4 4PS
Großbritannien

Lebensraum Buchenwaldboden

1. Bodenfauna und Streuabbau - eine Übersicht

Ludwig Beck

Synopsis

Decomposition of the litter in forest ecosystems is divided into two steps, the first of them being structural decomposition, on which the contribution of the majority of soil organisms is focussed. In mesh bag experiments on a moder beech wood soil in the "Stadtwald Ettlingen" (Northern Black Forest, SW-Germany), the exclusion of the macrofauna, mostly primary decomposers, by medium sized mesh (200 μm) depresses decomposition by 11-13% and delays the process 2-8 months. The additional exclusion of the mesofauna, mostly secondary decomposers, by fine mesh (21 μm) causes a depression of 33-39% and a delay of 8-18 months. The major contribution of the soil fauna to the decomposition of a year's worth of litterfall occurs during a relatively short period from the second to the fourth year and in a small band in the litter profile between lower L- and middle F-layer. The decomposition of an annual litterfall of 10250 kJ/m^2 amounts to 6460 kJ/m^2 or 63% in the first 4 years, the contribution of the fauna being on 1590 kJ or 25% of the amount of decomposition in this time. Measurements of microbial biomass and activity, as well as analyses of Ca content of the litter, lead to the conclusion that the role of saprophagous soil fauna consists in controlling the resource utilisation of fungi: Soil fauna causes hyphal growth to utilise the litter as the primary food resource, whereas the absence of soil fauna causes fungi to consume their own decaying hyphal mass. The amount of faunal contribution to decomposition measured by mesh bags is compared with calculations from respiratory values of the major groups of macro- and mesofauna. It is concluded that the main role of soil fauna generally consists in controlling the kind and speed of decomposition by interaction with the microflora, especially by controlling microfloral growth.

Beech forest, decomposition, leaf litter, mesh bags, microflora-fauna-interaction, soil fauna.

1. Einführung

In einem Moderbuchenwald auf einer nährstoffarmen Braunerde, wie er auf dem mittleren Buntsandstein des Nördlichen Schwarzwaldvorlandes im Stadtwald Ettlingen steht, ist die Nährstoffversorgung ganz überwiegend von dem internen, kurzgeschlossenen Stoffkreislauf zwischen Bio- und Nekromasse abhängig. Schaltstelle dieses Kreislaufs ist der Boden, der in seiner Streuauflage über einen mehrjährigen Vorrat an Nährstoffen und Energie verfügt. Der Vorrat wird aus dem Streufall gespeist, und der Abbau dieses Vorrats gewährleistet die Rückführung der Nährstoffe.

Teilt man den Abbau vereinfachend in zwei große Schritte ein, dann ist der erste Schritt der des strukturellen Abbaus des Bestandesabfalls (Abb. 1). Im Moderbuchenwald des Stadtwaldes Ettlingen ist die Art dieses Abbaus bereits an der gut sichtbaren, kaum gestörten Schichtung der Streuauflage in L-, F- und H-Schicht des zum Rohhumus tendierenden Moderprofils zu erkennen. Räumlich-zeitlich betrachtet ist der erste Abbauschritt weitgehend mit der Passage durch die L- und F-Schicht bis in die obere H-Schicht identisch. Er ist das Werk der saprophagen Mikroflora und der großen Mehrzahl aller Bodentiere (Abb. 1).

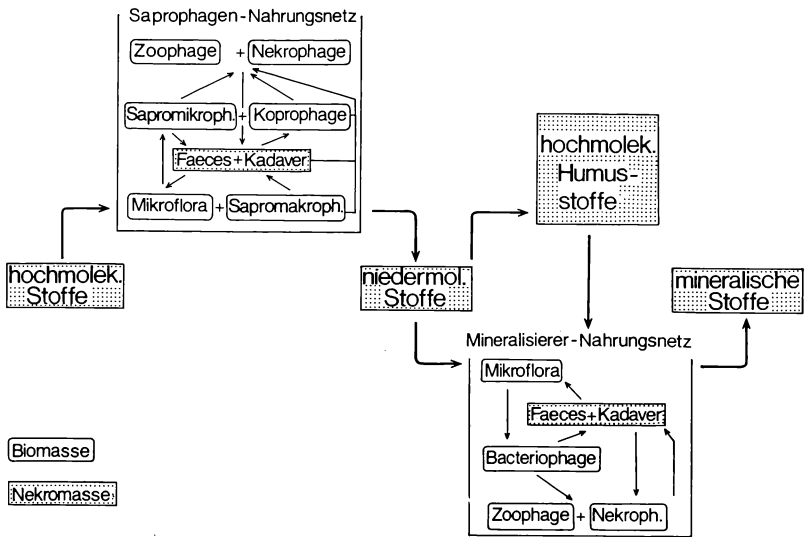


Abb. 1: Schema vom Abbau des Bestandesabfalls in einem Laubwaldboden (aus BECK 1983).

Die überragende Leistung der Mikroflora beim Abbau ist bekannt und unbestritten. Welche Bedeutung aber kommt der Bodenfauna zu? In dem Wechselspiel zwischen mechanischer Zerkleinerung und enzymatischer Zersetzung, das den ersten Abbauschritt kennzeichnet, wird den Bodentieren vor allem die Rolle der mechanischen Aufbereitung durch Fraßaktivität zugewiesen. Daneben wird die Bedeutung der größeren Bodentiere in der Durchmischung der organischen und mineralischen Komponenten gesehen, bei der den Regenwürmern nebst einigen Dipterenlarven eine Sonderrolle zukommt durch die Bildung von Ton-Humus-Komplexen bei der Darmpassage ihrer Nahrung.

Diese Tatsachen rücken folgerichtig zunächst die Primärzersetzer unter der Bodenfauna in den Mittelpunkt der Überlegungen, die sich mit der Leistung von Bodentieren befassen. ZACHARIAE kommt 1965 in seiner grundlegenden Arbeit zu dem Schluß, daß "die erdbewohnenden Regenwurmart und Enchytraeen und an Arthropoden die größeren Diplopoden und Larven von Tipuliden, Bibioniden, Lycoriiden und Sciophiliden die entscheidend wichtigen Bodentiere" sind; "alle anderen sind bedeutungslos" (S. 62). Dies spiegelt den damaligen Stand der Kenntnisse wider. SWIFT et al. (1979) lenken die Aufmerksamkeit auf einen anderen Teil der Bodenfauna, die Mesofauna: "Much interest is currently being paid to the regulatory roles that microtrophic or saprotrophic animals may play in relation to the activities of the microflora" (p. 103) und resumieren: "Clear demonstrations of the role of microtrophs in releasing biologically significant nutrients from microbial immobilisation have yet to be made" (p. 104). Auch bei den Untersuchungen im Moderbuchenwald des Stadtwaldes Ettlingen - Angaben zu Untersuchungsgebiet und Methoden sind in den nachfolgenden Referaten über den 'Lebensraum Buchenwaldboden' zu finden - wurde sehr bald deutlich, daß den großen Primärzsetzern schon auf Grund ihrer meist geringen Individuendichte nicht die Schlüsselrolle schlechthin im Abbaugeschehen zukommen kann.

2. Netzbeutelversuche

Schließt man die Makrofauna im Freiland mit Hilfe von Netzbeuteln mittlerer Maschenweite (200 µm) aus, dann ergibt sich ein mengenmäßiger Abbaurückstand von 11-13% und eine zeitliche Verzögerung von 2 bis 8 Monaten (Abb. 2) als Folge des Ausschaltens der

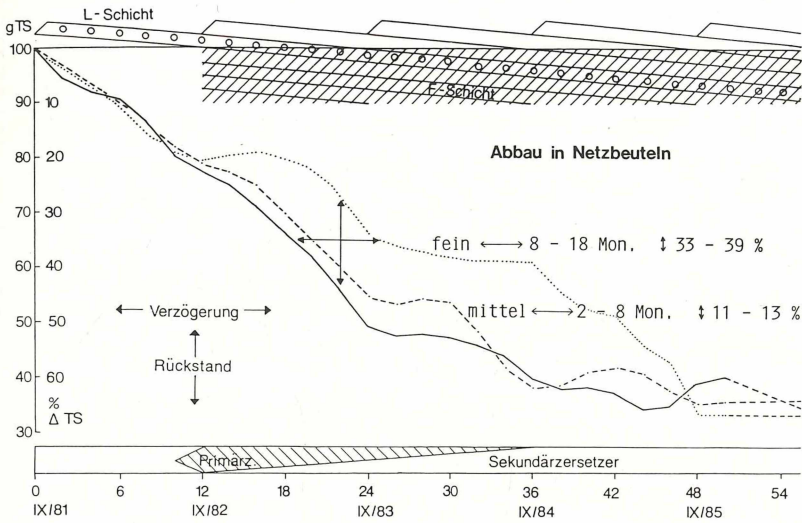


Abb. 2: Abbau der Laubstreu des Jahrgangs 1981 in grob- (durchgezogene Kurve), mittel- und feinmaschigen Netzbeuteln während der ersten viereinhalb Abbaujahre im Buchenwald des Stadtwaldes Ettlingen. Die schräg verlaufenden Balken oben geben das Einsinken der aufeinanderfolgenden Streujahrgänge in die F-Schicht, die Kreise die Lage der Netzbeutel im Streuprofil zum jeweiligen Probenzeitpunkt wieder. Im Balken unten ist der Zeitraum des hauptsächlichen Auftretens von Primär- und Sekundärzersettern angegeben.

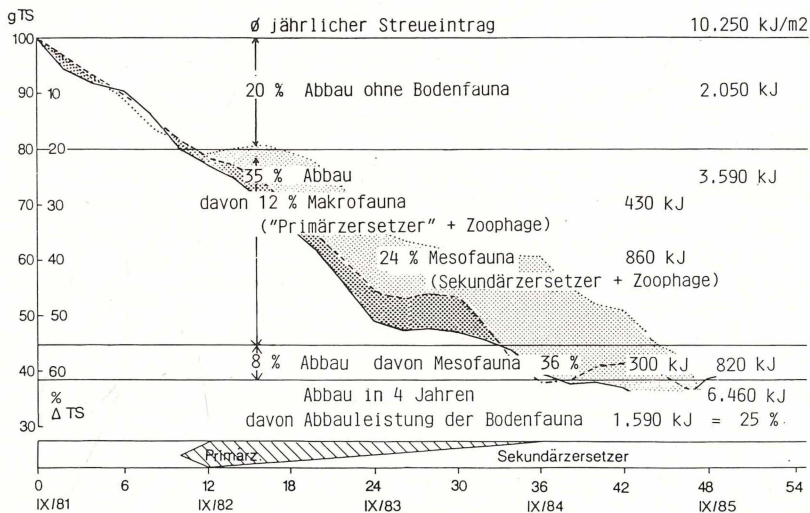


Abb. 3: Abbau der Laubstreu des Jahrgangs 1981 in grob-, mittel- und feinmaschigen Netzbeuteln (vgl. Abb. 2) sowie Energiemengen von Streufall und Abbau und Anteil der Bodenfauna am Abbau im Buchenwald des Stadtwaldes Ettlingen.

überwiegend als Primärzersetzer einzustufenden saprophagen Makrofauna samt einem zugehörigen Anteil von Zoophagen.

In den feinmaschigen Beuteln (21 µm Maschenweite), in denen zusätzlich auch die Meso-fauna ausgeschaltet ist, wird der Abbau wesentlich stärker verzögert, mindestens um 8, maximal um 18 Monate, wobei er einen Rückstand von 33-39% aufweist (Abb. 2). In den feinmaschigen Netzbeuteln wird zusätzlich die überwiegend sapromikrophage, im Moder-buchenwald eindeutig mykophage Mesofauna ausgeschaltet. Der Ausschluß dieser Se-kundärzersetzer bringt also einen erheblich größeren Effekt als die Ausschaltung der sa-promakrophagen Makrofauna allein. Für die absolute Größe der Leistung der saprophagen Bodenfauna ergeben sich daraus folgende Werte (Abb. 3): In den ersten 4 Jahren werden 6460 kJ = 63% eines Streujahrgangs abgebaut. Die Wirkung der Bodenfauna konzentriert sich auf 3 Jahre, nämlich auf die Zeitspanne vom 2.-4. Abbaujahr. Im 2. und 3. Jahr werden 35%, im 4. Jahr weitere 8%, zusammen 43% eines Streujahrgangs = 4410 kJ abgebaut. Der Anteil der Fauna beträgt in diesem Zeitraum 36%. Davon entfallen auf alle 3 Abbaujahre, d.h. vom 2.-4. Jahr, 9.7% (im 2. und 3. Jahr 12%) auf die Primärzerset-zer und insgesamt 26.3% auf die Sekundärzersetzer. Das ergibt ein Verhältnis der Lei-stung von Primär- : Sekundärzersettern von 1 : 2.7. Rechnet man den Anteil der sapro-phagen Bodenfauna auf den Abbau der ersten 4 Jahre um, dann ergibt sich ein Anteil von 25% an den bis dahin abgebauten 6460 kJ. In Anlehnung an die Sollingergebnisse ist da-von größenordnungsmäßig 1/5 den Zoophagen zuzurechnen.

Wenn man auf diese Weise den Abbau in den feinmaschigen Netzbeuteln gleichsam als Sockelbetrag der Leistung der Mikroorganismen betrachtet - als solche sind hier Pilze, Bakterien und Protozoen zusammengefaßt und der Bodenfauna gegenübergestellt - dann sollte die mikrobielle Aktivität und Biomasse bei allen 3 Maschenweiten gleich sein; denn nur dann dürfte man den Differenzbetrag der Abbauleistung zwischen feinmaschigen und grobmaschigen Netzbeuteln als ausschließliche Leistung der Bodenfauna interpretieren.

Messungen der mikrobiellen Biomasse und der spezifischen Atmung der Mikroorganis-men zeigen tatsächlich eine gute Übereinstimmung zwischen grob- und feinmaschigen Netzbeuteln, sieht man von einem gewissen Nachhinken der mikrobiellen Biomasse zu Beginn ab, das den Raumwiderstand widerspiegelt, den auch die Pilze bei einer Ma-schenweite von 21 µm zu überwinden haben (Tab. 1). Damit dürfen wir zu Recht die Diffe-renz zwischen dem Abbau in den fein- und grobmaschigen Netzbeuteln der Bodenfauna als Leistung gutschreiben.

Tab. 1: Mikrobielle Biomasse und spezifische Atmung der Biomasse der Laubstreu in fein- und grobmaschigen Netzbeuteln im Buchenwald des Stadtwaldes Ettlingen (aus SCHÖNBORN, DUMPERT 1986).

Abbaujahr		1982 1.	1983 2.	1984 3.	1985 4.	1982 1.	1983 2.	1984 3.	1985 4.
Maschenweite		Biomasse in mg Bio-C/100g TS				Atmung in ml CO ₂ /g Bio-C x h			
10	mm	2420	3268	2258	1323	4,2	11,8	8,2	6,2
0,02	mm	1777	3051	2366	1327	4,0	11,3	9,0	7,6

Wenn man diese Leistung in Energieanteilen am Abbau ausdrückt (Abb. 3), bedeutet dies gleichzeitig, daß wir die Leistung der gesamten Bodenfauna, gleich ob Primärzersetzer, Sekundärzersetzer oder Zoophage, als Primärzersetzung, als direkten Abbau von Laubstreu interpretieren. Dies steht aber im Widerspruch zu der klaren Differenzierung der Abbauleistung in den mittel- und feinmaschigen Netzbeuteln, also nach Makrofauna als überwiegenden Primärzersetzer und Mesofauna als überwiegenden Sekundärzersetzer, und vor allem steht dies im Widerspruch dazu, daß der Anteil Sekundärzersetzer - im Moderbuchenwald weitgehend gleichzusetzen mit Pilzfressern - wesentlich größer ist als der der Primärzersetzer (Abb. 3) und daß ein kleiner Teil als Nekro- und Zoophage sogar noch eine weitere Trophiestufe höher einzuordnen ist. Dieser Widerspruch läßt sich an Hand der Messungen des Calciumgehaltes auflösen.

Der mineralische Untergrund unseres Buchenwaldbodens enthält nur Spuren von Ca. Das Ca der Bodenstreu ist also nahezu vollständig in der organischen Substanz gebunden und hier vor allem in den Pilzhyphen. Wie Analysen von Blatt- und Pilzsubstanz zeigen, wird Ca bis zum 20fachen der Konzentration in der Streu in Pilzhyphen angereichert (MITTMANN 1980). Man kann daher Zu- und Abnahme des Ca-Gehaltes des Substrats direkt mit der Zu- und Abnahme der Pilzhyphenmasse korrelieren.

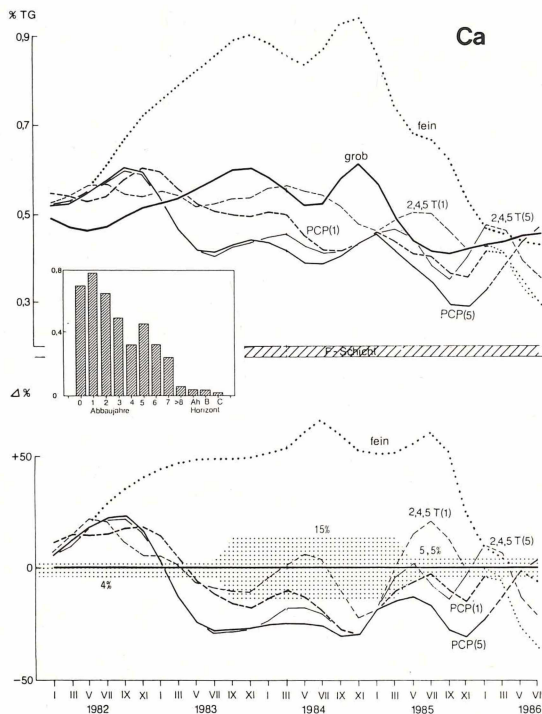


Abb. 4: Änderung des Calcium-Gehaltes der Laubstreu in grob- und feinmaschigen Netzbeuteln der unbelasteten Kontrollfläche im Buchenwald des Stadtwaldes Ettlingen sowie in grobmaschigen Netzbeuteln auf Parzellen, die 12 mal mit 1 bzw. 5 g/m² 2, 4, 5-T bzw. PCP behandelt wurden.

Oben: Calciumgehalt in % des Trockengewichts der Laubstreu;

unten: Prozentuale Abweichung des Calciumgehaltes in den einzelnen Parzellen bzw. in den feinmaschigen Netzbeuteln von dem Gehalt der grobmaschigen Netzbeutel der Kontrollfläche.

Einschub: Calcium-Gehalt im Bodenprofil (aus BECK et al. 1987).

In den Ca-Analysen fällt bei allen Netzbeutel- und Chemikalienexperimenten, die durchgeführt wurden, eine Variante vollkommen aus dem Rahmen (Abb. 4): Der Ca-Gehalt ist in den feinmaschigen Netzbeuteln über lange Zeit um die Hälfte höher als in allen anderen Varianten, vor allem auch gegenüber der Kontrollserie. Wenn aber die mikrobielle Biomasse - wie gezeigt - in grob- und feinmaschigen Netzbeuteln gleich ist, dann kann dieser Befund für Calcium nur bedeuten, daß sich die abgestorbenen Pilzhyphen als Nekromasse anhäufen, weil sie von den pilzfressenden Bodentieren nicht abgeweidet werden.

3. Schlußfolgerungen

Nimmt man mit KJOLLER u. STRUWE (1982) an, daß Pilze das von ihnen verarbeitete Substrat zu 40% in Hyphenmasse umwandeln, dann kann man in grober Näherung - ohne Berücksichtigung von Auswaschungsvorgängen besonders zu Beginn des Abbaus und anderen Verlusten - aus 6460 kJ abgebauten Streumaterials eine Pilzbiomasse mit einer Energiemenge von rund 2500 kJ in den grobmaschigen Netzbeuteln ableiten. Nach den Ca-Werten ist die Hyphenmasse in den feinmaschigen Netzbeuteln um die Hälfte = 1250 kJ größer, und dieser Wert kommt dem Energiebetrag von 1590 kJ, den wir als Abbauleistung der Bodenfauna aus den Netzbeutelversuchen ermittelt haben, recht nahe.

Mit oder ohne Bodenfauna erbringen die Mikroorganismen also die gleiche physiologische Leistung. Diese physiologische Leistung wird jedoch nur in Anwesenheit der Bodenfauna vollständig in ökologische, d.h. eine im Ökosystem wirksame Abbauleistung umgesetzt, wenn nämlich die Tiere die absterbende mikrobielle Biomasse, vor allem Pilzhyphen, stetig abweiden und damit die Pilze zwingen, stets das Primärsubstrat Laubstreu anzugreifen. Bei Abwesenheit der Bodenfauna dagegen nutzen die Pilze zuerst ihre eigene absterbende und sich anhäufende Hyphenmasse als das sehr viel attraktivere Substrat und greifen nur soweit erforderlich auf das Ausgangssubstrat Laubstreu zurück, wobei die Sukzession der Pilzflora vermutlich auch qualitative Änderungen erfährt.

Letztlich wird der Abbaurückstand auch ohne die Bodenfauna aufgeholt. Daher ist die zeitliche Verzögerung des Abbaus, die das Ausschalten der Bodenfauna bewirkt, sowie die Dauer dieser Verzögerung bis zum Zeitpunkt des Aufholens des Rückstands neben dem Abbaurückstand selbst der entscheidende Parameter für die Beurteilung der Leistung der Bodenfauna beim Streuabbau. In unserem Netzbeutelversuch erreicht die Verzögerung bis zu 18 Monate und wird nach 4 Jahren aufgeholt. Dies bedeutet umgekehrt: (I.) Die Bodenfauna beschleunigt den mikrobiellen Abbau um bis zu 18 Monate. (II.) Diese Wirkung konzentriert sich auf die Zeitspanne vom 2.-4. Abbaujahr, in der (III.) die Freisetzung von Nährstoffen um bis zu 50% erhöht werden kann. Die Rolle der Bodenfauna liegt demnach in einer sehr effektiven Kontrolle der Abbauleistung der Mikroorganismen. Als Sekundärzersetzer greifen die Bodentiere direkt regulierend in den Bestand der Mikroorganismen ein.

Genau besehen dürfte auch die Rolle der Primärzersetzer gar nicht so 'primär' sein; denn die meisten Futterwahlversuche zeigen, daß von der Mikroflora vormazierter Bestandesabfall dem völlig frischen, unzersetzten Substrat vorgezogen wird. Die Rolle dieses Teils der Bodenfauna ist also ebenfalls auf die Mikroorganismen gerichtet, wobei neben der direkten Kontrolle hier die Förderung der Mikroflora durch Oberflächenvergrößerung bei der Zerkleinerung des Fallaubs sowie durch Milieuveränderung und Beimpfung des Substrats bei der Darmpassage hinzukommen.

In jedem Fall ist also die direkte - bei den Sekundärzsetzern - oder die indirekte - bei den Primärzsetzern - Wechselwirkung mit den saprophagen Mikroorganismen der Dreh- und Angelpunkt der Rolle der Bodenfauna, und zwar in jedem Waldboden. Entscheidend

dafür, ob die direkte oder indirekte Wirkung überwiegt, sind die Milieubedingungen und, damit zusammenhängend, die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Biozönose des Bodens. Im Moderbuchenwald überwiegt die direkte Beeinflussung der Mikroorganismen durch die Sekundärzersetzer bei weitem die indirekte Wirkung der Primärzersetzer; im Kalkbuchenwald dürfte sich dieses Verhältnis sehr in Richtung Primärzersetzer verschieben, möglicherweise sogar umkehren.

Im Moderbuchenwald und wahrscheinlich auch in anderen Wäldern ist die Rolle der Bodenfauna beim Streuabbau geprägt von der Konzentration der Leistung auf einen relativ kurzen Zeitraum des Abbaugeschehens in einem Streujahrgang, im Moderbuchenwald des Stadtwaldes Ettlingen rund 3 Jahre, oder räumlich betrachtet auf ein relativ schmales Band im Streuprofil von der unteren L- bis zur mittleren F-Schicht. Diese Konzentration der Leistung erschwert den direkten Vergleich mit Hochrechnungen der Leistung, die von durchschnittlichen Individuen- und Biomassedichten pro Flächeneinheit und Jahr ausgehen.

Tab. 2: Umsatzleistung und Nutzungswerte der wichtigsten Gruppen der Makrofauna im Buchenwald des Stadtwaldes Ettlingen.

Dem 'Normaljahr' (oben) mit geringer Siedlungsdichte der Dipterenlarven und hoher Dichte der großen Enchyträen ist ein 'Dipterenlarvenjahr' (unten) gegenübergestellt, in dem sich die Siedlungsdichten dieser beiden Gruppen annähernd umkehren auf Grund eines Massenauftritts von Lycoriidenlarven (vgl. FRANKE 1987, HEYNEN 1987).

	Dichte/qm		R/A	A/C	R	A	C	Consum./Fstr.	Autor
	Ind	g FG	%	%		KJ/qm x a		%	
<u>"Normaljahr" (Ø 1977/78-1985/86)</u>									
Regenwürmer +									
Diplopoden + Schnecken	38	2,0			33,6	44,8	284	2,8	FRANKE 1987, RÖMBKE 1987
große Enchyträen	2432	3,6	70	18-56	91,4	130,6	233-725	2,3-7,1	RÖMBKE 1987, FRANKE 1987
Dipterenlarven	324	0,7	80	7-15	15,7	19,6	131-280	1,3-2,7	FRANKE 1987, HEYNEN 1987
übrige Saprophage	80	0,1	Ø 60	Ø 20	2,4	4,0	20	0,2	FRANKE 1987
Summe Saprophage					143,1	199,0	668-1309	6,6-12,8	
Zoophage					81,3	122,0	210		
Summe "Normaljahr"					224,4	321,0	878-1519		
in % des durchschnittl. Feinstreueintrags					2,2%	3,2%	8,6-14,8%		
=====									
<u>"Dipterenlarvenjahr" (1976/77)</u>									
Regenwürmer +									
Diplopoden + Schnecken	38	2,0			33,6	44,8	284	2,8	
große Enchyträen	453	0,7	70	18-56	19,9	28,4	51-158	0,5-1,5	
Dipterenlarven	2841	3,7	80	7-15	87,6	109,6	730-1565	7,1-15,3	
übrige Saprophage	80	0,1	Ø 60	Ø 20	2,4	4,0	20	0,2	
Summe Saprophage					143,5	196,8	1085-2027	10,6-19,8	
Zoophage					81,3	122,0	210		
Summe "Dipterenlarvenjahr"					224,8	318,8	1295-2237		
in % des durchschnittl. Feinstreueintrags					2,2%	3,1%	12,6-21,8%		

Diesen kann man - wie dies auch beispielsweise im Sollingprojekt geschehen ist (GRIMM, FUNKE 1986) - nur den Energieumsatz im gesamten Streu- oder Bodenprofil gegenüberstellen, und dieser entspricht im Gleichgewichtszustand weitgehend dem Streueintrag. Für die Makrofauna ergibt sich danach ein Anteil von 2.2%, der als Respiration dem Abbau gegenüberzustellen ist (Tab. 2). Für die Mesofauna ist die Berechnungsbasis noch unsicher; der Anteil der häufigsten Gruppen liegt nach derzeitigen Schätzungen mit mindestens 4.4% beim Doppelten des Anteils der Makrofauna, wahrscheinlich aber noch deutlich höher. Nimmt man die Energiewerte selbst, dann stehen damit derzeit für die Makro- und Mesofauna zusammen mindestens 600 kJ zu Buch gegenüber rund 1600 kJ, die wir aus den Netzbeutelversuchen abgeleitet haben.

Ohne die Problematik der Hochrechnungen oder mögliche Fehlerquellen der Netzbeutelversuche im einzelnen zu diskutieren, sprechen 2 Gründe dafür, daß die tatsächliche Leistung eher bei dem Netzbeutelwert liegt: (I.) Die Individuendichte als Ausgangswert für die Hochrechnungen ist wegen unterschiedlicher, in jedem Fall aber unter 100% liegender Effektivität der Ausleseverfahren vor allem bei der Mesoarthropodenfauna nur ein Mindestwert, und (II.) liegen den Respirationswerten Messungen des Grundumsatzes oder Ruhestoffwechsels zugrunde, während man für die Freilandleistung den Aktivitätsstoffwechsel kennen sollte, der mit Sicherheit höher liegt, aber leider um einen unmöglich einzuschätzenden Betrag.

Die Rolle der Bodenfauna besteht also in einer wirkungsvollen Kontrolle der primären Abbauleistung der Mikroorganismen, wobei die Wirkung nicht zuletzt von der räumlich-zeitlichen Konzentration auf einen Ausschnitt des Abbauverlaufs bestimmt wird. Die Bodenfauna beeinflusst maßgeblich Geschwindigkeit und Art des Abbaus und damit des internen Stoffkreislaufs. Die Arten- und Formenvielfalt der Bodenfauna äußert sich in einer ebenso vielfältigen ökologischen Redundanz, die wesentlichen Anteil an der Stabilität und Regulationsfähigkeit der gesamten Bodenbiozönose hat.

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie.

Literatur

- BECK L., 1983: Zur Bodenbiologie des Laubwaldes. Verh. Dt. Zool. Ges. 1983: 37-54.
- BECK L., DUMPERT K., FRANKE U., MITTMANN H.-W., RÖMBKE J., SCHÖNBORN W., 1987: Vergleichende ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. Jül. Spez. 439: 548-701.
- FRANKE U., 1988: Lebensraum Buchenwaldboden. 5. Die Makrofauna. Verh. Ges. Ökol. 17: 71-75.
- GRIMM R., FUNKE W., 1986: Energieflüsse durch die Populationen der Tiere. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMAN J.): Ökosystemforschung, Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986: 337-354.
- HEYNEN C., 1988: Lebensraum Buchenwaldboden. 8. Die Dipterenlarven. Verh. Ges. Ökol. 17: 89-96.
- KJOLLER A., STRUWE S., 1982: Mikrofungi in ecosystems: Fungal occurrence and activity in litter and soil. Oikos 39: 389-422.
- MITTMANN H.-W., 1980: Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. Diss. Karlsruhe: 117 S.
- SCHÖNBORN W., DUMPERT K., 1986: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 8. Die Mikroflora. Carlinea 44: 129-138.
- SWIFT M.J., HEAL O.W., ANDERSON J.M., 1979: Decomposition in terrestrial ecosystems. Stud. Ecol. 5 (Oxford [Blackwell]).
- ZACHARIAE G., 1965: Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. Forstwiss. Forsch. 20: 1-68.

Adresse

Prof. Dr. L. Beck
Landessammlungen f. Naturkunde
Postfach 3949

D-7500 Karlsruhe

Lebensraum Buchenwaldboden

2. Streueintrag und Streuabbau

Ulrich Franke und Ludwig Beck

Synopsis

Energy and material turnover in soil are essentially heterotrophic processes and cause litter decomposition. In a moder beech wood in the Stadtwald Ettlingen (Northern Black Forest) litter fall was measured by litter samplers and the decomposition rate by use of litterbags. The annual litterfall amounts to $538 \text{ g dw/m}^2 \cdot \text{a}$, the decomposition rate to 2.5% monthly. Therefore litter is transformed within 17 months into material of the F-layer and loses 1/3 of its weight by decomposition. During the passage through the F-layer an additional 40% is lost. In a moder beech wood total decomposition requires over 10 years.

Beech forest, decomposition, litter fall, moder soil.

1. Einführung

Die Mächtigkeit der Streuauflage des Bodens wird im wesentlichen bestimmt einerseits durch den Streueintrag und andererseits durch den Abbau der Bodenstreu selbst, welcher vor allem biologischer Natur ist. Damit läßt sich der Verlauf des Streuabbaus teilweise rekonstruieren aus der Kenntnis des monatlichen Streueintrags und der monatlichen Abbaurate.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Stadtwald Ettlingen (Nördliches Schwarzwaldvorland, 310-340 m ü.d.M.). Das langjährige Jahresmittel der Temperatur beträgt 8.3°C , das Jahresmittel der Niederschläge 1040 mm für die Jahre 1979-1984. Die Versuchsfläche ist ein Moderbuchenwald (*Luzulo-Fagetum*) auf einem NO-Hang, ausgebildet als ca. 140jähriger Hallenbuchenwald mit dichtem Kronenschluß und ohne jeden Unterwuchs. *Boden*: Oligotrophe Braunerde auf Buntsandstein; A-Horizont ca. 10 cm, B-Horizont 60-90 cm, pH-Wert 3.1 - 4.2 (CaCl_2) (Schweikle, pers. Mitt.). Die Streuauflage hat einen pH-Wert von 3.2 - 4.7 (H_2O) und ist deutlich gegliedert in L-, F- und H-Schicht. Aufbau und Zusammensetzung der Streuauflage in ihrer Wechselwirkung mit der Streuproduktion, dem Niederschlag und der Temperatur siehe BECK u. MITTMANN (1982)

3. Methoden

Der Bestandesabfall wird mit 10 Laubsammlern einer Öffnungsweite von 0.5 m^2 erfaßt, die auf der Versuchsfläche verteilt stehen. Sie werden monatlich, im Herbst wöchentlich geleert, ihr Inhalt wird luftgetrocknet und gewogen. Zur Messung des Abbaus wird das im Herbst frisch gefallene Laub eingesammelt, in Netzbeutel der Maschenweite $1 \times 1 \text{ cm}$ eingenäht, nach Lufttrocknung gewogen und wieder im Gelände exponiert. Alle zwei Monate werden zwei Netzbeutel eingeholt und nach Trocknung mit und ohne Inhalt gewogen. Die Auflagemächtigkeit der Bodenstreu wird mittels Proben von $3 \times 1/9 \text{ m}^2$ gemessen, die monatlich mit einem Stechrahmen nach L-, F- und H-Schicht getrennt entnommen werden. Die drei L-, bzw. F- und H-Schichtanteile werden vereinigt, luftgetrocknet und gewogen.

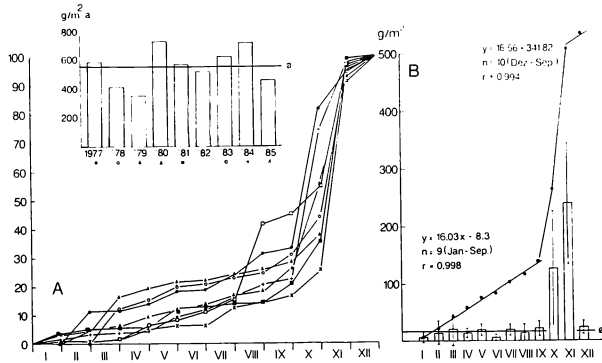


Abb. 1: Feinstreueintrag.

A) %-Summenkurve für jedes Jahr.

oben: Jahressummen und Jahresdurchschnitt.

B) Monatsdurchschnittswerte und deren Summenkurve

4. Ergebnisse

4.1 Streueintrag

Der jährliche Feinstreueintrag, der zu $\frac{3}{4}$ aus Blättern besteht (genauere Aufschlüsselung bei BECK, MITTMANN 1982), ist je nach den klimatischen Verhältnissen von Jahr zu Jahr verschieden. Er liegt im Durchschnitt von 8 Jahren bei 538 g TS/m^2 (Abb. 1a oben). In den beiden Herbstmonaten Oktober und November fallen zusammen etwa 70% der Jahresstreumenge (Abb. 1a, b). Die restlichen 30% verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf die übrigen Monate. Die Zusammensetzung der Streu ändert sich im Laufe des Jahres; sie besteht im Frühjahr hauptsächlich aus Knospenschuppen, im Herbst aus Blättern. Die Grobstreu und die Streu aus der Produktion der Wurzeln - beide wurden von uns nicht gemessen - dürften nach Messungen im Solling zusammen annähernd gleich groß sein wie die oberirdische Feinstreu.

4.2 Abbau

Die monatliche Abbaurrate R der frisch gefallenen Streu ist bezogen auf das jeweilige Vormonatsgewicht konstant und beträgt $R = 1 \cdot 10^{-0.011} = 2.5\%/\text{Monat}$; bezogen auf das

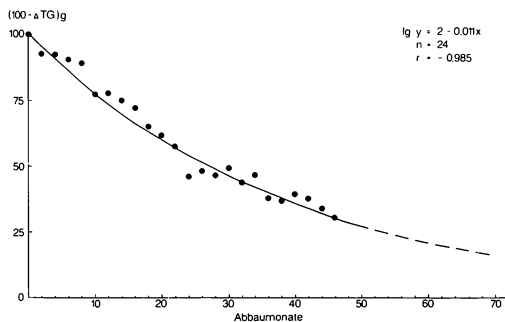


Abb. 2: Abbaukurve aus Netzbeutelversuch.

Gemessen wurde das Gewicht des noch im Netzbeutel verbliebenen Materials in Abhängigkeit von der Expositionsdauer und bezogen auf ein Ausgangsgewicht von jeweils $100 \text{ g TS/Netzbeutel}$.

Ausgangsgewicht von 100 g wird sie mit der Zeit geringer (Abb. 2). In der unteren F- und in der H-Schicht lässt sich der mengenmäßige Abbau mit der Netzbeutelmethode nicht mehr verfolgen: Mineralische Bodenteile werden zunehmend eingemischt, und auch die Menge an organischer Substanz kann durch Einwachsen von Feinwurzeln wieder zunehmen. Tatsächlich dürfte vom unteren F-Schichtbereich an der Abbau langsamer sein, wird doch ein beträchtlicher Teil der organischen Substanz in schwer abbaubare Huminstoffe umgebaut, die mit mehr oder weniger großer Verzögerung zersetzt werden.

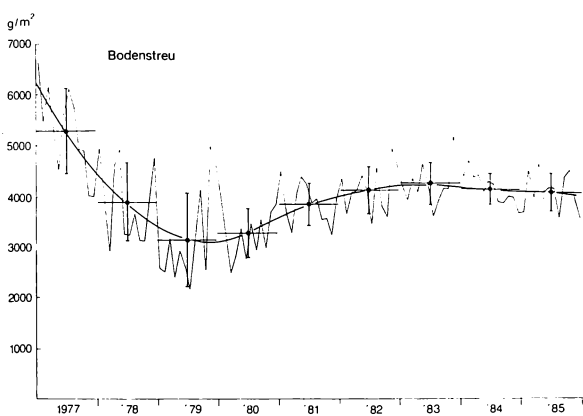


Abb. 3: Bodenauflage.
 Dünne 'Zickzack'-Linie: Mächtigkeit der org. Bodenauflage; dicke Kurve: vorherrschende mittlere Bodenauflage (Verbindung der Jahresmittelwerte).

4.3 Mächtigkeit der Streuauflage

Bildet man aus den 12 stark variierenden Monatswerten, die von drei Parallelproben von je $\frac{1}{9}$ m² stammen, jeweils einen Jahresdurchschnittswert und verbindet diese Durchschnittswerte, so lässt sich der Trend der zu jedem Zeitpunkt vorliegenden Schichtdicke erkennen (Abb. 3). Es kann sich also über Jahre hinweg Material ansammeln, welches erst

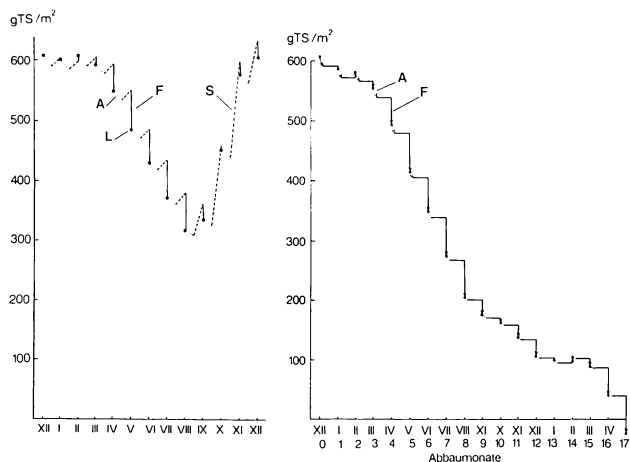


Abb. 4: Veränderung der L-Schicht.
 links: Veränderung der L-Schichtmächtigkeit (L) durch das Zusammenwirken von Abbau (A), Streueintrag (S) und Abgabe an die F-Schicht (F).
 rechts: Abnahme der zu Jahresbeginn vorliegenden L-Schicht durch Abbau (A) und Abgabe an die F-Schicht (F) bis zum vollständigen Verschwinden.

später durch erhöhte Abbauproduktivität beseitigt wird. Die mittlere Gesamtauflage schwankt im untersuchten Zeitraum von 1977 bis 1985 zwischen 3150 und 5300 g TS/m².

Die L-Schicht (L) nimmt vom Winter bis in den Sommer ab, da der Streufall den Verlust nicht kompensieren kann. Erst im Herbst sorgt der starke Streueintrag wieder für ein Anwachsen der Streumenge. Im Mittel von 9 Jahren beträgt die L-Schichtmächtigkeit zum Jahresbeginn 607 g TS/m² und im August nur noch 320 g TS/m² (Abb. 4 links, 'L').

Tab. 1: Massenänderung der L-Schicht (L) durch Abbau (Abbaurrate R = 2.5%/Monat), Streufall (S) und Abgabe an die F-Schicht (F).
Gemessen wurden: L mit Quadratproben, R in Netzbeuteln, S mit Laubsammlern.
Alle Angaben in g TS/m².
F ist berechnet nach: $F_n = L_{n-1}(1-R) + S_n - L_n$; (n = Monate von 1-12).

n (Monate)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Summe
L _{n-1}	607	601	607	593	549	485	430	371	317	335	453	578	
L _{n-1} (1-R)	592	586	592	578	535	473	419	362	309	327	442	564	
S _n	14	13	15	16	16	14	16	18	51	135	158	72	538
Summe	606	599	607	594	551	487	435	380	360	462	600	636	
L _n	601	607	593	549	485	430	371	317	335	453	578	607	
F _n	5	-8	14	45	66	57	64	63	25	9	22	29	391

Der Mengenverlust der L-Schicht setzt sich zusammen aus dem Abbau und aus jenem Material, welches nach Umwandlung in die F-Schicht weitergegeben wird (Abb. 4 links, Tab. 1). Ausgehend von 607 g TS/m² werden im Januar 2.5%, also 15 g abgebaut. Zu den übrig bleibenden 592 g wird der Januarstreufall von 14 g gerechnet. Ende Januar müßten demnach 606 g TS/m² in der L-Schicht vorliegen. Tatsächlich sind aber nur 601 g L-Schichtmaterial nachzuweisen; die fehlenden 5 g wurden in die F-Schicht abgegeben. Von den 601 g TS/m² kann nach gleichem Schema weiter gerechnet werden. Ähnlich berechnet sich die turn-over-Rate der L-Schicht (Abb. 4 rechts, Tab. 2), die zeigt, daß sich die L-Schicht in rund 17 Monaten vollständig erneuert. Entsprechende quantitative Aussagen sind für tiefere Schichten aus methodischen Schwierigkeiten leider nicht möglich. Jedoch macht das Streuprofil, in welchem die einzelnen Streujahrgänge durch jeweils im Herbst ausgebrachte grobe Netzstoffe getrennt sind, deutlich, daß die F-Schicht etwa 4 - 4.5 Streujahrgänge umfaßt.

Tab. 2: Daten zur turn-over-Rate der L-Schicht.
Alle Angaben in g TS/m²; monatl. Abbaurrate R = 2.5%; F_n aus Tab. 1.

n (Monate)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
L _{n-1}	607	587	580	551	492	414	347	274	204	174	164	135	103	95	101	84	37
0.025 x L _{n-1}	15	15	15	14	12	10	9	7	5	4	4	3	3	2	3	2	1
F _n	5	-8	14	45	66	57	64	63	25	9	22	29	5	-8	14	45	66
L _n (Rest)	587	580	551	492	424	347	274	204	174	164	135	103	95	101	84	37	-30

5. Diskussion

Legt man die konstante Abbaurate von 2.5% monatlich zugrunde, dann werden im ersten Jahr in der L-Schicht durchschnittlich 26.2% von 607 g TS/m², das sind 159 g abgebaut. Gleichzeitig werden 391 g TS/m² an die F-Schicht abgegeben. Daraus ergibt sich eine Abnahme der L-Schicht von 550 g TS/m² · a. Diese Abnahme stimmt mit dem durchschnittlichen Streueintrag von 538 g TS/m² überein.

Im Altbuchenbestand des Solling ermittelte MEYER (1986) an Hand von Atmungsmessungen eine Abbaurate von 23%/a für eine Mischung aus L- und F-Schichtmaterial. Diese Atmungsmessungen wurden bei der Jahresdurchschnittstemperatur von 6.2 °C und bei in-situ-Feuchtebedingungen durchgeführt, während unseren Messungen im Freiland eine Jahresdurchschnittstemperatur von 7.8 °C zugrunde liegt. In der Gesamtbilanz kommt MEYER (1986) zu einem Abbau von 353 g/m² · a organischer Substanz bei einem Streufall von 329-344 g/m² · a an Blättern. Damit liegt im Solling der Wert für den Abbau um maximal 7%, bei unseren Messungen um rund 2.2% über dem Wert für die Produktion.

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie.

Literatur

- BECK L., MITTMANN H.-W., 1982: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. *Carolinea* 40: 65-90.
- MEYER F.H., 1986: Jahreslauf und Bilanz des Streuabbaus durch Mikroorganismen. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.): *Ökosystemforschung*. Stuttgart (Ulmer): 278-284.

Adresse

Dr. U. Franke
Prof.Dr. L. Beck
Landessammlungen für Naturkunde
Postfach 3949
D-7500 Karlsruhe 1

Lebensraum Buchenwaldboden

3. Änderungen des Elementgehaltes beim Streuabbau

Hans-Walter Mittmann

Synopsis

Changes in the element content (C, N, Si, Al, Fe, P, Mn, K, Mg, Ca, Na, Pb, Co) of decaying leaf litter of *Fagus sylvatica* in a moder beech wood soil on the northern piedmont of the Black Forest were investigated for 5 years by means of litter bag studies and by analysing soil profiles, which made it possible to separate the remain of 8 year's litter input in the uppermost organic soil layer. These data are leading to estimates of the ecological role of the soil micro- and mesofauna and the soil microflora during litter decomposition and their mutual impact. During the first 3 years of litter breakdown, the soil microbes are acting as the primary decomposers, their activity being regulated by mycophagous animals. In deeper soil layers (F-layer) this role is taken over by saprophagous and sapromycophagous animals, mostly oribatid mites acting as secondary consumers.

Animal-microbial interaction, beech forest, element content, litter decomposition, moder soil.

1. Einführung

Neben der quantitativen Erfassung des Streuabbaus über den Gewichtsverlust (FRANKE, BECK 1989) gibt die chemische Analyse der mit dem Abbau sich ändernden Elementgehalte der Streu einen Einblick in die qualitative Seite des Abbaus und ermöglicht es auch, die unterschiedliche Wirkung von Bodenfauna und Bodenmikroflora beim Streuabbau zu bewerten. Diese Änderungen wurden in den organischen Auflagehorizonten eines Moderbuchenwaldes im Stadtwald Ettlingen mit einer Netzbeutelserie über 5 Jahre von 1981 - 1986 verfolgt.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich bei FRANKE u. BECK (1989). Der Abbau der Laubstreu bzw. der gesamten Feinstreu wurde durch eine Netzbeutelserie (BECK et al. 1987) und in sogenannten Abbauprofilen erfaßt (MITTMANN 1980). Hierzu wurde seit 1976 die alte Streuschicht auf stets gleichen Versuchsparzellen von etwa 2 x 3 m mit grobmaschigem Netzstoff bedeckt und so eine jahrgangsweise Trennung der Laubschichten erreicht. Seit 1983 wurden jeweils im Herbst aus diesen Flächen Proben genommen und die einzelnen Streujahrgänge und die darunterliegenden Bodenhorizonte getrennt analysiert. Nach der Extraktion der Fauna wurden nach den entsprechenden Aufschlüssen die Gesamtgehalte des Streumaterials bestimmt: C, N, Si, Al, Fe und P photometrisch, Mn, K, Mg, Ca und Na mit Flammen-AAS sowie Pb und Co mit Hilfe der Inversvoltametrie. Eine detaillierte Beschreibung der verwendeten Analysenmethoden findet sich bei BECK et al. (1987).

3. Ergebnisse und Diskussion

Die Elemente der organischen Bodenauflage stammen aus zwei verschiedenen Quellen, dem Streufall und dem Bestandesniederschlag, in verschiedener Weise miteinander verbunden. Die Elemente aus dem Streufall stammen wiederum aus zwei Quellen, dem mineralischen Untergrund und der organischen Bodenauflage, also dem internen Stofffluß, der durch den Abbau zum Kreislauf geschlossen wird (MITTMANN 1980).

Der Buntsandstein des Untergrundes unserer Versuchsfläche liefert vor allem Si, Al, Fe, Mg und von den Spurenelementen Co; dabei dürfte aber die Feststellung von ULRICH et al. (1986) nach Untersuchungen im Solling auch für unser Untersuchungsgebiet gültig sein, daß trotzdem der Pflanzenbedarf bei Fe und Mg aus dem atmosphärischen Eintrag gedeckt werden kann. Dieser bestimmt in immer stärkerem Maße die Bilanz vieler Elemente, vor allem der Schwermetalle als überwiegend toxischer Komponenten, erlangt aber auch bei Makronährstoffen wie N, Ca, K und - im Gegensatz zum Solling - in unserem Untersuchungsgebiet auch bei Mn zunehmende Bedeutung. Übertroffene Bedeutung hat bei den wichtigsten Pflanzennährstoffen N, P, Ca, K, Mg und Mn der Streufall als Lieferant dieser Elemente innerhalb der internen Stoffkreisläufe unseres Buchenwaldes, der vom Untergrund her als ausgesprochen nährstoffarm angesehen werden muß.

Die Zunahme der biologischen Aktivität von Mikroflora (SCHÖNBORN, DUMPERT 1986) und Bodenfauna (BECK et al. 1987) im Verlauf des Abbaus spiegelt sich in den Änderungen des Gehalts an diesen vorwiegend in der organischen Substanz gebundenen Elementen wieder. Die Änderungen des Gehaltes an mineralogenen Elementen wie Si, Al und Fe kennzeichnen ebenfalls einen Teil der biologischen Aktivität, vor allem die durchmischende Tätigkeit der Bodenfauna. Die Werte aus den feinmaschigen Netzbeuteln der Kontrollfläche, aus der die Makro- und Mesofauna weitgehend ferngehalten wird, liefern einen ersten Ansatz, den Anteil der Bodentiere am Abbaugeschehen abzuschätzen und von dem der Mikroflora zu trennen.

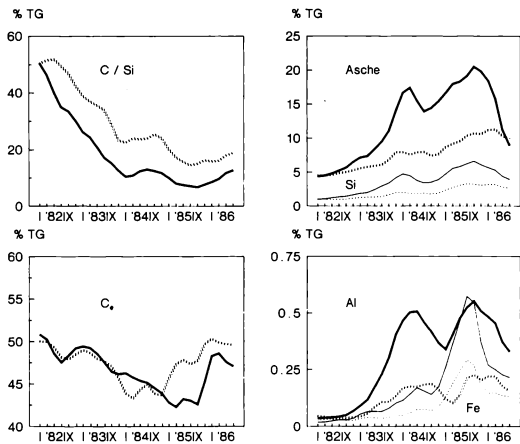


Abb. 1: Änderung des C/Si-Verhältnisses, des C-, Asche-, Si-, Al- und Fe-Gehaltes der Laubstreu in den Netzbeuteln des Streujahrganges 1981 mit Maschenweiten von 1 cm (durchgezogene Linien) und 21 µm (gepunktete Linien), angegeben in Prozent des Trockengewichtes.

Der Abbaugrad läßt sich so durch die Angabe des C/Si-Verhältnisses bestimmen, da C auf dem Buntsandsteinboden des Untersuchungsgebietes nur aus dem Bestandesabfall in den Boden eingebracht werden kann und Si bis auf etwa 1% aus dem Ausgangsgestein durch Verwitterungs- und Lösungsprozesse freigesetzt wird. So nimmt das C/Si-Verhältnis im Bodenprofil im Laufe von mindestens 10 Jahren vom frischen Fallaub mit Werten von durchschnittlich 62 bis zum A_h-Horizont mit einem Wert unter 0.2 kontinuierlich ab, was sich in den grobmaschigen Netzbeuteln während der ersten 5 Versuchsjahre verfolgen läßt (Abb. 1); nach anfänglichen Schwankungen, die Netzbeutel liegen zu dieser Zeit noch auf oder inmitten der L-Schicht, nehmen Asche- und Siliciumgehalt, desgleichen auch Min-, Al- und Fe-Gehalt deutlich zu; damit fällt auch der Wert für das C/Si-Verhältnis von 50.4 bis auf 7.2, da während der gesamten Versuchszeit zwar Verluste an Trockengewicht eingetreten sind, sich der Kohlenstoffgehalt der restlichen Blattsubstanz in den Beuteln aber noch nicht systematisch geändert hat. Dies wäre erst nach 6-7 Jahren der Streuzersetzung zu erwarten.

Dient das C/Si-Verhältnis vor allem als Zeiger für den strukturellen Abbau der Laubstreu, besonders bedingt durch die Aktivität der Bodenfauna, so kann aus Änderungen des C/N-Verhältnisses auf organisch-chemische Veränderungen rückgeschlossen werden, die wohl hauptsächlich von Leistungen der Mikroflora herrühren. Beide Elemente sind auf dem carbonatarmen Waldboden ausschließlich an die organogene Komponente der Bodenhorizonte gebunden ebenso wie die Elemente Ca, P und Mg. Bei einem relativ gleichmäßigen Kohlenstoffgehalt von etwa 49% steigt der Gesamtstickstoffgehalt während der ersten beiden Abbaujahre von 0.85% im frischen Fallaub auf 1.6 bis 1.7% und ändert sich auch in den folgenden beiden Jahren nicht mehr wesentlich. Zu erwarten wäre wie auch schon beim Kohlenstoffgehalt eine Abnahme der N-Konzentration nach 6-7 Jahren bis auf Werte von unter 0.2% im C-Horizont. Dementsprechend ändert sich auch das C/N-Verhältnis, nachdem es im ersten Versuchsjahr von 52 auf das Niveau von etwa 34 gefallen ist, im Gegensatz zu C/Si-Verhältnis nicht mehr regelmäßig. Besser als am Stickstoffgehalt kann man an der Veränderung der Phosphorkonzentration die zunehmende Steige-

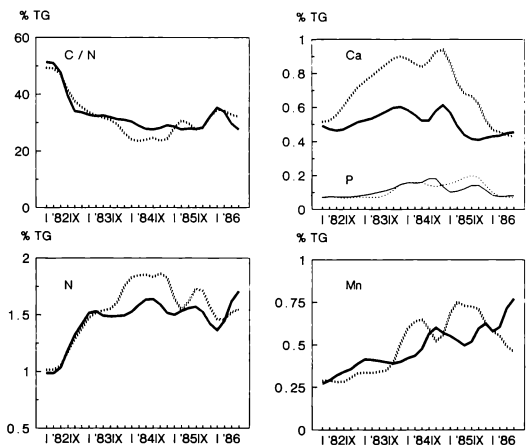


Abb. 2: Änderung des C/N-Verhältnisses, des N-, Ca-, P- und Mn-Gehaltes der Laubstreu in den Netzbeuteln des Streujahrganges 1981 mit Maschenweiten von 1 cm (durchgezogene Linien) und 21 µm (gepunktete Linien), angegeben in Prozent des Trockengewichtes.

rung der mikrobiellen Stoffumsetzungen ablesen, mit einem deutlichen Maximum im dritten Versuchsjahr mit Werten von 0.18%. Zu diesem Zeitpunkt hat die Streu bereits die bodenbiologisch günstigste F-Schicht erreicht. Steht P für mikrobielle Stoffwechselaktivität, so spiegelt die Veränderung der Ca-Konzentration Vorratsänderungen an mikrobiell gebildeter Bio- oder auch Nekromasse wider, die im sauren Milieu der Moder-Streuschichten (Abb. 2) überwiegend von Pilzen gebildet wird. Sie können Ca als Oxalat in beträchtlichem Maße frei im Zellumen speichern und legen so das hier sonst leicht lösliche Element im Streuprofil und damit im Ökosystem fest (MITTMANN 1980). Der Ca-Gehalt steigt daher von einer Konzentration von 0.5% im frischen Fallaub zunächst leicht an, solange Transport und Bindung in einwachsende Pilzhyphen den Abbau übertreffen; danach sinkt die Calcium-Konzentration langsam ab.

Weitere wichtige Mineralstoffe der Asche wie Mg, K und Na zeigen in den Netzbeuteln eine ähnliche Verteilung wie in den mehrfach genommenen Bodenprofilen (Abb. 3). Mg und Na nehmen im allgemeinen proportional dem Anteil der Asche am Trockengewicht zu. K ist vorwiegend in der obersten L-Schicht konzentriert, wird aus tieferen Streuschichten ausgewaschen und dann wieder im B- sowie C-Horizont angereichert.

Der Ausschluss der Bodenmakro- und Mesofauna vom Streuabbau durch feinmaschige Netzbeutel bewirkt nur eine Verzögerung des Abbaus von durchschnittlich 8, maximal 18 Monaten (Beck 1989). Während dieser Zeit sind an der Elementzusammensetzung der eingeschlossenen Streu in den feinmaschigen Beuteln deutliche Abweichungen vom Normalverlauf des Abbaus zu beobachten; bei den mineralogenen Komponenten meist negativ, bei den organogenen meist positiv abweichend (Abb. 1 u. 2, gepunktete Linien). Betrachtet man die absoluten Stoff- bzw. Elementmengen in beiden Netzbeutelarten unter Vernachlässigung dieser zeitlichen Differenz nur in Abhängigkeit vom jeweiligen Abbau-grad und vergleicht diese Bilanzen mit den Werten für mikrobielle Biomasse und Besatz an saprophager Mesofauna, so kann leicht der unterschiedliche Anteil von Mikroflora und Fauna am Abbau voneinander getrennt werden (Abb. 4).

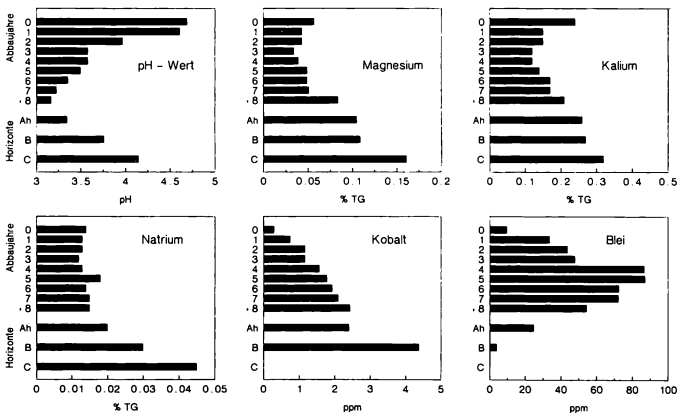


Abb. 3: Änderungen von pH-Wert und der Gehalte von Mg, K, Na, Co und Pb im Streuprofil des untersuchten Buchenwaldes, gemessen an 4 verschiedenen Terminen in den durch grobmaschigen Netzstoff getrennten Streujahrgängen bzw. den nach Augenschein getrennten Bodenhorizonten. Die Angaben in Abbauehren entsprechen folgender Schichtzuordnung des Auflagehorizontes: 0 = frisch gefallene Laubstreu, 1-2 = L-Schicht, 2-6 = F-Schicht, 6-8 = oberer Ah-Horizont.

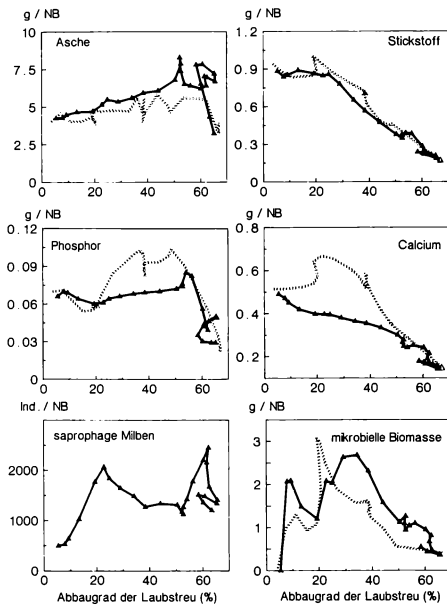


Abb. 4: Gang der Änderungen der Menge an Gesamtasche, Ca, N, P und mikrobieller Biomasse (angegeben in g/Netzbeutel) sowie der Besiedlung der Netzbeutel des Streujahrganges 1981 durch die saprophage Mesofauna (angegeben in Ind./Netzbeutel) in Abhängigkeit vom jeweiligen Abbaugrad der Laubstreu in den Beuteln, die auf ein Ausgangstrockengewicht von 100 g normiert wurden (Maschenweite 1 cm = durchgezogene, 21 μ m = gestrichelte Linien). Die aufeinanderfolgenden Werte sind miteinander verbunden. Der Abstand der Dreiecke stellt den zeitlichen Abstand von 2 Monaten zwischen den jeweiligen Probenahmen dar.

Ein wesentlicher Teil des primären Streuabbaus wird von der Mikroflora ausgeführt. Die mikrobielle Biomasse nimmt nach dem Streufall stark zu und verhindert so einen schnellen Austrag von z.B. N und P, wie in den ersten Abbauphasen der Beutel feiner Maschenweiten abzulesen ist. Hier ist der Zugang der Pilzflora durch die Gaze von 21 μ m-Maschenweite zunächst behindert. Danach übersteigt die Menge an mikrobieller Biomasse diejenige in den grobmäschigen Beuteln rasch um bis zu 50% und führt zu einer Anreicherung von Ca, P und auch N in den Netzbeuteln. Da jedoch kaum Streuabbau stattfindet, kann dieser Befund für Ca und P nur bedeuten, daß die Pilze ihre eigene sich anhäufende absterbende Hyphenmasse als das attraktivere Substrat zuerst nutzen und nur soweit erforderlich auf das Ausgangssubstrat Laubstreu zurückgreifen. Damit zirkulieren beide Elemente hier im kürzestmöglichen Kreislauf innerhalb der Pilzbio- und -nekromasse, wobei der Anteil der Biomasse, gemessen über die mikrobielle Atmungsaktivität (SCHÖNBORN 1989) im Laufe des weiteren Abbaus in diesen Beuteln relativ rasch wieder kleiner wird und weit unter das Niveau in den groben Beuteln absinkt.

In den grobmäschigen Netzbeuteln sorgt die Fauna zunächst für die Durchmischung der Streuschichten mit tieferliegendem anorganischem Material, wie an der Bilanz der Gesamtasche in den Beuteln abzulesen ist. Die Abnahme der Aschemengen am Ende des Netzbeutelversuches ist wohl auf ein Einwachsen von Feinwurzeln zurückzuführen. Von größerer Wichtigkeit ist aber die saprophage Mesofauna, (vor allem Oribatiden) für die Regulation der Aktivität der Bodenmikroflora: Die Primärbesiedlung der Netzbeutel mit

den L-Schicht-Arten der Oribatiden sorgt durch eine Bevorzugung der Mikroflora bei der Nahrung (MITTMANN 1983) für einen ersten Einbruch bei der mikrobiellen Biomasse. Danach setzt eine zweite Phase des Streuabbaus ein, während der die Aktivität von Mikroflora, abzulesen am P- und Ca-Gehalt, durch eine gleichmäßige Besiedlung der Netzbeutel mit saprophager Mesofauna und die damit verbundene gleichmäßige Beweidung erhöht wird, indem die Mikroflora im Gegensatz zu den Bedingungen bei feinen Maschenweiten immer wieder auf die Laubstreu als primäre Nahrungsquelle abgedrängt wird. Dies führt zu einer Steigerung des Streuabbaus von 20 auf 50 % innerhalb nur eines Jahres. War bis dahin der Streuabbau hauptsächlich eine Funktion der Mikroflora, übernimmt nun die saprophage Mesofauna eine direkte Rolle beim Streuabbau. Während sich die Siedlungsdichte der saprophagen Milben verdreifacht, werden sämtliche Leistungsparameter der Mikroflora auf höchstens $\frac{1}{10}$ ihrer Ausgangswerte reduziert. Dies macht deutlich, daß im Moderbuchenwald die Hauptleistung beim Streuabbau zumindest während der ersten drei Abbaujahre von der bodenlebenden Mikroflora erbracht wird. In diesem Zeitraum werden die Tiere nur als Regulatoren wirksam. Erst danach finden sie als Sekundärzersetzer ihre eigentliche Rolle.

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie.

Literatur

- BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden 1. Bodenfauna und Streuabbau - eine Übersicht. Verh. Ges. Ökol. 17: 47-54
- BECK L., DUMPERT K., FRANKE U., MITTMANN H.-W., RÖMBKE J., SCHÖNBORN W., 1987: Vergleichende ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. Jül. Spez. (im Druck).
- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden 2. Streueintrag und Streuabbau. Verh. Ges. Ökol. 17: 55-59
- MITTMANN H.-W., 1980: Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. Diss. TU Karlsruhe: 117 S.
- MITTMANN H.-W., 1983: Einfluß von Oribatiden (Acari) auf den Abbau der Laubstreu in einem Buchenwaldboden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1983: 220.
- SCHÖNBORN W., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden 4. Mikroflora. Verh. Ges. Ökol. 17: 67-70
- SCHÖNBORN W., DUMPERT K., 1986: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 8. Die Mikroflora. Carolinea 44: 129-138.
- ULRICH B., MAYER R., MATZNER E., 1986: Vorräte und Flüsse der chemischen Elemente. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986): Ökosystemforschung: 375-417.

Adresse

Dr. H.-W. Mittmann
Landessammlungen für Naturkunde
Postfach 3949
D-7500 Karlsruhe 1

Lebensraum Buchenwaldboden

4. Mikroflora

Wolfgang Schönborn

Synopsis

The microflora of the litter horizon in the beech wood of the Ettlingen forest is mainly composed of fungi. The fungal biomass corresponds to about 65 g carbon/m² and contains about 5% of the carbon in the litter. The freshly fallen leaf litter is gradually colonized by fungi. The decomposition of the leaf litter to litter of the F-horizon follows a cosine function. The dynamics of the fungal biomass are large in the three litter horizons; the mean value of the biomass during the four years of investigation temporarily decreased by 90% and increased by nearly 100%. The main cause of the changes lies in the succession of humid and dry conditions. Mean respiration rate of the biomass equals 25% of the maximum value.

Beech forest, biomass, fungi, litter decomposition, litter horizons, microflora, respiration.

1. Einführung, Material, Methoden

Im Stadtwald Ettlingen, einem Moderbuchenwald, wurden 4 Jahre lang etwa 6 mal pro Jahr die Biomasse der Bodenmikroflora und die Atmung der Streuschichten bestimmt. Die Basis für die Entwicklung der Mikroorganismen bildete der jährliche Streufall von ca. 538 g Trockensubstanz (TS) je m², der die L-Schicht mit frischem Material versorgte, das etwa 17 Monate später zu F-Schicht-Streu zersetzt war. Etwa 4-5 Streujahrgänge sammelten sich zu ca. 1737 g TS/m² als F-Schicht. Die noch ältere, stark abgebaute strukturlose Streu bildete die 1804 g TS/m² umfassende H-Schicht.

Die Biomasse wurde als mikrobiell gebundener Kohlenstoff nach ANDERSON u. DOMSCH (1978) aus der Atmungsintensität bei Sättigung mit der Energiequelle Glucose bestimmt, die Anteile an Pilzen und Bakterien durch selektive Hemmung (ANDERSON, DOMSCH 1975). Aus der Streu wurde die spezifische Atmung in ml CO₂ je g Bio-C je Stunde errechnet. Weitere Grunddaten stellte die Arbeitsgruppe von Prof. L. Beck, Karlsruhe, zur Verfügung (BECK, MITTMANN 1982).

2. Ergebnisse

2.1 Menge der mikrobiellen Biomasse

In der Biomasse überwogen die Pilze so sehr, daß bakterielle Biomasse mit der Methode nicht mehr nachweisbar war. Im Mittel enthielt die Streu ca. 65 g Bio-C je m², der sich etwa zu je 20% auf L- und H-Schicht und zu 60% auf die F-Schicht verteilte. Etwa 5% des Kohlenstoffs der Streu waren mikrobiell gebunden (Abb. 1).

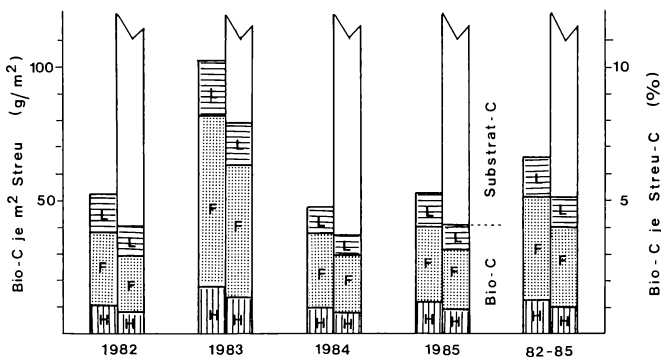


Abb. 1: Mikrobielle Biomasse in g Bio-C/m² (linke Säule) und in % des Gesamt-C der Streuauflage (rechte Säule).

2.2 Dynamik des Abbaus und der Biomasse

Abbau und Übergang der L-Schicht-Streu in die F-Schicht begannen nach dem Laubfall langsam und wurden mit Fortschreiten des Jahres schneller (Abb. 2 oben). Dieser Verlauf ähnelte einer Kosinusfunktion. Die Arkus-Kosinusfunktion (Abb. 2 unten) ergab die Ausgleichsgerade mit dem höchsten Korrelationskoeffizienten r vieler untersuchter Funktionen. Die gute Annäherung wurde in Abb. 2 (oben) durch Einzeichnen der entsprechend der arccos-Funktion korrigierten Werte und dem daraus folgenden Kurvenverlauf demonstriert.

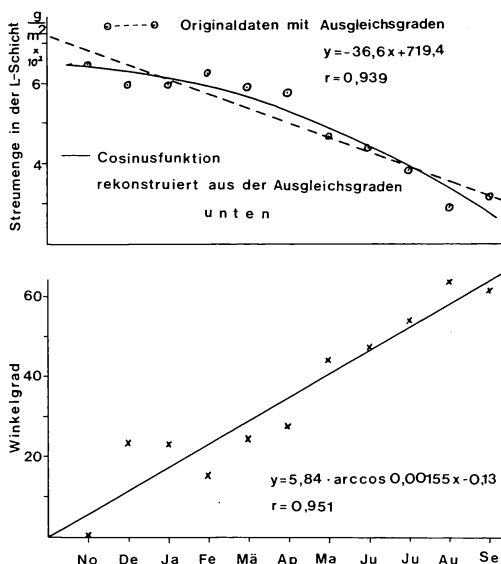


Abb. 2: Streuersatzung im Jahresverlauf in der L-Schicht nach den Monatsmitteln aus 9 Jahren (1977-1985).

Die Vierjahresmittel der Biomassekonzentration sind in Abb. 3 für die drei Streuschichten als 0-Wert eingezeichnet. Die mittlere Abweichung erreichte nach unten bis zu ca. 30%, nach oben über 60%. Die mittleren Streuungen im Jahr sind als Prozentpunkte im gleichen Maßstab eingetragen und verdeutlichen die enormen natürlichen Schwankungen im Jahresverlauf. Die Dynamik des Biomassewechsels wurde wesentlich von der verfügba-

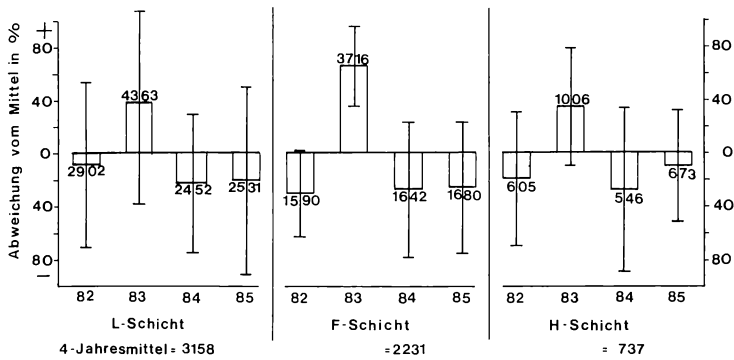


Abb. 3: Änderungen der Biomassekonzentration in der Streu: Vier-Jahresmittel sowie als Abweichung davon in % die Jahresmittelwerte und ihre Streuung für L-, F- und H-Schicht.
Absolutwerte (mg Bio-C/100 g Streu) eingetragen.

ren Feuchtigkeit geprägt. Die hohen Biomassekonzentrationen 1983 ließen sich mit den hohen Niederschlägen von Herbst 1982 bis Sommer 1983 bei gleichzeitiger Wärme erklären (SCHÖNBORN, DUMPERT 1986). In der L-Schicht bestand eine schwache Korrelation ($r = 0.625$) zur Niederschlagssumme der letzten 14 Tage vor Probenahme (Abb. 4). Für die F-Schicht betrug der entsprechende Korrelationskoeffizient $r = 0.562$. Ein Einfluß der Temperatur ließ sich rechnerisch nicht nachweisen. Wahrscheinlich bewirkten Wärme bzw. Hanglage schnelle Austrocknung; höhere Temperaturen hatten auch höheren Umsatz zur Folge, der bei Substratlimitierung auf Kosten der Biomasseproduktion ging (vgl. Abb. 5).

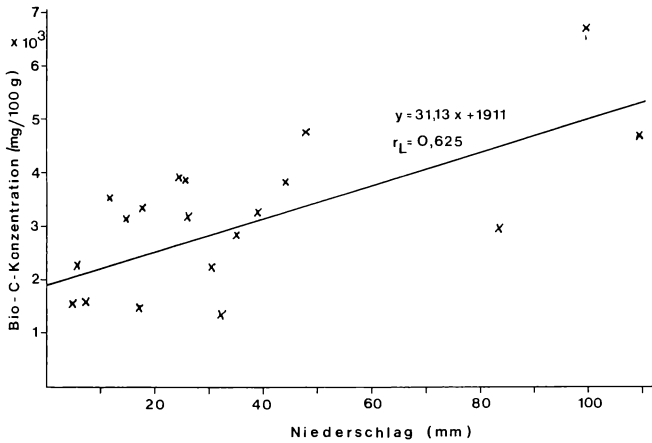


Abb. 4: Bio-C-Konzentration der L-Schicht in Abhängigkeit vom Niederschlag der letzten 2 Wochen vor Probenahme.

2.3 Aktivität der Bodenmikroflora (Abb. 5)

Die Atmung der Pilzflora ist ein Maß ihrer Aktivität. Das Substratangebot der drei Streuschichten limitierte die Aktivität. Sie erreichte im Mittel der Jahre nur rd. 25% der maximalen Aktivität in L- und F-Schicht, in der H-Schicht kaum mehr als 15% der maximalen Aktivität von 25 ml CO₂/g Bio-C · h (ANDERSON, DOMSCH 1978). Im Jahre 1985 fiel die niedrige Aktivität der F-Schicht bei besonders hoher Aktivität von L- und H-Schicht auf.

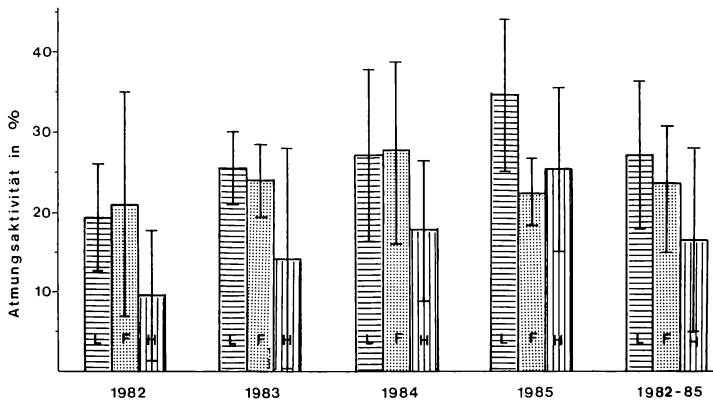


Abb. 5: Atmungsaktivität der mikrobiellen Biomasse in den Streuschichten in % der maximalen Aktivität von 25 ml CO₂/g BioC · h mit Standardabweichung.

Ein Zusammenhang mit der Biomasse-Konzentration war rechnerisch nicht nachweisbar (vgl. Abb. 1 u. 3). Die natürlichen Schwankungen der Atmungsaktivität im Jahresverlauf konnten sehr groß sein, ließen sich jedoch nicht mit dem Niederschlag korrelieren.

Für die Förderung der Arbeiten durch den Bundesminister für Forschung und Technologie und mittelbar durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft wird bestens gedankt.

Literatur

ANDERSON J.P.E., DOMSCH K.H., 1975: Measurement of bacterial and fungal contribution to respiration of selected agricultural and forest soils. *Can. J. Microbiol.* 21: 314-322.

ANDERSON J.P.E., DOMSCH K.H., 1978: A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biol. Biochem.* 10: 215-221.

BECK L., MITTMANN H.W., 1982: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. *Carolinea* 40: 65-90.

SCHÖNBORN W., DUMPERT K., 1986: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 8. Die Mikroflora. *Carolinea* 44: 129-138.

Adresse

Dr. W. Schönborn
 Battelle-Institut e.V.
 Postfach 90 01 60
 D-6000 Frankfurt 90

Lebensraum Buchenwaldboden
5. Die Makrofauna

Ulrich Franke

Synopsis

Qualitative and quantitative composition of the macrofauna was determined to estimate its contribution to the decomposition of the litter in a moder beech forest. Respiration was calculated from abundance of individuals and of biomass; assimilation and consumption were calculated by use of R/A and A/C-relations from the literature. Among the macrofauna the sapromacrophagous species play the most important part. In the moder beech forest the role of the macrofauna itself is rather small.

Beech forest, decomposition, macrofauna, moder soil.

1. Einführung

Die Makrofauna läßt sich entsprechend ihrer Trophieeinstufung in die Primär- und Sekundärzersetzer sowie die Zoophagen unterteilen. Die Primärzersetzer bereiten das Substrat durch mechanische Zerkleinerung optimal vor, sodaß dieses von der Mikroflora vermehrt besiedelt werden kann, welche wiederum den Primär- wie den Sekundärzsetzern als Nahrung dient. Im Moderbuchenwald wird die Mikroflora hauptsächlich durch Pilze gestellt. Die Zoophagen ihrerseits greifen als Räuber in dieses Wechselspiel kontrollierend ein.

Aus der 9jährigen Untersuchung werden die jeweiligen Monatswerte gemittelt und so ein 'Durchschnittsjahr' geschaffen. Diesem Normaljahr wird das Jahr 1976/77 mit einem hohen Dipterenlarven-Vorkommen vergleichend gegenübergestellt. Die bearbeiteten Tiergruppen, ihre trophische Einstufung, Fangmethode und -zeitraum sowie die Bearbeiter sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Tab. 1: Übersicht über die Makrofauna
QH = Quadratproben-Handauslese; BF = Barberfallen

	Methode	Zeitraum	Arten	Trophiestufe	Bearbeiter und Jahr
<i>Araneae</i>	QH + BF	1977-1985	117	zoophag	Dumpert (1985)
<i>Opiliones</i>	BF	1977-1982	7	zoophag	Franke (1985)
<i>Pseudoscorpiones</i>	QH	1977-1984	2	zoophag	Braun (1986)
<i>Coleoptera</i>	QH + BF	1977-1985	267	zooph./saproph.	Friebe (1983), Franke
<i>Dermaptera</i>	QH	1977-1982	1	polyphag	Franke (1985)
<i>Coleopt.-Larven</i>	QH	1977-1985	?	zooph./saproph.	
<i>Dipt.-Larven</i>	QH	1977-1985	15 Fam.	makro-saproph.	Heynen
<i>sonst. Larven</i>	QH	1977-1985	?	zooph./saproph.	
<i>Chilopoda</i>	QH	1978-1981	ca. 6	zoophag	Franke
<i>Diplopoda</i>	QH	1977-1985	13	makro-saproph.	Schallnaß (1987)
<i>Thysanoptera</i>	QH	1977-1985	?	saprophag	
<i>Gastropoda</i>	QH	1977-1985	8	makro-saproph.	Greven
<i>Enchytraeidae</i>	QH	1977-1985	13	saprophag	Römbke
<i>Lumbricidae</i>	QH	1977-1985	4	sapro-makroph.	Römbke (1985)

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich bei FRANKE u. BECK (1989). Als Quadratproben werden monatlich an drei Stellen im Untersuchungsgebiet mit einem Stechrahmen je 1/9 m² der Bodenaufgabe entnommen. Diese werden zu einer Mischprobe von 1/3 m² vereinigt. Im Labor wird dann von Hand die Makrofauna ausgelesen. Die Effizienz der Handauslese wurde durch Mehrfachauslesen überprüft und durch einen Korrekturfaktor für jede Tiergruppe ausgedrückt. Damit wird eine insgesamt gute Annäherung an die tatsächlich in der Probe befindliche Makrofauna erreicht.

Ein Vergleich der Artenzusammensetzung bei Anwendung verschiedener Methoden zeigt aber, daß die methodentypischen Ausschnitte aus der Gesamtf fauna sehr verschieden sind. Deshalb wurden die Quadratproben durch Barberfallen ergänzt. 12 Barberfallen werden monatlich für eine Woche ex-

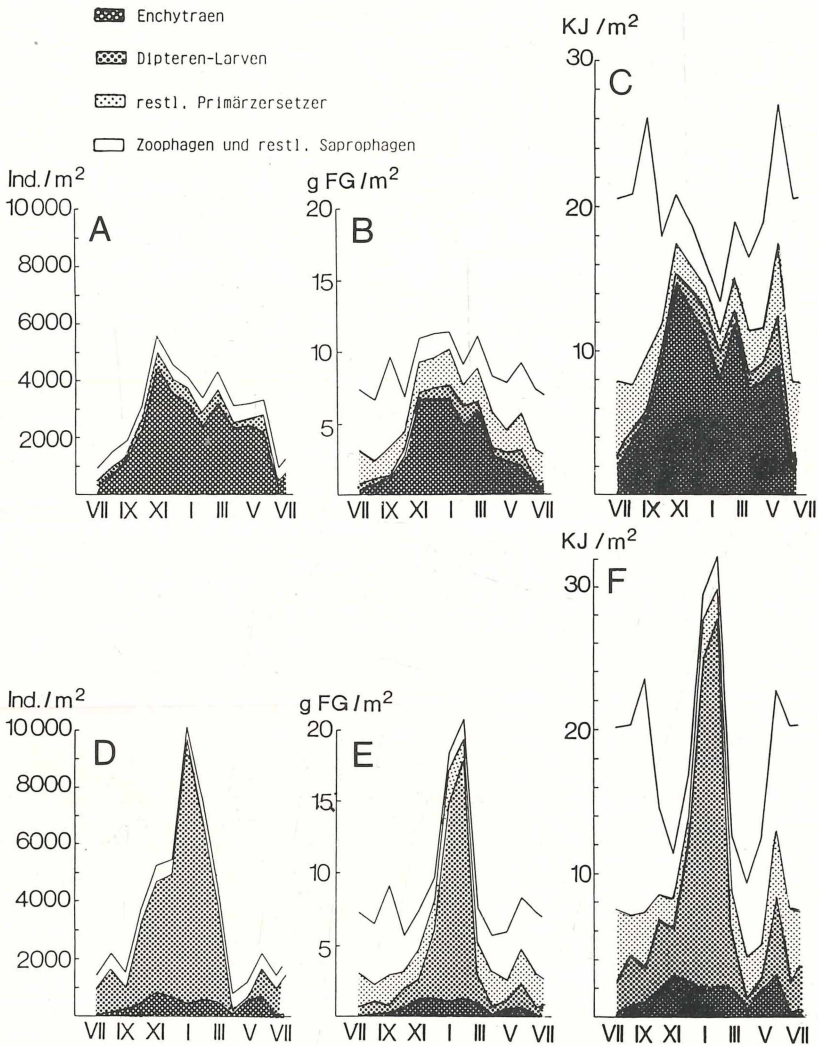


Abb. 1: Flächenbezogene Parameter der Makrofauna.
A, D: Individuen-Abundanz; B, E: Biomassen-Abundanz;
C, F: Respiration;
A, B, C: Normaljahr; D, E, F: Dipterenlarven-Jahr.

poniert. Nach Ermittlung der Fangfläche einer Barberfalle läßt sich die Aktivitätsdichte näherungsweise in eine Siedlungsdichte umrechnen. Diese Fangfläche beträgt beispielsweise für Carabiden ca. 1 m² und für die ebenfalls in den Barberfallen dominanten Ageleniden ca. 0.7 m² pro Falle.

Alle Biomasseangaben erfolgen in mg Frischgewicht (FG). Dieses Gewicht wurde durch Wägung lebender oder frischtoter Tiere ermittelt. Besonders für nicht näher bearbeitete Gruppen wurde durch exemplarische Messungen eine Eichkurve erstellt, aus denen über die Längenmessung die Gewichte abgelesen werden. Eigene Respirationsmessungen liegen bisher nur für die Diplopoden vor (SCHALLNASS 1987). Für alle anderen Gruppen wurde die Respiration (R) nach der Formel von RYSZKOWSKI (1975) in LUXTON (1982b) berechnet, welche für Bodentiere bei 15 °C ermittelt wurde:

$$R_{15} = 0.357 \cdot FG^{0.813} \text{ (}\mu\text{l O}_2\text{/mg} \cdot \text{FG} \cdot \text{h)};$$

Bekannt sind:

- Individuenabundanz (Ind./m²) für jeden Monat
- Biomassenabundanz (mgFG/m²) für jeden Monat
- mittl.Monatstemperatur (T°C) in 2 cm Tiefe
- 1 Monat = 720 Stunden

Angenommen wird:

- Q₁₀ = 2
- 1 ml O₂-Verbrauch entspricht einer Energiefreisetzung von 19.62 Joule.

Bei Einsatz dieser Größen geht die Gleichung über in:

$$R_T = 0.357 \cdot \text{Ind./m}^2 \cdot \left[\frac{\text{mg FG/m}^2}{\text{Ind./m}^2} \right]^{0.813} \cdot 2^{\frac{T-15}{10}} \cdot \frac{720 \cdot 19.62}{1000} \text{ (J/m}^2 \cdot \text{Monat)}$$

Die so erhaltenen Respirationswerte sind sicherlich nur Näherungswerte.

Der Energiefluß durch die Makrofauna in einer Jahresbilanz wird nach den Gleichungen C = A+FU und A = P+R ermittelt. Ausgangswerte für die Bilanzierung bilden die nach obiger Formel berechneten Näherungswerte der Respiration. Die in dieser Arbeit verwendeten Effizienzwerte R/A und A/C sind der Arbeit von GRIMM u. FUNKE (1986) und den Zusammenstellungen von LUXTON (1982a, b) entnommen. Für die Oligochaeten wurden die entsprechenden Werte von RÖMBKE (1989) einbezogen.

3. Individuen- und Biomasseabundanz sowie Respiration

3.1 Normaljahr

Die Primärzersetzer erreichen im Winter ihre höchste Individuenabundanz mit 4-5000 Ind./m², die zum größten Teil durch *Mesenchytraeus glandulosus* gestellt werden. Im Juli geht dessen Siedlungsdichte auf 500 Ind./m² zurück und erreicht damit die Dichte der Zoophagen und restlichen Saprophagen zusammen, deren Abundanz das ganze Jahr über nahezu konstant ist (Abb. 1a), deren Artenzusammensetzung und Dominanzen sich aber ändern. Bei der Biomasse steht dem Maximum der Primärzersetzer im Winter mit 10g/m² ein Minimum der Zoophagenbiomasse mit 1.2 g/m² gegenüber; im Sommer kehrt sich das Verhältnis um. Unter den relativ wenigen Zoophagen dominieren die Carabiden und erhöhen deren Biomasse bis 6g/m², während die Biomasse der Primärzersetzer im Sommer mit 2.5 g/m² auf ein Minimum absinkt. Diese Gegenläufigkeit der beiden Biomasseanteile führt dazu, daß die Gesamtbiomasse im Jahreslauf verhältnismäßig geringen Schwankungen unterliegt (Abb. 1b). Wegen der hohen Respirationsbeiträge der Zoophagen im Sommer (16KJ) und ihrer geringen Beiträge im Winter (2KJ), ist die Gesamtrespiration im Winter am niedrigsten (ca. 15KJ) und im Sommer am höchsten (bis 27 KJ) (Abb. 1c), also gerade umgekehrt wie bei der Individuendichte.

3.2 Dipterenlarvenjahr (1976/77)

Im Jahr 1976/77 traten im Winter bis 9000 Dipterenlarven der Familie *Lycoriidae* pro Quadratmeter auf (Abb. 1d). Diese drängten die Enchyträen stark zurück. Das kräftige Wintermaximum der Dipterenlarven ist auch in der Biomassenabundanz der Gesamtmakrofauna noch deutlich sichtbar (Abb. 1e). Selbst bei den Respirationswerten, wo im Normaljahr im Winter ein Minimum auftritt, zeigt sich, daß das sich anbahnende Respirationsminimum

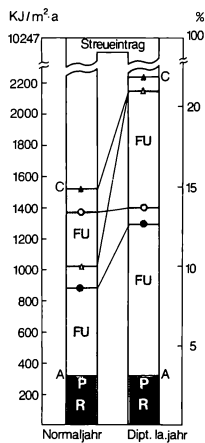


Abb. 2: Energetikwerte der gesamten Makrofauna im Normaljahr (links) und im Dipterenjahr (rechts), angegeben sowohl als Jahressummen wie als Prozent des jährlichen Streueintrags.
Die 4 durch verschiedene Symbole gekennzeichneten C-Werte beruhen auf unterschiedlichen A/C-Verhältnissen. Es dürfen nur C-Werte gleicher Symbole verglichen werden.

Tab. 2: Energie- und Nutzungswerte der Makrofauna.

	mittl. Abundanz Ind/m² mgFG/m²		R	R/A	A/C	KJ/m²a A C		P	FU	% d. jährl. Best.-Abfalls C R	
Primärzersetzer											
<i>Lumbricidae</i>	13	1310	20.26	0.91	0.11	22.26	202.4	5.7	180.2	2.00	0.2
<i>Diplopoda</i>	21	270	6.13	0.5	0.2	12.26	61.3	6.1	49.0	0.60	0.06
<i>Gastropoda</i>	4.3	428	7.18	0.7	0.5	10.26	20.5	3.1	10.3	0.20	0.07
<i>Dipt.-Larven</i>	324	656	15.68	0.8	0.07-0.15	19.60	131-280	2.9	111-260	1.3-2.7	0.15
<i>Enchytraeidae</i>	2432	3569	103.03	0.7	0.18-0.56	147.20	263-818	44.2	115.7-671	2.57-8.0	1.01
Zw.-Summe Normaljahr	2794	6233	152.28			215.29	678-1382	62.0			1.49
<i>Dipt.-Larven</i>	2841	3669	87.64	0.8	0.07-0.15	109.60	730-1565	22.0	620-1455	7.1-15.3	0.86
<i>Enchytraeidae</i>	453	674	19.90	0.7	0.18-0.56	28.04	50.7-157.8	8.5	22.3-133.4	0.49-1.54	0.19
Zw.-Summe Dipt.-Jahr	3332.2	6351	141.11			186.49	1065-2007	45.4			1.53
Zoophage (z) und restl. Saprophage (s)											
<i>Araneae</i> (z)	133.0	1167	35.10	0.7	0.7	50.14	71.6	15.04	21.49	0.70	0.34
<i>Opiliones</i> (z)	0.6	4	0.11	0.7	0.7	0.16	0.2	0.05	0.06	0.01	0.01
<i>Pseudoscorpiones</i> (z)	40.7	35	1.30	0.7	0.7	1.86	2.7	0.56	0.79	0.03	0.01
<i>Coleoptera</i> (z)	55.1	761	20.45	0.7	0.7	29.21	41.7	8.76	12.52	0.40	0.20
<i>Coleoptera</i> (s)	27.5	44	1.53	0.6	0.2	2.55	12.8	1.02	10.20	0.12	0.02
<i>Dermaptera</i> (z+s)	14.3	238	5.06	0.5	0.2	10.10	50.5	5.04	40.40	0.49	0.05
<i>Coleopt.-Larven</i> (z)	120.0	240	6.57	0.5	0.7	13.14	18.8	6.57	5.63	0.18	0.06
<i>Coleopt.-Larven</i> (s)			0.38	0.6	0.2	0.63	3.2	0.25	2.54	0.03	1.01
sonst. Larven (z)	18.2	27	0.50	0.5	0.7	1.00	1.4	0.50	0.43	0.01	0.01
sonst. Larven (s)			0.50	0.6	0.2	0.83	4.2	0.33	3.34	0.04	0.01
<i>Chilopoda</i> (z)	81.9	387	12.12	0.74	0.7	16.38	23.4	4.26	7.02	0.23	0.12
<i>Thysanoptera</i> (s)	23.1	1								0.01	0.01
Zw.-Summe	514.4	2904	83.62			126.00	230.4	42.38	104.42	2.25	0.82
Summe Normaljahr	3308.6	9137	235.90			341.29	909-1613	104.40	490.13	8.87-15.74	2.31
Summe Dipt.-Jahr	3846.6	9255	224.73			312.49	1295-2237	87.8	1296.80	12.64-21.83	2.35

durch den Beitrag der Dipterenlarvenmassen von einem schmalen, aber deutlichen Maximum durchbrochen wird (Abb. 1f). Der Jahresbetrag der Respiration der gesamten Makrofauna wird dadurch gegenüber dem Normaljahr nicht erhöht.

4. Umsatzleistung

Der Beitrag der Makrofauna zum Energietransfer wird aus den Respirationswerten berechnet (Abb. 2, Tab. 2). Im Normaljahr, in dem die Enchyträen die wichtigsten Primärzer-setzer sind, werden von den $10250 \text{ KJ/m}^2 \cdot \text{a}$ minimal 900 KJ (= ca. 9%) konsumiert und davon ca. 320 KJ assimiliert; veratmet werden 2.3% des Eintrags. 1976/77 ist die Respi-ration mit 2.3% und die Assimilation nahezu gleich wie im Normaljahr. Jedoch ist die Kon-sumption wegen der schlechteren Futterverwertung der Dipterenlarven maximal doppelt so hoch wie im Normaljahr.

Der Beitrag der Makrofauna am Abbau dürfte sich also zwischen 2 und 3% des jährlichen Eintrags bewegen. Der hohe Fäzesanteil (FU) weist auf die eigentliche Bedeutung der Makrofauna hin. Sie zerkleinert das Substrat, welches bei der Darmpassage weiter aufge-schlossen wird.

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für For-schung und Technologie.

Literatur

- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. Verh. Ges. Ökol. 17: 47-54.
- GRIMM R., FUNKE W., 1986: Energieflüsse durch die Populationen der Tiere. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.): Ökosystemforschung: 337-354.
- LUXTON M., 1982a: Quantitative utilization of energy by the soil fauna. Oikos 39: 342-354.
- LUXTON M., 1982b: General ecological influence of the soil fauna on decomposition and nutrient cir-culation. Oikos 39: 355-388.
- RÖMBKE J., 1987: Lebensraum Buchenwaldboden. 9. Die Enchyträen und Regenwürmer. Verh. Ges. Ökol. 17: 97-101.
- RYSZKOWSKI L., 1975: Energy and matter economy of ecosystems. In: (Ed. DOBBEN W.H. van, LOWE-McCONNEL R.H.): Unifying concepts in ecology. The Hague (Junk): 109-126.
- SCHALLNASS H.-J., 1987: Untersuchungen zur Ökologie und Ökotoxikologie der Diplopoden im Bu-chenwald. Diplomarb. Univ. Frankfurt a. Main: 173 S.

Adresse

Dr. U. Franke
Landessammlungen für Naturkunde
Postfach 3949
D-7500 Karlsruhe 1

Lebensraum Buchenwaldboden
6. Die Diplopoden

Hans-Joachim Schallnaß

Synopsis

Several methods were applied to study the fauna of the *Diplopoda* in a moder beech forest in the northern part of the Black Forest between 1977 and 1986. Overall 13 species were detected. On average, 24 diplopods amounting to a biomass of 140 mg d.w./m² were found. *Mycogona germanicum* was the dominant species with 21 individuals/m². The estimated rates of food intake and the measured respiration led to the result that 0.05 - 0.1 % out of a total of 534 g litter/m² is decomposed by the diplopods.

Beech forest, decomposition, *Diplopoda*, moder soil, respiration.

1. Einführung

Zwischen 1977 und 1986 wurde die Diplopodenfauna im Stadtwald Ettlingen (ca. 15 km südl. von Karlsruhe) quantitativ und qualitativ erfaßt. Dieser Moderbuchenwald zeichnet sich durch niedrige pH-Werte und geringen Kalkgehalt sowohl im Boden als auch in der Streuschicht aus (Schweikle, pers. Mitt.). Für Tausendfüßler herrschen also eher ungünstige Umweltbedingungen. Einen Untersuchungsschwerpunkt bildete die Frage, welche Rolle diese Tiergruppe beim Dekompositionsprozeß des Bestandesabfalls spielt. Die durchschnittliche jährliche Streuproduktion beträgt 538 g Trockengewicht (TG) pro m² mit einem Energiegehalt von ca. 10900 kJ/m² · a oder 20.4 kJ/g TG (BECK, MITTMANN 1982). Messungen zur Respirationsleistung einiger Arten wurden im Labor durchgeführt. Das Datenmaterial läßt Rückschlüsse auf die Rolle dieser Tiergruppe am Streuabbauprozess zu.

2. Methoden

Die Respirationsmessungen wurden an einem mit piezoelektrischem Drucksensor ausgerüsteten Warburg-Apparat durchgeführt. 5 Meßreihen mit je 12 Tieren bestätigten entsprechende Literaturdaten. Bei Temperaturen von 5 bis 15 °C verbrauchen drei verschiedene Arten zwischen 112 und 386 µl/O₂/g TG · h. Die genauen Werte sind Tab. 1 zu entnehmen.

Tab. 1: O₂ - Verbrauch in µl/g TG Stunde.

Art	Temperatur °C		
	5	10	15
<i>J. scandinavus</i>	126	217	228
<i>C. punctatus</i>	112	204	208
<i>M. germanicum</i>	190	300	386

Eine in ihrem Verhalten so heterogene Tiergruppe wie die Diplopoden mit Streubewohnern, Rindenbewohnern und grabenden Arten läßt sich nicht durch eine einzige Methode hinsichtlich ihrer Populationsstruktur, der Populationsdynamik und dem Aktivitätszustand erfassen.

Quadratproben: Je $\frac{1}{3}$ m² der L-, F- und H-Schicht wurden monatlich untersucht. Die Abundanzen wurden auf 1 m² normiert. In den Wintermonaten ziehen sich viele Arten der *Diplopoda* in besonders geschützte Stellen (unter Steinen, Holzstubben, im Mineralboden etc.) zurück, so daß sie mit dieser Methode nicht adäquat erfaßt werden.

Barberfallen: 12 Fallen wurden monatlich für 7 Tage exponiert. Die Abundanzen wurden auf 10 Fallen und 7 Tage normiert.

Barberfallen geben Auskunft über aktivitätsbezogene Abundanzen und können für Berechnungen der durchschnittlichen Siedlungsdichten nur indirekt herangezogen werden.

Photoelektoren: Zwei verschiedene Typen mit 0.2 bzw. 1 m² Grundfläche im Verhältnis von 5 : 1 wurden jeweils monatlich ausgewertet. Die Werte wurden auf 28 Tage Expositionszeit und 2 m² normiert.

Die Photoelektortypen liefern stark voneinander abweichende Ergebnisse. Rechnet man die Werte auf die gleiche Grundfläche um, so fängt ein kleiner Photoelektor 12.9 mal mehr Tiere als der Typ mit 1 m² Grundfläche. Diese Methode ist auch von der gesamten Konzeption her für Untersuchungen an Diplopoden ungeeignet.

Tab. 2: Arteninventar und Anzahl der gefangenen Tiere auf Basis der normierten Werte (s.o.) für 1 Durchschnittsjahr.

Art	Quadratpr.		Fotoelekt.		Barberfalle	
	Σ	in %	Σ	in %	Σ	in %
<i>Polyxenus lagurus</i>	9	4.1	16	29.5	1	1.9
<i>Glomeris marginata</i>	1	0.5	1	2.2	5	14.5
<i>Glomeris conspersa</i>	-	-	-	-	1	0.3
<i>Glomeris undulata</i>	-	-	1	0.1	1	1.4
<i>Chordeuma silvestre</i>	2	0.9	1	0.3	2	6.0
<i>Mycogona germanicum</i>	196	89.9	22	39.3	21	48.8
<i>Craspedosoma vomrathi</i>	4	1.8	6	11.1	3	7.9
<i>Polydesmus denticulatus</i>	2	0.9	-	-	1	1.4
<i>Julus scandinavicus</i>	3	1.5	3	6.6	5	12.5
<i>Allajulus punctatus</i>	1	0.5	1	0.3	1	1.0
<i>Allajulus nitidus</i>	-	-	-	-	1	0.3
<i>Proteroiulus fuscus</i>	-	-	1	0.3	-	-
<i>Nemasoma varicorne</i>	-	-	4	7.3	1	1.0
Summe	218	100	56	100	43	100

3. Ergebnisse der Standortsuntersuchungen

Das Arteninventar und die Anzahl der gefangenen Tiere auf Basis der normierten Werte (s.o.) für ein Durchschnittsjahr sind Tab. 2 zu entnehmen. Die Abb. 1 und 2 zeigen den Besiedlungsverlauf nach den normierten Quadratproben- und Barberfallenfängen von 1977 bis 1986. Demnach können auch kalkarme Standorte zumindest hinsichtlich des Artenspektrums gut besiedelt werden (GEOFFROY 1981; STEINMETZGER 1982; CEUCA

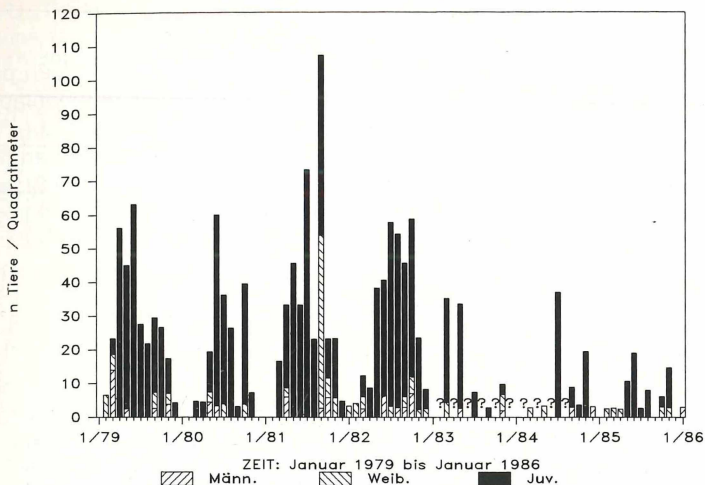


Abb. 1: Quadratprobenfänge *Diplopoda*.

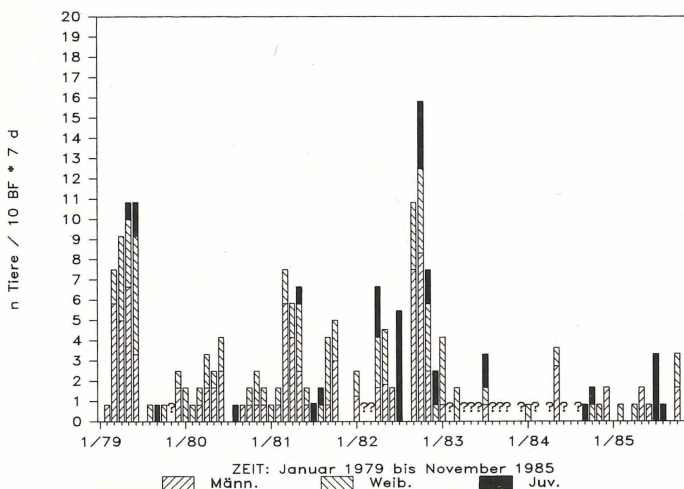


Abb. 2: Barberfallenfänge *Diplopoda*.

et al. 1983; MEYER et al. 1984; PHILLIPSON, MEYER 1984). Einzelne Arten der Diplopo-
den reagierten mit starkem Rückgang der Abundanzen auf die heiße Trockenperiode im
Sommer 1983 und erholten sich bis 1986 nicht von diesem Einbruch. Dieses Verhalten
wird auch durch Proben aus einem parallel zu diesem Projekt durchgeführten 'Chemika-
lienprogramm' am Standort belegt. Lücken in den Abundanzen in den Wintermonaten sind
mit dem Verhalten der Tiere zu erklären, dem die eingesetzten Fangmethoden nicht ge-
recht werden (THIELE 1959; HAACKER 1968a, 1968b; THIELE 1968).

4. Abundanzen und Biomasse am Standort

Die durchschnittliche Siedlungsdichte der Diplopoden wird auf 24 Individuen pro m^2 geschätzt. Dabei sind für die meisten Arten die Ergebnisse der Quadratprobenfänge in den Sommermonaten zugrunde gelegt worden. *Mycogon germanicum* ist mit über 21 Tieren pro m^2 die dominante Art. Aus Literaturangaben und eigenen Messungen an den in den Respirationsmessungen eingesetzten Arten läßt sich eine durchschnittliche Biomasse von ca. 140 mg/m^2 errechnen, wobei die Jungtiere und die einzelnen Arten mit ihren spezifischen Biomasseanteilen berücksichtigt sind.

4.1 Stoffumsatz über Biomasseberechnungen

Die Diplopoden setzen bei einem täglichen Nahrungsbedarf von 10% des Körpergewichtes im Jahr etwa $5 \text{ g Streumaterial/m}^2$ oder knapp 1% des jährlichen Bestandsabfalls pro m^2 um. Der Anteil des energetischen und biochemischen Abbaus der Laubstreu ist wegen der geringen Effizienz bei der Darmpassage der meisten Saprophagen mit ca. 10% der Assimilation anzunehmen (REICHLER 1971). Auch andere Literaturangaben für Diplopoden liegen in einem ähnlichen Bereich. Daraus ergibt sich, daß am Standort etwa 0.1% der jährlich anfallenden Blattstreu durch diese Tiergruppe veratmet werden können.

4.2 Stoffumsatz über Respirationsberechnungen:

Die Ergebnisse der Respirationsmessungen entsprechen den Angaben von BYZOVA (1967) und PHILLIPSON (1967). Bei der Abschätzung des jährlichen Sauerstoffverbrauchs müssen Ruhephasen und der Anteil der Jungtiere berücksichtigt werden. Bei einem durchschnittlichen Verbrauch von $200 \mu\text{l O}_2/\text{g TG} \cdot \text{h}$ ergibt sich bei einer Biomasse von 140 mg/m^2 ein Wert von $28 \mu\text{l O}_2/\text{m}^2 \cdot \text{h}$ oder $0.25 \mu\text{l O}_2/\text{m}^2 \cdot \text{a}$. Multipliziert mit 20 (oxikalisches Äquivalent) bedeutet dies, daß im Jahr ca. 5 kJ/m^2 von der Diplopodenfauna im Ettlinger Stadtwald veratmet werden. Das entspricht 0.05% des Energieeintrags in das Ökosystem über die Blattstreu. Legt man einen durchschnittlichen Sauerstoffverbrauch pro Tier von $1.5 \mu\text{l O}_2/\text{h}$ zugrunde und berücksichtigt sehr kleinwüchsige Arten nicht, werden bei 23.0 Tieren pro m^2 und Jahr 6 kJ veratmet. Auch dieser Wert (0.06%) paßt in das Bild, das die anderen Berechnungsgrundlagen geliefert haben.

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie

Literatur

- BECK L., MITTMANN H.-W., 1982: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. *Carolinea* 40: 65-90.
- BYZOVA J., 1967: Respiratory metabolism in some millipedes (Diplopoda). *Rev. ecol. biol. sol.* 4: 611-624.
- CEUCA T., SCHNEIDER E.A., WEISS I., 1983: Ökofaunistische Untersuchungen der Diplopoden am Konglomerat von Podu Olt, Südsiebenbürgen. *Studii si Comunicari - Muz. Brukenthal Sibiu - St. nat.* 25: 261-272; .
- DAVID J.-F., 1986: Ecology generale. Les peuplements de Diplopodes des trois stations diversement enresinees en foret d'Orleans. *Paris (C. R. Acad. Sc.)* 3: 7-10.
- GEOFFROY J.-J., 1981: Etude d'un ecosysteme forestier mixte. V. Traits generaux du peuplement de Diplopodes edaphiques. *Rev. ecol. biol. sol.* 19: 357-372; Paris.

- HAACKER U., 1968a: Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden. *Oecologia* 1: 87-129.
- HAACKER U., 1968b: Die Diplopoden des Rhein-Main-Gebietes. *Senckenbergiana* 49: 31-38.
- MEYER E., SCHWARZENBERGER I., STARK G., WECHSELBERGER G., 1984: Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenmakrofauna in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Österreich). *Pedobiologia* 27: 115-132.
- PHILLIPSON J., 1967: Studies on the bioenergetics of woodland Diplopoda. In: (Ed. PETRUSEWICZ): Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa/Krakow: 679-685.
- PHILLIPSON J., MEYER E., 1984: Diplopod numbers and distribution in a British beechwood. *Pedobiologia* 26: 83-94.
- REICHLE D., 1971: Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates. *Proc. Brussels Symp. Ecology and conservation* 4: 465-477.
- STEINMETZGER K., 1982: Die Diplopoden des Waldgebietes Hakel im nördlichen Harzvorland der DDR. *Hercynia* 19: 197-205.
- THIELE H.-U., 1959: Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten vom Kalkgehalt des Standorts. *Z. Angew. Entomol.* 44: 1-21. Hamburg (Parey) .
- THIELE H.-U., 1968: Die Diplopoden des Rheinlandes. *Decheniana* 120: 343-366.

Adresse

H.-J. Schallnaß
 Abt. 312 Battelle-Institut e.V.
 Am Römerhof 35
 D-6000 Frankfurt 90

Lebensraum Buchenwaldboden 7. Die Spinnen

Klaus Dumpert

Synopsis

In a moder beech forest of the northern part of the Black Forest, an average number of 138 ± 68 spider individuals/m² were found over a period of 10 years. 26% of the spiders (86% of the biomass) were more than 6 mm in length. Nearly all of them were of the following species: *Coelotes terrestris*, *C. inermis*, *Histocona torpida* and *Amaurobius fene-siralis*. The prey spectra of these species (except *Histocona torpida*) differs only slightly and contains mainly beetles and the earwig *Chelidurella acanthopygia*. Twenty-four species of prey could be identified; number and biomass of these prey species were determined. The influence of the spiders on their prey populations, especially on the population of *Chelidurella*, is discussed.

Abundance, *Araneida*, beech forest, biomass, moder soil.

1. Einführung

Im Rahmen eines Forschungsprogramms, in dem seit 1976 die Bodenfauna eines Buchenwaldes erfaßt und ihr Einfluß auf den Streuabbau untersucht wird (BECK 1978), wurde auch die Faunenstruktur der Spinnen ermittelt. Diese Untersuchungen boten die Gelegenheit, das Beutespektrum der Spinnen zu erfassen, zumal in derselben Arbeitsgruppe auch alle infrage kommenden Beutetiergruppen im gleichen zeitlichen Rahmen bis zum Artniveau studiert wurden. Folgende Fragen standen im Vordergrund des Interesses: Welches Beutespektrum zeigen die an der Spinnenbiomasse des untersuchten Buchenwaldbodens zu fast 90% beteiligten Ageleniden und Amaurobiiden im Jahresverlauf? Welche Unterschiede im Beutespektrum lassen diese Spinnengruppen auf dem Artniveau erkennen? Wie unterscheidet sich die Beute von Jungtieren und adulten Spinnen der untersuchten Arten? Mit der Beantwortung dieser Fragen soll ein Beitrag zur Klärung wichtiger Prädatoren-Nahrungsketten im Ökosystem eines Buchenwaldes sowohl qualitativ wie quantitativ geleistet werden.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich in FRANKE u. BECK (1989). Zur möglichst vollständigen Erfassung der bodenbewohnenden Spinnenfauna wurden insgesamt drei verschiedene Methoden eingesetzt: Handauslese aus Bodenmaterial definierter Flächen (Quadratproben), Barberfallen und Fotoeklektoren. Die ermittelten Werte zur Abundanz und Biomasse der Spinnen basiert auf Untersuchungen, die über einen Zeitraum von insgesamt 9 Jahren (1977-1985) durchgeführt wurden. Das Beutespektrum der Spinnen wurde dadurch ermittelt, daß über einen Zeitraum von einem Jahr (April 1985 bis März 1986) in monatlichem Abstand Netze der untersuchten Arten mit anhaftenden Beuteresten und alle Beutereste, die unmittelbar neben den Netzen zu finden waren, ins Labor geholt und dort so weit wie möglich determiniert wurden. Besonders von der Trichterspinn *Coelotes terrestris* (Wider), deren Weibchen röhrenförmige Brutnester anlegen und sie mehrere Monate lang bewohnen, ist bekannt, daß sie unverdauliche Reste von Beutetieren an der Röhrenwand bzw. in besonderen 'Abfallkammern' festspinnen.

3. Ergebnisse

3.1 Siedlungsdichte der Spinnen

Über die Siedlungsdichte der Spinnen gibt am zuverlässigsten die Handauslese Auskunft, bei der von jeder der drei gut unterscheidbaren Schichten der Bodenstreu (L-, F- und H-Schicht) an drei Stellen des Untersuchungsgebietes je eine Quadratprobe von $\frac{1}{9} \text{ m}^2$ genommen, zu einer Mischprobe von $\frac{1}{3} \text{ m}^2$ vereinigt und im Labor von Hand ausgelesen wird. Die Ergebnisse der Handauslesen von 9 Jahren, umgerechnet auf 1 m^2 und getrennt nach den drei Schichten der Bodenstreu, sind in Abb. 1 dargestellt, die entsprechenden Biomassewerte in Abb. 2. Diese auf 1 m^2 umgerechneten Handauslesewerte lassen sich allerdings nicht mit der Siedlungsdichte der Spinnen gleichsetzen, weil sie für größere Arten (6 mm Körperlänge) nicht repräsentativ sind. Für diese großen Spinnenarten wurde die Siedlungsdichte aus den Ergebnissen der Barberfallenfänge berechnet, wobei ein Fangradius von 0.49 m und eine Fangfläche von 0.76 m^2 zugrunde gelegt wurde. Für alle kleineren Spinnenarten wurde der Wert der Handauslesen mit der Siedlungsdichte gleichgesetzt, da dieser sich als hinreichend repräsentativ erwies. Die so ermittelte Siedlungsdichte der Spinnen ist in den Abb. 3 und 4 auf der Basis der Abundanz und der Biomasse

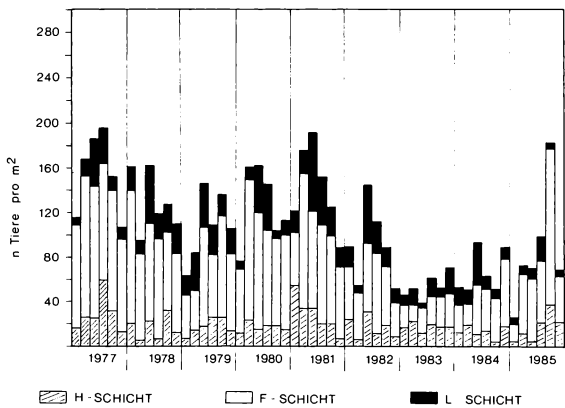


Abb. 1: Abundanz aller Spinnen, berechnet aus den Quadratproben von 1977-1985, umgerechnet auf Ind./m².

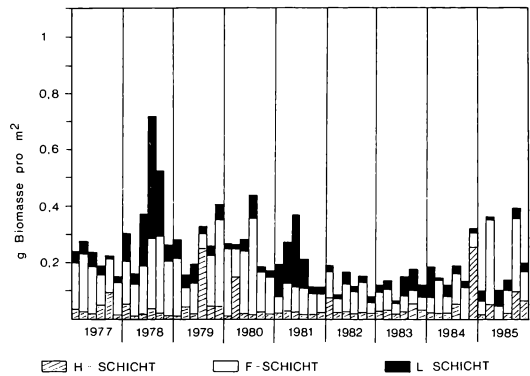


Abb. 2: Biomasse aller Spinnen, berechnet aus den Quadratproben von 1977-1985, umgerechnet auf g Biomasse/m².

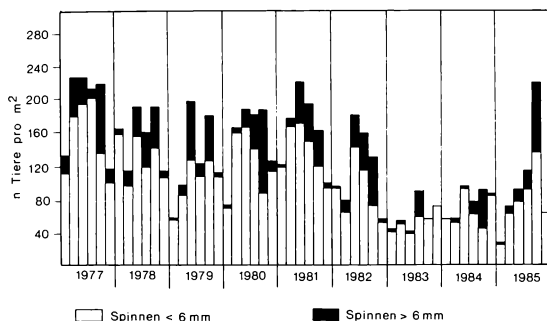


Abb. 3: Siedlungsdichte der Spinnen des Untersuchungsgebietes für die Zeit von 1977-1985.

Sie wurde bestimmt aus den Ergebnissen der Quadratproben (alle Spinnen ≥ 6 mm) und berechnet aus den Ergebnissen der Barberfallenfänge (Spinnen ≥ 6 mm).

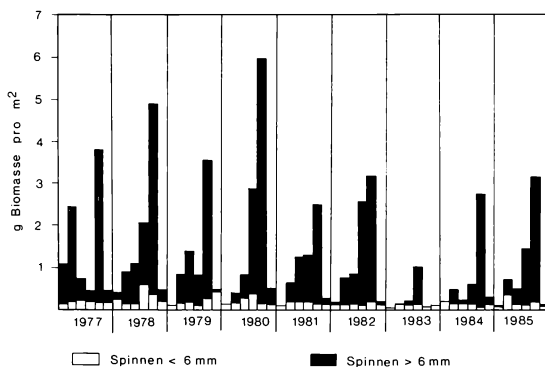


Abb. 4: Biomasse der Spinnen des Untersuchungsgebietes für die Zeit von 1977-1985 in g/m^2 .

Sie wurde bestimmt aus den Ergebnissen der Handauslesen (alle Spinnen ≥ 6 mm) und aus den Ergebnissen der Barberfallenfänge (Spinnen ≥ 6 mm).

dargestellt. Dabei zeigt sich eine große Schwankungsbreite der Siedlungsdichte im Jahresverlauf und für verschiedene Jahre mit Extremwerten von 364 (Sept. 1985) bzw. 23 $\text{Ind.}/\text{m}^2$ (Febr. 1985). Im Mittel über alle Monatswerte des Untersuchungszeitraums ergibt sich eine Siedlungsdichte von $125 \text{ Ind.}/\text{m}^2$. Berücksichtigt man noch den von Franke et al. (pers. Mitt.) gefundenen 11%igen Spinnenverlust durch unvollkommene Effizienz der Handauslese, so wird dieser Wert auf eine mittlere Siedlungsdichte von $138 \pm 68 \text{ Spinnen}/\text{m}^2$ korrigiert. Der Anteil der Spinnen über 6 mm Körperlänge beträgt 26%. Dieser Anteil der großen an der Gesamtheit aller Spinnen erhöht sich auf 86%, wenn man statt der Abundanz die Biomasse zugrunde legt. Gemittelt über alle Monatswerte beträgt die Biomasse aller Spinnen $1100 \pm 1500 \text{ mg}/\text{m}^2$, die der Tiere mit einer Körperlänge über 6 mm $944 \pm 1494 \text{ mg}/\text{m}^2$. Sie setzen sich in unserem Untersuchungsgebiet aus den Ageleniden *Coelotes inermis*, *C. terrestris*, *Histocona torpida* und *Tegenaria silvestris*, der Clubionide *Clubiona terrestris* und der Amaurobiide *Amaurobius fenestralis* zusammen. Unter diesen sind es die beiden *Coelotes*-Arten, *Histocona torpida* und *Amaurobius fenestralis*, die 95% der Individuenzahlen und 99% der Biomasse stellen und damit den weitaus überwiegenden Teil des Stoff- und Energieflusses der Spinnen im Bodenbereich des untersuchten Buchenwaldes bestimmen.

3.2 Nahrungsspektrum

In die Auswertung gehen die Beutetierreste aus 170 Spinnennetzen ein, von denen 65 von *Coelotes terrestris*, 20 von *C. inermis*, 66 von *Coelotes*-Jungtieren, 8 von *Amaurobius fenestralis* und 11 von *Histoipona torpida* stammen. Für die übrigen Spinnengruppen sind die Ergebnisse in Abb. 5 zusammengestellt. Sie zeigt ein weitgehend übereinstimmendes Beutespektrum, wobei Käfer mit 45% am häufigsten erbeutet werden, gefolgt von Ohrwürmern (35%), Spinnen (8%), Wanzen (5%), Hymenopteren (5%) und anderen Tiergruppen (Diplopoden, Chilopoden und Dipteren) mit insgesamt etwa 2% der Beutetiere. Berücksichtigt man nicht die Anzahl, sondern die Biomasse der Beutetiere, dann überwiegen mit 45% die Ohrwürmer, gefolgt von Käfern (30%), Spinnen (10%), Wanzen (10%), Hymenopteren (3%) und übrigen Tiergruppen (3%). Weitere taxonomische Differenzierungen der Beutetiere sind in Tab. 1 zusammengestellt. Unbestimmbare Beutereste sind in dieser Tabelle nicht berücksichtigt; ihr Anteil liegt aber nur knapp über 10%.

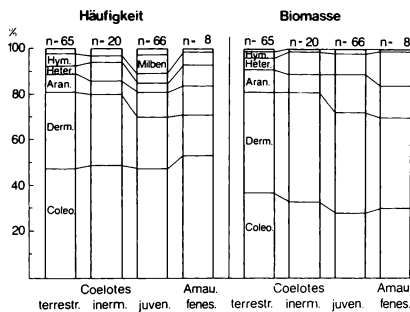


Abb. 5: Prozentwerte der Häufigkeit der Individuen und der Biomasse der Beutetiergruppen von *Coelotes terrestris* (C.t.), *Coelotes inermis* (C.i.), *Coelotes*-Jungtieren (C.J.) und *Amaurobius fenestralis* (A.f.).

4. Diskussion

Die Frage nach den jahreszeitlichen Unterschieden des Nahrungsspektrums ließ sich nicht beantworten, weil die Nahrungsreste über lange Zeit erhalten bleiben und in den Netzen bzw. in der unmittelbaren Umgebung davon gefunden werden können. Das Beutespektrum der Jungtiere von *Coelotes* (im wesentlichen subadult) unterscheidet sich nur unwesentlich von der Nahrung adulter Artgenossen. Lediglich die Anzahl der Ohrwürmer ist geringer und der Anteil der Spinnen ist erhöht; zudem werden von ihnen Milben erbeutet, die unter den Nahrungsresten der adulten Spinnen nicht gefunden werden.

Zur Nahrungsmenge der Spinnen wurden Versuche mit *Histoipona torpida*, *Coelotes terrestris*, *Coelotes inermis* und *Amaurobius fenestralis* über einen Zeitraum von 3 Monaten bei 15 °C durchgeführt. Als mittlere tägliche Konsumption pro mg Spinnenbiomasse wurden unter diesen Bedingungen 0.005 mg bzw. 0.5% des eigenen Körpergewichts bestimmt. Geht man von diesem, verglichen mit Literaturdaten an anderen Spinnenarten, relativ niederen Wert von 0.5% aus, dann vertilgten die untersuchten Spinnenarten im Stadtwald Ettlingen im Mittel über den neunjährigen Untersuchungszeitraum jährlich etwa 1.7 g an Beutetieren pro m². Berücksichtigt man weiterhin, daß nach den vorliegenden Untersuchungen die Hälfte dieser Biomasse von dem Ohrwurm *Chelidurella acanthopygia* gestellt

Tab. 1: Zusammenstellung der determinierten Beutereste in Netzen von *Coelotes terrestris*, *C. inermis*, *Coelotes*-Jungtieren und *Amaurobius fenestralis*.

Ordnung	Familie	Gattung	Art	Anzahl
<i>Coleoptera</i>	<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichus</i>	<i>metallicus</i>	13
		<i>Pterostichus</i>	<i>oblongopunctatus</i>	4
		<i>Pterostichus</i>	<i>pumilio</i>	40
		<i>Abax</i>	<i>parallelepiped.</i>	2
	<i>Curculionidae</i>	<i>Phyllobius</i>	<i>argentatus</i>	29
		<i>Barypeithes</i>	<i>araneiformis</i>	93
		<i>Polydrusus</i>	<i>undatus</i>	11
		<i>Strophosoma</i>	<i>melanogramma</i>	1
		<i>Athous</i>	<i>subfuscus</i>	35
	<i>Staphylinidae</i>	<i>Othius</i>	<i>punctatulus</i>	10
	<i>Coccinellidae</i>	<i>Propylaea</i>	<i>14-punctata</i>	5
		<i>Coccinella</i>	<i>7-punctata</i>	2
	<i>Scarabaeidae</i>	<i>Geotrupes</i>	<i>stercorosus</i>	1
				1
				19
				13
<i>Dermaptera</i>	<i>Forficulidae</i>	<i>Chelidurella</i>	<i>acanthopygia</i>	
			adult	153
			juvenil	23
<i>Heteroptera</i>	<i>Pentatomidae</i>	<i>Pentatoma</i>	<i>rufipes</i>	31
<i>Hymenoptera</i>	<i>Apidae</i>			2
	<i>Vespidae</i>	<i>Vespa</i>	spec.	4
	<i>Formicidae</i>	<i>Lasius</i>	spec.	3
		<i>Myrmica</i>	spec.	4
		<i>Leptothorax</i>	spec.	2
				2
	<i>Ichneumonidae</i>			2
<i>Diptera</i>	<i>Sphecidae</i>	<i>Crabro</i>		8
				6
<i>Diplopoda</i>	<i>Chordeumidae</i>	<i>Orthochordeuma</i>	<i>germanicum</i>	2
<i>Chilopoda</i>	<i>Lithobiidae</i>	<i>Lithobius</i>	spec.	1
<i>Acarina</i>				8
- <i>Oribatei</i>				16
<i>Araneida</i>	<i>Agelenidae</i>			45
	<i>Dysderidae</i>			1
	<i>Linyphiidae</i>			4

wird, dann sind das rund 850 mg/m^2 , die allein diese Art den Spinnen als Nahrung stellt bzw. das 3-4fache des standing crop dieser Beuteart im Mittel über 9 Untersuchungsjahre (FRANKE 1985). Dieser Wert könnte dadurch zu hoch liegen, daß die Siedlungsdichte der Spinnen mit einer Körperlänge 6 mm mit 26% aller Spinnen des Untersuchungsgebietes überschätzt worden ist. Er wurde mit Hilfe des Fangradius von Barberfallen kalkuliert, bei dem allerdings der Zeitfaktor nicht berücksichtigt wurde. Die Barberfallen wurden in unseren Versuchen monatlich 2 Wochen lang exponiert, was u.U. für die korrekte Ermittlung der Siedlungsdichte zu lang ist. Entsprechende Versuche stehen noch aus.

Vergleicht man den hier ermittelten Wert zum Einfluß der Spinnen auf die Beutepopulation mit Zahlen anderer Autoren, so ergibt sich folgendes: Von MOULDER u. REICHLE (1972) wurde in einem *Liriodendron*-Wald als jährliche Prädationsrate der Spinnenpopulation das 2.3fache des mittleren standing crop der Beute gefunden. Zur Interpretation dieses Wertes für den Einfluß der Räuber auf die Beutepopulation ist allerdings die Kenntnis der Produktionsrate der Beutetiere notwendig, die weder von MOULDER u. REICHLE (1972) angegeben, noch für *Chelidurella* ermittelt wurde.

Literatur

- BECK L., 1978: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 1. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. Beitr. naturk. Forsch. Westdeutshl. 37: 93-101.
- FRANKE B., 1985: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 7. Der Waldohrwurm *Chelidurella acanthopygia*. Caroleinea 43: 105-112.
- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. Verh. Ges. Ökol. 17: 55-59.
- MOULDER B.C., REICHLE D.E., 1972: Significance of spider predation in the energy dynamics of forest floor arthropod communities. Oak Ridge Nat. Lab. Rep. 493: 473-493.

Adresse

Dr. K. Dumpert
im Setzling 11
D-6370 Oberursel

Lebensraum Buchenwaldboden 8. Die Dipterenlarven

Clemens Heynen

Synopsis

The purpose of this study was to investigate the ecology of *Diptera* larvae in a beech forest on moder soil (Northern Black Forest, Ettlinger Stadtwald) over a period of nine years (1977-85). In quantitative sampling (hand sorting and dry extraction, Berlese funnel) 10 families of *Nematocera* and 7 families of *Brachycera* were found in the litter layer (L, F and H). A very high proportion of the population consisted of the larvae of *Sciaridae*, which showed great fluctuations over the years: about 20000 Ind./m² in January 1977 and over 8000 Ind./m² in October 1982. The larvae of *Lauxaniidae*, also primary decomposers, were present in great numbers between October and December of each year. It is suggested that the combination of wet, cold and dry, warm weather periods are correlated with the decline in larval abundance in 1983, especially in *Sciaridae*. In *Tipulidae* two dominant species (*Tipula scripta* and *T. nubeculosa*) coexisted in the same area of the soil. Factors (competition for food and microhabitats etc.) which permitted the coexistence of these species are discussed.

Abiotic factors, beech forest, *Diptera* larvae, moder soil, *Lauxaniidae*, *Sciaridae*, *Tipulidae*.

1. Einführung

In der Streuauflage des Buchenwaldes stellen die Dipterenlarven bezüglich der Funktion beim Abbau der Laubstreu sicher eine der interessantesten Gruppen innerhalb der Bodenfauna dar. Durch den Umstand, daß eine Artdetermination der larvalen Stadien, Voraussetzung jeder biologischen und ökologischen Forschung (ELTON 1947, MAYR 1975), nur sehr selten möglich ist, ist auch zu erklären, warum diese Insektengruppe in ökologischen und bodenzoologischen Arbeiten bisher stark vernachlässigt wurde. Die Untersuchungen von HÖVEMEYER (1985) können durchaus als grundlegend und als Ansatzpunkt für weitere biologische Forschungen gelten. Die Darstellung der Untersuchungen an den Dipterenlarven gliedert sich in das Forschungsprogramm 'Zur Biologie eines Buchenwaldbodens' (BECK 1978, 1983) ein und kann nur wenige ökologische Fragen exemplarisch behandeln. Eine detaillierte Bearbeitung ist in Vorbereitung.

2. Material und Methoden

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich bei FRANKE u. BECK (1989). Über den Zeitraum 1977-1985 wurde der Dipterenlarven-Bestand mittels Handauslese von Quadratproben (3 x 0.11 m²) - mit zusätzlicher Effektivitätskontrolle: QH(e) (nach FRANKE, FRIEBE 1983) - und anschließender Berlese (BE, 2 x 500 ml) der Horizonte L, F und H monatlich ermittelt. Alle Dipterenlarven wurden in 70%igem Äthanol konserviert und nach HENNIG (1948-1952), BRAUNS (1954) und McALPINE et al. (1981) bis zum Familienniveau, nach THEOWALD (1967) bei den *Tipulidae* bis zum Artniveau determiniert.

3. Untersuchungsergebnisse und Diskussion

Bei den *Nematocera* wurden im larvalen Stadium insgesamt 10 Familien, bei den *Brachycera* nur 7 Familien in der Laubstreu nachgewiesen. Schon auf dem Familienniveau sind Unterschiede zu den Untersuchungen im Sauerhumusbuchenwald des Sollings (ALT-MÜLLER 1979: 8 Nematoceren-Familien, 11 Brachyceren-Familien) und im Kalkbuchenwald bei Göttingen (HÖVEMEYER 1985: 10 Nematoceren-Familien, 12 Brachyceren-Familien) feststellbar (Tab. 1).

Tab. 1: Übersicht über die Dipterenfamilien (Larven).

<i>Nematocera</i>	<i>Trichoceridae</i>	<i>Chironomidae</i>	<i>Mycetophilidae</i>
	<i>Tipulidae</i>	<i>Scatopsidae</i>	<i>Sciophilidae</i>
	<i>Limoniidae</i>	<i>Cecidomyiidae</i>	<i>Sciaridae</i>
	<i>Ceratopogonidae</i>		
	<i>Rhagionidae</i>	<i>Lauxaniidae</i>	
<i>Brachycera</i>	<i>Empididae</i>	<i>Anthomyiidae</i>	
	<i>Dolichopodidae</i>	<i>Muscidae</i>	
	<i>Lonchopteridae</i>		

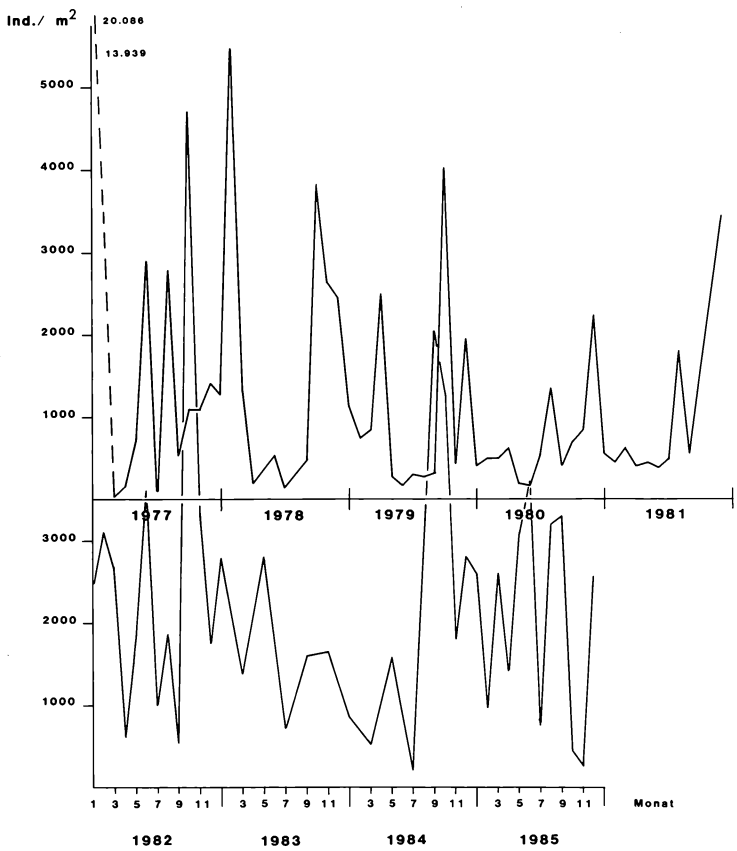


Abb. 1: Populationsdynamik der Gesamt-Dipterenlarven in den Horizonten L, F und H des Ettlinger Stadtwaldes im Zeitraum 1977-1985. Handauslese QH(e) und Berlese BE.

3.1 Siedlungsdichte der Larven und abiotische Faktoren

Bei der Darstellung der Populationsschwankungen der Gesamt-Dipterenlarven (Abb. 1) fallen zunächst die zwei Gradationen der Jahre 1977 und 1982 auf. Dabei werden immerhin Dichten von über 20000 Ind./m² im Januar 1977 bzw. über 8000 Ind./m² im Oktober 1982 erreicht. In den sonstigen Jahren 1978-1981 und 1983-1985 variieren die Dichtewerte sowohl zwischen den Jahren als auch innerhalb eines Jahres zwischen Sommer und Winter ganz erheblich.

Diese Schwankungen sind in entscheidendem Maße durch die Larven der *Sciaridae* (Trauermücken) bedingt (Abb. 2), die in den Gradationsjahren zwischen 22 und 100%, in den sonstigen Jahren zwischen 10 und 74% aller Dipterenlarven ausmachen. Die Sciariden-Larven besiedeln hauptsächlich den F- und H-Horizont (vgl. HÖVEMEYER 1989). Massenvermehrungen von Sciariden-Larven sind seit langem bekannt (MADWAR 1937), allerdings dauern sie nach HEALEY u. RUSSELL-SMITH (1971) sowie DELEPORTE (1981) nur kurze Zeit an und werden meist von wenigen Arten hervorgerufen.

Im Zeitraum 1979-1985 kommt es in unregelmäßigen Abständen und mit unterschiedlicher Dauer zu Witterungsverhältnissen (Niederschlag N, Temperatur T), die entweder als

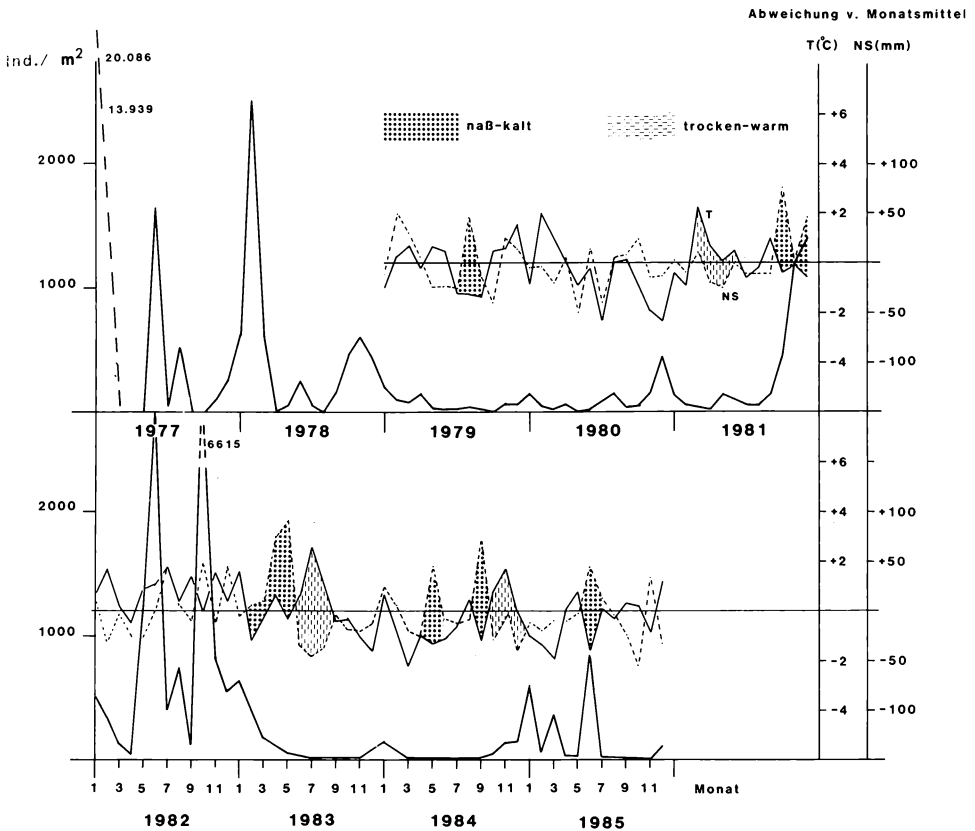


Abb. 2: Populationsdynamik der Larven der *Sciaridae* in den Horizonten L, F und H und die abiotischen Bedingungen im Ettlinger Stadtwald der Jahre 1977-1985. Handauslese QH(e) und Berlese BE. Bodentemperatur (2 cm) und Niederschlag im Bestand.

naß-kalte oder trocken-warme Perioden bezeichnet werden können. Diese Perioden dauern nur wenige Monate an, sind keiner Periodizität unterworfen (vgl. WILBERT 1962) und haben keine erkennbaren Auswirkungen auf die Abundanzen der Sciariden. Als Ausnahme und als in jeder Hinsicht extrem im Hinblick auf die N-T-Verhältnisse ist die Zeit von Februar-September 1983 anzusehen; einem naß-kalten Frühjahr mit Niederschlagsüberschüssen von 6-89 mm/Monat bzw. zwischen 0.3 und 1.2 °C niedrigeren Temperaturen folgen trocken-heiße Sommermonate und anschließend Wintermonate mit Niederschlägen und Temperaturen unter dem jeweiligen Monatsmittel.

Die Kombination abiotischer Verhältnisse wirkt sich dahingehend aus, daß in Folge erhöhter Mortalität im Sommer (Larven, Imagines) die folgenden Larvengenerationen Dichten unter 200 Ind./m² aufweisen (vgl. ODUM 1983: 310). Begünstigt wird diese Entwicklung sicher durch die naß-kalten und trocken-warmen Perioden 1984. Erst von Anfang 1985 an werden die Larvenpopulationen wieder aufgebaut und erreichen im Juni Abundanzen von fast 1600 Ind./m². Nach WILBERT (1962) haben die dichteunabhängigen Faktoren (Klima

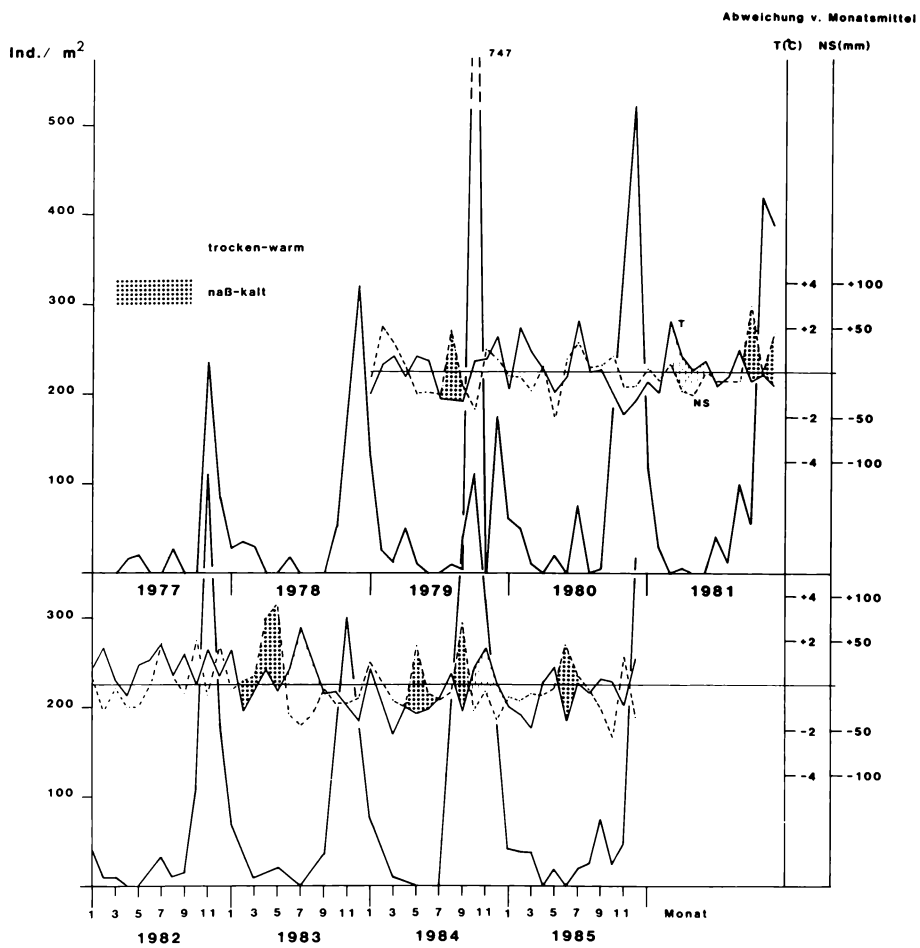


Abb. 3: Populationsdynamik der Larven der *Lauxaniidae* in den Horizonten L, F und H und die abiotischen Bedingungen im Ettlinger Stadtwald der Jahre 1977-1985. Handauslese QH(e) und Berlese BE. Bodentemperatur (2 cm) und Niederschlag im Bestand.

bzw. Witterung) eine wesentliche Bedeutung bei der Festlegung der mittleren Populationsdichte der Arten (Determination). Auf Dauer kommt als regulierender Faktor u.a. bei den Sclariden-Larven die intraspezifische Konkurrenz in Betracht. Es bleiben die Fragen offen, welche Bedeutung der Dynamik des Streuvorrats (vgl. BECK 1989) für die Regulation zukommt, da mit gesteigertem Streuangebot auch eine erhöhte Dichte einhergeht (HOVEMEYER 1985), und ob die *Sciaridae* überhaupt die Tendenz zeigen, nach den Gradationen zu einem Gleichgewichtszustand zurückzukehren (ODUM 1983: 313).

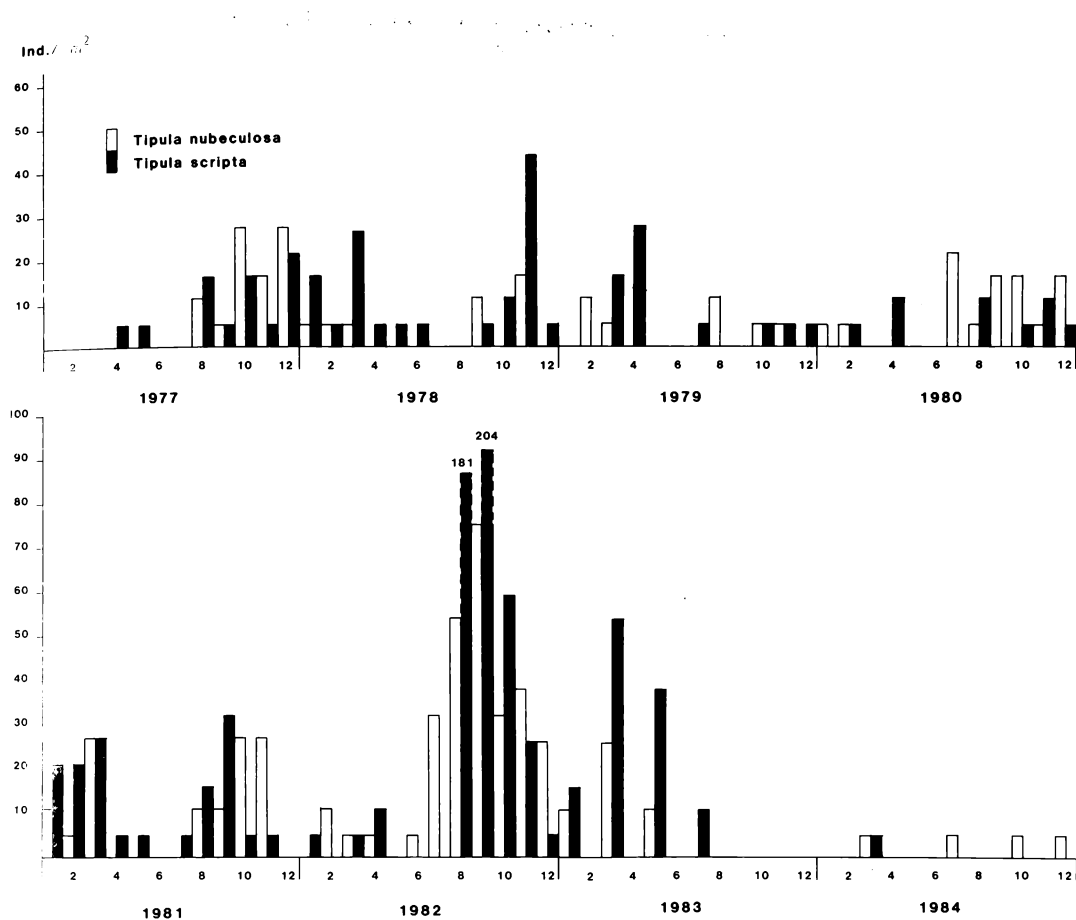


Abb. 4: Populationsdichte von *Tipula nubeculosa* und *Tipula scripta* (Larven) der Jahre 1977-84 im Ettlinger Stadtwald.
 Horizonte L, F und H. Handauslese QH(e) und Berlese BE.

Bei den Lauxaniiden-Larven (Abb. 3) geben zunächst die zeitlich begrenzten Populationsmaxima Hinweise auf univoltine Arten; außerdem scheinen die Populationen zyklischen Schwankungen unterworfen zu sein. Wie bei den Sclariden reduziert nur die Kombination extremer Witterungsverhältnisse 1983 die Abundanzen in stärkerem Maße. Aus dem Vergleich mit dem Jahr 1984 geht hervor, daß die Larven wahrscheinlich weniger empfindlich sind als die übrigen Stadien, da eine vergleichbare Witterung in der zweiten Jahreshälfte 1984 die Dichte nicht vermindert. Somit kommt es darauf an, in welcher Jahreszeit eine extreme Witterungsperiode auf die Populationen wirkt.

Innerhalb der *Tipulidae* stellen die Larven von *Tipula scripta* (MEIGEN 1830) und *Tipula nubeculosa* (MEIGEN 1804) zwei dominante Arten im Boden dar, die nach THEOWALD (1957) in die Untergattung *Vestiplex* (BEZZI 1924) gehören und somit als näher verwandt einzuordnen sind (Artenkomplex nach THEOWALD 1957). Nach MANNHEIMS (1951-1968) ist *T. scripta* gemein in mitteleuropäischen Fichtenwäldern, hingegen geben BRAUNS (1954), FREEMAN (1967) und THEOWALD (1967) auch saure Laubwälder als Biotop an; *T. nubeculosa* gilt nach BRAUNS (1954) als Charakterart für Nadelbaumbestände. Eine genaue Abgrenzung des Lebensraumes ist somit für beide *Tipula*-Arten nicht gegeben.

Trotz ihres gemeinsamen zeitlichen Vorkommens (1977-1984, Abb. 4) dominiert *T. scripta* von Januar bis Mai (vgl. 1978, 1979, 1983) und hat dann ab August die nächste Generation. *T. nubeculosa* weist eher in der zweiten Jahreshälfte die höchsten Abundanzwerte auf, die dann oft über denen von *T. scripta* liegen (siehe 1977, 1980, 1981). Interessanterweise kommt es - parallel zu den *Sciaridae* - im Herbst 1982 zu einer Gradation, wobei Abundanzen bei *T. scripta* von 26-75 Ind./m² bzw. 5-204 Ind./m² bei *T. nubeculosa* erreicht werden.

Die erwähnte Witterungsperiode hat auch bei den Tipuliden-Larven einen starken Rückgang in der Dichte zur Folge, und bis Ende 1984 liegen die Abundanzen unter 10 Ind./m². Für die untersuchten *Tipula*-Arten spricht einiges dafür, daß es trotz starker Überlappung ihrer ökologischen Nischen und möglicher Konkurrenz auch zur Koexistenz beider Arten kommt (SCHAEFER 1980). Gründe sind:

I. Der Lebensraum Boden ist so heterogen gestaltet, daß eine Koexistenz, wie sie für Collembolen von LONGSTAFF (1976), zitiert nach SCHAEFER (1980) nachgewiesen wurde, möglich ist.

II. Die Populationsdichte der Arten ist meistens so niedrig, daß die genutzten Ressourcen (z.B. Streu) sich nicht im Minimum befinden. Es sei darauf hingewiesen, daß es sich bei den angegebenen Dichten um Schätzwerte handelt, die eher die oberste Grenze darstellen.

III. Bei hoher Dichte könnte die intraspezifische Konkurrenz stärker wirken als die interspezifische Konkurrenz (BAKKER 1961, WASTI et al. 1975), obwohl sehr wenige Studien über Konkurrenzphänomene bei Bodentier-Populationen vorliegen (FREEMAN 1967). Intraspezifische Konkurrenz könnte im vorliegenden Fall mitverantwortlich sein, daß nach der Gradation im Herbst 1982 die Dichte auf ein 'normales' Niveau in den folgenden Generationen reduziert wird.

Trotz möglicher Konkurrenz um Nahrung und Mikrohabitate, von FREEMAN (1967) als entscheidend für die Koexistenz von *T. scripta* und andere *Tipula*-Arten in einem Eichen-Buchenwald bezeichnet, können *T. scripta* und *T. nubeculosa* sowie mindestens drei weitere *Tipula*-Arten räumlich und zeitlich im Boden koexistieren. Die hohen Biomasse-Werte (Tab. 2) weisen bei makrophytophagen Arten durchaus auf die funktionelle Bedeutung beim Streuabbau hin (NIELSEN 1962, BECK 1983). Jedoch sind offenbar die Wachstumskurven unterschiedlich. *T. nubeculosa* erreicht in der Sommergeneration (ab Juli) relativ schnell hohe Biomasse-Werte mit einem deutlichen Maximum im Februar; bei *T. scripta* geht das Wachstum der Larven im gleichen Zeitraum sehr viel langsamer vor sich, und die Larven des Stadiums L4 sind erst im Juli des folgenden Jahres voll ausgewachsen. Unterschiedliche Wachstumsphasen und womöglich auch unterschiedliche Nahrungsansprüche einzelner Stadien (Nahrungserwerb, Nahrungsausnutzung; BAKKER 1961) können somit für die Koexistenz beider Arten eine Rolle spielen.

Taf. 2: Biomasse (Trockengewicht in mg/m²) von *Tipula nubeculosa* und *Tipula scripta* in den Jahren 1981 und 1982 im Stadtwald Ettlingen.
Horizonte L, F und H.

Monat	<i>Tipula nubeculosa</i>			<i>Tipula scripta</i>		
	durchschn. Gewicht/Larve	1981	1982	durchschn. Gewicht/Larve	1981	1982
1	17.76	195	0	5.48	115	27
2	39.93	199	439	5.75	120	0
3	33.66	908	168	8.68	234	43
4	-	0	-	21.65	108	238
5	-	0	-	20.28	101	0
6	-	0	-	18.79	0	0
7	2.00	0	64	35.34	176	0
8	24.28	267	1311	3.85	62	697
9	8.39	92	629	4.82	154	983
10	13.49	364	431	6.73	34	397
11	24.97	649	948	2.92	15	75
12	20.64	0	536	2.00	0	10

Literatur

- ALTMÜLLER R., 1979: Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). Pedobiologia 19: 245-278.
- BAKKER K., 1961: An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. Arch. Néer. Zool. 14: 200-281.
- BECK L., 1978: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 1. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschl. 37: 97-101.
- BECK L., 1983: Zur Biologie des Laubwaldes. Verh. Dt. Zool. Ges. 1983: 37-54.
- BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 1. Bodenfauna und Streuabbau - eine Übersicht. Verh. Ges. Ökol. 17: 47-54.
- BRAUNS A., 1954: Terricole Dipterenlarven. Göttingen (Musterschmidt): 179 S.
- DELEPORTE S., 1981: Peuplement en Diptères Sciaridae d'une litière de chêne. Rev. Ecol. Biol. Sol. 18: 231-242.
- ELTON C., 1947: Animal ecology. London (Sidgwick & Jackson): 209 p.
- FRANKE U., FRIEBE B., 1983: Erfassung der Makrofauna eines Buchenwaldbodens mittels Handauslese und Barberfallen. Verh. Dt. Zool. Ges. 1983: 216.
- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. Verh. Ges. Ökol. 17: 55-59.
- FREEMAN B.E., 1967: Studies on the ecology of larval Tipulinae (Diptera, Tipulidae). J. Anim. Ecol. 36: 123-146.
- HEALEY J.A., RUSSELL-SMITH A., 1971: Abundance and feeding preference of fly larvae in two woodland soils. Ann. Zool. Ecol. Anim. 3 (Numéro hors-série IV. Coll. Pedobiol. Dijon 1970): 177-191.
- HENNIG W., 1948-1952: Die Larvenformen der Dipteren. Bd. 1-3. Berlin (Akademie): 628 S.
- HÖVEMEYER K., 1985: Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. Diss. Univ. Göttingen: 280 S.
- HÖVEMEYER K., 1989: Der Einfluß von Streumenge und Streuqualität auf die Siedlungsdichte von Dipterenlarven: ein Freilandexperiment im Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17:
- LONGSTAFF B.C., 1976: The dynamics of collembolan populations: competitive relationships in an experimental system. Can. J. Zool. 54: 948-962.
- MADWAR S., 1937: Biology and morphology of the immature stages of Mycetophilidae (Dipt., Nem.). Phil. Trans. Roy. Soc. London B 227: 110 p.

MANNHEIMS B., 1951-1968: 15. Tipulidae. In: (Ed. LINDNER E.): Die Fliegen der Palaearktischen Region 3 (5.1): 1-321.

MAYR E., 1975: Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg/Berlin (Parey): 370 S.

McALPINE J.F., PETERSON B.V., SHEWELL G.E., TESKEY H.J., VOCKEROTH J.R., WOOD D.M., 1981: Manual of nearctic Diptera. Vol. 1 (Can. Gov. Publ. Centre) Quebec, Monograph 27: 674 p.

NIELSEN C.O., 1962: Carbohydrases in soil and litter invertebrates. Oikos 13: 200-215.

ODUM E.P., 1983: Grundlagen der Ökologie. 2. Aufl. Bd. 1 u. 2. Stuttgart/New York (Thieme): 836 S.

SCHAEFER M., 1980: Interspezifische Konkurrenz - ihre Bedeutung für die Einnischung von Arthropoden. Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent. 2: 11-19.

THEOWALD B., 1957: Die Entwicklungsstadien der Tipuliden, insbesondere der west-palaearktischen Arten. Tijdschr. Ent. 100: 195-308.

THEOWALD B., 1967: Familie Tipulidae (Dipt., Nem.). Larven und Puppen. Bestimmungsbücher Bodenfauna Europas 7: 100 S.

WASTI S.S., HOSMER D.W., BLUM S.B., 1975: Population density and larval competition in Diptera. II. Interspecific competition in three species of Muscid flies. Z. angew. Ent. 79: 428-435.

WILBERT H., 1962: Über die Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Morph. Ökol. Tiere 50: 576-615.

Adresse

Dr. C. Heynen
 Spezielle Zoologie
 Biologie III Univ.
 Auf der Morgenstelle 28
 D-7400 Tübingen

Lebensraum Buchenwaldboden 9. Die Enchytraeen und Regenwürmer

Jörg Römcke

Synopsis

The *Oligochaeta* of a moder beech forest in the northern Black Forest were collected between 1978 and 1985 using different methods. The investigation was designed to estimate the contribution of these animals to the decomposition process. *Lumbricus rubellus* (*Lumbricidae*), *Cognettia sphagnetorum*, *Marionina clavata* and *Mesenchytraeus glandulosus* (*Enchytraeidae*) were the dominant species. Abundance and biomass data were used to calculate the energetic parameters of the worm populations. The results show that, in comparison with other groups of the soil fauna, the contribution of the enchytraeids is by far the highest, whereas the contribution of the lumbricids is negligible.

Beech forest. energetics, *Enchytraeidae*, *Lumbricidae*, moder soil.

1. Einführung

Von 1977 bis 1985 wurden in einem Moderbuchenwald im nördlichen Schwarzwaldvorland (Stadtwald Ettlingen) die Oligochäten mit verschiedenen Methoden erfaßt. Im Mittelpunkt stand dabei die Frage, welche Rolle diese saprophagen Tiere beim Abbau des Bestandesabfalls (überwiegend Buchenlaub) spielen.

2. Untersuchungsgebiet und Methodik

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich in FRANKE u. BECK (1989). Die Regenwürmer wurden monatlich (1977-1984) mittels Handauslese gefangen. Zur Bestimmung der Biomasse wurde jedes Tier einzeln gewogen. Nur 4 Arten, von denen *L. rubellus* dominant war, kamen an diesem Standort vor. Ein Teil der Enchytraeen (hauptsächlich der Art *M. glandulosus*) wurde ebenfalls per Handauslese gewonnen. Der weitaus größere Rest wurde zweimonatlich (1978-1985) mit einer Aufschlamm-Methode gefangen: Jeweils 20 g Frischgewicht jeder Schicht der Streu (L, F, H) wurden mit vierprozentigem Formol aufgeschlamm und dann unter dem Binokular in kleinen Portionen untersucht. Alle Enchytraeen wurden in Polyvinylactophenol eingebettet und bis zur Art determiniert (Ausnahme: Tiere der Gattung *Achaeta*). Die Biomasse der Enchytraeen wurde mit Hilfe eines halbautomatischen Bildanalysegeräts als Produkt ihrer spezifischen Dichte und ihres Volumens berechnet. Insgesamt konnten 13 Arten an diesem Standort nachgewiesen werden, von denen *Cognettia sphagnetorum*, *Marionina clavata* und *Mesenchytraeus glandulosus* den größten Anteil stellten.

3. Ergebnisse

3.1 Populationsdynamik

In den Abb. 1 u. 2 ist der Verlauf von Abundanz und Biomasse der Enchytraeen und Lumbriciden im Versuchszeitraum dargestellt. Die Dichte beider Gruppen unterliegt ausgeprägten jahreszeitlichen Schwankungen. Diese verlaufen bei den Enchytraeen relativ regelmäßig mit einem Minimum im Spätsommer und einem Maximum im Winter. Durch das

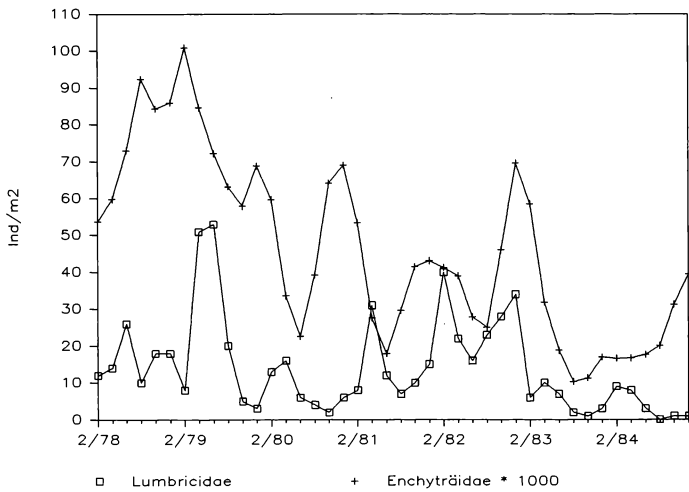


Abb. 1: Abundanz der *Oligochaeta* (Ind./m²) im Stadtwald Ettlingen.

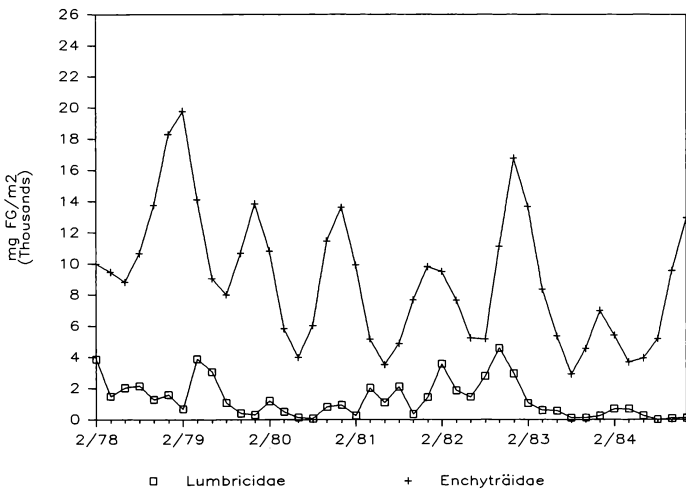


Abb. 2: Biomasse der *Oligochaeta* (Frischgewicht mg/m²) im Stadtwald Ettlingen.

Auftreten der großen Adulti der Art *M. glandulosus* in der Zeit zwischen November und März ist die jahreszeitliche Dynamik bei der Biomasse noch ausgeprägter.

Die Schwankungsbreite beider Parameter ist bei den Regenwürmern wesentlich größer als bei den Enchytraeen. Minima treten meist im Sommer auf, während Maxima unregelmäßig über die übrigen Jahreszeiten verteilt sind. Die Biomasseentwicklung der Lumbriciden ähnelt in ihrem Verlauf der der Enchytraeen, doch sind zufällige Schwankungen auf Grund der großen Unterschiede im Individualgewicht der vorkommenden Arten und den relativ kleinen Fangzahlen häufiger.

Beide Gruppen reagieren drastisch auf klimatischen Streß, wie er im Versuchszeitraum am deutlichsten im Sommer 1983 vorkam. Eine Erholung ist bei den Enchytraeen erst nach 1.5 Jahren im Winter 1985/86 zu beobachten. Die Lumbriciden sind, wie es besonders bei der Biomasseentwicklung zu sehen ist, noch stärker betroffen: Wie schon nach dem warmen Sommer 1979 ist ein fast totaler Populationszusammenbruch festzustellen.

Tab. 1: Durchschnittliche Abundanz, Biomasse (FG) und Dominanzanteile der wichtigsten Oligochätenarten.

Enchytraeidae:

Art	Ind./m ²	in %	BM g/m ²	in %
<i>C. sphagnetorum</i>	17701	38.46	3.787	43.04
<i>M. clavata</i>	16864	36.63	0.454	5.16
<i>M. cambrensis</i>	4736	10.29	0.554	6.30
<i>M. glandulosus</i>	2432	5.28	3.626	41.21
<i>Acnaeta</i> sp.	1995	4.33	0.178	2.02
<i>C. cognettii</i>	1128	2.45	0.168	1.91
<i>S. niveus</i>	121	0.26	0.013	0.15
Rest	1057	2.30	0.019	0.21
<i>Enchytraeidae</i>	46034	100	8.799	100

Lumbricidae:

Art	Ind./m ²	in %	BM g/m ²	in %
<i>L. rubellus</i>	8	61.54	0.977	74.64
<i>D. rubida</i>	4	30.77	0.301	22.99
Rest	1	7.69	0.031	2.31
<i>Lumbricidae</i>	13	100	1.309	100

3.2 Standardjahr

Um bestimmte Eigenschaften der Oligochätenzönose, die an den einzelnen Probenahmetermen sehr stark schwanken können, besser einschätzen zu können, wurden aus den Daten des gesamten Versuchszeitraums die Mittelwerte jedes Monats festgestellt und so ein Standardjahr ermittelt. In Tab. 2 ist die jahreszeitliche Verteilung von Abundanz und Biomasse dargestellt. Da die entsprechenden Werte für die Lumbriciden schon publiziert wurden (RÖMBKE 1985), ist in Abb. 3 nur die Vertikalverteilung der Enchytraeen aufgezeichnet.

Tab. 2: Abundanz und Biomasse der Oligochaeten im Standardjahr (Mittelwerte des gesamten Versuchszeitraums).

Monat	<i>Enchytraeidae</i>		<i>Lumbricidae</i>	
	Ind./m ²	g FG/m ²	Ind./m ²	g FG/m ²
Januar	-	-	9	2.31
Februar	57486	10.96	11	1.20
März	-	-	20	1.61
April	35835	6.94	22	1.63
Mai	-	-	14	0.70
Juni	31206	5.10	17	1.20
Juli	-	-	17	1.50
August	39600	4.74	5	0.78
September	-	-	9	1.35
Oktober	56417	9.02	6	0.67
November	-	-	13	1.32
Dezember	58658	16.04	13	1.48

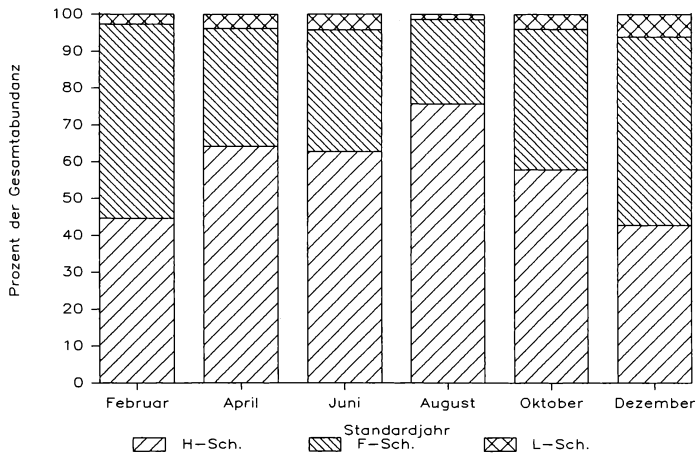


Abb. 3: Vertikalverteilung der *Enchytraeidae* im Stadtwald Ettlingen (Prozent der Gesamtzahl im Standardjahr).

3.3 Energetik

Da es im Rahmen dieses Projekts nicht möglich war, die energetischen Parameter der Oligochätenzönose direkt zu messen, wurden Literaturdaten verwandt, um auf der Basis der vorliegenden Abundanz- und Biomassewerte Respiration, Produktion und Konsumption der Würmer zu berechnen (Tab. 3).

Tab. 3: Energetik-Parameter der Oligochaeten im Stadtwald Ettlingen.

	R	P	C	A/C	R/A
<i>Enchytraeidae</i>	437.1	95.5	1766.8	30.1	82.07
<i>Lumbricidae</i>	20.0	2.3	173.0	12.9	90.36

Alle Angaben in $\text{kJ/m}^2 \cdot \text{a}$ bzw. in Prozent.

Für die Respiration wurde die Formel nach PERSSON u. LOHM (1977) benutzt:

$$Q = 33.6 \cdot W^{0.67}$$

Dabei steht Q für die Atmung in $\mu\text{l O}_2/\text{h}$ und W für das Individualfrischgewicht der jeweiligen Art. Die entsprechende Gleichung für die Lumbriciden beträgt für *L. rubellus*: $Q = 93 \cdot W^{0.84}$ und für *D. rubida*: $Q = 119 \cdot W^{0.71}$ (AXELSSON et al. 1984). Die jährliche Produktion wurde auf Grund des durchschnittlichen Verhältnisses von Produktion und aktueller Biomasse abgeschätzt. Diese relative Produktivität (P/B-Faktor) kann für Enchytraeen mit 2.5, für Lumbriciden mit 0.6 angenommen werden (PHILLIPSON, BOLTON 1976; STANDEN 1980). Die Konsumption mußte noch gröber auf Grund des durchschnittlichen täglichen Nahrungsbedarfs, angegeben in Prozent des Individualtrockengewichts, ermittelt werden. Für Enchytraeen wurde dabei 28.6%, für Lumbriciden 20% eingesetzt (McBRAYER, REICHLE 1971; EDWARDS, LOFTY 1977).

4. Diskussion

Dank der seit 9 Jahren durchgeführten Erfassung der Oligochäten im Stadtwald Ettlingen ist es nun möglich, eine Abschätzung der Rolle dieser Tiere im Boden eines Moderbuchenswalds zu geben. Dies gelingt ungeachtet der starken jahreszeitlichen Schwankungen, die zudem noch von mehrjährigen Fluktuationen sowie teilweise langdauernden Nachwirkungen klimatischen Stresses modifiziert werden. Bedingt durch das weitgehende Fehlen großer saprophager Tiere wie z.B. Regenwürmern oder Asseln fällt der Mesofauna und hier insbesondere den Enchytraeen nach Biomasse und Respiration der bedeutendste Anteil unter den vorkommenden Tiergruppen zu (BECK 1989). Bei beiden Parametern dürften die Enchytraeen rund die Hälfte der Gesamtsumme der Fauna an diesem Standort stellen, während der Anteil der Regenwürmer unter 5% liegen wird.

Die Bedeutung dieser Tiere im Teilsystem Buchenwaldboden, insbesondere ihr Effekt auf den Streuabbau (speziell der Einfluß auf die den Abbau beherrschende Mikroflora) muß demnach als sehr hoch eingeschätzt werden. Mit Sicherheit sind die Enchytraeen mehr als nur ein relativ großes Stickstoffreservoir, deren Rolle ansonsten zu vernachlässigen ist (ZACHARIAE 1964). Im Vergleich mit anderen Standorten ist der Stadtwald Ettlingen im Hinblick auf die Oligochätenzönose als ein durchschnittlicher Laubwald auf saurem Untergrund anzusehen, wie er in weiten Teilen Mitteleuropas verbreitet ist.

Literatur

- AXELSSON B., LOHM U., PERSSON T., 1984: Enchytraeids, lumbricids and soil arthropods in a northern deciduous woodland - a quantitative study. *Holarctic Ecol.* 7: 91-103.
- BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 1. Bodenfauna und Streuabbau - eine Übersicht. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 47-54.
- EDWARDS C.A., LOFTY J.R., 1977: *Biology of earthworms*. 2nd ed. London (Chapman & Hall): 316 p.
- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 55-59.
- McBRAYER J.F., REICHLE D.E., 1971: Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos* 22: 381-388.
- PERSSON T., LOHM U., 1977: Energetical significance of the annelids and arthropods in a swedish grassland soil. *Ecol. Bull.* 23: 1-211.
- PHILLIPSON J., BOLTON P., 1976: The respiratory metabolism of selected Lumbricidae. *Oecologia* 22: 135-152.
- RÖMBKE J., 1985: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 6. Die Regenwürmer. *Carolinea* 43: 93-104.
- STANDEN V., 1980: The production biology of terrestrial Enchytraeidae. In: (Ed. BRINKHURST R., COOK D.G.): *Aquatic oligochaete biology*. New York (Plenum Press): 211-221.
- ZACHARIAE G., 1964: Welche Bedeutung haben Enchytraeen im Waldboden? *Soil Micromorph.* (Jongnerius): 57-68.

Adresse

J. Römbke
Abt. 312 Battelle Institut e.V.
Am Römerhof 35
D-6000 Frankfurt 90

Lebensraum Buchenwaldboden 10. Die Collembolen

Herbert J. Dielmann

Synopsis

The collembolan fauna in a moder beech wood was sampled by Berlese - extraction and litter bags. Biomass and respiration are calculated from the measured body length. The population consists of 37 species with an average density of 20 000 Ind/m² with 340 mg biomass and a consumption rate of 1.4% of the litter production. The *Collembola* colonize the freshly fallen leaf litter in a succession of the few dominant species.

Biomass, beech forest, *Collembola*, consumption, moder soil, succession.

1. Einführung

Im Rahmen des Forschungsprojektes 'Zur Biologie eines Buchenwaldbodens' wurden die Collembolen als eine charakteristische Tiergruppe faunistisch und phänologisch eingehend untersucht (KOGLIN 1980). Artenzahl und Individuendichte erlauben jedoch noch keine Aussage zur Beteiligung der Tiere an Streuabbau und Energiefluß, dies wird erst durch Einbeziehen von Biomasse und Respirationsleistung möglich. Ein solcher Ansatz kann aber nur den Charakter einer näherungsweise Abschätzung haben, da einerseits die apparente Abundanz zugrunde liegt, andererseits experimentelle Messungen mittels Warburg-Technik oder Cartesischem Taucher lediglich einen dem Grundumsatz angenäherten Wert ergeben. Die vorliegenden Ergebnisse sind also Mindestwerte, die im Freiland mit Sicherheit höher liegen dürften, freilich um einen derzeit noch nicht einschätzbaren Betrag. Außerdem ist die ökologische Kenntnis der Collembolen lückenhaft. So ist z.B. die trophische Einstufung als sapromikrophag recht grob.

2. Material und Methoden

Die Untersuchung fand in einem Sauerhumusbuchenwald im Stadtwald Ettlingen, ca. 15 km südlich von Karlsruhe, statt. Angaben zu Boden, Klima und Streuproduktion siehe bei BECK u. MITTMANN (1982). Die Collembolen wurden mit Quadratproben erfaßt; dazu wurde in jedem 2. Monat an 3 Stellen je 1/9 Quadratmeter der Streuauflage mit einem Stechrahmen entnommen und - nach Schichten getrennt - im Labor der Handauslese und anschließend der Berlese-Tullgren-Extraktion unterzogen. Die determinierten Tiere wurden einzeln vermessen (KOGLIN 1980). Die Biomasse wurde nach EDWARDS (1967, zit. in DUNGER 1968) berechnet und durch stichprobenhafte Wägungen kontrolliert. Die Besiedelung eines Laubstreu Jahrganges war mit Hilfe von Netzbeuteln mit 10 mm Maschenweite zu verfolgen, in die frisch gefallenes Buchenlaub (30-40 g Trockengewicht) eingewogen worden war. Von den im Freiland exponierten Netzbeuteln wurden alle 2 Monate jeweils 2 Netzbeutel eingeholt und die in der verbliebenen Laubstreu befindliche Fauna mit dem Berlese-Verfahren extrahiert. Den Collembolen wurde die streuschichtspezifische Größenklassenverteilung zugrunde gelegt und die Biomasse der dominanten Arten nach PETERSEN (1975) berechnet. Die Respirationsleistung wurde bei Quadratproben und Netzbeuteln nach RYSZKOWSKI (1975, zit. in PETERSEN, LUXTON 1982) für die jeweilige Monatsmitteltemperatur in 2 cm Tiefe mit Q₁₀-Werten von PETERSEN (1981) ermittelt und 1 ml O₂ ÷ 19.6198 J gesetzt.

3. Ergebnisse

Quadratproben (Abb. 1): Die Collembolenzönose ist von *Folsomia quadrioculata* s.l. geprägt, der ein geringer Anteil *Folsomia multiseta* zugerechnet wurde, sowie einem *Onychiurus*-Komplex, bestehend aus *O. quadriocellatus*, *O. armatus*, *O. silvarius*, *O. austriacus* und *O. spec.* Die übrigen Isotomiden sind vorwiegend *Isotoma notabilis* und *Isotomiella minor/paraminor*, die Entomobryiden hauptsächlich *Lepidocyrtus lignorum*, sowie wenige *Entomobrya muscorum* und *Tomocerus flavescens*. Insgesamt wurden 37 Arten nachgewiesen.

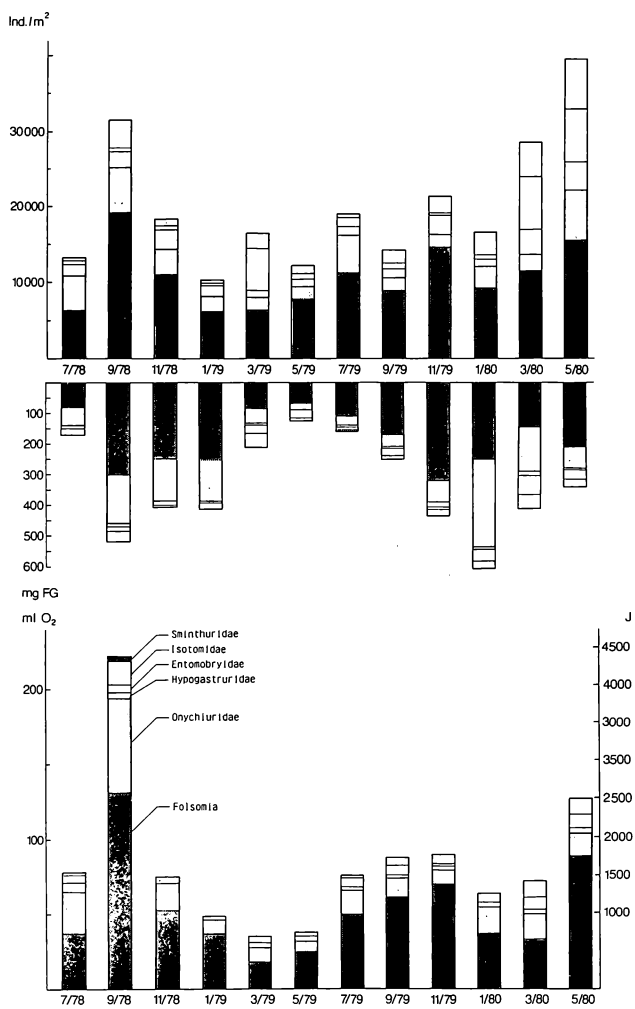


Abb. 1: Abundanz, Biomasse und O₂-Verbrauch der Collembolen aus den Quadratproben.

Tab. 1: Abundanz, Biomasse und Respiration der Collembolen.
Durchschnittswerte aus Quadratproben.

	Abundanz		Biomasse		Respiration	
	(Ind./m ²)	%	(mg)	%	(kJ)	%
<i>Folsomia</i>	10 700	53.4	186.7	55.0	1.05	59.3
<i>Onychiurus</i>	3 300	16.5	104.5	30.8	0.36	20.3
<i>Isotomidae</i>	2 100	10.5	14.4	4.2	0.09	5.1
<i>Entomobryidae</i>	2 000	10.0	23.4	6.9	0.09	5.1
<i>Hypogastruridae</i> & <i>Neanuridae</i>	1 900	9.5	9.0	2.6	0.05	2.8
<i>Sminthuridae</i>	40	0.2	1.5	0.4	0.13	7.3
Summe	20 040		339.5		1.77	

Aus den Monatswerten ergibt sich eine durchschnittliche Mindestabundanz von 20 000 Ind./m² mit 340 mg Biomasse und einem Mindestumsatz von 1.6 kJ (Tab. 1). Die Betrachtung der einzelnen Jahre zeigt eine gewisse Unabhängigkeit der Gesamtrespiration von der Individuendichte (Tab. 2). Nach $C = R + P + F$ ergeben sich für die Collembolen bei einem jährlichen Streueintrag von 10 500 kJ/m² folgende Umsatzleistungen (kJ/m²):

	C	R	P	A	A/C	R/A
	144.2	20	28.7	48.7	35	41
das entspricht	1.4	0.2	0.3	0.5 %	des Streueintrages.	

A/C berechnet nach MITTMANN (1980), R/A berechnet nach GRIMM, FUNKE (1986).

Tab. 2: Abundanz und Respiration der Collembolen.
Durchschnittswerte der einzelnen Jahre.

	Ind./m ²	kJ
1. Jahr	17 000	1.63
2. Jahr	23 700	1.70

Netzbeutel (Abb. 2 u. 3): Die oberste Streuschicht wird durch Einflüsse von Wind und Wasser häufig umgelagert. Die in den Netzbeuteln eingeschlossene Streu wird vor dieser Umlagerung geschützt und damit einer Besiedelung leichter zugänglich. Dieser methodisch bedingte Unterschied zu den Freilandverhältnissen gleicht sich gegen Ende des ersten Abbaujahres aus. Danach gibt die Abfolge der Besiedelung der von Jahr zu Jahr tiefer einsinkenden Netzbeutel die Verteilung der Collembolen im Streuprofil wieder. Dabei stellen sich untere L- und obere F- Schicht als der Bereich heraus, in dem die domi-

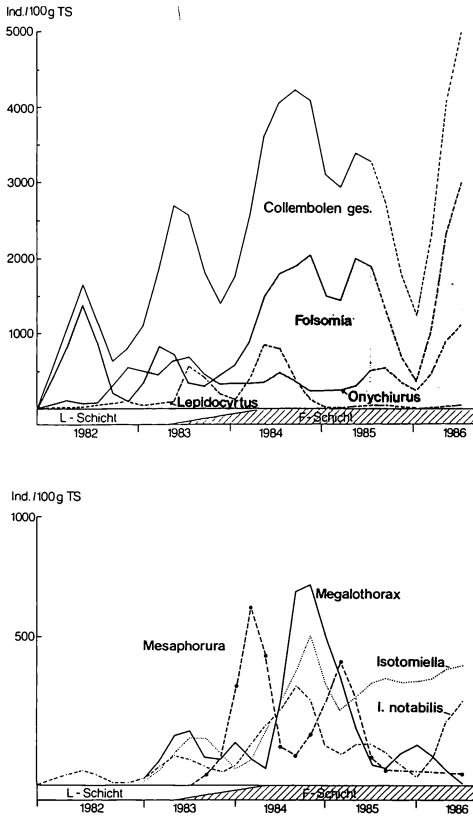


Abb. 2: Verlauf der Besiedelung durch Collembolen in den Netzbeuteln.

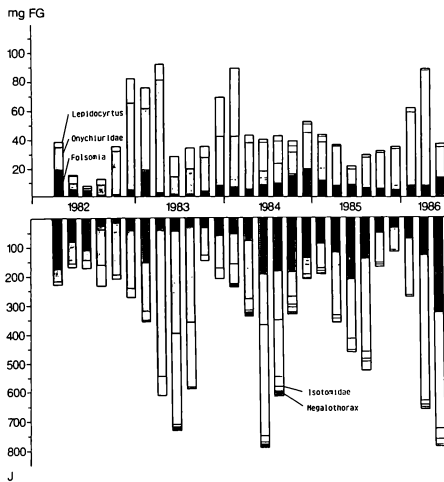


Abb. 3: Biomasse (oben) und Respiration (unten) der dominanten Collembolengruppen in den Netzbeuteln.

nanten Arten *Maxima* aufweisen. Die Gipfel der Abundanzkurven bei *Lepidocyrtus* und *Onychiurus* korrespondieren mit geringen Biomasse- und hohen Respirationswerten. Dies kennzeichnet die Reproduktionsphase, die durch eine große Zahl von Juvenilen mit wenig Biomasse, aber hoher Atmungsintensität charakterisiert ist. Die Netzbeutel sind im Versuchszeitraum nicht bis in die H-Schicht verlagert worden, die die Hälfte der *Folsomia*-Population enthält; daher ist *Folsomia* hier bei Produktion und Respiration nicht so dominant wie in den Quadratproben.

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie.

Literatur

- BECK L., MITTMANN H.-W., 1982: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. *Carolinea* 40: 65-90.
- DUNGER W. 1968: Produktionsbiologische Untersuchungen an der Collembolenfauna gestörter Böden. *Pedobiologia* 8: 16-22.
- EDWARDS 1967:
- GRIMM R. FUNKE W., 1986: Energieflüsse durch die Populationen der Tiere. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.): Ökosystemforschung. Stuttgart (Ulmer): 337-354.
- KOGLIN J. 1980: Besiedelung eines Buchenwaldbodens durch Collembolen. Staatsexamensarbeit Karlsruhe.
- MITTMANN H.-W. 1980: Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. Diss. Univ. Karlsruhe.
- PETERSEN H., 1975: Estimation of dry weight, fresh weight and calorific content of various collembolan species. *Pedobiologia* 15: 222-243.
- PETERSEN H., 1981: The respiratory metabolism of collembolan species of a Danish beech wood. *Oikos* 37: 273-286.
- PETERSEN H., LUXTON M., 1982: A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 273-286.
- RYSZKOWSKI L., 1975: Energy and matter economy of ecosystems. In: (Ed. DOBBEN W.H. van, LOWE-McCONNEL R.H.): Unifying concepts in ecology. The Hague (Junk): 109-126.

Adresse

Dipl.-Biol. H.J. Dielmann
Landessammlungen für Naturkunde
Postfach 3949 (Erbprinzenstr. 13)
D-7500 Karlsruhe

Lebensraum Buchenwaldboden

11. Die Milben

Hans-Walter Mittmann

Synopsis

The "non-oribatid" acarine community of a moder beech wood soil on the northern piedmont of the Black forest was investigated during a period of 5 years (1977-1982) by means of square samples. Since 1981 the succession of those mites during leaf-litter decomposition was determined by litter bag studies. The mean monthly density of the *Mesostigmata* was 13202 ind./m², the *Trombidiformes* 10549 ind./sqm and the *Astigmata* 10739 ind./m². Community numbers peaked in the spring and in the late autumn during leaf litter fall. Mean monthly biomass of the acarine community was 731 mg fresh weight/m² and energy release in metabolism was calculated to amount to 43.8 KJ/m² · a. The knowledge of the feeding habits of the 103 species and their ecophysiological parameters are leading to the calculation of a tentative energy budget for the whole community. The sapro-mycophagous mites are respiring only 0.2% of the energy represented by the annual litter input to the soil and it is concluded that their ecological role is quantitatively slight and probably entails mediation of the activities of the soil microbes.

Beech wood, energy budget, *Mesostigmata*, moder soil, population density, *Sarcoptiformes*, *Trombidiformes*,

1. Einführung

Die Struktur der bodenlebenden Milbenfauna (ohne Oribatiden) eines Moderbuchenwaldes im Stadtwald Ettlingen wurde von 1978-1982 mit Berlese- und Handausleseproben untersucht. Die Kenntnis von Artenspektrum, Siedlungsdichte, Biomasse und Ernährungsweise der einzelnen Arten sowie der zeitlichen Verteilung dieser Populationsparameter ermöglichen es, die Bedeutung dieser Milbengruppe in der Bodenzoozönose abzuschätzen, wie es von PERSSON u. LOHM (1977) für Grünlandflächen, von ATHIAS-BINCHE (1981) und LUXTON (1981) in verschiedenen Waldböden jeweils nur für einzelne Milbengruppen durchgeführt wurde. Die Sukzession der einzelnen Arten im Laufe der Besiedlung des Streujahrgangs 1981 wurde mit einer Netzbeutelserie über 5 Jahre verfolgt. Diese Abfolge in der Kolonisation spiegelt eine Sukzession der spezifischen Leistung wider, d.h. es wurde möglich, die direkte oder indirekte Wirkung der Faunenelemente auf den Abbau der Laubstreu abzuschätzen.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich in FRANKE u. BECK (1989).

Die Erfassung der Milbenfauna aus Quadratproben und Netzbeuteln mittels Handauslese und nachfolgender Berlese-Tullgren-Extraktion wurde durch BECK et al. (1987) kritisch diskutiert. Zur Auswertung wurde das Tiermaterial aus den Quadratproben von 1977-1982 (Mittelwerte aus diesen 5 Jahren) und aus den Netzbeutelversuchen des Jahrganges 1981 herangezogen. Die Biomasse jeder Art wurde durch direktes Wiegen lebender oder alkoholfixierter Tiere (DUMPERT, PLATEN 1985) oder nach Vermessungen gemäß Literaturangaben berechnet; auch die Respirationsleistung wurde aus der jeweiligen Biomasse nach Temperaturkorrekturen hochgerechnet (PERSSON, LOHM 1977).

3. Ergebnisse und Diskussion

Die Oribatiden stellen im Moderbuchenwald mit einer Mindestabundanz von 45000 Ind./m² und mehr als 80 Arten wie in den meisten Waldbiotopen die mit Abstand häufigste und artenreichste Milbengruppe, die man mit der Berlese-Tullgren-Methode erhalten kann. Dennoch sind die 'restlichen Milben', die *Mesostigmata*, *Trombidiformes* und *Sarcoptiformes* zusammen mit wesentlich mehr Arten (ca. 130) vertreten, wenn sie auch meist weniger zahlreich sind (ca. 10 000-15 000 Ind./m² je Gruppe). Sind diese Gruppen nach Individuenzahlen im fünfjährigen Durchschnitt in den Bodenauflegehorizonten gleichstark, so dominieren ihrer Biomasse nach die *Mesostigmata* vor den Sarcoptiformen und den Trombidiformen. Ähnlich deutlich unterscheiden sich die Jahressummen der Respiration (Tab. 1). Der Jahreslauf der Siedlungsdichte bei allen drei Gruppen ist gekennzeichnet durch zwei Abundanzmaxima, eines im Frühsommer und ein zweites, oft höheres, im Spätherbst während oder kurz nach dem Laubfall (Abb. 1).

Tab. 1: Mittlere monatliche Mindestabundanz (Ind./m²), Biomasse (mg Frischgew./m²) und Jahressumme der Respiration (KJ/m²) der nicht-oribatiden Milbengruppen, ermittelt aus 2monatlichen (1978/79) bzw. monatlichen (1980-82) Quadratproben.

		Ind./m ²	Dom. (%)	Biomasse (mg FG/m ²)	Dom. (%)	Respiration (KJ/m ²)
<i>Mesostigmata:</i>	gesamt	13202	100	530	100	30.8
<i>Gamasiden</i> (36 Arten)		6626		376		
<i>Veigeia nemorensis</i>		1684	12.8	88	16.6	4.6
<i>Pergamasus germanicus</i> u. <i>crassipes</i>		239	1.8	132	24.9	6.1
<i>Pergamasus lapponicus</i> u. <i>vagabundus</i>		910	6.8	34	6.4	1.9
Nymphen		3074	23.3	78	14.7	5.8
Uropodiden s.l. (10 A.)		6405		48		
<i>Uroseius cylindricus</i>		4120	31.2	107	20.1	7.1
<i>Trachytes aegrota</i>		1100	8.3	26	4.9	1.9
<i>Uropoda minima</i>		930	7.0	10	1.9	0.6
<i>Trombidiformes:</i>	gesamt	10549	100	88	100	5.5
<i>Prostigmata</i> (31 A.)		9779		87		
<i>Tydaeidae</i> (5 A.)		5692	54.0	12	13.6	1.2
<i>Stigmaidae</i> (4 A.)		1674	15.9	3	3.4	0.4
<i>Rhagidiidae</i> (3 A.)		530	5.0	37	42.0	2.1
<i>Eupodidae</i> (5 A.)		1445	13.7	4	4.5	0.4
<i>Bdellidae</i> (4 A.)		145	1.4	5	5.7	0.4
<i>Tarsonemini</i> (11 A.)		769		0.2		?
<i>Tarsonemoides angulatus</i>		316	3.0	0.1	0.1	
<i>Sarcoptiformes:</i>	gesamt	10739	100	108	100	7.0
<i>Acaridiae</i> (15 A.)		10739		108		
<i>Schwiebea</i> (4 A.)		7486	69.7	65	60.2	5.2
<i>Glyciphagus</i> (2 A.)		2225	20.7	33	30.6	1.1
<i>Acotyledon</i> (3 A.)		460	4.3	3	2.8	0.2
'Nicht-Oribatiden':	gesamt	34208		731		43.8

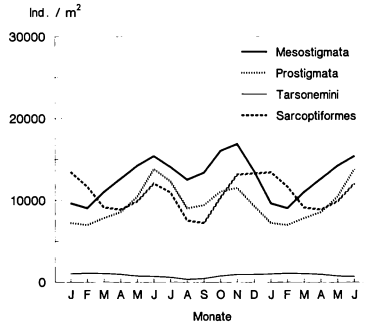


Abb. 1: Durchschnittliche monatliche Mindestsiedlungsdichte der 'Nicht-Oribatiden' Milbengruppen im Mittel der Jahre 1978-1982 aus Quadratproben/Berlese-Tullgren-Methode.
Die Monate Januar bis Juni wurden zur Verdeutlichung von Jahreszyklen doppelt eingezeichnet.

Aus der mannigfaltigen Gruppe der 'übrigen Milben' zählen nur die *Uropodina* i.w.S. sowie die *Acaridae* als jeweils geschlossene systematische Einheiten zu den Sapro-Mykophagen. Die Siedlungsdichte dieser beiden Formenkreise erreicht jedoch die der Oribatiden und Collembolen bei weitem nicht. Sie liegt normalerweise bei etwa 30-40% der Dichte dieser dominierenden saprophagen Mesofaunagruppen; gleiches gilt für die Biomasseverhältnisse. Der jahreszeitliche Aspekt des Auftretens dieser beiden Milbengruppen zeigt (Abb. 2), daß die Uropodiden, wie z.B. mit ihrem dominanten Vertreter *Uroseius cylindricus*, die Bodenstreu in relativ gleichbleibender Dichte besiedeln, mit einem leichten Abundanzmaximum im Spätsommer; auch werden während des ganzen Jahres alle Juvenilstadien aufgefunden. Die Abundanzkurve der *Acaridae* verläuft hingegen wesentlich dynamischer, wobei es meist im Frühsommer zu einer Massenentwicklung von *Schwiebea eury-nymphae* sowie im Spätsommer von *Schwiebea nova* kommt. Mit dieser Konzentration ihrer Siedlungsdichte in den meist trockeneren Sommermonaten, wenn die Lebensbedingungen für die übrige Bodenfauna nicht die günstigsten sind, gehören diese beiden Milbengruppen im Buchenwaldboden sicher zu den trockenheitsresistentesten Artengruppen, die das Reaktionsspektrum der Milbenzönose in einen ökologischen Bereich erweitern, der wahrscheinlich nur in extremen Jahren gefordert wird.

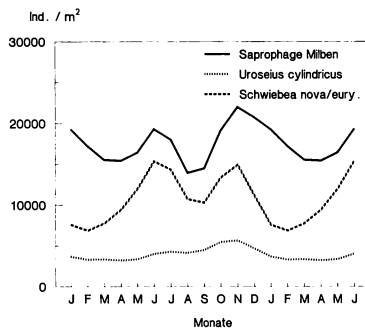


Abb. 2: Durchschnittliche monatliche Mindestsiedlungsdichte aller sapro- oder sapro-mykophagen 'Nicht-Oribatiden'.
Auf die Kurve des dominanten Vertreters der Uropodiden s.l., *Uroseius cylindricus*, wurden die jeweiligen Monatswerte der dominanten Arten der *Acaridae* addiert. Weiteres siehe Legende zu Abb. 1.

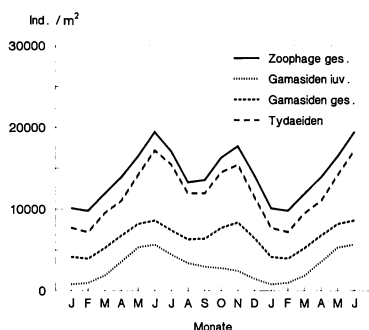


Abb. 3: Durchschnittliche monatliche Mindestsiedlungsdichte aller zoo- oder zoonekrophagen 'Nicht-Oribatiden'.

Auf die Kurve der Gamasiden wurden die jeweiligen Monatswerte der Tydaeiden als der nach Individuenzahlen bedeutendsten Gruppe der *Prostigmata* addiert. Weiteres siehe Legende zu Abb. 1.

Die restlichen Gruppen der 'übrigen Milben' müssen mehr oder weniger zu den Zoophagen gerechnet werden, wobei Zoophagie bei manchen Arten durchaus auch Nekrophagie, Kommensalismus oder Parasitismus mit einschließen kann. Die beiden dominanten Gruppen sind der Biomasse nach die *Parasitiformes* mit den Gamasiden, deren größte Formen bis zu 2 mm groß und bis zu 4 mg schwer werden können (fast 10mal schwerer als die größten Oribatidenarten), der Individuenzahl nach sind es die *Prostigmata*, die mit ihrer dominanten Familie der *Tydaeidae* neben den *Tarsonemini* zugleich die kleinsten Milben unseres Untersuchungsgebietes stellen (Abb. 3).

Die Gamasiden durchstreifen als sehr bewegliche mittelgroße bis große Räuber den gesamten organischen Auflagehorizont. Die Abundanzzahlen der Gamasiden-Nymphenstadien und der adulten Gamasiden lassen einen univoltinen Entwicklungszyklus der dominierenden Arten vermuten, bei dem die Nymphenstadien im Sommer durchlaufen werden und die Siedlungsdichte wie auch die Biomasse der adulten Tiere im Frühwinter höchste Werte annimmt. Dabei scheinen die weichhäutigen Jungtiere tiefere Streuschichten bevorzugt aufzusuchen, wo sie besser geschützt sind und in denen sie möglicherweise auch das ihnen gemäße Angebot an kleinen Beutetieren, vor allem kleine Enchyträen und Nematoden, finden.

Die *Prostigmata* sind eine uneinheitliche Gruppe von Milben, deren taxonomischer Status noch weitgehend ungeklärt ist. Hier werden Milben der Familien *Tydaeidae*, *Eupodidae*, *Rhagidiidae*, *Bdellidae*, *Stigmaeidae* als dominante sowie weitere 15 Familien zusammengefaßt. Diese Tiere sind zumeist klein, weiß, weichhäutig und können schnell laufen. Sie sind, soweit ihre Ernährungsweise überhaupt bekannt ist, als zoophag einzustufen. Wegen dieser Heterogenität ist auch die Abundanzentwicklung dieser Gruppe im Jahreslauf nur schwer zu deuten. Zwar kommt es oft im Frühjahr oder Herbst zu einer explosionsarti-

Tab. 2: Milben in der Bodenzönose.

	Dichte (Ind./m ²)	Biomasse (mg FG/m ²)	Respiration (KJ/m ² · a)
Räuber	14541	442	25.2
Saprophage	17560	259	17.0
andere	2107	30	1.5

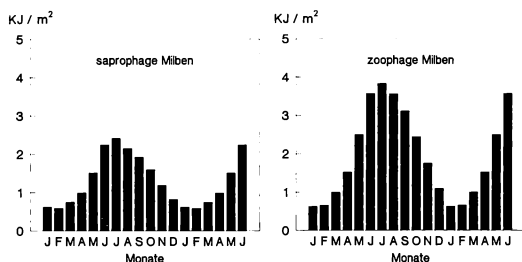


Abb. 4: Durchschnittliche monatliche Respiration (KJ/m^2) der zoophagen und saprophagen 'Nicht-Oribatiden', berechnet aus der monatlichen Biomasse der zugehörigen Arten nach PERSSON u. LOHM (1977), korrigiert nach dem Verlauf der mittleren monatlichen Bodentemperatur (FRANKE 1989).

gen Massenvermehrung der Tydaeiden oder einiger größerer Eupodiden, aber durchaus nicht regelmäßig oder gar vorhersagbar.

Die Einteilung der 'übrigen Milben' in die verschiedenen Ernährungstypen und die Verrechnung der jeweiligen Werte der Individuenabundanz, Biomasse und Respiration erlaubt es, zumindest einen Eindruck von der Bedeutung dieser Milbengruppe für die Bodenözönose zu gewinnen (Tab. 2). Damit veratmen die Saprophagen unter den 'übrigen Milben' etwa 0.2% des jährlichen Energieeintrages von ca. $10\,000\text{ KJ/m}^2$. Dies geschieht hauptsächlich während der Sommermonate (Abb. 4), wenn es bei erhöhten Temperaturen neben dem gleichmäßigen Grundumsatz durch die Uropodiden zum Dichteanstieg der Sarcopiformen kommt. Wie hoch der Anteil der zoophagen 'übrigen Milben' am Gesamtenergieumsatz im Moderbuchenwaldboden ist, läßt sich im Augenblick wegen fehlender Daten zu Nahrungsbeziehungen, Beutemenge oder Nahrungsausnutzung nicht abschätzen. Die Atmungsaktivität dieser Milben wurde als etwa doppelt so hoch berechnet wie die der Saprophagen; wegen der bei der Biomasse dominierenden Gamasiden sind die saisonalen Schwankungen wesentlich stärker ausgeprägt.

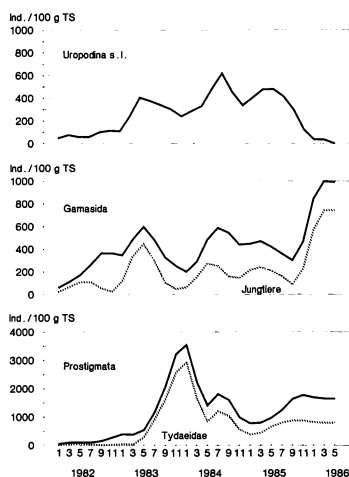


Abb. 5: Besiedlung der grobmäschigen Netzbeutel des Laubstreu jahrganges 1981 durch die Milbengruppen *Uropodina* s.l., *Gamasida* mit dem Anteil an Jungtieren und *Prostigmata* mit dem Anteil der *Tydaeidae* in den Netzbeuteln. Alle Werte sind als gewichtete gleitende Mittel angegeben, und zwar als Individuen/100 g TS in den Netzbeuteln.

Die Sukzession der 'übrigen Milben' bei der Besiedlung der frischgefallenen Laubstreu und während deren weiterem Abbau, in grobmaschigen Netzbeutel verfolgt, ist gut korrelierbar mit der räumlichen und zeitlichen Verteilung der Milben, wie sie in den Quadratproben festgestellt wurden (Abb. 5). Die Netzbeutel werden zunächst nur sehr zögernd besiedelt. Von den Saprophagen dringen die Uropodiden nach 1.5 Jahren als erste ein und gemeinsam mit den *Acaridiae* zeigen sie dann ein regelmäßiges Sommermaximum. Von den Räubern sind die vagilen Gamasiden, und hier vor allem Tiere der Gattungen *Pergamasus* und *Veigeia* recht bald in den Netzbeuteln zu finden, später in der F-Schicht treten dann auch vermehrt Nymphen und auch typische F- und H-Schichtbewohner wie Gamasiden der Gattungen *Macrocheles* oder *Geholaspis* auf. Dann kommt es auch zu explosionsartigen Vermehrungen der Prostigmaten, besonders der Tydaeiden.

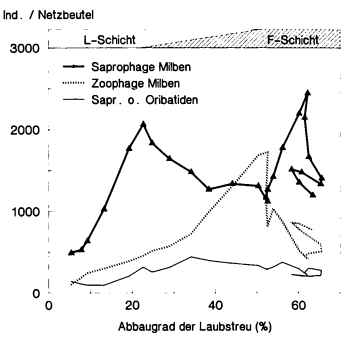


Abb. 6: Besiedlung der grobmaschigen Netzbeutel des Laubstreujahrganges 1981 durch die gesamten i.w.S. saprophagen Milben, die Saprophagen ohne die Oribatiden und die zoophagen Milben, in Ind./Netzbeutel. Dessen Ausgangsgewicht wurde auf 100 g normiert, in Abhängigkeit vom jeweiligen Abbaugrad der Streu, angegeben in % Verlust an Trockengewicht der Streu in den Netzbeuteln. Die schwarzen Dreiecke geben einen zeitlichen Abstand von 2 Monaten zwischen den einzelnen Probenahmen an.

Vernachlässigt man die saisonale Komponente dieser Sukzession und betrachtet die Besiedlung der Laubstreu durch die gesamte Milbenfauna einzig in Abhängigkeit vom Abbaugrad (Abb. 6), so stellt sich die Abfolge der Besiedlung für Sapro- und Zoophage unterschiedlich dar: Die Saprophagen besiedeln die Laubstreu in zwei Schüben, die eindeutig von den Oribatiden bestimmt werden; einer Phase des Einwanderns der Primärbesiedler und relativ langsamen Streuabbaus folgt ein beschleunigter Abbau bei gleichbleibender Siedlungsdichte der saprophagen Primärersetzer. Erst wenn die Laubstreu in die tiefere F-Schicht eingearbeitet wird, dringen in verstärktem Maße die Sekundärersetzer ein, ohne daß die Streu wesentlich weiter abgebaut wird (Abbaugrad 50-60% , d.h. diese Milben müssen sich vom Bestand an mikrobieller Bio- oder Nekromasse ernähren, bzw. deren Aktivität durch Beweidung regulieren. Hierbei ist der Anteil der Aktivität der 'Nicht-Oribatiden' fast vernachlässigbar klein (max. 10%).

Für die Zoophagen hingegen sind der aktuelle Zustand bzw. die direkt in oder an der Laubstreu gebundenen Energievorräte, ohne Bedeutung. Mit dem Verlagern der frischgefallenen Laubstreu in tiefere Bodenhorizonte steigt die Siedlungsdichte dieser Milben gleichmäßig an, wie es ihrer normalen Verteilung in den Bodenhorizonten entspricht.

Diese Arbeit wurde mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie gefördert.

Literatur

- ATHIAS-BINCHE F., 1981: Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie. *Vie Milieu* 31: 137-147.
- BECK L., DUMPERT K., FRANKE U., MITTMANN H.-W., RÖMBKE J., SCHÖNBORN W., 1987: Vergleichende ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. *Jül. Spez. Ber.*:
- DUMPERT K., PLATEN R., 1985: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 4. Die Spinnenfauna. *Carolina* 42: 75-106.
- FRANKE U., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden 5. Die Makrofauna. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 47-54.
- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 55-59.
- LUXTON M., 1981: Studies on the astigmatic mites of a Danish beech wood soil. *Pedobiologia* 22: 29-38.
- PERSSON T., LOHM U., 1977: Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. *Ecol. Bull.* 23: 1-211.

Adresse

Dr. H.-W. Mittmann
Landessammlungen für Naturkunde
Postfach 3949
D-7500 Karlsruhe 1

Lebensraum Buchenwaldboden 12. Die Oribatiden

Steffen Woas, Ingrid Wunderle und Ludwig Beck

Synopsis

With more than 80 species and about 45 000 individuals per m² the oribatid mites play an important role in the decomposition of litter in a beech wood. The structure of the community of oribatid mites and their contribution to decomposition were studied in a moder beech wood soil in the 'Stadtwald Ettlingen' (Northern Black Forest, SW-Germany). The succession of oribatid species during the colonisation of newly fallen leaves was examined using mesh bags filled with beech leaves from the autumn of 1981. The first dominant settler is *Oppiella ornata*, accompanied by a few species of the *Pterogasterinae*, which are typical surface dwellers. In the deeper fermentation layer, *O. ornata* is replaced by other species of the sapromicrophagous *Oppiidae*. Additionally the sapromacrophagous *Phthiracaridae* and *Nothridae* become more important in this layer. Individual oribatid weights were measured to estimate the least biomass of field populations. The partial energy budget of the oribatid mites in the beech wood soil was calculated with the determined density and biomass data, combined with information from the literature.

Beech wood, biomass, *Cryptostigmata*, energy budget, litter decomposition, microarthropods, moder soil, succession.

1. Einführung

Die Struktur der Oribatidenfauna in einem Moderbuchenwald im Stadtwald Ettlingen (Nordschwarzwald) wurde aus monatlichen Berleseproben über 5 Jahre untersucht. Die Erfassung von Artenspektrum, Siedlungsdichte, Biomasse und räumlich-zeitlicher Verteilung der Oribatiden bildet die Grundlage zum Verständnis der Rolle dieser saphrophen Milbengruppe beim Abbau der Laubstreu. Die Sukzession der Oribatiden-Arten im Laufe der Besiedlung des Streujahrganges 1981, die mit einer Netzbeutelserie über 5 Jahre verfolgt wurde, spiegelt eine Sukzession der spezifischen Leistungen wider und damit die 'Arbeitsteilung' beim Streuabbau. Aus den ermittelten Daten wurde überschlagsweise der Energiehaushalt der Oribatidenzönose berechnet.

2. Das Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich bei FRANKE u. BECK 1989. Artenbestand und Siedlungsdichte der Oribatidenzönose wurden mit Hilfe des Berlese-Tullgren-Verfahrens aus 1- bzw. 2monatlichen Berleseproben von je 2 x 500 ml Streumaterial der L-, F- und H-Schicht für den 5jährigen Zeitraum von 1978-1982 ermittelt. Die Sukzession der Oribatiden-Arten im Laufe der Besiedlung des Streujahrganges 1981 wurde mit Hilfe einer Netzbeutelserie, von der je 2 Beutel von 30-40 g Streumaterial Ausgangsmenge alle 2 Monate entnommen und über Berlese ausgelesen wurden, über 5 Jahre (von 1982-1986) verfolgt. Zur Ermittlung der Biomasse wurden von einem Großteil der Arten mehrere Einzelindividuen auf einer Cahn 26 Automatic Electrobalance gewogen und sowohl Lebend- als auch Trockengewicht bestimmt. Fehlende Daten von selteneren Arten wurden durch Angaben aus der Literatur ergänzt (LUXTON 1975).

Tab. 1: Mittlere monatliche Mindestabundanz (Ind./m²) und Dominanz (D%) der adulten Oribatiden, ermittelt aus 2-monatigen Quadratproben in den Jahren 1978-79 und aus monatlichen Quadratproben in den Jahren 1980-82.
 Die Quadratproben wurden mit den Berlese-Tullgren-Verfahren ausgelesen und die erhaltenen Individuenzahlen direkt auf ein m² im Freiland umgerechnet. Da die Effektivität der Auslesemethode mit Sicherheit unter 100% liegt, stellen die Abundanzzahlen Mindestwerte dar.

		Ind./m ²	D %
NIEDERE ORIBATIDEN			
HYPOCHTHONOIDEA: Gesamt		4 895	10.9
	Brachychthoniidae (14 Arten)	4 372	9.7
	Hypochthonius rufulus	513	1.1
	Rest (1 Art)	10	<0.1
PHTHIRACAROIDEA: Gesamt		2 090	4.7
	Euphthiracaridae (2 Arten)	1 205	2.7
	Phthiracaridae (6 Arten)	885	2.0
NOTHROIDEA: Gesamt (ca. 5 Arten)		411	0.9
HÖHERE ORIBATIDEN			
'NON-OPPIOIDE' LINIE			
CARABODOIDEA:	Gesamt (5 Arten)	112	0.3
BELBOIDEA:	Gesamt (3 Arten)	87	0.2
CEPHEOIDEA:	Gesamt (2 Arten)	25	<0.1
ÜBRIGE:	Gesamt (1 Art)	7	<0.1
'PTEROGASTERINA'			
LIACAROIDEA:	Gesamt (3 Arten)	514	1.2
CERATOCETOIDEA: Gesamt		2 048	4.6
	Chamobates cuspidatus	1 015	2.3
	Achipteria coleoptrata	475	1.1
	Rest (8 Arten)	558	1.2
GALUMNOIDEA:	Gesamt (1 Art)	86	0.2
ORIBATULOIDEA: Gesamt		7 596	17.0
	Tectocepheus velatus	5 750	12.8
	Oribatula tibialis	1 172	2.6
	Cultroribula bicultrata	582	1.3
	Rest (ca.5 Arten)	92	0.2
'OPPIOIDE' LINIE			
OPPIOIDEA: Gesamt		26 908	60.1
	Suctobelba (9 Arten)	12 612	28.1
	Oppiella nova	4 641	10.4
	Oppiella ornata	4 491	10.0
	Oppiella subpectinata	2 269	5.1
	Oppiella minus	1 050	2.4
	Quadroppia sp.	474	1.1
	Rest (13 Arten)	1 371	3.1
Summe	über 90 Arten	44 779	100.0

3. Ergebnisse

3.1 Die Oribatidenzönose

Die Oribatiden stellen mit mehr als 90 Arten und einer durchschnittlichen Mindestsiedlungsdichte von 45 000 adulten Ind./m² die mit Abstand häufigste und artenreichste Milbengruppe im Moderbuchenwald, die man mittels Berlese-Tullgren-Methode erhält (Tab. 1). Sie haben ihr Abundanzmaximum im Winter nach dem herbstlichen Laubfall (Abb. 1). Zur besseren Charakterisierung der Oribatidenzönose werden die Arten in Artengruppen zusammengefaßt, die als mutmaßlich natürliche Gruppen auch biologische und funktionelle Einheiten darstellen. Mit 60% Dominanz sind die sapromikrophagen *Opplioidea* die häufigste Artengruppe im Moderbuchenwald, die Gattung *Suctobelba* macht dabei mit 2-3 dominanten Arten fast die Hälfte der *Opplioidea* aus. Den *Opplioidea* folgen die *Oribatuloida* mit *Tectocepheus velatus* als häufigste Art. Summarisch betrachtet zeigen die Biomassewerte der Oribatiden über das Jahr einen ähnlichen Verlauf wie die Siedlungsdichte, das Maximum liegt ebenfalls im Winter (Abb. 1). Hier machen die sapromakrophagen *Phthiracaroida* und die sapropantophagen *Liacaroida* über die Hälfte der Oribatiden-Biomasse aus; der Anteil der *Opplioidea* an der Biomasse geht auf 12% zurück.

Die großen laufaktiven Oribatiden, die zu der Gruppe der 'Pterogasterina' gehören, kommen schwerpunktmäßig in der L-Schicht vor; in diese Gruppe gehören vor allem die Gattungen *Liacarus*, *Achipteria*, *Oribatella* und *Pelops*; sie lassen sich ernährungsbiologisch als sapropantophag bezeichnen mit wahrscheinlich hohem Anteil an Nekrophagie bis hin

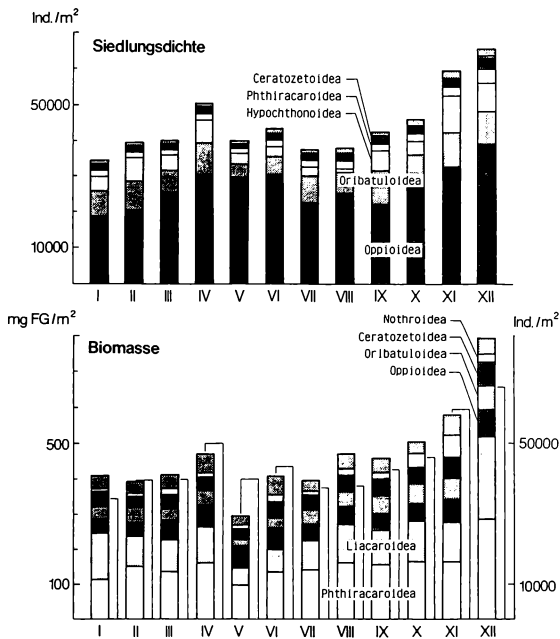


Abb. 1: Oben: Durchschnittliche Mindestsiedlungsdichte (Quadratproben/Berlese) der adulten Oribatiden und Anteil der dominanten Oribatidengruppen, angegeben als Anzahl der Individuen/m² in den Jahren 1978-82.
Unten: Durchschnittliche Mindestbiomasse (Quadratproben/Berlese) der adulten Oribatiden und Anteil der dominanten Oribatidengruppen, angegeben als mg Frischgewicht pro m² in den Jahren 1978-82. Hintere Säulen: durchschnittliche Mindestsiedlungsdichte (Ind./m²).

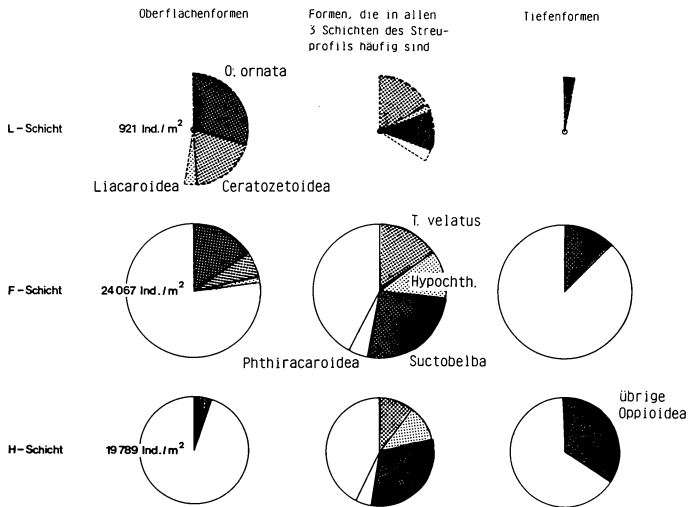


Abb. 2: Prozentualer Anteil einiger Oribatidenarten bzw. -gruppen an der Schicht. Die unterschiedliche Individuendichte/m² in den einzelnen Schichten wird durch den Radius der Kreise dargestellt.

zur Zoophagie (Abb. 2). *Oppliella ornata* hat in der L-Schicht den größten prozentualen Abundanz-Anteil an der Oribatidenzönose. Einige Oribatiden, darunter *Tectocephus velatus* und die Gattung *Suctobelba*, sind in allen drei Schichten der organischen Auflage des Bodens relativ häufig. Insgesamt betrachtet sind die *Phthiracaroida* gleichmäßig in allen drei Schichten verbreitet, in der L-Schicht überwiegen jedoch die *Phthiracaridae*, während die *Euphthiracidae* von der mittleren F-Schicht an bis in die H-Schicht stärker vertreten sind. Außer *O. ornata* und den *Suctobelbidae* haben die übrigen Arten der sapromikrophagen *Oppioidea* ihren Verbreitungsschwerpunkt in der H-Schicht.

3.2. Die Besiedlung der Netzbeutel

Die Netzbeutel mit der frischen Laubstreu werden zunächst nur zögernd besiedelt, ein erstes Abundanzmaximum wird im zweiten Winter, beim Übergang in die F-Schicht erreicht. Die Siedlungsdichte steigt im 4. Winter, wenn die Netzbeutel in der mittleren F-Schicht angekommen sind, zum absoluten Maximum an. Danach geht die Siedlungsdichte auf ein mittleres Niveau von rund 3 000 Ind./100 g TS zurück (Abb. 3).

Die Sukzession der Oribatiden bei der Besiedlung von Netzbeuteln ist gut korreliert mit ihrer Verteilung in den Schichten der organischen Auflage des Bodens. Außer einer geringen Zahl von großen Pterogasterinen, die allerdings bei Berücksichtigung der Biomasse deutlich hervortreten, wird die Erstbesiedlung ganz überwiegend von einer Art, *Oppliella ornata*, getragen, die wahrscheinlich von der aus der Phylloplanflora ausgehenden Pilzflora zehrt. Es sind also die typischen Oberflächenformen (Abb. 2), die in den Netzbeuteln als Primärbesiedler auftreten. Danach treten in der Sukzession weitere *Oppliella*-Arten hinzu, und sie werden schließlich von der Gattung *Suctobelba* abgelöst, so daß auch zur Zeit des absoluten Abundanzmaximum der Oribatiden im Winter 1984/85 die Oppiiden insgesamt noch über 50% der gesamten Oribatiden stellen. Dieses individuenmäßig starke Auftreten der Oppiiden zusammen mit den Brachychthoniiden in der oberen und mittleren F-Schicht dürfte mit einer deutlichen Steigerung der Kontrolle der Pilzflora verbunden sein.

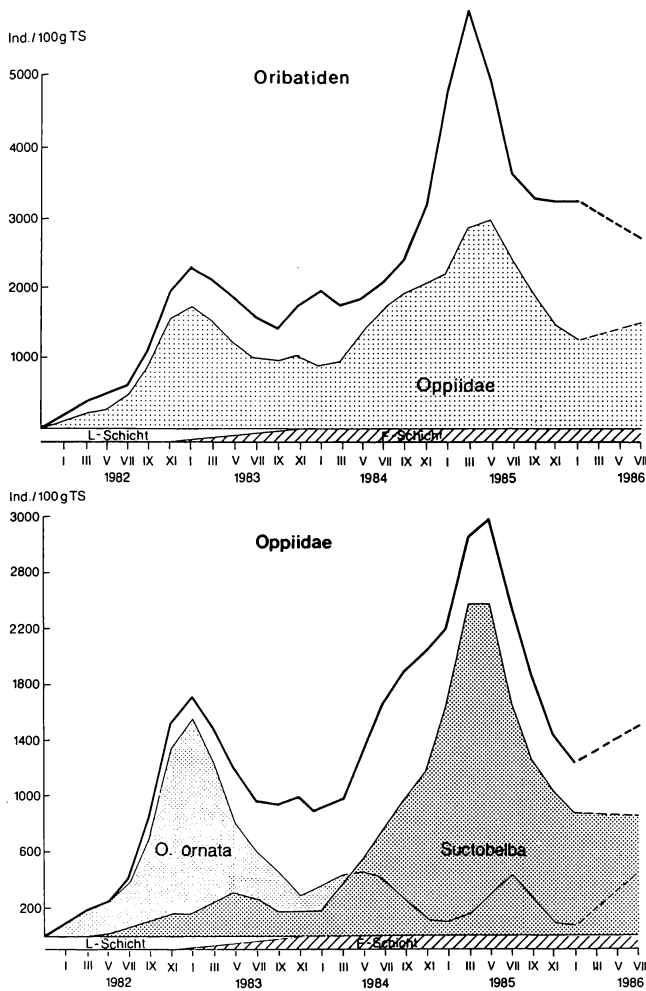


Abb. 3: Besiedlung der Netzbeutel durch Oribatiden und Anteil der Familie *Opriidae* (oben) sowie Anteil von *Opriella ornata* und der Gattung *Suctobelba* (mit 2-3 dominierenden Arten) an den *Opriidae* (unten).

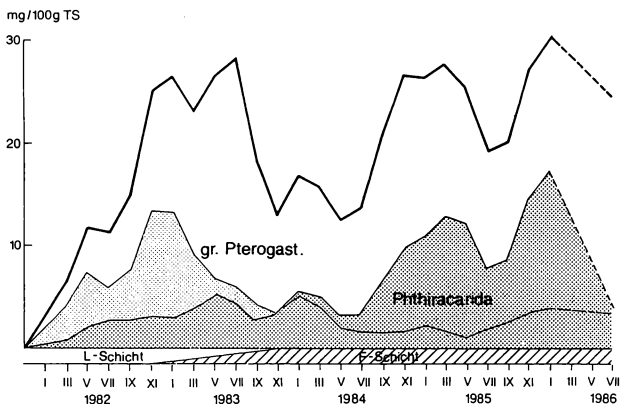


Abb. 4: Entwicklung der Biomasse der Oribatiden in den Netzbeuteln und Anteil der 'großen' *Pterogasterina* bzw. der *Phthiracanda*.

Kleine Oppiiden fressen pro Tag etwa eine ihrem Körpergewicht entsprechende Menge an Pilzhyphen (MITTMANN 1980). Im Verlauf des Abbaus erlangen die sapromakrophagen *Phthiracaroides* eine größere Bedeutung; zusammen mit den ebenfalls großen Nothriden weisen sie in der mittleren F-Schicht ihre höchsten Biomasse-Werte auf (Abb. 4). Nachdem die Pilze bereits erhebliche Vorarbeit geleistet haben, können die makrophagen Oribatiden nun offenbar die widerstandsfähigsten Teile der Streu mit hohem Anteil an schwer abbaubaren Strukturpolysacchariden angehen.

3.3. Der Energieumsatz

Die Respiration (R) wurde nach der Formel von RYSZKOWSKI (1975; in PETERSEN, LUXTON 1982) berechnet, welche für Bodentiere bei 15 °C ermittelt wurde:

$$R_{15} = 0.357FG^{0.813} \text{ (}\mu\text{l O}_2\text{/mg FGh)}$$

- Bekannt sind:
- Individuenabundanz (Ind./m²) für jeden Monat
 - Biomasseabundanz (mg FG/m²) für jeden Monat
 - mittl. Monatstemperatur (T °C) in 2 cm Tiefe
 - (1 Monat = 720 Stunden)
- Angenommen wird:
- Q₁₀ = 2.5 (nach LUXTON 1981)
 - 1 ml O₂-Verbrauch entspricht einer Energie-freisetzung von 19.62 Joule
 - R/A = 80% (nach GRIMM u. FUNKE 1986)

Die Abschätzung der Leistung der Oribatiden erfolgt über Umrechnung der Abundanzdaten aus dem Freiland in Biomasse mit Hilfe eigener Messungen von Frisch- und Trockengewicht der einzelnen Arten und mittels Literaturwerten. Aus den Biomassewerten wird dann ebenfalls unter Zuhilfenahme von Literaturwerten der Energieumsatz berechnet (Tab. 2) gemäß den Gleichungen

$$C = A + F \text{ und } A = R + P$$

Tab. 2: Grundumsatz und Nutzungswerte der adulten Oribatiden im Moderbuchenwald. Bei den Berechnungen wurde ein Q₁₀ von 2.5 angenommen (nach LUXTON 1981).

<div>(%)</div>	Grundumsatz (KJ/m ² · a)				Nutzungswerte	
	C	R	A	P	A/C	R/A
					nach MITT- MANN 1980	nach GRIMM u. FUNKE 1986
SAPROMIKROPHAGE	23.4	10.3	12.9	2.6	55	80
SAPROPANTOPHAGE (UNSPEZ. SAPROPHAGE)	28.9	10.4	13.0	2.6	45	80
SAPROMAKROPHAGE	45.0	9.0	11.3	2.3	25	80
GESAMTE ORIBATIDEN	97.4	29.7	37.2	7.4		

Der gesamte Energieeintrag an Feinstreu beträgt im Stadtwald Ettlingen ca. 10 250 KJ/m². Zur Deckung des Grundumsatzes der durch Berlese erhaltenen Mindestbiomasse werden von der Oribatidenzönose etwa 1% des gesamten Energieeintrages konsumiert, 0,3% werden veratmet. Der tatsächliche Energieverbrauch im Freiland liegt um einen unbekannten Betrag höher, der sich aus I. der Differenz zwischen der durch Berlese ermittelten und der realen Abundanz bzw. Biomasse und II. aus der Differenz zwischen Grund- und Aktivitätsstoffwechsel ergibt.

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie

Literatur

- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. Verh. Ges. Ökol. 17: 55-59.
- GRIMM R., FUNKE W., 1986: Energieflüsse durch die Populationen der Tiere. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.): Ökosystemforschung. Stuttgart (Ulmer): 337-354.
- LUXTON M., 1975: Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. II. Biomass, calorimetry, and respirometry. Pedobiologia 15(3): 161-200.
- LUXTON M., 1981: Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. VII. Energy budgets. Pedobiologia 22: 77-111.
- MITCHELL M.J., 1979: Energetics of oribatid mites in an aspen wood land soil. Pedobiologia 19(2): 89-98.
- MITTMANN H.-W., 1980: Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. Diss. Univ. Karlsruhe: 117 S.
- PETERSEN H., LUXTON M., 1982: A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. Oikos 39: 287-388.
- RYSZKOWSKI L., 1975: Energy and matter economy of ecosystems. In: (Ed. DOBBEN W.H. van, LOWE-McCONNEL R.H.): Unifying concepts in ecology. The Hague (Junk): 109-126.
- THOMAS J.O.M., 1979: An energy budget for a woodland population of oribatid mites. Pedobiologia 19: 346-378.
- WOOD T.G., LAWTON J.H., 1973: Experimental studies on the respiratory rate of mites from beech-woodland leaf litter. Oecologia (Berl.) 12: 169-191.

Adresse

Dr. S. Woas
Dipl.-Biol. I. Wunderle
Prof. Dr. L. Beck
Landessammlungen für Naturkunde
Postfach 3949
D-7500 Karlsruhe 1

Lebensraum Buchenwaldboden

13. Die Nematoden

Herbert Zell

Synopsis

In a beech wood of the northern Black Forest the nematofauna was investigated. The mean density of nematodes was 1.5 million individuals/m², the average biomass 282 mg/m², and the respiration 260-365 µl O₂/m² · h, which represents 0.183% of the total basal respiration of the soil. The fluctuations in total number and in the species composition are mainly influenced by the fall of the leaves, whereas the climate is not of primary significance.

Abundance, beech forest, nematodes, respiration, succession.

1. Einführung

Die Nematoden erreichen in terrestrischen Ökosystemen unter den Metazoen die höchsten Individuendichten. Daher haben sie auch an bodenbiologischen Prozessen einen nicht unerheblichen Anteil. Ihre eigentliche Bedeutung läßt sich jedoch nur dann abschätzen, wenn man sowohl die Artenspektren der einzelnen Biotope und die Jahresdynamik aller Arten als auch deren ökologische Ansprüche ermittelt. Bisherige Untersuchungen in Buchenwäldern (VOLZ 1951, BASSUS 1962, YEATES 1972, POPOVICI 1984) beschränken sich auf die Ermittlung der Gesamtdichte der Nematoden, zum Teil ergänzt durch eine Artenliste; Angaben über die Jahresdynamik der einzelnen Arten fehlen jedoch. Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit war es, die Nematodenzönose eines Moderbuchenwaldes bis zum Artniveau aufzuschlüsseln und die Populationsdynamik der Arten im Jahresverlauf zu verfolgen, um hierdurch Aussagen über die Ursachen von Dichteschwankungen, den Stoffumsatz und die Stellung der Nematoden in der Biozönose des Buchenwaldes zu ermöglichen.

2. Material und Methode

Angaben zum Untersuchungsgebiet finden sich bei FRANKE u. BECK (1989). Die Nematoden wurden zwei Jahre lang durch direkte mikroskopische Auslese erfaßt; während des zweiten Untersuchungsjahres wurde das Artenspektrum analysiert. Die Tiere wurden vermessen und nach ZELL (1985) Biomasse und Respiration bestimmt. Die Sukzession bei der Besiedlung des frischen Falllaubs wurde mit einer Netzbeutelserie untersucht.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Jahresdynamik und Sukzession

Die Dichte der Nematoden beträgt im Jahresdurchschnitt 1.5 Mill. Individuen/m² und zeigt einen charakteristischen Jahresgang (Abb. 1). Sie ist in den Sommermonaten mit 0.5 - 1 Mill. Ind./m² am geringsten. Im Herbst steigt die Individuendichte an. Das Maximum wird im Spätwinter mit bis zu 3 Mill. Ind./m² erreicht. Anschließend sinkt die Individuenzahl, so daß bereits im Frühsommer wieder Minimalwerte erreicht werden. Dabei wird der Jahres-

gang überwiegend geprägt durch die Individuendichte in der F-Schicht, die durch ihren hohen Nematodenbesatz die Dichteschwankungen der L- und H-Schicht überlagert. Betrachtet man die einzelnen Schichten getrennt, so zeigt sich, daß die Dichteschwankungen im Bodenprofil zu den tieferen Horizonten hin abnehmen. Die maximalen Individuenzahlen betragen in der L-Schicht das 10fache der Minimaldichte, in der F-Schicht das 4fache; die H-Schicht weist keine jahreszeitlichen Dichteschwankungen auf.

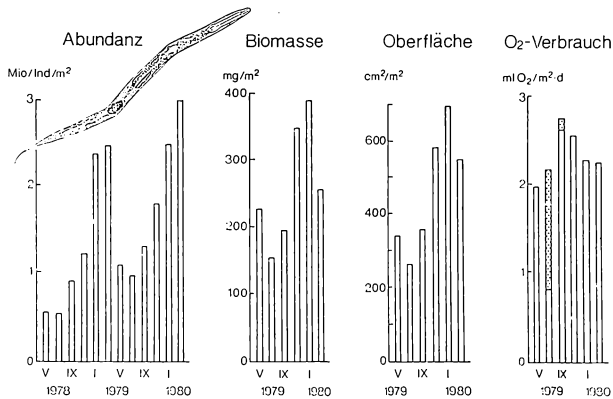


Abb. 1: Abundanzentwicklung der Nematodenzönose des Moderbuchenwaldes im Stadtwald Ettlingen von Mai 1978 bis März 1980 sowie Biomasse, Körperoberfläche und O₂-Verbrauch für das Jahr 1979/80. Der Berechnung des O₂-Verbrauchs wurde die jeweilige monatliche Durchschnittstemperatur zugrunde gelegt.

In bezug auf die Populationsdynamik der einzelnen Arten lassen sich zwei Extreme gegenüberstellen (Abb. 2): einerseits Arten wie *Rhabditis silvatica*, bei denen die Adulten nur kurzfristig im Jahr auftreten und die zugleich typische Bewohner der obersten Streuschichten sind, und andererseits solche wie *Eudorylaimus discolaimioides*, bei denen Adulttiere während des ganzen Jahres gefunden werden und die die tieferen Schichten bevorzugen. Auffällig ist hierbei, daß der Großteil der stenochronen Arten im Herbst nach dem Laubfall gefunden wird und nur ganz wenige, wie der vermutlich nekrophag lebende *Prionchulus minus*, zu anderen Jahreszeiten.

Das Wintermaximum in der Individuendichte der Nematodenzönose wird daher einerseits durch das zusätzliche Auftreten vieler stenochroner Arten verursacht und andererseits noch dadurch verstärkt, daß die Hauptreproduktionszeit sowohl der stenochronen wie auch der perennierenden Arten überwiegend im Winter liegt, so daß das Maximum der Adulten durch ein Jungtiermaximum verstärkt wird.

Die Ursachen für die Individuenmaxima der meisten stenochronen Arten im Winter lassen sich am Beispiel *Rhabditis silvatica* verdeutlichen. Jungtiere dieser Art findet man während des gesamten Jahres in tieferen Bodenschichten. Sie liegen dort als inaktive Dauerlarven vor. Ihre Aktivierung erfolgt anlässlich eines Laubfalls. Bereits einige Wochen vor dem Laubfall steigt der Anteil an Kohlenhydraten (Melezitose, Glucose, Fructose) im 'throughfall' (CARLISLE et al. 1966). Diese wirken, wie auch in Laborversuchen gezeigt werden konnte, als auslösendes Signal. Die Tiere wandern in die oberen Bodenschichten, wobei sie sich zu Adulten entwickeln. Mit Beginn des Laubfalls haben die Tiere die Streuoberfläche erreicht und wandern in die frisch gefallene Streu ein, wo sie sich von den nur wenige Wochen vorherrschenden Phylloplanbakterien (vgl. EITMINAVICIUTE et al. 1976) ernähren. Innerhalb weniger Tage erfolgt die Eiablage, die Larven schlüpfen und wandern wiederum in die tieferen Schichten ein, wo sie bis zum nächsten Laubfall als Dauerlarven leben.

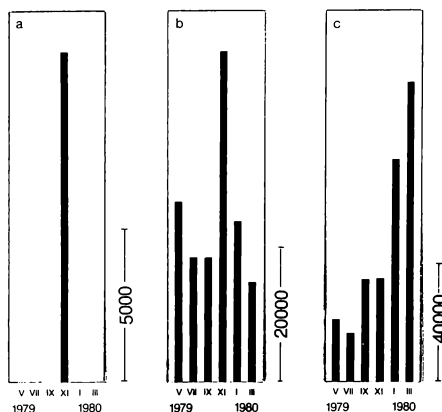


Abb. 2: Beispiele für die Populationsdynamik einzelner Arten.
a) *Rhabditis silvatica* (Weibchen), eine stenochron auftretende Art,
b) *Eudorylaimus discolaimioideus* (Weibchen), eine perennierende Art,
c) Jungtiere der perennierenden *Wilsonema schuurmansstehoveni*.

Daß das Nahrungsangebot allgemein die wichtigste Ursache für die Dichteschwankungen ist, zeigen die Untersuchungen zur Sukzession in der Besiedlung des Fallaubes (Abb. 3). Die Phylloplanbakterien werden nach kurzer Zeit durch Pilzarten abgelöst, die während des ersten Winters das Laub besiedeln; an diese schließen sich Pilzarten an, die im Herbst Sporen bilden und ihr Maximum im darauffolgenden Frühjahr erreichen, diesen wiederum folgen solche, die ein Jahr nach dem Laubfall erscheinen. In den tieferen Schichten dagegen existiert eine perennierende Pilzflora (HOGG, HUDSON 1966).

Mit dieser Sukzession der Mikroflora läßt sich die Sukzession der Nematodenarten korrelieren. Zum Zeitpunkt der Phylloplanbakterien besiedelt nur eine stenochrone Art, *Rhabditis silvatica*, das frische Fallaub. Mit dem Wechsel der Phylloplanbakterien zu den Pilzarten des ersten Winters verschwindet *Rhabditis silvatica* und wird abgelöst durch andere stenochrone Arten wie *Hexatulus viviparus*, *Aphelenchoides macronucleatus* u.a. Diese erreichen ihr Maximum etwa 2 Monate nach dem Laubfall und sind nach vier, spätestens sechs Monaten nicht mehr nachweisbar. Während des folgenden Sommers treten keine neuen Arten mehr auf. Erst im Herbst, nach der Überdeckung mit frischem Fallaub, wird die vorjährige Streu durch eine Vielzahl von Arten, unter ihnen auch perennierende, besiedelt. Nur wenige perennierende Arten wie *Plectus acuminatus* besiedeln bereits im ersten Winter das Fallaub, was bei diesen auf ein breites Nahrungsspektrum schließen läßt. Die Sukzession zeigt somit, daß die Besiedlung der Laubstreu im Jahresverlauf überwiegend abhängig vom Nahrungsangebot ist, wobei die stenochronen Arten eher als stenophag, die perennierenden eher als polyphag eingestuft werden können.

3.2 Stoffumsatz und Wechselwirkungen

Die Biomasse der Nematoden beträgt im Jahresdurchschnitt 282 mg/m^2 . Die Änderung der Biomasse weicht etwas vom Gang der Individuendichte ab. Während die Individuendichte von Juli bis März kontinuierlich zunimmt, steigt die Biomasse zwischen September und November am stärksten. Bereits im Januar ist das Maximum erreicht (389 mg/m^2). Während die Individuenzahlen weiter zunehmen, wird die Biomasse im März wieder geringer. Dies liegt darin begründet, daß durch die starke Zunahme der Jungtiere in der Hauptreproduktionszeit zwar die Individuenzahl, kaum aber die Biomasse beeinflusst wird (Abb. 1).

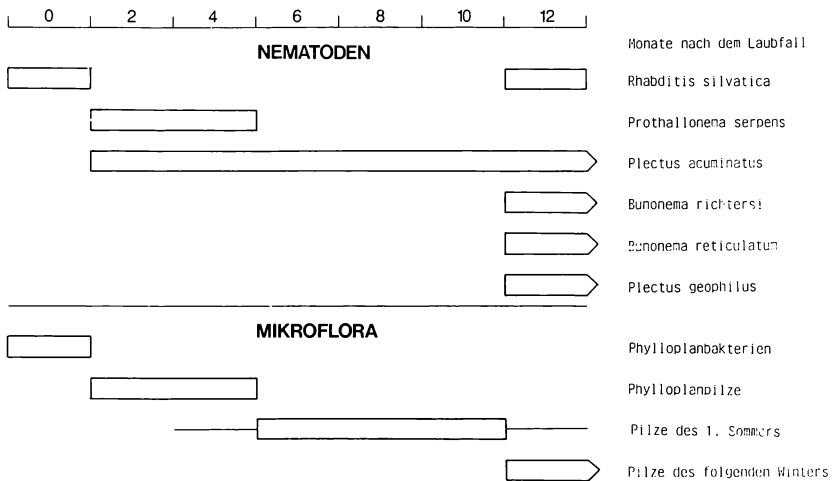


Abb. 3: Sukzession der Nematoden in der frischen Laubstreu, ermittelt durch Netzbeutel-exposition und im Vergleich die Sukzession der Mikroflora.
Es zeigt sich das korrelierte Auftreten bestimmter Nematodenarten und einzelner Gruppen der Mikroflora.

Da der Sauerstoffverbrauch eines Organismus von dessen respiratorischer Oberfläche abhängt, läßt sich der O_2 -Verbrauch der Nematodenzönose näherungsweise durch die Bestimmung der Körperoberfläche ermitteln. Das Maximum der Körperoberfläche wird zusammen mit dem Biomassemaximum im Januar erreicht ($633 \text{ cm}^2/\text{m}^2$). Auffällig ist hier der im Vergleich zur Biomasse geringere Abfall im März. Dies weist darauf hin, daß zu diesem Zeitpunkt der Anteil der Jungtiere überproportional zunimmt, was zu einem geringeren Volumen führt, sich aber bei der Körperoberfläche durch deren relative Vergrößerung bei kleinen Tieren nicht so stark bemerkbar macht. Bezieht man in die Berechnung außer der Körperoberfläche auch die jeweilige aktuelle Temperatur der einzelnen Strata mit ein, so zeigt sich, daß der O_2 -Verbrauch der Nematodenzönose im Jahresverlauf nur geringen Schwankungen unterworfen ist. Er beträgt zwischen 260 und $365 \mu\text{l}/\text{m}^2 \cdot \text{h}$. Dies ergibt einen Gesamtsauerstoffverbrauch der Nematodenzönose von $2.71 \text{ l}/\text{m}^2 \cdot \text{a}$.

Nach SCHÖNBORN u. DUMPERT (1986) ergibt sich für das Untersuchungsgebiet bei 22°C eine Basalatmung von $276 \text{ ml CO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{h}$. Normiert man die Nematodenatmung auf diese Temperatur, so ergibt sich ein Wert von $688.5 \mu\text{l}/\text{m}^2 \cdot \text{h}$. Die Nematoden tragen demnach zu 0.183% zur Basalatmung bei. Die Bedeutung der Nematoden darf auf Grund dieses Wertes jedoch nicht unterschätzt werden. ABRAMS u. MITCHELL (1978) wiesen nach, daß durch Nematodenbeweidung das Bakterienwachstum stimuliert wird, was einen erhöhten O_2 -Verbrauch der Bakterien bewirkt. Auch nehmen einige Arten Bakterien auf, die sie nicht verdauen, sondern wieder ausscheiden (DEUBERT 1963, CAYROL et al. 1977). Auf diese Weise tragen sie zur Verbreitung der Mikroflora bei. Pflanzenparasitische Nematoden scheiden Welketoxine aus, die die Zersetzung des Gewebes beschleunigen und damit auch den Mikroorganismen günstige Bedingungen bieten (DECKER 1960). Damit dürfte der Beitrag der Nematoden an der Basalatmung durch Stimulierung der Mikroflora bedeutend höher sein als durch direkte Atmung.

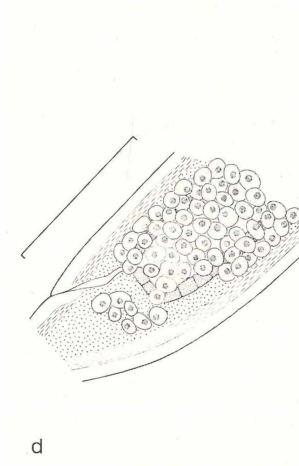
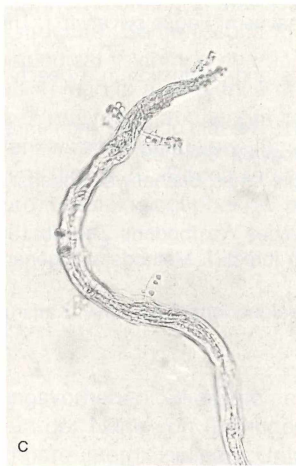
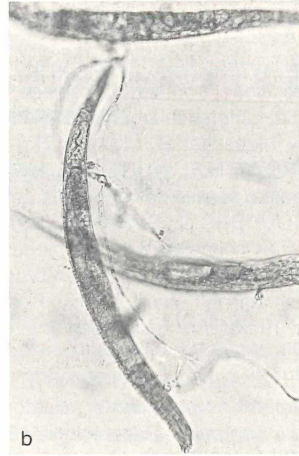
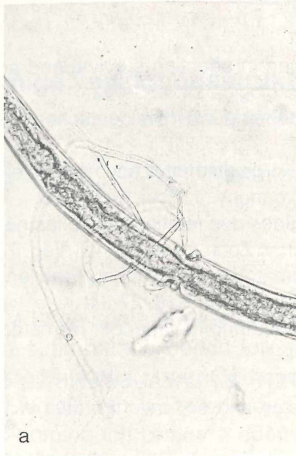


Abb. 4: a-c: Pilze als Nematodenräuber
 a) In kontraktile Schlinge gefangener *Plectus*.
 b) Klebhypen mit *Bunonema reticulatum*
 c) Endoparasitische Pilze in *Plectus*
 d) Sporozoen als Parasiten in *Eudorylaimus pseudobokori*.

Die Nematoden sind auf vielfältige Weise in die Nahrungskette eingebunden. So dienen ihnen nicht nur Bakterien und Pilze als Nahrung, sondern Pilze greifen ihrerseits als Räuber die Nematoden an (Abb. 4). Protozoen werden von räuberischen Formen gefressen, Nematoden wiederum von Sporozoen parasitiert. Nematoden parasitieren in Articulaten und werden andererseits von ihnen erbeutet. Räuberische Kleinarthropoden können die Nematodendichte nennenswert beeinflussen (SANTOS et al. 1981), und es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die geringe Dichte der Nematoden im Sommer zum Teil dadurch verursacht wird, daß unbewegliche, anhydrobiotische Nematoden bevorzugt von Arthropoden erbeutet werden.

Literatur

- ABRAMS B.I., MITCHELL M.J., 1978: Role of oxygen in affecting survival and activity of *Pelodera punctata* (Rhabditidae) from sewage sludge. *Nematologica* 24: 456-462.
- BASSUS W., 1962: Untersuchungen über die Nematodenfauna mitteldeutscher Waldböden. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Math.-Nat. R.* 11: 145-177.
- CARLISLE A., BROWN H.F., WHITE E.J., 1966: The organic matter and nutrient elements in the precipitation beneath a sessile oak (*Quercus petraea*) canopy. *J. Ecol.* 54: 87-98.
- CAYROL J.C., COUDERC C., EVRARD I., 1977: Etudes des relations entre les nématodes libres du sol et les bactéries nodosités des légumineuses. *Rev. Zool. Agric. Pathol. Vég.* 76: 77-99.
- DECKER H., 1960: Die endoparasitischen Wurzelnematoden der Gattung *Pratylenchus* als einheimische Pflanzenschädlinge. *Wiss. Z. Univ. Rostock Math.-Nat. R.* 9: 27-34.
- DEUBERT K.-H., 1963: Untersuchungen über die Bedeutung freilebender Nematoden für den Abbau organischer Substanzen. *Nematologica* 9: 495-501.
- EITMINAVICIUTE Z., BAGDANAVICIENE Z., KADYTE B., LAZAUSKIENE L., SUKACKIENE E., 1976: Characteristic successions of microorganisms and soil invertebrates in the decomposition process of straw and lupine. *Pedobiologia* 16: 106-115.
- FRANKE U., BECK L., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 55-59.
- HOGG B.M., HUDSON N.J., 1966: Micro-fungi on leaves of *Fagus sylvatica*. I. The micro-fungi succession. *Trans. Br. mycol. Soc.* 49: 185-192.
- POPOVICI I., 1984: Nematode abundance, biomass and production in a beech forest ecosystem. *Pedobiologia* 26: 205-219.
- SANTOS P.F., PHILLIPS J., WHITFORD W.G., 1981: The role of mites and nematodes in early stages of buried litter decomposition in a desert. *Ecology* 62: 664-669.
- SCHÖNBORN W., DUMPERT K., 1986: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 8. Die Mikroflora. *Carolinea* 44: 129-138.
- VOLZ P., 1951: Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens. *Zool Jb. (Syst.)* 79: 514-566.
- YEATES G.W., 1972: Nematoda of a Danish beech forest. I. Methods and general analysis. *Oikos* 23: 178-189.
- ZELL H., 1985: Die Nematodenfauna eines Buchenwaldbodens. *Diss. Univ. Karlsruhe*: 382 S.

Adresse

Dr. H. Zell
Institut f. Biologie II RWTH
Kopernikusstr. 16
D-5100 Aachen

Kleinträumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes

Hartmut Dierschke

Synopsis

Some results of a large scale survey of horizontal vegetation structure and phenological observations in a submontane beech forest are presented. The species-rich forest is situated on a limestone plateau near Göttingen. Syntaxonically the forest belongs to the *Melico-Fagetum*, which can be subdivided into seven local vegetation units by floristic composition and dominance of some species. A very detailed vegetation mapping of 12 ha was possible using 10 x 10 m quadrats. The map (fig. 1) shows a highly variable mosaic structure. Also the recording of species patterns in the herb layer demonstrates a diverse horizontal structure. Some results for selected species can be seen in a transect (fig. 1). The phenological rhythm is characterized by several peaks of flowering species groups (fig. 2), which lead to a sequence of ten symphenological phases within a vegetation period. Time of beginning and length of these phases vary from year to year depending on the different weather conditions (fig. 3). Finally some biological-phenological spectra are represented (fig. 4, 5). Beech forest, biological-phenological spectra, herb layer, horizontal structure, phenological phases, plant communities, species pattern, vegetation map

1. Einführung

Für das Forschungsvorhaben 'Ökosysteme auf Kalkgestein' wurde 1979 auf einem Muschelkalkplateau in der Nähe von Göttingen ein größeres Areal ausgewählt. Voraussetzung für vergleichbare interdisziplinäre Untersuchungen sollte ein repräsentativer, genügend großer, naturnaher Buchenaltbestand mit annähernd homogener Krautschicht sein. Detaillierte pflanzensoziologische Erfassungen ab 1980 ergaben jedoch eine recht differenzierte horizontale Feinstruktur der Verteilung von Arten/Populationen, wie sie wohl auch anderenorts für diese artenreichen Kalkbuchenwälder charakteristisch ist. Ein gutes Beispiel gibt der Buchenbestand auch für den phänologischen Jahresrhythmus solcher Wälder. Die hier mitgeteilten Ergebnisse dienen gleichzeitig als Einführung zu den in diesem Bande folgenden Arbeiten, die sich aus verschiedener Sicht mit dem Ökosystem Kalkbuchenwald beschäftigen.

2. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfaßt eine 12 ha große Waldfläche im Göttinger Wald in Nähe der östlichen Abbruchkante des Plateaus westlich (oberhalb) von Mackenrode. Es liegt rund 420 m ü.d.M. Allgemein herrscht ein subatlantisch-submontanes, kühlgemäßigtes Klima mit Niederschlägen um 700 mm. Mit einer Temperaturjahresschwankung von über 17 °C ist für den weiteren Bereich ein leicht kontinentaler Einschlag gegeben (s. DIERSCHKE 1985). Der Untergrund besteht aus Unterem Muschelkalk, der aber entsprechend seiner leicht welligen Oberfläche von Verwitterungsmaterial und teilweise Löß in unterschiedlicher Mächtigkeit überlagert ist. Die Böden sind meist flach- bis mittelgründig. Eine Kartierung im 10 x 10-m-Raster ergab eine große Variabilität der Bodentypen auf kleinem Raum (MEIWES et al. 1981). Neben vorherrschender Rendzina bis Terra fusca (90%) kommen vereinzelt Übergänge zu Braun- und Parabraunerden vor. Die krümeligen Mullböden haben großen-

Tab. 1: Phänologischer Aufnahmeschlüssel für Laubbäume, Kräuter und grasartige Pflanzen.

vegetativ

generativ

Laubbäume

- | | |
|------------------------------|---|
| 0 Knospen völlig geschlossen | 0 ohne Blütenknospen |
| 1 Knospen mit grünen Spitzen | 1 Blütenknospen erkennbar |
| 2 grüne Blatttuten | 2 Blütenknospen stark geschwollen |
| 3 Blattentfaltung bis 25% | 3 kurz vor der Blüte |
| 4 Blattentfaltung bis 50% | 4 erste Blüten geöffnet bzw. stäubend |
| 5 Blattentfaltung bis 75% | 5 bis 25% erblüht |
| 6 volle Blattentfaltung | 6 bis 50% erblüht |
| 7 erste Blätter vergilbt | 7 Vollblüte |
| 8 Blattverfärbung bis 50% | 8 abblühend |
| 9 Blattverfärbung bis 75% | 9 völlig verblüht |
| 10 Blattverfärbung über 75% | 10 fruchtend |
| 11 kahl | 11 Ausstreuen der Samen bzw. Abwerfen der Früchte |

Kräuter: blattreiche (blattarme) Pflanzen

- | | |
|--|---|
| 0 ohne neue oberirdische Triebe | 0 ohne Blütenknospen |
| 1 neue Triebe ohne entfaltete Blätter | 1 Blütenknospen erkennbar |
| 2 erstes neues Blatt entfaltet (bis 25% entwickelt) | 2 Blütenknospen stark geschwollen |
| 3 2-3 Blätter entfaltet (bis 50% entwickelt) | 3 kurz vor der Blüte |
| 4 mehrere Blätter entfaltet (bis 75% entwickelt) | 4 erste Blüten geöffnet |
| 5 fast alle Blätter entfaltet (fast voll entwickelt) | 5 bis 25% erblüht |
| 6 voll entwickelt | 6 bis 50% erblüht |
| 7 beginnende Vergilbung, z.T. nur Blütenstengel vergilbt | 7 Vollblüte |
| 8 Vergilbung bis 50% | 8 abblühend |
| 9 Vergilbung über 50% | 9 völlig verblüht |
| 10 völlig vergilbt bis vergehend | 10 fruchtend |
| 11 oberirdisch verschwunden | 11 Ausstreuen der Samen bzw. Abwerfen der Früchte |

Grasartige:

- | | |
|--|---|
| 0 ohne neue oberirdische Triebe | 0 ohne erkennbaren Blütenstand |
| 1 neue Triebe ohne entfaltete Blätter | 1 Blütenstand erkennbar, eingeschlossen |
| 2 erstes neues Blatt entfaltet | 2 Blütenstand sichtbar, nicht entfaltet |
| 3 2-3 Blätter entfaltet | 3 Blütenstand entfaltet |
| 4 beginnende Halmentwicklung | 4 erste Blüten stäubend |
| 5 Halme teilweise ausgebildet | 5 bis 25% stäubend |
| 6 Pflanze voll entwickelt | 6 bis 50% stäubend |
| 7 beginnende Vergilbung, oft nur vergilbende Halme | 7 Vollblüte |
| 8 Vergilbung bis 50% | 8 abblühend |
| 9 Vergilbung über 50% | 9 völlig verblüht |
| 10 völlig vergilbt bis vergehend | 10 fruchtend |
| 11 oberirdisch verschwunden | 11 Ausstreuen der Samen |

K Keimling

J Jungpflanzen, im Beobachtungszeitraum nicht voll entwickelt

° angefressen

* welkend

teils eine schwach saure bis fast neutrale Reaktion; etwa ein Drittel der Fläche ist etwas stärker versauert (s. auch Angaben bei MEIWES 1983, SCHMIDT et al. 1989). Die Vegetation besteht aus einem 105-120 Jahre (1987) alten Buchenbestand, der 30 m hoch ist. Sie kann allgemein als subozeanisch-submontaner, bodenfrischer Kalkbuchenwald bezeichnet werden.

3. Untersuchungsmethoden

Zur allgemeinen syntaxonomischen Einordnung und Untergliederung wurden 1980 auf der Untersuchungsfläche und in ihrer Umgebung 78 Vegetationsaufnahmen nach der Braun-Blanquet-Methode erstellt. Die sich ergebenden Typen waren Grundlage einer Kartierung im Maßstab 1 : 1000 (1980/81). Die in ein Quadratraster von 10 m Seitenlänge aufgeteilte, entsprechend mit Pflöcken markierte Fläche ermöglichte zugleich eine sehr detaillierte floristisch-pflanzensoziologische Erfassung. Für jedes Quadrat wurde eine Artenliste der Baum- und Krautschicht mit feinerer Deckungsgradschätzung (selten, -1%, -2%, -5%, weiter in 5%-Stufen) in 3 phänologisch abgestimmten Durchgängen aufgenommen (Anfang Mai, zweite Maihälfte, Juli). Seit 1981 werden auf mehreren Teilflächen phänologische Untersuchungen durchgeführt. In wöchentlichem Abstand wird jeweils von Ende März bis Oktober der phänologische Zustand aller Arten nach einem differenzierten Schlüssel (modifiziert nach DIERSCHKE 1972, s. Tab. 1) notiert (vgl. auch DIERSCHKE 1989a).

4. Ergebnisse

4.1 Pflanzensoziologische Gliederung und Einordnung

Eine genauere Beschreibung der Buchenwaldgesellschaften des Untersuchungsgebietes liegt bereits vor (DIERSCHKE, SONG 1982a). Es handelt sich um einen von *Fagus sylvatica* beherrschten, vertikal wenig gegliederten Hallenwald, in dem Sträucher und Moose keine Rolle spielen. Die oft artenreiche Krautschicht (bis 40 Arten pro Aufnahme) zeigt bei ähnlicher floristischer Grundstruktur eine stärkere horizontale Variabilität. Für die lokale Feingliederung wurden teilweise Unterschiede im Deckungsgrad (Dominanz) verwendet. Sie besitzen zwar allgemein wenig Aussagewert; als Grundlage für verschiedenartige ökologische Untersuchungen, z.B. zur Produktivität und Biomasse der Pflanzen, erscheint dieses Verfahren jedoch sinnvoll.

In Tab. 2 findet sich eine gekürzte Fassung des größten Teiles der Tabelle von DIERSCHKE u. SONG (1982a) mit Stetigkeitswerten und mittleren Deckungsgraden. Die Originaltabelle enthält 17 Gehölze und 78 krautige Arten. Nach einer syntaxonomischen Übersicht für Südniedersachsen (DIERSCHKE 1985) sind die lokalen Vegetationstypen neu überarbeitet. Insgesamt gehört unser Buchenwald zum *Melico-Fagetum*^{*}, und zwar zur Subass.-Gruppe von *Lathyrus vernus* (Kalkbuchenwälder). *Polygonatum verticillatum* und weniger klar *Dentaria bulbifera* kennzeichnen eine submontane Höhenform.

Den größten Flächenanteil besitzt die Subass. von *Allium ursinum* (Tab. 2, Spalte 1-4) mit folgenden Ausbildungen:

- 1 *Aconitum vulparia*-Ausbildung: einzelne kleine Flecke mit stark vorherrschendem Eisenhut und artenarmer Begleitflora. Diese sehr auffällige Erscheinung läßt sich weniger ökologisch als durch zufallsbedingte Ansiedlung und Ausbreitung von *Aconitum* erklären (s. auch 4.2).

^{*}) Das *Melico-Fagetum* wird neuerdings von OBERDORFER (1987) in das *Hordelymo-* und *Asperulo-Fagetum* aufgeteilt. Diese Auffassung wird durch eine Neubearbeitung auch für Nordwestdeutschland bestätigt (DIERSCHKE 1989 b).

Tab. 2: *Melico-Fagetum*, Subass.-Gruppe von *Lathyrus vernus*,
Submontane Form

1-4	<i>allietosum</i>						
1	<i>Aconitum vulparia</i> -Ausbildung						
2	<i>Allium ursinum</i> -Ausbildung						
3	<i>Allium-Mercurialis</i> -Ausbildung						
4	<i>Mercurialis perennis</i> -Ausbildung						
5-6	<i>typicum</i>						
5	<i>Mercurialis perennis</i> -Ausbildung						
6	<i>Anemone nemorosa</i> -Ausbildung						
7	<i>athyrietosum</i>						
Spalte Nr.	1	2	3	4	5	6	7
Zahl der Aufnahmen	3	11	14	16	6	10	2
Mittlere Artenzahl	16	26	26	25	22	27	37
<hr/>							
Baumschicht	3 ⁴	v ⁵	v ⁵	v ⁵	v ⁵	v ⁵	2 ⁴
<i>Fagus sylvatica</i>	1 ⁺	III ¹	III ²	III ¹	III ¹		1 ¹
<i>Fraxinus excelsior</i>	2 ²	II ¹	I ¹	II ¹	II ²	2	.
<i>Acer platanoides</i>	2 ¹		I ¹	II ¹	II ¹	I ¹	.
<i>Ulmus glabra</i>	1 ¹	I ¹	II ²	I ¹	II ¹	II ²	.
<i>Acer pseudoplatanus</i>	.	.	II ¹	I ¹		II ²	.
<i>Carpinus betulus</i>	1 ¹	.	+	I ⁺	II ⁺	+	.
Krautschicht	3 ¹	v ¹	v ¹	v ¹	v ¹	[v ¹]	2 ²
Ch=V <i>Hordelymus europaeus</i>	2 ¹	v ¹	v ¹	v ¹	v ¹	[v ³]	2 ¹
<i>Galium odoratum</i>	1 ⁺	III ¹	IV ⁺	v ¹	v ¹	[v ¹]	2 ¹
<i>Dentaria bulbifera</i>	.	v ¹	v ¹	IV ¹	III ⁺	IV ¹	.
<i>Melica uniflora</i>	.	v ¹	v ¹	IV ¹	III ⁺	IV ¹	.
D Submontane Form	1 ⁺	v ⁺	v ⁺	v ⁺	v ⁺	IV ⁺	1 ⁺
<i>Polygonatum verticillatum</i>	1 ⁺	v ⁺	v ⁺	v ⁺	v ⁺	IV ⁺	1 ⁺
D Subass.-Gruppe	2 ⁺	v ¹	IV ⁺	v ⁺	v ¹	v ⁺	1 ⁺
<i>Lathyrus vernus</i>	2 ⁺	v ⁺	IV ⁺	III ⁺	III ¹	II ⁺	2 ¹
<i>Ranunculus auricomus</i>	.	IV ⁺	IV ⁺	II ⁺	I ⁺	II ⁺	.
<i>Crataegus spec.</i>	.	II ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	.
<i>Lilium martagon</i>	.	I ⁺	II ¹	I ¹	.	.	.
<i>Hepatica nobilis</i>	.	I ⁺	II ¹	I ¹	.	.	.
D Subass., Ausbildungen	3 ⁺	[v ⁴]	[v ³]	v ⁺	.	II ⁺	1 ⁺
<i>Allium ursinum</i>	2 ⁺	.	.	+	.	.	.
<i>Corydalis cava</i>
<i>Leucocjum vernum</i>
<i>Aconitum vulparia</i>	[3 ⁴]	II ⁺	III ⁺	II ¹	III ¹	.	.
<i>Mercurialis perennis</i>	3 ²	v ¹	[v ³]	[v ⁴]	[v ⁴]	v ¹	2 ¹
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	+	+	+	II ⁺	I ⁺	2 ¹
<i>Ranunculus ficaria</i>	.	+	.	.	.	+	2 ³
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	I ¹	.	.	.	2 ¹
<i>Carex remota</i>	2 ¹
<i>Rumex sanguineus</i>	2 ⁺
<i>Ranunculus repens</i>	1 ¹
O-K	3 ¹	v ¹	v ²	v ²	v ²	[v ³]	2 ³
<i>Anemone nemorosa</i>	3 ¹	v ¹	v ⁺	v ¹	v ¹	[v ¹]	2 ¹
<i>Anemone ranunculoides</i>	3 ²	v ²	v ²	v ²	v ²	v ²	2 ¹
<i>Asarum europaeum</i>	3 ¹	v ¹	v ¹	v ¹	v ¹	v ¹	1 ¹
<i>Fraxinus excelsior</i>	3 ¹	v ¹	v ¹	v ¹	v ¹	v ¹	2 ⁺
<i>Arum maculatum</i>	3 ¹	v ¹	IV ⁺	v ¹	v ¹	v ¹	1 ²
<i>Primula elatior</i>	1 ⁺	v ¹	IV ⁺	v ¹	v ¹	v ¹	2 ²
<i>Acer platanoides</i>	1 ⁺	v ²	v ¹	v ¹	v ¹	IV ⁺	1 ⁺
<i>Lamium galeobdolon</i>	1 ⁺	IV ⁺	III ⁺	III ⁺	v ⁺	IV ⁺	2 ⁺
<i>Phyteuma spicatum</i>	1 ⁺	v ¹	III ⁺	III ⁺	I ⁺	IV ¹	1 ⁺
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3 ⁺	v ⁺	v ⁺	v ⁺	v ⁺	v ¹	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1 ⁺	v ⁺	IV ⁺	III ⁺	v ¹	IV ⁺	2 ¹
<i>Fagus sylvatica</i>	.	II ⁺	IV ⁺	III ⁺	II ⁺	IV ⁺	1 ⁺
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	.	II ⁺	III ⁺	III ⁺	I ⁺	IV ⁺	2 ¹
<i>Viola reichenbachiana</i>	.	III ⁺	III ⁺	III ⁺	II ⁺	III ¹	1 ⁺
<i>Stellaria holostea</i>	.	II ⁺	II ⁺	III ⁺	II ⁺	IV ¹	2 ¹
<i>Carex sylvatica</i>	.	II ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	.
<i>Ulmus glabra</i>	.	III ⁺	III ⁺	I ⁺	.	+	.
<i>Polygonatum multiflorum</i>	.	+	II ⁺	I ⁺	.	.	1 ¹
<i>Dactylis polygama</i>	.	.	I ⁺	.	I ⁺	II ⁺	2 ¹
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	.	.	I ⁺	.	I ⁺	II ⁺	2 ¹
Übrige	1 ⁺	IV ¹	v ¹	IV ¹	v ¹	v ²	2 ¹
<i>Oxalis acetosella</i>	.	III ¹	v ¹	IV ⁺	IV ¹	III ¹	2 ⁺
<i>Vicia sepium</i>	.	IV ⁺	II ⁺	II ⁺	III ⁺	II ¹	.
<i>Hedera helix</i>	.	II ⁺	II ⁺	I ⁺	.	I ¹	2 ¹
<i>Deschampsia cespitosa</i>	.	I ⁺	II ⁺	II ⁺	.	II ⁺	.
<i>Heracleum sphondylium</i>	.	+	I ⁺	I ⁺	.	II ⁺	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	.	.	I ⁺	I ⁺	.	II ⁺	.

- 2 *Allium ursinum*-Ausbildung: durch Vorherrschen des Bärlauchs geprägte, teilweise große Flächen, vorwiegend auf etwas tiefgründigeren, lockeren Muldböden. Die im Unterwuchs vorkommenden Begleitpflanzen gedeihen oft nur kümmerlich, erfahren aber z.T. nach Vergilben von *Allium* noch einen leichten Wachstumsschub.
- 3 *Allium-Mercurialis*-Ausbildung: Neben Dominanzbeständen der beiden Arten gibt es auch gleichmäßige Mischungen, die z.T. große Flächen bedecken. Wenn im Sommer der Bärlauch verschwunden ist, ähneln die Bestände den folgenden Typen.
- 4 *Mercurialis perennis*-Ausbildung: Hier herrscht das Bingelkraut allein; *Allium ursinum* ist nur spärlich beigemischt. Im Gegensatz zu (2/3) scheinen etwas flachgründigere und/oder lichtere Stellen bezeichnend zu sein.
Weitere Ausbildungen können zur Typischen Subassoziation (Tab. 2, Spalte 5-6) gerechnet werden:
- 5 *Mercurialis perennis*-Ausbildung: unterscheidet sich von (4) nur durch das Fehlen von *Allium*; z.T. noch stärkere Dominanz des Bingelkrautes. Böden besonders flachgründig.
- 6 *Anemone nemorosa*-Ausbildung: Auf etwas tiefgründiger-lehmigen Böden, oft in leicht muldiger Lage, treten *Allium* und *Mercurialis* stark zurück oder fehlen ganz. Dafür erreichen *Anemone nemorosa*, *Galium odoratum*, z.T. auch *Oxalis acetosella*, höhere Deckungsgrade.

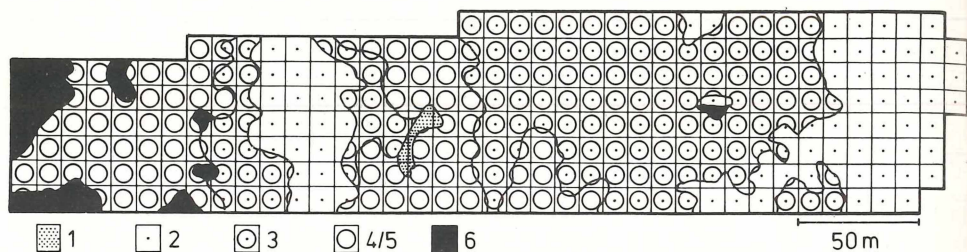
Schließlich gibt es nur sehr kleinflächig feuchte Mulden, deren Vegetation zur Subass. von *Athyrium filix-femina* hinleitet (Tab. 2, Spalte 7).

4.2 Räumlich-horizontale Verbreitung der Gesellschaften und Arten

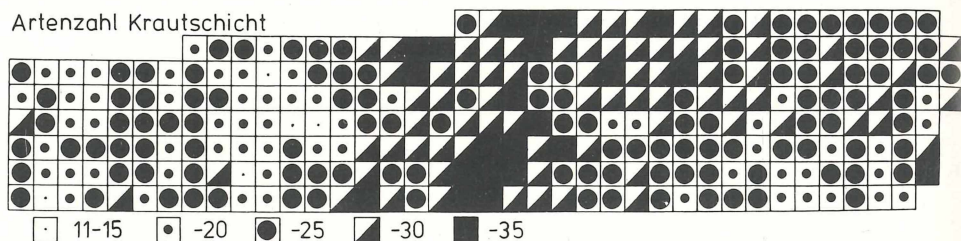
Für genaue räumliche Aspekte wird in Abb. 1 ein Transekt (W-O) im Nordteil des Untersuchungsgebietes vorgestellt, der als sog. Tabufläche nicht in zerstörend wirkende Arbeiten einbezogen wurde. Oben ist eine etwas vereinfachte Vegetationskarte wiedergegeben (die Originalkarte des ganzen Gebietes enthält 15 Kartierungseinheiten). Sie zeigt weithin die *Allium*- (2) oder *Mercurialis*-Ausbildung (4 + 5; in der Karte zusammengefaßt) und den Mischtyp (3). Im Westteil herrscht oft *Mercurialis*, unterbrochen von einem sehr massiven, relativ artenarmen Bestand von *Allium ursinum*. In tiefgründigeren Mulden wächst die *Anemone*-Ausbildung (6). Nach Osten schließen sich einheitliche Bereiche des Mischtyps (3) an, die von der reinen *Allium*-Ausbildung abgelöst werden. In der Mitte liegt ein kleiner Bestand der *Aconitum*-Ausbildung (1).

Die schon erwähnte Bodenkarte zeigt keine klaren Koinzidenzen. Die *Anemone*-Ausbildung geht teilweise mit Braunerde-Terra fusca bis Terra fusca-Braunerde überein. Die reine *Mercurialis*-Ausbildung läßt sich z.T. mit Rendzina parallelisieren. Sonst herrscht ein wenig übersichtliches Mosaik, vorwiegend von Rendzina und Terra fusca-Rendzina. In der reinen *Allium*-Ausbildung kommt etwas häufiger Terra fusca vor, vereinzelt auch der Übergang zu Braunerden. Vielleicht waren solche vergleichsweise günstigen Stellen Initialen einer erfolgreichen Ansiedlung von *Allium*, das zumindest im Frühjahr eine gute Wasserversorgung benötigt und außerdem luftfeucht-windstille Bereiche bevorzugt (s. KRIEBITZSCH 1989). *Mercurialis* dürfte von vornherein auf flachgründigen Stellen einen Konkurrenzvorteil gehabt haben.

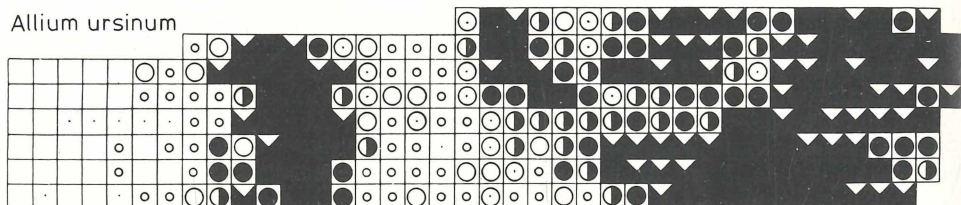
Das feine Artenmosaik der Krautschicht wurde ebenfalls bereits früher an einem anderen Transekt ausführlich erörtert (DIERSCHKE, SONG 1982b). Es ist Ausdruck eines entspre-



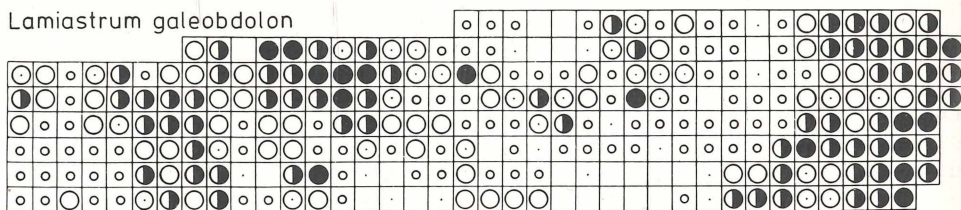
Artenzahl Krautschicht



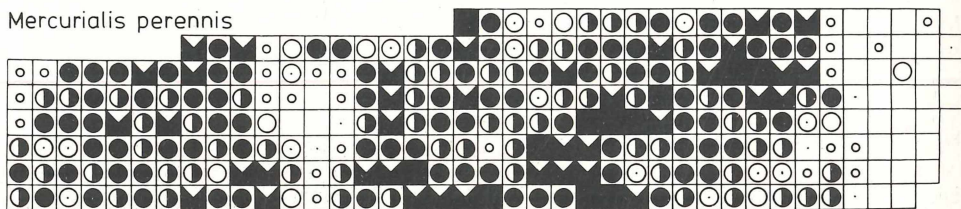
Allium ursinum



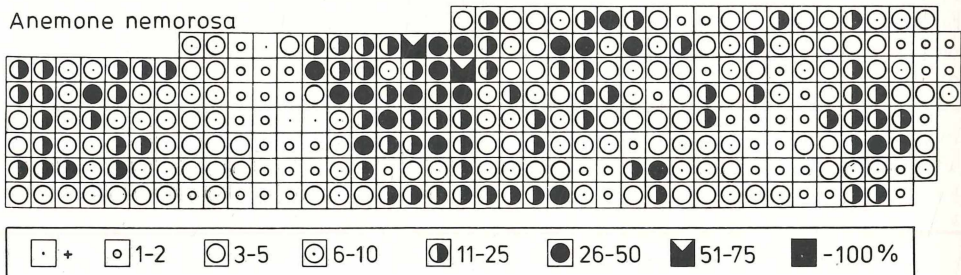
Lamium galeobdolon



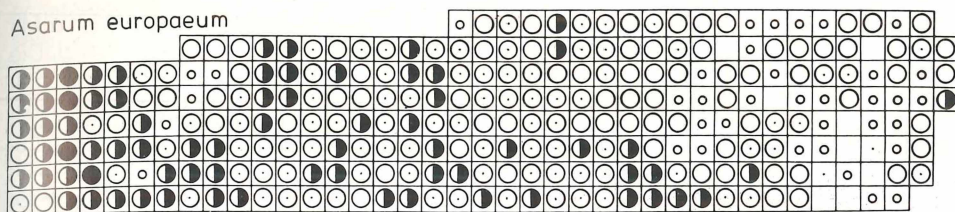
Mercurialis perennis



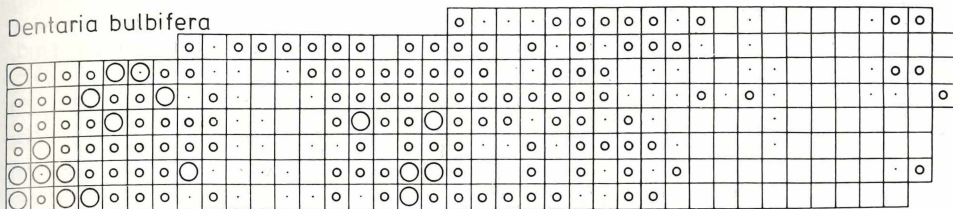
Anemone nemorosa



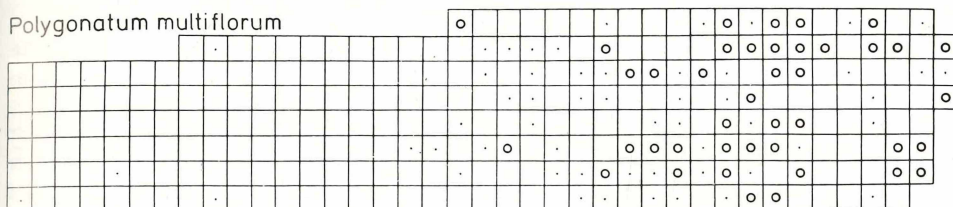
Asarum europaeum



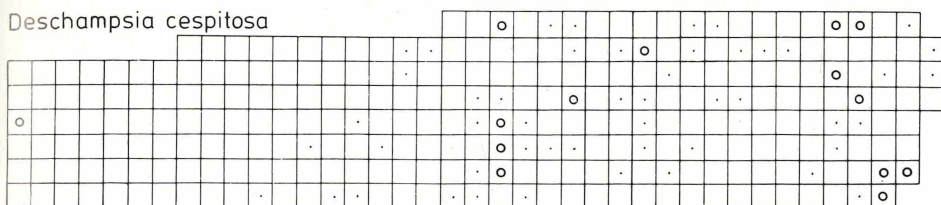
Dentaria bulbifera



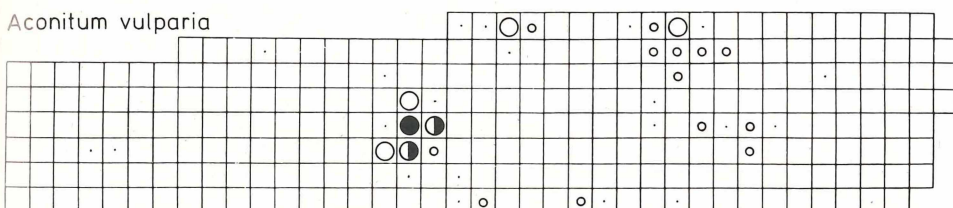
Polygonatum multiflorum



Deschampsia cespitosa



Aconitum vulparia



Stellaria holostea

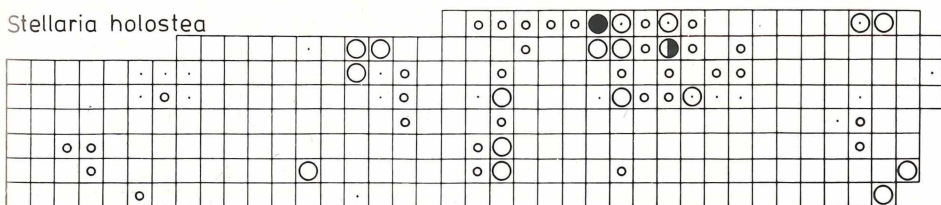


Abb. 1: West-Ost-Transekt durch den Tabubereich des Untersuchungsgebietes.
Vereinfachte Vegetationskarte; Artenzahl und Verteilungsmuster von Arten der Krautschicht im 10 x 10-m-Raster. Erläuterung im Text.

chenden Mosaiks von Mikrostandorten, bedingt durch Unterschiede von Boden und Mikroklima. Abb. 1 gibt einige Beispiele von Arten mit bezeichnendem Verbreitungsbild. Die Artenzahl der Krautschicht pro Quadrat zeigt z.T. gute Parallelen zur Vegetationskarte: Niedrige Artenzahlen (z.T. unter 15) weisen vor allem die *Allium*- und *Anemone*-Ausbildung auf. Hohe Werte (bis 35) finden sich dagegen in der *Allium-Mercurialis*-Ausbildung, wo keine der beiden Arten ihr Optimum erreicht. Dies ist allgemein für pflanzensoziologische (und ökologische) Übergangssituationen (Ökotone) charakteristisch.

In den Einzelkarten wird das antagonistische Verhalten von *Allium* und *Mercurialis* deutlich. Welche ökologischen Ursachen und Konkurrenzmechanismen hier wirksam sind, muß weiter untersucht werden. Sicher spielt die unterschiedliche Vermehrungs- und Verbreitungsstrategie eine Rolle (s. DIERSCHKE, SONG 1982b; SCHMIDT et al. 1989). Zu den *Allium* meidenden Arten gehört *Dentaria bulbifera* (auch *Oxalis acetosella*, *Polygonatum verticillatum*). Dagegen bildet *Lamiastrum galeobdolon* im Optimalbereich von *Allium* sogar gewisse Schwerpunkte. Dieser immergrüne Kriech-Chamaephyt entwickelt sich erst richtig nach Vergilben des Bärlauches, ist also ein zeitlich komplementärer Partner.

Einige Arten zeigen ein Gefälle von links nach rechts, z.B. im Deckungsgrad *Asarum europaeum* (auch *Anemone ranunculoides*). Für *Asarum* mag der Lichtfaktor eine Rolle spielen. Einige Bereiche im östlichen Teil des Transektes zeigen einen etwas geringeren Kronenschluß; der westliche Teil ist stark beschattet. Die niedrigwüchsige Haselwurz ist sehr schattenverträglich, wächst z.B. teilweise als einzige krautige Pflanze auch in dichten Waldrand-Gebüsch (DIERSCHKE 1974: S. 103). Messungen von KRIEBITZSCH (1989) zeigen, daß die überwinterndgrünen Blätter die Lichtphasen im Frühling und Herbst zur Photosynthese nutzen können. Ein gegengerichtetes Verbreitungsmuster lassen *Polygonatum multiflorum* und *Deschampsia cespitosa* erkennen (ähnlich auch *Athyrium filix-femina*, *Dactylis polygama*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*, *Stachys sylvatica*). Auch hier mag das Licht von Bedeutung sein. Für bodenfeuchtere Bedingungen im Ostteil, die man für einige Arten ebenfalls annehmen könnte, vermittelt die Bodenkarte keine Hinweise.

Schließlich gibt es mehr fleckenhaft verteilte Arten: *Aconitum vulparia* scheint sich von kleinen Zentren aus mehr zufällig verbreitet zu haben; ähnliche Verteilungsbilder zeigen auch *Corydalis cava*, *Euphorbia amygdaloides*, *Lilium martagon* und *Pulmonaria obscura*). Dagegen konzentriert sich *Stellaria holostea* auf hellere Stellen. Diese feinen Unterschiede sind unterlegt von einer breiten floristischen Grundstruktur, wie sie *Anemone nemorosa* erkennen läßt (auch *Arum maculatum*, *Carex sylvatica*, *Galium odoratum*, *Hordeolymus europaeus*, *Phyteuma spicatum*, *Primula elatior*, *Viola reichenbachiana* u.a.).

4.3 Phänologischer Jahresrhythmus

Die phänologischen Untersuchungen im submontanen Kalkbuchenwald haben mit parallelen Beobachtungen in anderen Wäldern und mit Literaturvergleichen zu einer allgemeinen Gliederung der Vegetationsperiode in 10 Entwicklungsphasen geführt (DIERSCHKE 1982, 1989a). Als Hauptkriterium wurde die Zeit vom Aufblühen bis zur Vollblüte der Arten verwendet. Es hat sich gezeigt, daß für jede Phase eine recht konstante Artengruppe charakteristisch ist (sympnänologische Gruppen; DIERSCHKE 1983).

In einem phänologischen Diagramm (Abb. 2) ist die Entwicklung unseres Kalkbuchenwaldes für 1986 dargestellt. Es enthält 4 Baumarten sowie 47 Blütenpflanzen der Krautschicht. Der Hauptphasenwechsel zwischen Frühlings- und Sommergrünen in Beziehung zur Belaubung der Bäume wird im oberen Teil schematisch gezeigt. Es folgen die Arten

entsprechend ihren Blühterminen, die sich in mehreren Blühwellen zusammenfassen lassen. Vor der Belaubung der Bäume liegen die drei ersten Phasen:

- (1) *Corylus-Leucojum*-Phase
- (2) *Acer platanoides-Anemone*-Phase
- (3) *Prunus avium-Ranunculus auricomus*-Phase.

Nach einem sehr kalten Februar mit höherer Schneedecke begann die Entwicklung einiger Arten im relativ milden März (Phase 1 = Vorfrühling). Es blühten *Leucojum vernalis*, *Daphne mezereum* und etwas später *Hepatica nobilis*. Gegen Ende der Phase trieben viele weitere Arten aus. Ein kühl-feuchter April verzögerte allerdings 1986 die Weiterentwicklung. Dies wirkte sich vor allem für die Bäume in gegenüber der Krautschicht verspäteten Blühterminen aus (s. *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*). Mit der recht synchronen Blüte vieler Frühlingspflanzen (*Anemone*, *Asarum*, *Mercurialis* u.a.) in der nun schon üppig-grünen Krautschicht begann Mitte April Phase (2). Dieses erste Blühoptimum setzte sich in Phase (3) mit weiteren hinzukommenden Arten fort (*Lathyrus vernus*, *Oxalis* u.a.). Ein warmer Mai-Anfang bedingte 1986 einen raschen Übergang zur

- (4) *Fagus-Lamiastrum*-Phase.

Sie kennzeichnet den Übergang von der Licht- zur Schattenphase des Waldunterwuchses (s. HELLMOLD, SCHMIDT 1989). Die Buche entfaltet gleichzeitig Blätter und Blüten. *Alnus*, *Carex sylvatica*, *Dentaria bulbifera*, *Lamiastrum* u.a. blühen neu in der Krautschicht. Viele Sommergrüne wachsen rasch in die Höhe. Eine letzte auffällige Blühwelle kennzeichnet die

- (5) *Sorbus aucuparia-Galium odoratum*-Phase.

Gerade in unserem Kalkbuchenwald ist diese Phase mit dem weithin blühenden *Allium ursinum* ein Höhepunkt. Andere blühende Pflanzen (*Arum*, *Galium odoratum*, *Polgonatum*) fallen oft weniger auf. Die letzten Frühjahrsgrophyten verhalten sich deutlich anders als die übrigen: Erst im rasch zunehmenden Schatten der Bäume blühen *Allium* und *Arum*, gleichzeitig mit dem beginnenden Vergilben ihrer Blätter. Auch die übrigen Frühlingspflanzen ziehen ein und sind bald verschwunden. Die Phasen (6-8) charakterisieren die volle Schattenphase des sommerlichen Waldes. Nur noch wenige echte Waldpflanzen kommen zur Blüte, eher Sträucher und Krautige des Waldrandes bzw. aufgelichteter Wälder. Das Blühgeschehen verlagert sich zunehmend ins Freiland. Die von Frühlingsgrünen beherrschten Flächen machen oft einen wenig produktiven Eindruck. Viele Arten haben bereits Früchte, ein Teil streut seine Samen aus. Mehr und mehr werden Blätter durch Tierfraß zerlöchert. In Trockenjahren kommt es zu Welkeerscheinungen großblättriger Arten. Folgende Phasen lassen sich unterscheiden:

- (6) *Cornus sanguinea-Melica uniflora*-Phase
- (7) *Ligustrum-Stachys sylvatica*-Phase
- (8) *Clematis vitalba-Galium sylvaticum*-Phase.

Wenn auch die namengebenden Arten in unserem Kalkbuchenwald teilweise fehlen, gibt es doch jeweils genügend kennzeichnende Blütezeiten (s. Abb. 2). Dagegen läßt sich die *Hedera-Solidago*-Phase (9) mangels blühender Arten nicht abtrennen. Die Herbstphase (10, ab Ende September) ist durch Laubverfärbung und -fall charakterisiert. Sie geht gleitend in die Ruhephase (11) des Winters über.

In Abb. 3 ist der Phasenverlauf für 1981-1986 im Vergleich dargestellt. Außerdem sind Beobachtungen aus ähnlichen Wäldern der kollinen Stufe am Westrand des Göttinger Waldes (ca. 250 m ü.d.M.) ergänzend aufgenommen. Entsprechend den von Jahr zu Jahr

Belaubung der Bäume

Frühlingsgrüne

Sommergrüne

Phänologische Phase

B *Acer platanoides*

Fraxinus excelsior

Prunus avium

Fagus sylvatica

K *Leucojum vernum*

Hepatica nobilis

Daphne mezereum

Gagea lutea

Helleborus viridis

Asarum europaeum

Anemone nemorosa

Primula elatior

Mercurialis perennis

Corydalis cava

Anemone ranunculoides

Ranunculus ficaria

Luzula pilosa

Pulmonaria obscura

Viola reichenbachiana

Ranunculus auricomus

Lathyrus vernus

Euphorbia amygdaloides

Oxalis acetosella

Carex sylvatica

Stellaria holostea

Dentaria bulbifera

Alliaria petiolata

Lamium galeobdolon

Ranunculus lanuginosus

Polygonatum multiflorum

Allium ursinum

Arum maculatum

Veronica montana

Galium odoratum

Polygonatum verticill.

Aconitum vulparia

Geranium robertianum

Melica uniflora

Phyteuma spicatum

Vicia sepium

Impatiens parviflora

Lilium martagon

Stachys sylvatica

Hordelymus europaeus

Mycelis muralis

Galium sylvaticum

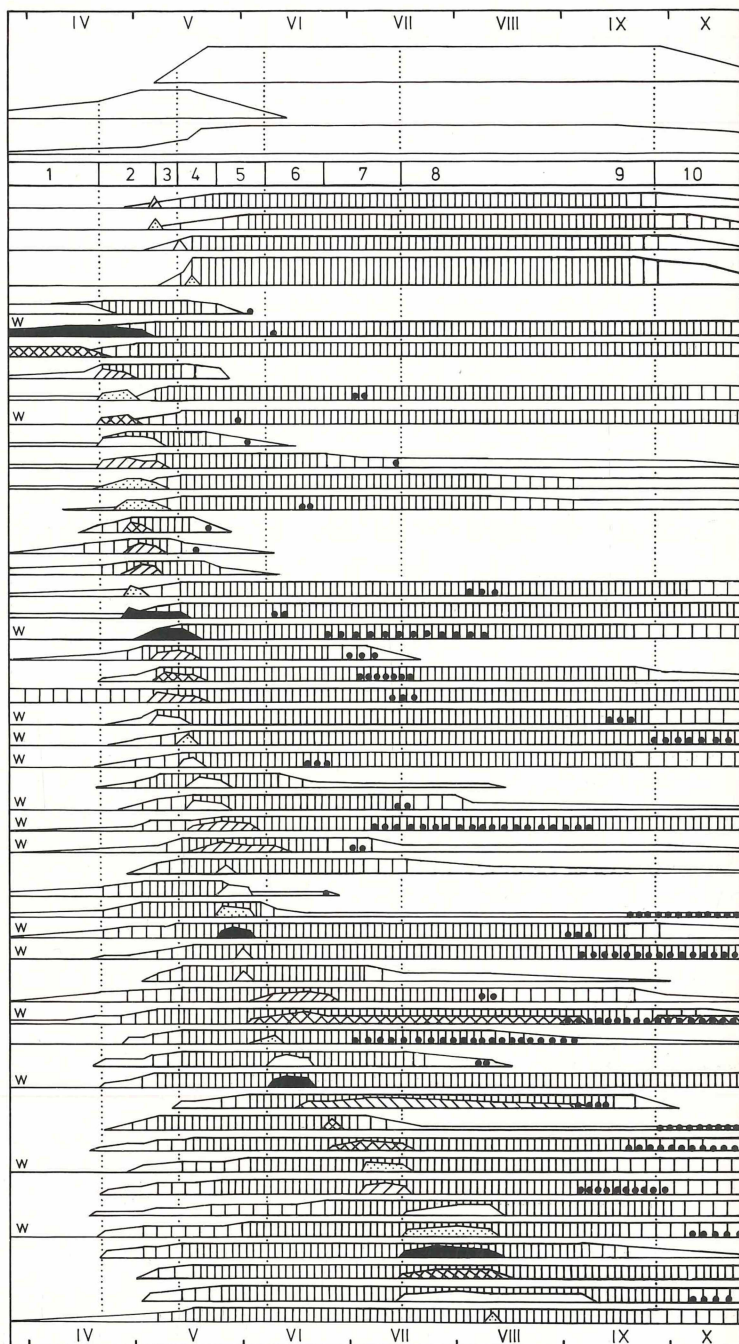
Deschampsia cespitosa

Campanula trachelium

Scrophularia nodosa

Circaea lutetiana

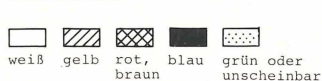
Brachypodium sylvaticum



Entwicklungsphasen



Blütenfarben



● ● Ausstreuen der Samen
bzw. Abfallen der Früchte

Abb. 2: Symphänologisches Diagramm aller blühenden Arten des Kalkbuchenwaldes für 1986

Erläuterung im Text.

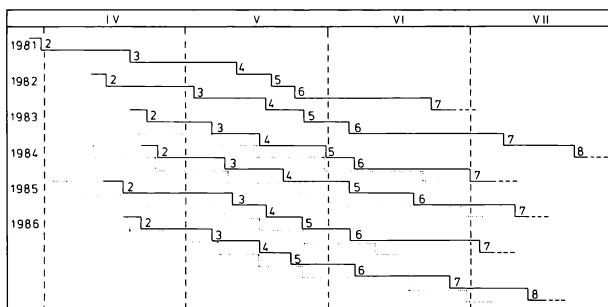


Abb. 3: Eintritt und Dauer der phänologischen Phasen 1981-86 im submontanen (420 m ü.d.M; ausgezogene Linien) und kollinen Kalkbuchenwald (250 m ü.d.M; punktierte Linien).

stark wechselnden Witterungsbedingungen zu Beginn der Vegetationsperiode ist Phase (2) besonders unterschiedlich ausgebildet. Später gleichen sich die Eintrittstermine der Phasen teilweise etwas an (3, 4). Unterschiedliche Termine der Eiseheiligen und Schafskälte ergeben für Phase (5) wieder größere Abstände zwischen den Jahren. Allgemein machen sich Verfrühungen oder Verzögerungen in Phase (2) bis zum Hochsommer hin bemerkbar. Im Vergleich mit tieferen Lagen sind alle Phasen im submontanen Kalkbuchenwald um 10-15 Tage verspätet. Dies entspricht einer Phasenverschiebung von 6-9 Tagen pro 100 m Höhendifferenz. Dieser Wert liegt sehr hoch (nach LAUSI, PIGNATTI 1973 nur 4 Tage), lässt sich aber mit der besonderen Wärmegunst der Vergleichsfläche am Ostrand des Leinetales erklären.

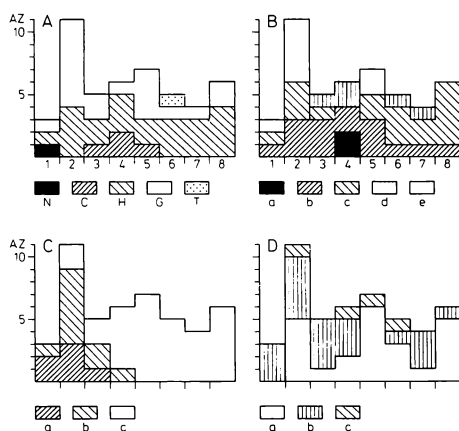


Abb. 4: Biologische Spektren symphänologischer Gruppen der Krautschicht (z.T. nach DIERSCHKE 1983).

- A Lebensformen
- B Blatt- und Sproßausdauer:
 - a) immergrün, b) überwinterndgrün, c) sommergrün,
 - d) halbsommergrün, e) frühlingssgrün.
- C Beziehungen zwischen Blüten- und Blattentwicklung
 - a) Blüten vor den Blättern, b) gleichzeitig, c) Blüten nach den Blättern.
- D Blühdauer:
 - a) nur in einer Phase, b) in zwei Phasen, c) in mehr als zwei Phasen.

4.4 Biologisch-phänologische Spektren

In den Abb. 4 u. 5 sind Präsenzspektren nach symphänologischen Gruppen (1-8) der Krautschicht dargestellt, die einige biologische (morphologische bis funktionale) Merkmale zusammenfassen. Das Grundmuster der für Mitteleuropa charakteristischen Hemikryptophyten wird vor allem im Frühjahr von einem hohen Anteil an Geophyten überlagert (Abb. 4A). Andere Lebensformen spielen keine nennenswerte Rolle. Ein relativ großer Teil der Frühblüher ist frühlings- bis halbsommergrün (Abb. 4B: d-e) in Anpassung an die Lichtverhältnisse. Auch die überwinterndgrünen Arten (b) kommen meist schon früh zur Blüte, die sommergrünen (c) oft erst später. Viele Frühblüher entwickeln mit Hilfe ihrer Speicherstoffe zuerst Blüten oder Blüten und Blätter gleichzeitig (Abb. 4C: a-b). Die später blühenden Arten entwickeln zunächst ihr vegetatives Sproßsystem (c). Viele Arten blühen über 2 Phasen (Abb. 4D: b), wodurch es zu starken Überlappungen der Phasen kommt. Es gibt aber auch viele kurzblütige Pflanzen (a); sehr lange blühende Arten (c) sind selten.

Aus der Zahl der pro Phase insgesamt und neu blühenden Arten (Abb. 5A) ergibt sich ein wellenartiger Blürrhythmus mit Höhepunkten in Phase (2), (5) und (8). Die Blütenfarben (Abb. 5B) sind durch unterschiedliche Artenzahlen pro Phase präsent. Die Anteile blütenökologischer Gestalttypen (Abb. 5C) können für parallele zoologische Untersuchungen an Blütenbesuchern von Interesse sein. In fast allen Phasen herrscht ein breites Spektrum entomogamer Arten, wobei Scheiben-Schalenblumen (a) im Frühjahr vorherrschen. Die enge Beziehung der Waldpflanzen zu Tieren zeigt das Spektrum der Verbreitungstypen (Abb. 5D). Zwar sind viele Arten autochor (a-b), viele Frühjahrsblüher werden aber sekundär von Ameisen verbreitet (a). Zoo-endochore (e) und -epichore Pflanzen (f) kommen später hinzu. Windverbreitung (c-d) spielt nur bei einigen später blühenden Pflanzen eine Rolle.

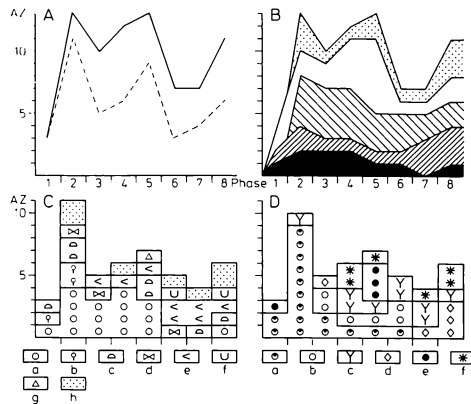


Abb. 5: Blüten- und verbreitungsbiologische Eigenschaften der Krautschicht-Arten nach symphänologischen Gruppen.

- A Zahl der insgesamt und pro Phase neu (gestrichelt) blühenden Arten.
- B Zahl der Arten einer Blütenfarbe: von oben nach unten: unscheinbar, weiß, gelb, rot, blau.
- C Blütenökologische Gestalttypen (nach KUGLER 1970).
a-g: Entomogame: a) Scheiben-Schalenblumen, b) Stieltellerblumen, c) Glockenblumen, d) Schmetterlingsblumen, e) Lippenblumen, f) Körbchen/Köpfchen, g) Insektenfallenblumen, h) Anemogame.
- D Verbreitungstypen (nach MÜLLER-SCHNEIDER 1977/1986).
a) autochor/myrmecochor, b) autochor, c) anemochore Flieger, d) anemochore Streuer, e) zoo-endochor, f) zoo-epichor.

5. Schluß

Kalkbuchenwälder gehören zu den artenreichsten und abwechslungsreichsten Wäldern Mitteleuropas. Vom zeitigen Frühjahr bis zum Hochsommer vollzieht sich eine Abfolge von Wachstumsschüben und Blühwellen in feiner Abstimmung der Pflanzen (und Tiere). Diese haben sich entsprechend den wechselnden bodenökologischen (und mikroklimatischen) Bedingungen räumlich und zeitlich eingepaßt. So kommt es zu einer intensiven Nutzung des natürlichen Standortpotentials. Das Ergebnis langzeitiger Entwicklungen ist ein naturnahes, relativ stabiles Ökosystem mit mannigfachen Wechselbeziehungen seiner Teile. Hoffentlich übersteht es auch die derzeitigen Gefahren gut!

Literatur

- DIERSCHKE H., 1972: Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. In: (Ed. MAAREL E., TÜXEN R.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk. (Rinteln 1970): 291-311.
- DIERSCHKE H., 1974: Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. Scripta Geobot. 6: 246 S.
- DIERSCHKE H., 1982: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. Tuexenia 2: 173-194.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982a: Die Vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihrer Umgebung im Göttinger Wald. Kurzzmitt. SFB 135 "Ökosysteme auf Kalkgestein" 1: 3-8.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982b: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: (Red. DIERSCHKE H.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk. (Rinteln 1981): 513-539.
- DIERSCHKE H., 1983: Symphänologische Artengruppen sommergrüner Laubwälder und verwandter Gesellschaften Mitteleuropas. Verh. Ges. Ökol. 11: 71-87.
- DIERSCHKE H., 1985: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. Tuexenia 5: 491-521.
- DIERSCHKE H., 1989a: Symphänologische Aufnahme- und Bestimmungsschlüssel für Blütenpflanzen und ihre Gesellschaften in Mitteleuropa. Tuexenia 9: 477-484.
- DIERSCHKE H., 1989b: Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. Schriftenr. Tüxen-Ges. 1:
- HELLMOLD C., SCHMIDT W., 1989: Energiegehalt und Energiebilanz der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 177-188.
- KRIEBITZSCH W.U., 1989: CO₂- und H₂O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem submontanen Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 189-202.
- KUGLER H., 1970: Blütenökologie. Stuttgart (Fischer): 345 S.
- LAUSI D., PIGNATTI S., 1973: Die Phänologie der europäischen Buchenwälder auf pflanzensoziologischer Grundlage. Phytocoenologia 1: 1-63.
- MEIWES K.J., BEESE F., PRENZEL J., 1981: Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 32: 609-622.
- MEIWES K.J., 1983: Charakterisierung des chemischen Bodenzustandes von Böden auf Kalkgestein. Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 38: 257-262.
- MÜLLER-SCHNEIDER P., 1977: Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Veröff. Geobot. Inst. ETH 61: 226 S.
- MÜLLER-SCHNEIDER P., 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröff. Geobot. Inst. ETH 85: 263 S.
- OBERDORFER E., 1987: Süddeutsche Wald- und Gebüschgesellschaften im europäischen Rahmen. Tuexenia 7: 459-468.
- SCHMIDT W., HARTMANN T., KOTHE G., SCHULTZ R., 1989: Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 145-157.

Adresse Prof. Dr. H. Dierschke
 Syst.-Geobot. Inst. Univ.
 Untere Karspüle 2
 D-3400 Göttingen

Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald

Wolfgang Schmidt, Thomas Hartmann, Gabriele Kothe-Heinrich und Rüdiger Schultz

Synopsis

In a species-rich beech forest on calcareous soil the annual dynamics of leaf area and biomass production of three herb layer communities were studied. The most productive site was the *Allium ursinum*-community on base-rich spongy terra fusca-rendzina. During a very productive phase in spring, the herb layer here reached a leaf area index (LAI) of 3.08 and an aboveground biomass maximum (ABM) of 125 g dm (dry matter)/m². LAI and ABM of the *Mercurialis perennis*-community on shallow mullrendzina were 1.94 and 97.6 g dm/m², while LAI and ABM of the *Anemone nemorosa*-community on weakly acidified, deep terra fusca reached only 0.44 and 28.1 g dm/m², respectively. The highest belowground biomass was measured in the *Mercurialis perennis*-community with 230.1 g dm/m², followed by the *Allium ursinum*-community with 193.2 g dm/m² and the *Anemone nemorosa*-community with 62.3 g dm/m². In all three herb communities considerable allocations between above- and belowground plant organs take place. The highest net primary production (NPP) was estimated in the *Allium ursinum*-community with at least 190.7 g dm/m² · a, while in the *Mercurialis perennis*-community and in the *Anemone nemorosa*-community NPP values were 113.9 g dm/m² · a and 25.6 g dm/m² · a, respectively. With reference to aboveground NPP, these values are equivalent to 8.2%, 6.5% and 1.7% of the tree layer in the beech forest, respectively.

Allium ursinum, allocation, *Anemone nemorosa*, beech forest, biomass, herb layer, leaf area index, *Mercurialis perennis*, net primary production.

1. Einführung

Die Krautschicht spielt eine wesentliche Rolle in der ökologischen Charakterisierung und Klassifizierung von Waldökosystemen, da sich in ihrer Zusammensetzung die Standortunterschiede viel stärker widerspiegeln als in der Baumschicht. In dem im Rahmen des Forschungsvorhabens 'Ökosysteme auf Kalkgestein' untersuchten Kalkbuchenwald war es das wichtigste Ziel unserer Arbeitsgruppe, die ober- und unterirdische Biomasse der krautigen Arten unter besonderer Berücksichtigung ihrer räumlichen und zeitlichen Variabilität quantitativ zu erfassen. Die artenreiche, üppige Krautschicht im Kalkbuchenwald wird von einem kleinräumlichen Mosaik von Pflanzenbeständen mit jeweils anderen dominierenden Arten gebildet, von denen die von *Allium ursinum* (EGGERT 1985), *Anemone nemorosa* (SCHULTZ 1982) und *Mercurialis perennis* (HARTMANN 1982, KOTHE 1983) beherrschten Bestände genauer untersucht wurden.

Zur Kennzeichnung der jahreszeitlichen Dynamik eignet sich besonders gut die Blattflächenentwicklung der Krautschichtbestände. Aus den Differenzen zwischen den ober- und unterirdischen Biomassenvorräten läßt sich dann die Nettoprimärproduktion abschätzen und mit der Stoffproduktion der Baumschicht des Kalkbuchenwaldes (PELLINEN 1986) sowie des Moderbuchenwaldes im Solling (ELLENBERG et al. 1986) vergleichen.

Diese Untersuchungen stehen in engem Zusammenhang mit der Bestimmung der Stoffproduktion über den CO₂-Gaswechsel (KRIEBITZSCH 1989), die in zweierlei Hinsicht nur eine begrenzte Aussage zur Nettoprimärproduktion der Krautschicht des Kalkbuchenwaldes erlaubt. Einmal werden bei den Gaswechsellmessungen die Atmungs- und Streuverluste von unterirdischen Pflanzenteilen nur bedingt miterfaßt. Zum anderen war es mit der apparativen Ausrüstung nur möglich, Messungen an den Pflanzenarten durchzuführen, die in unmittelbarer Nähe des Meßturmes wuchsen, nicht aber die verschiedenen Ausbildungen des Krautschichtmosaiks im Kalkbuchenwald mit ihren unterschiedlichen Standortbedingungen zu bearbeiten.

Tab. 1: Vegetation der Untersuchungsflächen im Kalkbuchenwald bei Göttingen.
Nach Angaben von HARTMANN (1982) und EGGERT (1985). Deckungsgradwerte in der Braun-Blanquet-Skala.

	Allium ursinum- Ausbildung	Mercurialis perennis- Ausbildung	Anemone nemorosa- Ausbildung
Baumschicht, Höhe (m)	30	29	35
Baumschicht, Deckung (%)	80-90	50	90
Strauchschicht, Höhe (m)	-	0.5	-
Strauchschicht, Deckung (%)	-	0.1	-
Krautschicht, Höhe (m)	0.2-0.4	0.3	0.15
Krautschicht, Deckung (%)	70-90	80-100	30
Krautschicht, Artenzahl	27	26	27
BAUMSCHICHT			
Fagus sylvatica	5	3	5
Acer platanoides	r		1
Fraxinus excelsior	r		
STRAUCHSCHICHT, BAUMJUNGWUCHS			
Fraxinus excelsior	+	r	1
Acer platanoides	+	r	+
Fagus sylvatica	r	r	+
Acer pseudoplatanus	(r)	r	+
Crataegus spec.		r	+
Ulmus glabra		r	+
Acer campestre		r	
FRÜHJAHRSGRÜNE KRÄUTER			
Allium ursinum	5	r	+
Anemone nemorosa	2	1	2
Arum maculatum	1	r	r
Anemone ranunculoides	+	r	+
Corydalis cava	(r)		
SOMMERGRÜNE KRÄUTER			
Mercurialis perennis	5	r	+
Primula elatior	+	r	+
Lathyrus vernus	+	r	+
Polygonatum verticillatum	r	r	+
Lilium martagon	r	r	
Ranunculus auricomus	(r)	r	
Dentaria bulbifera	+		
Polygonatum multiflorum	(r)		
Campanula trachelium		r	r
ÜBERWINTERNDGRÜNE KRÄUTER			
Lamium galeobdolon	1	1	2
Asarum europaeum	1	2	r
Galium odoratum	+	r	+
Viola reichenbachiana	r	r	+
Oxalis acetosella	+		
Hedera helix		r	+
Hepatica nobilis		r	+
Euphorbia amygdaloides			+
GRÄSER UND GRASARTIGE			
Hordelymus europaeus	+	r	1
Melica uniflora	r	r	+
Carex sylvatica			r
Deschampsia cespitosa	(r)		
Luzula pilosa			r
FARNE			
Dryopteris filix-mas	(r)		+

2. Probeflächen und Standortbedingungen

Die Untersuchungsflächen liegen am östlichen Rand des Göttinger Waldes, einer Muschelkalkhochfläche in 420 m über ü.d.M. Klimatisch ist das Gebiet dem subatlantischen Mittelgebirgsklima zuzuordnen. Für die Untersuchungsfläche darf nach den bisherigen Messungen eine Jahresmitteltemperatur (2 m Höhe) von 7°C und ein Jahresniederschlag (Freiflächenwert) von etwa 700 mm angenommen werden (EIMERN, EHRHARDT 1985).

Der 100-120 Jahre alte Buchenhochwald wurde seit etwa 20 Jahren nicht mehr durchforstet. DIERSCHKE u. SONG (1982) sowie DIERSCHKE (1985) stellen den subozeanisch-submontanen, frischen Kalkbuchenwald pflanzensoziologisch zur Subassoziationsgruppe von *Lathyrus vernus* des *Melico-Fagetums*. Die dafür charakteristischen Faziesbildungen sind auch auf der Versuchsfläche zu beobachten. Typisches fleckenhaftes Auftreten zeigen Arten wie *Aconitum vulparia*, *Allium ursinum* und *Mercurialis perennis*, ohne daß sich auf den ersten Blick ein direkter Bezug zu bodenkundlichen oder topographischen Gegebenheiten erkennen läßt. Arten wie *Anemone nemorosa* und *Galium odoratum* fallen dagegen bevorzugt in Mulden oder flachen Hangfüßen mit relativ tiefgründigen braunerdeähnlichen Böden ins Auge, wobei dann die typischen Kalkbuchenwaldarten fehlen oder nur vereinzelt vorkommen.

Die fleckenhafte Verteilung von Pflanzenarten sowie die kleinräumlichen Standortunterschiede gaben den Anlaß, sich bei der Beschreibung des Jahresrhythmus und der Stoffproduktion auf drei Krautschichtausbildungen zu konzentrieren, über deren Vegetation und Böden Tab. 1 und 2 Auskunft geben:

- die *Allium ursinum*-Ausbildung. Sie wurde von EGGERT (1985) in den Jahren 1981 und 1982 im gezäunten Versuchsbereich besonders intensiv untersucht. Sie findet sich hier überwiegend auf tiefgründigen Terra fusca-Rendzinen, die sich durch einen lockeren Oberboden, eine gute Wasserversorgung bis zum Frühsommer und ein hohes Nährstoffangebot auszeichnen.
- die *Mercurialis perennis*-Ausbildung. Die Biomassedaten dieser Ausbildung wurden im Jahr 1981 und 1982 von HARTMANN (1982) unter einem aufgelichteten Buchenbestand (Deckungsgrad der Baumschicht nur 50%) im östlichen, ungezäunten Bereich des Versuchsgebietes erhoben. Hier liegen auch die Dauerprobeflächen, auf denen KOTHE (1983) ihre phänologischen und biometrischen Untersuchungen durchführte. Als Bodentypen trifft man hier alle Übergänge von der typischen Mullrendzina bis zur Braunerde-Rendzina. Meist handelt es sich um flachgründige, mäßig nährstoffreiche Böden, die in trockenen Sommern leicht unter Wassermangel leiden.
- die *Anemone nemorosa*-Ausbildung. In einer Mulde östlich der gezäunten Versuchsfläche wurde diese Ausbildung 1981 von SCHULTZ (1982) genauer untersucht. Kalksteinverwitterungsmaterial wird hier von spätglazialen Lößlehm überdeckt. Die Terra fusca mit Übergängen zur Terra fusca-Braunerde und Terra fusca-Rendzina ist bereits oberflächlich entkalkt und nährstoffärmer als die typischen Muschelkalkverwitterungsböden; dagegen bietet ihre größere Gründigkeit eine gute, gleichmäßige Wasserversorgung.

3. Methoden

Die hohe räumliche und zeitliche Variabilität der Krautschicht des Kalkbuchenwaldes erforderte bei der Bestimmung der Biomassenveränderungen durch Ernteverfahren eine gezielte Auswahl der Probeflächen und Probenahmetermine bei hoher Stichprobenzahl. Entsprechend der stark ungleichen Verteilung der vorherrschenden Arten empfahl sich das Arbeiten in ausgewählten, meist 'einheitlichen' Kleinquadraten. Methodische Voruntersuchungen ergaben, daß ein Quadrat von 1 x 1 m Seitenlänge, das in 16 Kleinquadrate von 25 x 25 cm unterteilt ist (Abb. 1), für die Biomassenbestimmung am besten geeignet ist. Damit war eine genaue Aufnahme der Vegetation vor der Ernte möglich, wobei je nach dem Untersuchungsziel (Populationsstruktur, Phänologie, Biomasse) bestimmte Merkmalsgrößen besonders erfaßt werden konnten.

Tab. 2: Einige bodenkundliche Merkmale der drei Untersuchungsflächen im Kalkbuchenwald.
 Zusammengestellt nach Angaben von HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982) und EG-GERT (1985). Daten zur Stickstoffnettomineralisation des Jahres 1981 nach REICHARDT (1982).

Vegetationseinheit	Allium-Ausbildung	Mercurialis-Ausbildung	Anemone-Ausbildung
Gründigkeit in cm bis zum Cv	31.2±0.9	18.0±2.0	40.8±0.5
pH(H ₂ O) 0-5 cm	7.34±0.03	6.36±0.18	5.57±0.06
pH(KCl) 0-5 cm	6.67±0.05	5.77±0.23	4.89±0.28
Streuauflage im Frühjahr g m ⁻²	392±24	321±23	464±23
Trockenraumdichte g cm ⁻³ , 0-5 cm	0.46±0.01	0.61±0.02	0.69±0.03
Stickstoffvorrat g N m ⁻² , 0-5 cm	175±10	202±15	155±5
Stickstoffvorrat g N m ⁻² , bis Cv	753	629	1042
Stickstoffnettomineralisation g N m ⁻² a ⁻¹ , 0-20 cm	19.6	19.2	?
Vorherrschender Bodentyp	Terra fusca-Rendzina	Mullrendzina	Terra fusca

Die Probenahme erfolgte nach phänologisch festgelegten Terminen (*Allium ursinum*-Ausbildung: 9 Ernten am 15.2., 15.3., 5.4., 26.4., 17.5., 7.6., 28.6., 2.8. und 8.11.1982; *Mercurialis perennis*-Ausbildung: 4 Ernten am 4.5., 9.6. und 3.8.1981 sowie am 7.11.1982; *Anemone nemorosa*-Ausbildung: 3 Ernten am 21.4., 16.5. und 20.7.1981). Zunächst wurde auf den 1 x 1 m-Quadraten mit je 16 Unterteilungen (Abb. 1) das oberirdische Pflanzenmaterial abgeerntet. Nach der Erfassung der Bodenstreu wurden in den randlichen 12 Quadraten Bodenproben entnommen (in 10 Wiederholungen). Sie sollten einmal Auskunft über die bodenkundlichen Verhältnisse im Bereich des Kleinquadrats geben; zum anderen dienten die gewonnenen Proben weiteren bodenchemischen Untersuchungen. Anschließend wurde im zentralen Bereich des Quadrats ein Bodenmonolith von 50 x 50 cm Kantenlänge bis zum anstehenden Muschelkalk ausgehoben. In diesem Tiefenbereich befindet sich nahezu die gesamte unterirdische Biomasse der Krautschicht, während zahlreiche Baumwurzeln auch noch in die Spalten des Kalkgesteins hinabreichen.

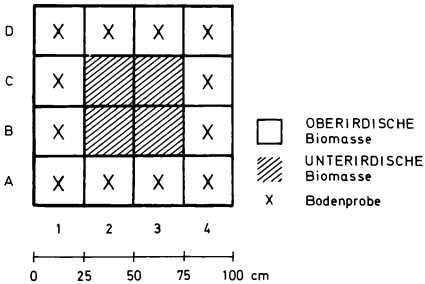


Abb. 1: Schema der Probenahme in einem Kleinquadrat.

Im Labor wurden die oberirdischen Pflanzenteile möglichst rasch nach Pflanzenorganen (Sproß, Blatt, Reproduktionsorgane, Streu) getrennt, getrocknet und gewogen. Bei den grünen Blättern wurde die Blattfläche mit Hilfe eines Planimeters der Firma Licor auf photoelektrischem Wege bestimmt. Zur Gewinnung der unterirdischen Biomasse wurden die Bodenmonolithe vorsichtig unter fließendem Wasser ausgewaschen und das Pflanzenmaterial in einer Siebreihe aufgefangen. Die Trennung von Baumwurzeln und den verschiedenen krautigen Arten setzte dabei sehr viel Erfahrung voraus und war nur in mühsamer Handarbeit zu erreichen. Auch beim unterirdischen Pflanzenmaterial erfolgte eine Fraktionierung (Wurzeln, Rhizome, Zwiebeln, Streu). Alle Phytomassefraktionen wurden bei 105° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend gewogen.

Trotz der gezielten Probeflächenauswahl und der hohen Stichprobenzahl ließen sich für den Blattflächenindex (BFI) und den Trockensubstanz(TS)-Vorrat der jeweils vorherrschenden Arten nur 95%-Konfidenzintervalle von 10 bis 20% des geschätzten Mittelwertes bei 10 Stichproben pro Erntetermin erzielen. Um den Flächenbedarf und den Arbeitsaufwand zu senken, wurden biometrische, nicht-destruktive Verfahren entwickelt (vgl. Literaturzusammenstellung bei KOTHE 1988), bei denen leicht bestimmbare Größen wie Deckungsgrad, Blattzahl, -länge und -breite, Sproßhöhe und -zahl usw. eine schnelle und genaue Abschätzung der Biomasse ermöglichen. Aus den Untersuchungen von KOTHE (1983, 1988) werden hierzu Beispiele zur Blattflächenentwicklung und oberirdischen Biomasse von *M. perennis* vorgestellt.

4. Ergebnisse

4.1 Blattflächenentwicklung im Jahreslauf

In Abb. 2 ist für die drei Krautschichtausbildungen die Entwicklung des BFI im Jahresverlauf dargestellt. In der *Allium ursinum*-Ausbildung sind neben *A. ursinum* nur noch *Anemone nemorosa*, *Arum maculatum*, *Mercurialis perennis*, *Asarum europaeum* und *Lamium galeobdolon* von Bedeutung. Alle diese Arten erreichen ihre maximale Blattfläche während des Laubaustriebs der Bäume, der 1982 mit dem 21.5. abgeschlossen war. *A. ursinum* hatte Mitte Mai einen maximalen BFI von 2.7, die gesamte Krautschicht von 3.1. Die oberirdischen Organe der frühjahrsgrünen Kräuter starben unmittelbar danach ab. Die sommergrünen Kräuter behielten indessen ihre Blätter bis zum Herbst und die überwinterndgrünen Kräuter bis zum Sommer des nächsten Jahres. Vor allem *Lamium galeobdolon* als überwinterndgrüner, krautiger Chamaephyt, aber auch *M. perennis* und *A. europaeum* nutzten nach dem Absterben der *A. ursinum*-Blätter die entstandenen Lücken in der Krautschicht. Überwinterndgrüne Kräuter stellten daher vom Sommer bis zum nächsten Frühjahr 50-95% der grünen Blattfläche in der *Allium ursinum*-Ausbildung. Die Gräser und Grasartigen sowie der Baumjungwuchs haben ihr Blattflächenmaximum im Sommer. Selbst zu dieser Zeit beträgt ihr Anteil am BFI der Krautschichtvegetation aber jeweils weniger als 10%.

In der *Mercurialis perennis*-Ausbildung wird der Frühlings- und Sommeraspekt auf der Probefläche eindeutig durch *M. perennis* bestimmt. Von den 19 übrigen Waldbodenpflanzen waren es nur *Anemone nemorosa*, *Lamium galeobdolon* und *Asarum europaeum*, die einen Deckungsgrad bis zu 10% erreichen konnten (Tab. 1). *M. perennis* trieb 1981 in der ersten Märzhälfte oberirdisch aus. Mitte April blühten infolge der günstigen Witterungsverhältnisse bereits zahlreiche Pflanzen, die Blätter waren aber noch nicht voll entwickelt und vor allem noch nicht horizontal orientiert. Von der ersten Ernte am 5.5.81 nahm der BFI von *M. perennis* mit 1.6 zur zweiten Ernte am 9.6.81 mit 1.4 nur geringfügig ab, zur dritten Ernte reduzierte er sich um die Hälfte auf 0.7 (Abb. 2). Für die gesamte Krautschicht sank der BFI in der *Mercurialis perennis*-Ausbildung von 1.9 am 5.5. über 1.8 am 9.6. auf 0.9 am 3.8.. *M. perennis* stellte damit immer mehr als 80% der gesamten

Blattfläche in dieser Krautschichtausbildung. Mitte bis Ende Juni 1981 begann *M. perennis* stellenweise abzusterben, und es erfolgte eine sehr starke Differenzierung der Fläche in zerfallende und noch vollkommen ungeschädigte Pflanzenbestände. *M. perennis*-Pflanzen, die durch Pilze (*Syntrichium mercurialis*, *Melampsora rostrupii*) befallen waren, starben deutlich früher ab. Ob der frühe Verfall von *M. perennis* 1981 auf die starken Regenfälle Anfang Juni zurückzuführen war oder ob dies verzögerte Spätfrosterscheinungen widerspiegelt, konnte nicht geklärt werden.

1982 hat KOTHE (1983, 1988) auf vier Dauerprobestflächen der *Mercurialis-perennis*-Ausbildung die phänologische Entwicklung verfolgt und die Entwicklung des BFI und der Biomasse durch nichtdestruktive Verfahren nachvollzogen (Abb. 2). Bei der Berechnung der Blattfläche erwies sich eine Korrelation, die die Blattzahl sowie die Länge und Breite des breitesten Blattes berücksichtigte, als besonders geeignet. Danach erreichte der BFI auf allen Dauerprobestflächen Anfang Juni 1982 sein Maximum, anschließend erfolgte ein stetiger Rückgang. Trotz eines gänzlich anderen Witterungsverlaufs lag der BFI 1982 etwa in der gleichen Größenordnung wie im Jahr zuvor. Infolge der Trockenheit im Sommer 1982 starb *M. perennis* wiederum fleckenweise ab (KRIEBITZSCH 1989).

Anders als in der *Allium ursinum*- und in der *Mercurialis perennis*-Ausbildung wird die Krautschicht der *Anemone nemorosa*-Ausbildung nicht so eindeutig durch eine einzige Art beherrscht. Außerdem bedeckt die grüne Blattfläche während der Vegetationsperiode ei-

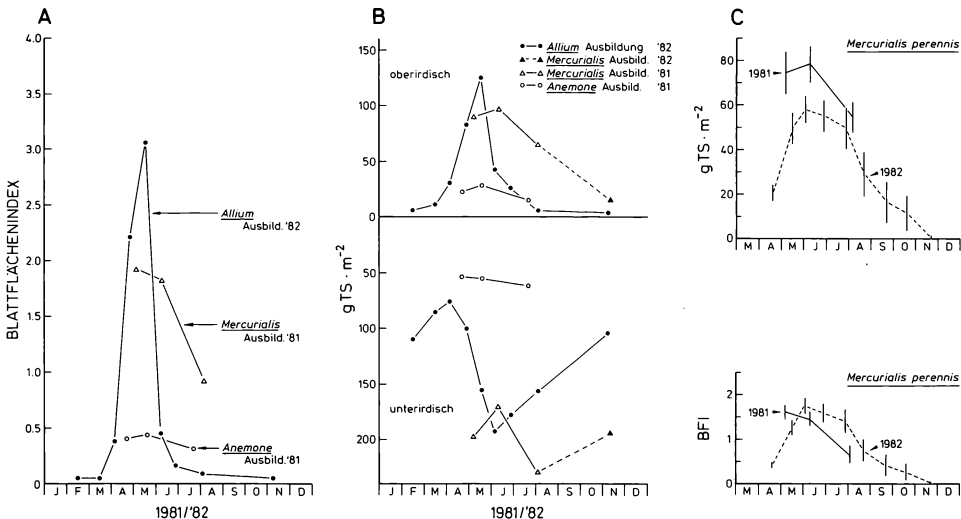


Abb. 2: Jahreszeitlicher Verlauf von Blattflächenindex (A) und Biomasse (B) in den drei Krautschichtausbildungen des Kalkbuchenwaldes.

Für *Mercurialis perennis* sind außerdem die oberirdische Biomasse und der Blattflächenindex des Jahres 1981 (Erntemethode) und des Jahres 1982 (nichtdestruktive Bestimmung auf vier Dauerprobestflächen) gegenübergestellt (C, die senkrechten Striche markieren den Fehler des Mittelwertes). Nach Angaben von HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982), KOTHE (1983) und EGGERT (1985).

nen deutlich niedrigeren Teil des Waldbodens. Der BFI der Krautschicht erreicht im Mai mit 0.44 sein Maximum. Dabei stellt *A. nemorosa* zu diesem Zeitpunkt nur noch einen Anteil von 36% am BFI, während er im April noch 77% des BFI von 0.40 betrug. Im Juli, wenn die frühjahrsgrünen Arten verschwunden sind, haben die überwinterndgrünen Arten - vor allem *Lamium galeobdolon* - den größten Anteil am BFI von 0.31. Im Mai ist der Anteil dieser beiden wichtigsten Lebensformengruppen in der *Anemone nemorosa*-Ausbildung annähernd gleich groß. Durch das Auftreten dieser beiden sich in der jahreszeitlichen Entwicklung komplementär verhaltenden Artengruppen wird somit während der Vegetationsperiode trotz des Verschwindens von *Anemone nemorosa* im Juni die Blattfläche weitgehend konstant gehalten. Frühjahrsgrüne und überwinterndgrüne Arten sind dabei gleichermaßen in der Lage, auch in der Zeit vor und nach der Belaubung photosynthetisch aktiv zu sein. Gräser wie auch sommergrüne Arten spielen in der untersuchten *Anemone nemorosa*-Ausbildung nur eine untergeordnete Rolle.

4.2 Ober- und unterirdische Biomasse

Auch die jahreszeitliche Dynamik der Trockensubstanz (TS)-Vorräte der *Allium ursinum*-Ausbildung wird im wesentlichen von *A. ursinum* bestimmt (Abb. 2). Die übrigen Arten haben zusammen genommen einen Anteil am gesamten Krautschichtbestand von stets weniger als 20% und liegen damit innerhalb der Fehlergrenzen der Werte für *A. ursinum*. Das Biomassenmaximum der Krautschicht insgesamt wird Mitte Mai mit 280.1 g TS/m² erreicht. Zwei Monate zuvor wurde das Minimum mit 96.4 g TS/m² bestimmt. Diese Eckwerte zeigen, wie intensiv die Stoffproduktion im Frühjahr in der *Allium ursinum*-Ausbildung abläuft.

Bei *A. ursinum* erfolgt bis Anfang April eine Abnahme der TS-Vorräte der vorjährigen Zwiebeln und Grobwurzeln zugunsten der sich entwickelnden Laubblätter. Danach sind bis zur Seneszenz der oberen Teile der Laubblätter hohe TS-Gewinne zu verzeichnen, die vor allem den diesjährigen Speicherorganen sowie den reproduktiven Organen zukommen. Während der Vergilbung und dem Absterben der Laubblätter nehmen diese Pflanzenteile weiter an TS zu. In der zweiten Jahreshälfte ist eine starke Abnahme der TS-Vorräte der Zwiebeln und Wurzeln infolge von Atmungs- und Streuverlusten festzustellen. Nähere Einzelheiten über die Verlagerungsvorgänge bei *A. ursinum* finden sich bei EGGERT (1985, 1989).

Auch in der *Mercurialis perennis*-Ausbildung wird die Entwicklung der Biomasse im Jahresverlauf im wesentlichen durch die vorherrschende Art *M. perennis* bestimmt. Der prozentuale Anteil der übrigen 19 Waldbodenpflanzen dieser Ausbildung an der Biomasse betrug im Mittel 17%. Die quantitativ am bedeutsamsten Arten waren *Anemone nemorosa*, *Asarum europaeum* und *Lamium galeobdolon*. Es handelt sich bemerkenswerterweise um Arten, die grüne Blätter auch noch zu einem Zeitpunkt besitzen, zu dem *M. perennis* noch nicht oder nicht mehr so stark beschattend wirken kann. Die maximale oberirdische Biomasse der *Mercurialis perennis*-Ausbildung wurde im Juni mit 97.6 g TS/m² erreicht, während das unterirdische Maximum mit 230.1 g TS/m² Anfang August lag. Zu diesem Zeitpunkt wurde auch die höchste Gesamtbiomasse der Krautschicht mit 295.2 g TS/m² bestimmt. Die Novemberernte 1982 stellt sicher nur ein vorläufiges Biomasseminimum im Jahresverlauf dar. Mit 17.4 g TS/m² wurde zu diesem Zeitpunkt der niedrigste Wert an oberirdischer Biomasse, mit 211.7 g TS/m² an Gesamtbiomasse festgestellt.

Ebenso wie bei *A. ursinum* finden bei *M. perennis* erhebliche Biomassenverlagerungen im Jahresverlauf statt. Die oberirdische Biomasse von *M. perennis* wird zum überwiegenden Teil durch die Blatt- und Sproßmasse gebildet. Der Anteil der Blüten und Blütenstiele be-

trug Anfang Mai zur Hauptblütezeit nur 0.6% der oberirdischen Gesamtbiomasse. Die Blattbiomasse war mit 49 g TS/m² Anfang Mai doppelt so hoch wie die Stengelbiomasse. Zum Juni hin nimmt die oberirdische Biomasse noch etwas zu, von da an bis zum Herbst kontinuierlich ab. Im November 1982 war nach der starken Trockenheit im Spätsommer *M. perennis* oberirdisch nur noch in wenigen, mehr oder weniger vertrockneten Exemplaren zu finden.

Bei der Berechnung der oberirdischen Biomasseentwicklung mit Hilfe nichtdestruktiver Verfahren fand KOTHE (1983) auf den vier Dauerprobeflächen 1982 einen ähnlichen zeitlichen Verlauf wie er sich bei HARTMANN (1982) für 1981 erkennen ließ. Mit im Mittel 57.9 g TS/m² lag der Höchstwert der Dauerprobeflächen deutlich unter dem Wert des Vorjahres mit 78.4 g TS/m² (Abb 3). Hierin spiegeln sich die langjährigen Veränderungen in der *Mercurialis perennis*-Ausbildung des Kalkbuchenwaldes wider, wie sie von SCHMIDT (1988) näher beschrieben werden. Durch die Anwendung nichtdestruktiver Methoden konnte gezeigt werden, daß der oberirdische Biomassezuwachs ca. 13% über der maximalen oberirdischen Biomasse liegt, da mehr als die Hälfte aller Sprosse auch nach dem Zeitpunkt des Bestandesmaximums noch deutlich an Gewicht zunehmen.

Die unterirdische Biomasse wird bei *M. perennis* von den dicht unter der Bodenoberfläche horizontal verlaufenden Rhizomen gebildet, von deren Sproßknoten die groben Wurzeln bis in eine Tiefe von 20 bis 25 cm vordringen. Das Maximum der unterirdischen Biomasse von *M. perennis* wurde Anfang August mit 192.6 g TS/m² bestimmt. Die erste Ernte Anfang Mai ergab mit 130.2 g TS/m² die niedrigste unterirdische Biomasse, die bis Mitte Juni nur gering zunahm (141.9 g TS/m²). Ähnlich wie bei *A. ursinum* ist der Anstieg der unterirdischen Biomasse nach dem oberirdischen Biomassemaximum auch bei *M. perennis* auf die Verlagerung von Assimilaten aus den oberirdischen in die unterirdischen Organe zurückzuführen. Anfang August waren auch bereits an den Sproßknoten die Knospen und Ausläufer angelegt, die im folgenden Frühjahr austreiben sollten.

In der *Anemone nemorosa*-Ausbildung erreichte *A. nemorosa* bei der ersten Ernte bereits ihr oberirdisches Biomassemaximum mit 11.9 g TS/m² und bildete zu diesem Zeitpunkt mit 57% den Hauptanteil an der gesamten oberirdischen Krautschichtbiomasse. Bis Ende Mai erfolgte schon eine Abnahme, die auf das Absterben ganzer Individuen zurückzuführen ist. Auffällig gering war 1981 der Anteil der Pflanzen, die Blüten- und Fruchtbildung zeigten. Nur etwa 2% der *A. nemorosa*-Pflanzen blühten, der Anteil der generativen Organe an der oberirdischen TS betrug (mit Blüten und Fruchtsielen) nur 0.8%.

Im Gegensatz zu *A. nemorosa* liegt das oberirdische Biomassemaximum bei den meisten anderen Arten in dieser Fazies im Mai oder später. Vor allem *L. galeobdolon* nimmt zum Sommer hin deutlich zu, so daß das Maximum für die oberirdische Biomasse der gesamten Krautschicht trotz des Rückgangs von *A. nemorosa* im Mai bei 28.1 g TS/m² liegt.

Der größte Teil der unterirdischen Krautschichtbiomasse in der *Anemone nemorosa*-Ausbildung wird durch Rhizome oder andere Speicherorgane gebildet. Bei *A. nemorosa* beträgt der Rhizomanteil 98%, die Wurzeln haben reine Aufnahme- und Leitungsfunktion. Gleichzeitig mit dem oberirdischen Absterben erfolgt auch bei dieser Art eine Verlagerung von Stoffen in unterirdische Speicherorgane, vor allem in die neu gebildeten Rhizomsegmente. Die Mittelwerte der unterirdischen Biomasse der gesamten Krautschicht in der *Anemone nemorosa*-Ausbildung zeigen von April bis Juli eine stete Zunahme, die sich aber auf Grund der Streuungen und der relativ geringen Differenzen nicht sichern ließ. Aus diesem Grunde ergibt sich auch bei der Gesamtbiomasse in der *Anemone nemorosa*-Ausbildung kein ausgeprägter Jahresgang (Abb. 2). Die Werte schwanken zwischen 74.3 g TS/m² im April bis 86.3 g TS/m² im Mai.

4.3. Nettoprimärproduktion

Die Nettoprimärproduktion (NPP) wird heute üblicherweise über Veränderungen in der Biomasse (ΔB), den Verlust durch Streufall (V_A) und Tierfraß (V_K) summiert (MILNER, HUGHES 1968; LARCHER 1984):

$$NPP = \Delta B + V_A + V_K$$

Unter konstanten Bedingungen sollte sich in einem Pflanzenbestand im Klimaxstadium die Biomasse nicht mehr verändern und sich ein dynamisches Gleichgewicht zwischen den jährlichen Stoffgewinnen (NPP bzw. ΔB) und den Verlusten durch Streufall (V_A) und Konsumentenfraß (V_K) einstellen. Im Prinzip sind alle drei Größen auch für die krautigen Arten des Kalkbuchenwaldes unmittelbar bestimmbar. Im einzelnen ergeben sich jedoch eine Reihe von Schwierigkeiten.

Bei der Bestimmung der Biomassenveränderungen durch Ernteverfahren erfordern die hohe räumliche und zeitliche Variabilität einen hohen Flächenbedarf und Arbeitsaufwand, um zu Ergebnissen zu gelangen, die sich statistisch sichern lassen. Da sich die Krautschichtbestände im Kalkbuchenwald aus einer Vielzahl von Arten und Artengruppen mit unterschiedlicher Phänologie zusammensetzen, wurden entsprechend den Vorschlägen von NEWBOULD (1967) sowie MILNER u. HUGHES (1968) bei der Berechnung der Nettoprimärproduktion (Tab. 3) jeweils die in Tab. 1 aufgeführten Lebensformengruppen getrennt betrachtet. Im Vergleich zu einjährigen Pflanzen zeichnen sich die ausdauernden krautigen Waldbodenpflanzen durch eine hohe Verlagerungskapazität aus, wobei die zeitliche Abfolge der Verlagerungen zwischen der ober- und unterirdischen Biomasse sowie einzelnen Pflanzenorganen sehr unterschiedlich sein kann (PERSSON 1975, WERNER 1983). Daher ist auch die Summe aus ober- und unterirdischer Produktion immer größer als die NPP, die man aus der Differenz des Maximums und Minimums der TS des gesamten Pflanzenbestandes errechnet.

Tab. 3: Blattflächenindex (Jahreshöchstwert), Biomassenmaximum und Nettoprimärproduktion (Mindestwert, da nur die jährlichen Biomasseveränderungen ΔB berücksichtigt wurden) der drei Untersuchungsflächen im Kalkbuchenwald. Zusammengestellt nach Angaben von HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982) und EG-GERT (1985). Daten der oberirdischen CO₂-Bilanz nach den Photosynthesemessungen von KRIEBITZSCH (1989).

Vegetationseinheit	Allium ursinum-Ausbildung			Mercurialis perennis-Ausbildung			Anemone nemorosa-Ausbildung		
Blattflächenindex (Datum)	3.08 (17.5.)			1.94 (5.5.)			0.44 (18.5.)		
	ober-	unter-	gesamt	ober-	unter-	gesamt	ober-	unter-	gesamt
	irdisch	irdisch		irdisch	irdisch		irdisch	irdisch	
Biomassenmaximum (g TS m ⁻²)	125.3	193.2	280.1	97.6	230.1	295.2	28.1	62.3	83.7
Nettoprimärproduktion: (g TS m ⁻² a ⁻¹ , kursiv: %-Werte)									
-- Frühjahrsgrüne Kräuter	114.0 (93.0)	114.5 (93.9)	15.2 (91.9)	3.6 (3.7)	10.6 (12.0)	9.9 (5.7)	11.9 (48.0)	10.6 (44.9)	7.7 (30.1)
-- Sommergrüne Kräuter	3.0 (2.4)	4.7 (3.9)	7.3 (3.8)	79.8 (81.3)	64.4 (73.2)	77.8 (68.3)	1.7 (6.9)	4.5 (19.1)	4.8 (18.8)
-- Überwinterndgrüne Kräuter	4.9 (4.0)	1.5 (1.2)	6.4 (3.4)	7.3 (7.4)	4.1 (4.7)	10.2 (9.0)	4.1 (16.5)	3.2 (13.6)	5.5 (21.5)
-- Gräser und Grasartige	0.3 (0.2)	0.9 (0.7)	1.1 (0.6)	2.6 (2.6)	6.2 (7.0)	8.3 (7.3)	1.4 (5.6)	1.7 (7.2)	3.0 (11.7)
-- Baumjungwuchs	0.4 (0.3)	0.4 (0.3)	0.7 (0.4)	4.9 (5.0)	2.7 (3.1)	7.7 (6.8)	5.7 (23.0)	3.6 (15.3)	4.6 (18.0)
-- Gesamte Krautschicht	122.6 (100)	122.0 (100)	190.7 (100)	98.2 (100)	88.0 (100)	113.9 (100)	24.8 (100)	23.6 (100)	25.6 (100)
Oberirdische CO ₂ -Bilanz									
-- 1982 (g TS m ⁻² a ⁻¹)	344.0	(nur Allium		113.0	(nur M. perennis,		-		
-- 1983 (g TS m ⁻² a ⁻¹)	256.0	ursinum)		130.0	A. maculatum, A. europaeum, M. uniflora, H. europaeus)		-		

Im Vergleich der drei untersuchten Krautschicht-Ausbildungen ergibt sich bei der NPP die gleiche Abfolge wie beim BFI und der oberirdischen Biomasse. Danach ist die Stoffproduktion in der *Allium ursinum*-Ausbildung am höchsten. Oberirdisch beträgt hier der jährliche Biomassenzuwachs 122.6 g TS/m^2 , unterirdisch liegt er mit 122.0 g TS/m^2 fast genauso hoch. Die NPP des Gesamtbestands erreicht nur $190.7 \text{ g TS/m}^2 \cdot \text{a}$ und zeigt damit auf, daß Verlagerungsvorgänge zwischen ober- und unterirdischen Pflanzenteilen mindestens mit einem Fünftel am Stoffumsatz beteiligt sind (EGGERT 1985). Frühjahrsgüne Pflanzen, vor allem natürlich *A. ursinum*, sind an dieser NPP mit mehr als 90% beteiligt. Daneben spielen nur noch sommer- und überwinterndgrüne Kräuter eine geringe Rolle.

Die *Mercurialis perennis*-Ausbildung weist in der Summe ihrer Biomasseveränderungen eine oberirdische NPP von $98.2 \text{ g TS/m}^2 \cdot \text{a}$, unterirdisch von $88.0 \text{ g TS/m}^2 \cdot \text{a}$ und insgesamt von $113.9 \text{ g TS/m}^2 \cdot \text{a}$ auf. Verlagerungsvorgänge spielen in dieser Ausbildung, insbesondere bei *M. perennis* selbst, eine noch größere Rolle als in der *Allium ursinum*-Ausbildung. Darauf deutet auch die hohe unterirdische Biomasse mit maximal 230 g TS/m^2 hin, die deutlich über der der *Allium ursinum*-Ausbildung mit 193 g TS/m^2 liegt (Tab. 3). Sommergrüne Kräuter dominieren in der NPP der *Mercurialis perennis*-Ausbildung mit einem Anteil von 70-80%. Alle übrigen Lebensformengruppen haben einen Anteil von durchschnittlich 5-10%.

Deutlich am niedrigsten ist die Stoffproduktion in der *Anemone nemorosa*-Ausbildung, wobei die geringe Zahl von nur drei Ernten vom Frühjahr bis Hochsommer sicher die Ergebnisse - zumindest was die NPP insgesamt betrifft - zu niedrig ausfallen ließ. Nur $24.8 \text{ g TS/m}^2 \cdot \text{a}$ wurden hier oberirdisch produziert, $23.6 \text{ g TS/m}^2 \cdot \text{a}$ waren es unterirdisch und $25.6 \text{ g TS/m}^2 \cdot \text{a}$ insgesamt. Verlagerungsvorgänge sind danach mindestens zur Hälfte am Stoffumsatz beteiligt. Etwa ein Drittel bis zur Hälfte der jährlichen Stoffproduktion entfällt in der *Anemone nemorosa*-Ausbildung auf die frühjahrsgrünen Arten, den Rest teilen sich in etwa gleich hohen Anteilen sommer- und überwinterndgrüne Arten sowie der Baumjungwuchs.

Diese allein auf Grund der Biomassenveränderungen ermittelten Daten stellen nur die Minimumwerte der NPP dar, da darin nicht die Verluste durch Streufall und Herbivorenfraß enthalten sind. In der Vegetationsperiode stirbt ständig ein Teil der oberirdischen Biomasse ab, der rasch verschwindet und bei den Ernten nur unvollkommen mit erfaßt werden kann. Diese Streuverluste sind in erste Linie die Folge von Auswaschungsvorgängen (ANDERSON 1973) und der Tätigkeit von saprophagen Bodentieren im Kalkbuchenwald, vor allem von Regenwürmern (SCHAEFER 1982, 1989; SCHEU, SPRENGEL 1989), die ganze Pflanzenteile in den Boden hineinziehen. Noch schwieriger lassen sich die unterirdischen Streuverluste erfassen, wobei gerade im Feinwurzelbereich mit einem sehr raschen Streuumsatz gerechnet werden muß (SCHAEFER 1989).

Der Herbivorenfraß wurde von HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982), KOTHE (1983) und EGGERT (1985) an Hand der Fraßspuren an den vorherrschenden Krautschichtarten geschätzt. Nach EGGERT (1985) werden *A. ursinum*-Blätter in jährlich unterschiedlichem Ausmaß von minierenden Schwebfliegenlarven befallen, die weniger als 3% der oberirdischen Produktion konsumieren. Bei *M. perennis* beobachteten KOTHE (1982) und EGGERT (1985) bis zum Ende der Vegetationsperiode Blattflächenverluste von maximal 5-10% (vor allem durch Schnecken und phytophage Käfer). Für *L. galeobdolon* gibt EGGERT (1985) maximale Verluste von 10-20% der ehemals vorhandenen Blattfläche an. *A. nemorosa* leidet nach SCHULTZ (1982) nur unter sehr geringem oberirdischen Phytophagenfraß. Der Einfluß des Rehwildes (*Capreolus capreolus*), welches *A. nemorosa* im Frühjahr sehr gern äst (KLÖTZLI 1965, VOSER-HUBER, NIEVERGELT 1975), konnte im Kalkbuchenwald bisher ebensowenig abgeschätzt werden wie der Verlust an unterirdischer Biomasse durch Rhizophage.

5. Diskussion

Die ungleiche Verteilung der Waldbodenvegetation im Kalkbuchenwald findet ihren Ausdruck auch in einer unterschiedlichen Biomassenproduktion. Ein Vergleich von BFI, maximaler oberirdischer Biomasse und NPP (Tab. 3) zeigt, daß es sich bei der *Allium ursinum*-Ausbildung um die produktivste Krautschicht-Ausbildung handelt. Deutlich dagegen abgesetzt ist die *Mercurialis perennis*-Ausbildung, in der durch Mobilisierung von Reserven aus einer hohen unterirdischen Biomasse ein großer Teil der oberirdischen Blatt- und Sproßmasse aufgebaut werden kann. Diese Abstufung steht in guter Übereinstimmung mit den Daten, die KRIEBITZSCH (1989) im Rahmen seiner Gaswechsellmessungen an krautigen Pflanzen im Kalkbuchenwald gewonnen hat (Tab. 3). Vor allem auf Grund des großen BFI, aber auch einer hohen Nettophotosyntheseaktivität erreichte *A. ursinum* den höchsten CO₂-Gewinn aller untersuchten Arten. Nach KRIEBITZSCH (1989) betrug er 1982 256 g TS/m² · a, 1983 auf Grund besserer Lichtbedingungen im Frühjahr sogar 344 g TS/m² · a. Für die *Mercurialis perennis*-Ausbildung, bei der neben *M. perennis* auch *A. maculatum*, *Asarum europaeum*, *Hordelymus europaeus* und *Melica uniflora* berücksichtigt wurden, ergab sich ein oberirdischer Stoffgewinn von 113 g TS/m² · a (1982) bzw. 130 g TS/m² · a (1983, höherer Lichtgenuß im Sommer). Bei einem durchschnittlichen Atmungsverlust von 30% für die unterirdischen Pflanzenteile (SCHULZE 1972, 1982; KÜPERS 1982, 1985; KRIEBITZSCH 1989) verblieben dann eine jährliche NPP von 186 bzw. 241 g TS/m² · a für den *A. ursinum*-Bestand und von 79 bzw. 91 g TS/m² · a für die fünf Arten der *Mercurialis perennis*-Ausbildung. Die über die CO₂-Messungen und die Ernteverfahren bestimmte NPP zeigt damit eine recht gute Übereinstimmung. Für die *Anemone nemorosa*-Ausbildung fehlt eine CO₂-Bilanz bisher. Sicher ist aber in jedem Fall, daß diese Krautschichtfazies die mit Abstand geringste Stoffproduktion unter den untersuchten Kalkbuchenwald-Gesellschaften aufweist.

Ein Vergleich mit der oberirdischen Stoffproduktion der Baumschicht im Kalkbuchenwald des Göttinger Waldes (PELLINEN 1986) sowie der NPP im Moderbuchenwald des Sollings (ELLENBERG et al. 1986) unterstreicht die wichtige Rolle der Krautschicht in nährstoffreichen Wäldern (Tab. 4; ELLENBERG 1986). Zwar ist auch die oberirdische NPP der

Tab. 4: Vergleich der oberirdischen Stoffproduktion im Kalkbuchenwald bei Göttingen und im Moderbuchenwald des Sollings (B1).

Nach Angaben von HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982), EGGERT (1985), ELLENBERG et al.: (1986) und PELLINEN (1986) sowie Heller (mündl. Mitt.).

*: Im Streufall der Baumschicht des Moderbuchenwaldes sind 5% für den Herbivorenfraß (V_K) enthalten.

	Kalkbuchenwald	Moderbuchenwald
Leistungsklasse der Buche	I,3	1967: III,2 1977: II,8
Blattflächenindex der Baumschicht	5.2-5.9	5.8
Nettoprimärproduktion der Baumschicht	g TS m ⁻² a ⁻¹	g TS m ⁻² a ⁻¹
-- δB Biomassenzuwachs (Derbholz, Reisig)	1072	668
-- V _A Streufall		
-- Blätter, Knospenschuppen	331	304*
-- Blüten, Früchte	51	58*
-- Astholz (Grobstreu)	47	33*
Summe ($\delta B + V_A$)	1501 (=100%)	1063 (=100%)
Nettoprimärproduktion der Krautschicht		1.3 (=0.1%)
-- <i>Allium ursinum</i> -Ausbildung	123 (=8.2%)	
-- <i>Mercurialis perennis</i> -Ausbildung	98 (=6.5%)	
-- <i>Anemone nemorosa</i> -Ausbildung	25 (=1.7%)	

Baumschicht im Kalkbuchenwald mit 15.0 t TS/ ha · a (ohne Herbivorenfraß) um mindestens ein Drittel höher als im klimatisch und edaphisch ungünstigerem Solling, wo eine NPP von 10.6 t TS/ha · a (einschließlich Herbivorenfraß) berechnet wurde. Trotz eines günstigeren Lichtklimas während der Schattenphase im Sommer (EBER 1972, EIMERN, EHRHARDT 1985) erreicht die Krautschicht im Moderbuchenwald nur eine oberirdische NPP von 1.3 g TS/m² · a, d.h. 0.1% der oberirdischen NPP der Baumschicht. Im Kalkbuchenwald wurde dagegen eine bis zu 100fach höhere Stoffproduktion der Krautschicht bestimmt: In der *Allium ursinum*-Ausbildung entsprach dies 8.2%, in der *Mercurialis perennis*-Ausbildung 6.5% und selbst in der *Anemone nemorosa*-Ausbildung noch 1.7% der NPP der Baumschicht. Bei diesem Vergleich muß natürlich auch berücksichtigt werden, daß sich die Stoffproduktion der Krautschicht im Kalkbuchenwald überwiegend auf die wenigen Wochen vor der Belaubung im Frühjahr konzentriert und in der Schattenphase nur noch gering ist (EGGERT 1985; KRIEBITZSCH 1989; HELLMOLD, SCHMIDT 1989). Die Baumschicht kann dagegen über fünf bis sechs Monate das volle Tageslicht nutzen.

Bisher fehlen sichere Angaben über die unterirdische NPP der Bäume. Daher ist ein Vergleich mit der Gesamtproduktion der Wälder nicht möglich. Vermutlich würden sich dabei zwischen den Krautschichtausbildungen des Kalkbuchenwaldes bzw. zwischen Kalk und Moderbuchenwald keine grundsätzlich anderen Unterschiede ergeben. Bei all diesen quantitativen Vergleichen sollte aber auch nicht vergessen werden, daß daneben noch erhebliche qualitative Unterschiede zwischen den verschiedenen Elementen der untersuchten Wälder bestehen, die für die Struktur und Funktion dieser Ökosysteme von vielleicht noch größerer Bedeutung sind, als es BFI und NPP allein ausdrücken.

Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Schm 319/5) unterstützt.

Literatur

- ANDERSON J.M., 1973: The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. I. Breakdown, leaching and decomposition. *Oecologia* 12: 251-274.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: (Ed. DIERSCHKE H.). Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. Intern. Ver. Vegetationskunde (Rinteln 1981): 513-539.
- DIERSCHKE H., 1985: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. *Tuexenia* 5: 491-521.
- EBER W., 1972: Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. *Scripta Geobot.* 3: 150 S.
- EGGERT A., 1985: Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. Diss. Univ. Göttingen: 222 S.
- EGGERT A., 1989: Zur saisonalen Kohlenstoff- und Stickstoffdynamik der Krautschichtvegetation eines submontanen Kalkbuchenwaldes. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 167-176
- EIMERN J. van, EHRHARDT O., 1985: Ergebnisse von Strahlungsmessungen über und in einem Buchenwald bei Göttingen 1982-1984. Göttingen (Inst. f. Bioklimatologie Univ.): 17+327+163+315.
- ELLENBERG H., 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 989 S.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN, J. (Ed.), 1986: Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- HARTMANN T., 1982: Zur Biomasseentwicklung von *Mercurialis perennis*-Beständen in einem Kalkbuchenwald. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 99 S.
- HELLMOLD C., SCHMIDT W., 1989: Energiegehalt und Energiebilanz der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. *Verh. Ges. Ökologie* 17: 177-188
- KLÖTZLI F., 1965: Qualität und Quantität der Rehäsung. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich* 38: 1-128.

- KOTHE G., 1983: Biometrische Methoden zur Bestimmung der Stoffproduktion von *Mercurialis perennis* in einem Kalkbuchenwald. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 170 S.
- KOTHE G., 1988: Biometrische Bestimmung der Biomasse und Blattfläche von *Mercurialis perennis*-Beständen. Flora 180: 203-221.
- KOTHE G., 1989: Jahreszeitliche Populationsdynamik in *Mercurialis perennis*-Beständen. Verh. Ges. Ökol. 17: 159-166.
- KRIEBITZSCH W.U., 1989: CO₂- und H₂O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem Kalkbuchenwald nahe Göttingen. Verh. Ges. Ökol. 17: 189-202.
- KÜPPERS M., 1982: Kohlenstoffhaushalt, Wasserhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandortes. Diss. Univ. Bayreuth: 222 S.
- KÜPPERS M., 1985: Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. IV. Growth form and partitioning. Oecologia 66: 343-352.
- LARCHER W., 1984: Ökologie der Pflanzen. 4. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 403 S.
- MILNER C., HUGHES R.E., 1968: Methods for the measurement of the primary production of grassland. IBP Handbook 6: 70 S.
- NEWBOULD P.J., 1967: Methods for estimating the primary production of forests. IBP Handbook 2: 62 S.
- PELLINEN P., 1986: Biomasseuntersuchungen in einem Kalkbuchenwald. Diss. Univ. Göttingen: 145 S.
- PERSSON H., 1975: Deciduous woodland at Andersby, Eastern Sweden: Fieldlayer and below-ground production. Acta Phytogeogr. Suec. 62: 80 S.
- REICHARDT C., 1982: Stickstoff-Nettomineralisation im Boden eines Kalkbuchenwaldes. Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 34: 33-38.
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. Drosera 82: 75-84.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.
- SCHEU S., SPRENGEL T., 1989: Die Rolle endogäischer Regenwürmer im Ökosystem Kalkbuchenwald und ihr Zusammenwirken mit saprophagen Makroarthropoden. Verh. Ges. Ökol. 17: 237-243.
- SCHMIDT W., 1988: Langjährige Veränderungen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dau-erflächenuntersuchungen). Tuexenia 8: 327-338.
- SCHULTZ R., 1982: Zur Biomasseentwicklung von *Anemone nemorosa*-Beständen in einem Kalkbuchenwald. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 108 S.
- SCHULZE E.-D., 1972: Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO₂-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. Oecologia 9: 235-258.
- SCHULZE E.-D., 1982: Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. Enc. Pl. Physiol., NS 12B: 616-676.
- VOSER-HUBER M.L., NIEVERGELT B., 1975: Feeding behaviour of roe deer. Z. Jagdwiss. 21: 197-215.
- WERNER W., 1983: Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt einiger Pflanzenbestände. Scripta Geobot. 16: 95 S.

Adresse

Prof. Dr.W. Schmidt
Lehrstuhl f. Geobotanik Univ.
Untere Karspüle 2
D-3400 Göttingen

Dipl.-Biol. T. Hartmann
Inst. f. Biologie TU (FB 14)
Franklinstr. 28/29
D-1000 Berlin 10

Dipl.-Biol. G. Kothe-Heinrich
Morphologie (FB 19 GH)
Heinrich-Plett-Str. 40
D-3500 Kassel

Dipl.-Biol. R. Schultz
Landschaftsökologie (FB 13 GH)
Henschelstr. 2
D-3500 Kassel

Jahreszeitliche Populationsdynamik in *Mercurialis perennis*-Beständen

Gabriele Kothe-Heinrich

Synopsis

Seasonal dynamics of shoot populations of *Mercurialis perennis* L. growing in dense stands were studied in a *Melico-Fagetum* on limestone. The meta-population develops a hierarchic structure dependant on the date of emergence of the shoots: shoots that are recruited early in the season are significantly higher and have more leaves than later recruited shoots. Survival is longest for the early recruited shoots, the lifespans subsequently decreasing with advancing date of emergence. A significant correlation of shoot height with life expectancy is found. It is suggested that the decreasing amount of assimilates stored in the rhizome and the increasing competition for light may contribute to the weaker condition of the late-emerged shoots. The fertile shoots are the first to emerge and develop into the dominant members of the population. As a result, in terms of biomass 35% of the population was fertile, although in terms of shoot number it was only 18%. Fertile shoots have longer survival rates than sterile shoots, ensuring that the seeds can reach maturity before shoot death occurs.

Competition, emergence order, fertility, *Mercurialis perennis*, polycormone, population dynamics, survival.

1. Einführung

Die Waldpflanze *Mercurialis perennis* L. (*Euphorbiaceae*) bildet in jeder Vegetationsperiode neue Bestände oberirdischer Sprosse. Jeweils 5-200 Sprosse gehören zu einem Polykormon und sind durch ein verzweigtes Rhizomsystem untereinander verbunden (FALIŃSKA 1982). In dichten Beständen sind die Grenzen der Polykormone (= Individuen) oberirdisch meist nicht erkennbar. Da die Polykormone auch fragmentieren, können benachbarte Sprosse I) genetisch identisch/miteinander verbunden, II) genetisch identisch/getrennt und III) genetisch verschieden sein. Als Einheiten des Wachstums und der reproduktiven Vorgänge verhalten sich die Sprosse in mancher Hinsicht wie Individuen; allerdings ist ungeklärt, inwieweit sie funktional unabhängig sind (HUTCHINGS 1975).

Die jahreszeitliche Dynamik in einer solchen Sproßpopulation (Meta-Population) soll hier untersucht werden, mit Schwerpunkt auf folgenden Fragen:

- Wie wirkt sich die Reihenfolge des Erscheinens auf die weitere Entwicklung der Sprosse aus? Da sich während des Austreibens die Rhizomvorräte erschöpfen, ist für später erscheinende Sprosse ein Wettbewerbsnachteil zu vermuten.
- Lassen sich Unterschiede zwischen fertilen und sterilen Sprossen nachweisen?

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Untersuchungen wurden im Göttinger Wald, etwa 8 km östlich von Göttingen durchgeführt. Der vorherrschende Bodentyp des Muschelkalkplateaus (ca. 420 m ü.d.M.) ist eine flachgründige Rendzina; stellenweise kommen mittelgründige Parabraunerden vor, wo eine dünne Lößlehmschicht den Kalk überlagert. In dem ca. 110jährigen frischen Kalkbuchenwald (*Melico-Fagetum*, Sub.-Ass.-Gruppe von *Lathyrus vernus*; DIERSCHKE, SONG 1982) herrscht in der Krautschicht ein relativer Lichtge-
nuß von 2-5%. Auf 4 Dauerflächen (1 m x 1 m) wurde ein dichter Bestand von *Mercurialis perennis* während der Vegetationsperiode 1982 in regelmäßigen Intervallen demographisch untersucht. Jeder neuerscheinende Sproß wurde mit einem nummerierten Nelkenring versehen. Höhe, Blattzahl, Sterilität bzw. Geschlecht des Sprosses sowie das Auftreten von Krankheiten wurden notiert. Durch ein biometrisches Verfahren (KOTHE 1988) wurde die Biomasse jedes Sprosses ermittelt. Die Lebensdauer wurde als Differenz zwischen dem Tag der Beringung und dem Tag des Absterbens berechnet.

3. Ergebnisse

3.1 Entwicklung der Sproßpopulation

Ausgelöst durch die zunehmende Erwärmung des Bodens erfolgte in der letzten Märzwoche ein exponentieller, sprunghafter Anstieg der Sproßdichte. Die Sproßdichte erreichte ihr Maximum (223-321 Sprosse/m²) zu Beginn der Belaubung der Baumschicht Mitte Mai (Abb. 1). Während der Schattenphase des Waldes setzte ein nahezu linearer Rückgang ein, was auf ein zunehmendes Todesrisiko hinweist. Bedingt durch die extreme Sommer-trockenheit gingen die Pflanzen auf den flachgründigen Rendzina-Flächen schneller zu-
rück als auf der mittelgründigen Parabraunerde. Einen vergleichbaren linearen Rückgang wies auch HUTCHINGS (1975) für *Mercurialis* in lichten Wäldern in England nach.

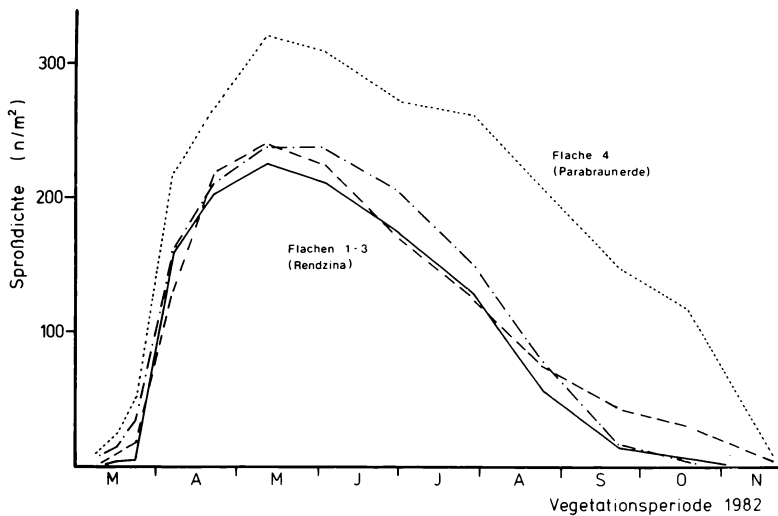


Abb. 1: Sproßdichte von *Mercurialis* auf den Dauerflächen während der Vegetationsperiode 1982.

3.2 Einfluß des Zeitpunkts des Erscheinens

Im Frühjahr bildete sich in der Sproßpopulation rasch eine Hierarchie aus, die von der Reihenfolge des Austreibens der Sprosse bestimmt wurde: Früh erschienene Sprosse wurden deutlich größer und entwickelten mehr Blätter als später erschienene Sprosse

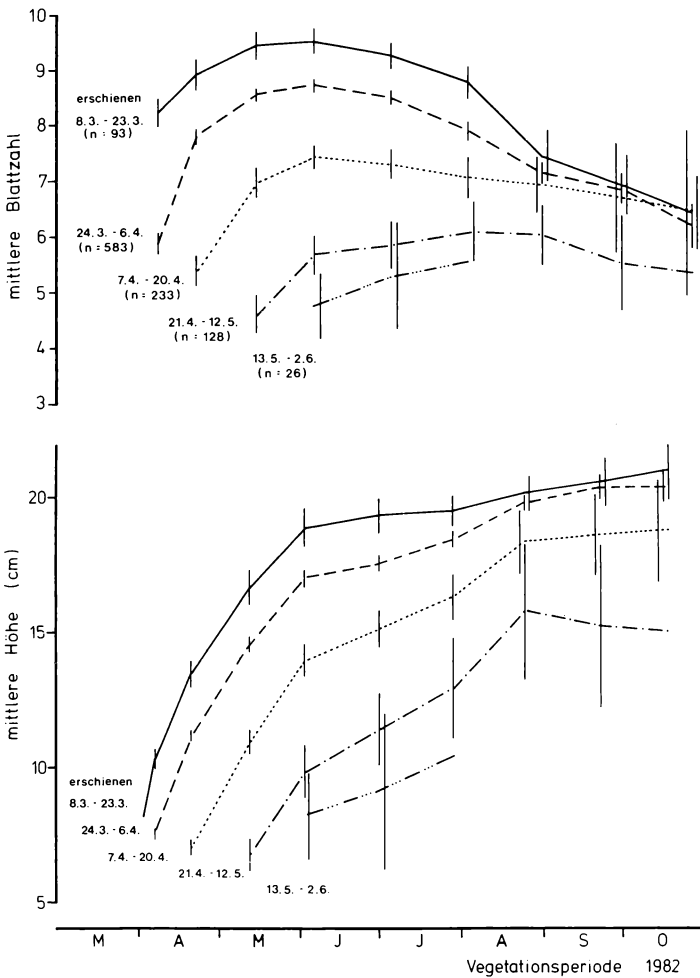


Abb. 2: Mittlere Sproßhöhe und Blattzahl von *Mercurialis* in Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Erscheinens.
(Mit 95%-Konfidenzintervall)

(Abb. 2). Diese Rangfolge blieb während des ganzen Sommers bestehen. Blattverluste führten zu der Abnahme der mittleren Blattzahl im Spätsommer. Der Anstieg der mittleren Höhe im Spätsommer spiegelt nicht Wachstumsvorgänge, sondern ein vorzeitiges Absterben der kleinsten Sprosse wider. Je größer ein Sproß im Mai war, desto höher war seine Lebenserwartung (Abb. 3). Dieser Zusammenhang ließ sich sowohl für fertile und sterile Sprosse getrennt als auch für sämtliche Sprosse nachweisen, so daß eine Inhomogenitäts-Korrelation ausgeschlossen werden kann.

Da die größeren Sprosse meist früher erschienen waren, kommt die Beziehung zwischen Lebensdauer und Höhe letztlich durch den Einfluß des Austriebzeitpunkts zustande. Während 50% der früh erschienenen Sprosse bis August/September überlebten, starben 50% der späteren Sprosse schon bis Juni/Juli wieder ab (Abb. 4). Die Lebensdauer war von der Reihenfolge des Erscheinens signifikant abhängig (Abb. 5). Die Ergebnisse sprechen für einen Wettbewerbsnachteil der späteren Sprosse.

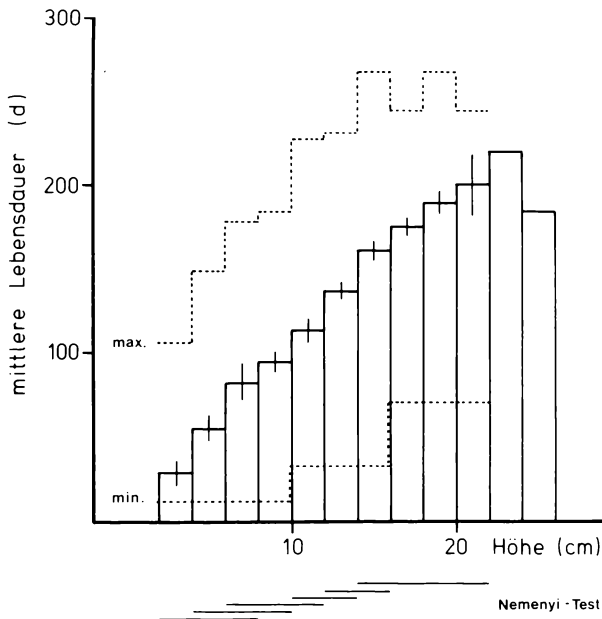


Abb. 3: Mittlere Lebensdauer von *Mercurialis* in Abhängigkeit von der Sproßhöhe am 12.05.82.
(Mit 95%-Konfidenzintervall und nichtparametrischem Nemenyi-Test)

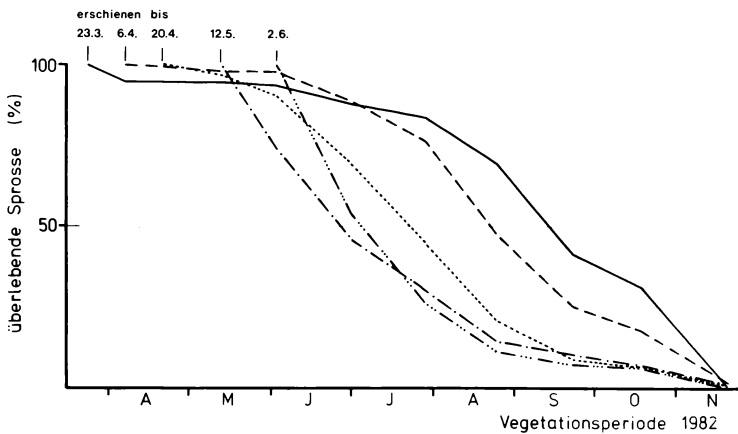


Abb. 4: Überleben der zu verschiedenen Zeiten erschienenen *Mercurialis*-Sprosse.

3.3 Einfluß der Fertilität

Nur 18% der Population waren fertile Sprosse; diese gehörten zu den dominierenden Mitgliedern der Population. Sie waren signifikant größer und blattreicher als sterile Sprosse (Abb. 6). Ihr Anteil an der oberirdischen Biomasse wurde mit 35% berechnet. Die fertilen Sprosse erschienen zeitiger im Frühjahr als sterile Sprosse und überlebten länger (Abb. 7, Tab. 1). Unterschiede zwischen den Geschlechtern konnten auf Grund der geringen Zahl männlicher Sprosse (178 weiblich, 11 männlich) nicht statistisch nachgewiesen werden.

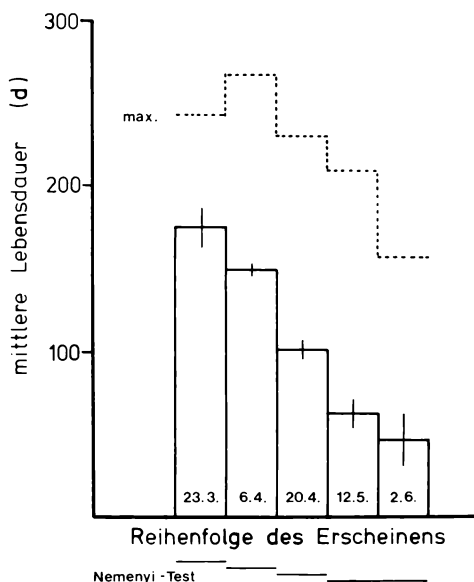


Abb. 5: Mittlere Lebensdauer von *Mercurialis* in Abhängigkeit von der Reihenfolge des Erscheinens.
(Mit 95%-Konfidenzintervall und nichtparametrischem Nemenyi-Test)

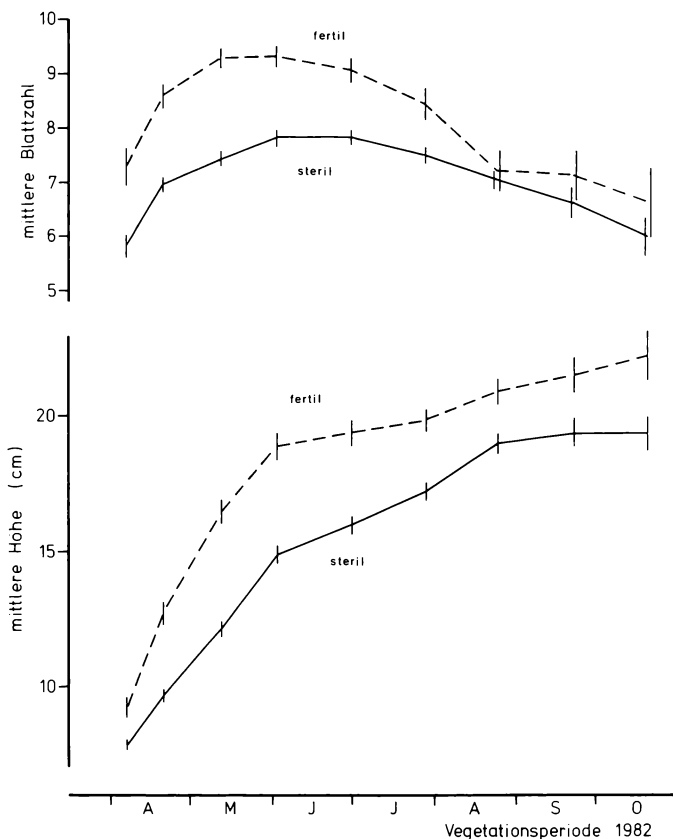


Abb. 6: Mittlere Sproßhöhe und Blattzahl von fertilen und sterilen *Mercurialis*-Sprossen während der Vegetationsperiode 1982.
(Mit 95%-Konfidenzintervall)

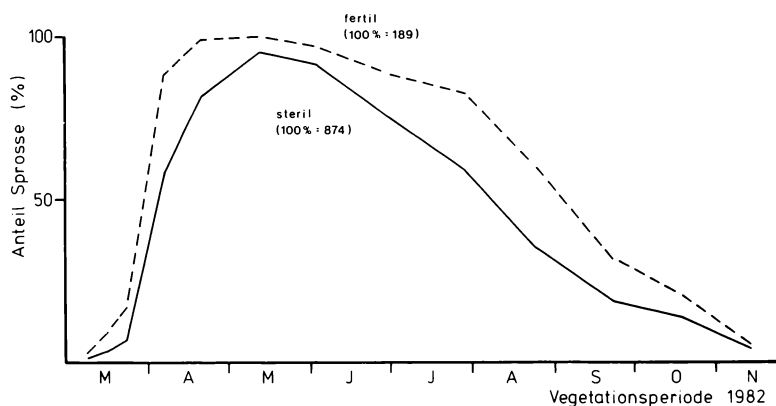


Abb. 7: Erscheinen und Überleben der fertilen und sterilen *Mercurialis*-Sprosse während der Vegetationsperiode 1982.

Tab. 1: Mittlere Lebensdauer der *Mercurialis*-Sprosse in Tagen (mit Standardfehler).

(Bodentyp)		fertil	steril
Probefläche			
(Rendzina)			
Fläche 1		147 ± 5	105 ± 4
Fläche 2		150 ± 8	108 ± 4
Fläche 3		160 ± 6	116 ± 4
(Parabraunerde)			
Fläche 4		176 ± 8	147 ± 4
Gesamt		156 ± 4	123 ± 2

4. Diskussion

Die rasche Entwicklung der Rhizom-Perennen im Frühjahr geschieht vorwiegend auf Kosten der im Rhizom gespeicherten Assimilate. Später erscheinende Sprosse verfügen nicht nur über geringere Rhizomreserven, sondern werden durch ihre größeren Nachbarsprosse auch stärker beschattet, so daß bei ihnen eine schwächere Konstitution zu erwarten ist. Andererseits könnte ein solcher Wettbewerbsnachteil dadurch kompensiert werden, daß sie von den kräftigeren Sprossen durch Stoffverlagerungen - passiv oder aktiv - mitversorgt werden (HUTCHINGS, BARKHAM 1976).

Für einen starken Wettbewerb um die Rhizomreserven und das Licht spricht jedoch die deutliche Abhängigkeit der Vitalität vom Zeitpunkt des Erscheinens, die in dieser Studie an *Mercurialis perennis* nachgewiesen werden konnte. Die eher erschienenen Sprosse wurden größer, hatten mehr Blätter, blühten häufiger und lebten länger als die später erschienenen Sprosse. Das Risiko, Spätfrösten zum Opfer zu fallen, war gering, verglichen mit den Wettbewerbsvorteilen des frühen Austreibens (vgl. Abb. 4). Bereits HUTCHINGS (1975) beobachtete bei zuletzt erschienenen *Mercurialis*-Sprossen eine geringe Größe und frühzeitiges Absterben. Eine Dominanz der zuerst erschienenen Sprosse wurde auch

an *Solidago canadensis* festgestellt (BRADBURY 1981). Die Sprosse von Rhizom-Perennen verhalten sich beim Aufbau einer Hierarchie somit ähnlich wie die Keimlinge vieler Arten, deren zuerst gekeimte Samen sich zu den dominanten Pflanzen der Population entwickeln (ROSS, HARPER 1972; HARPER 1977; WEAVER, CAVERS 1979; GROSS 1980; LIDDLE et al. 1982).

WILSONs (1968) Vermutung, daß fertile *Mercurialis*-Sprosse früher erscheinen, konnte hier bestätigt werden: Als eher erscheinene Sprosse wuchsen sie zu den größten Pflanzen heran. Unterschiede in der Höhe von fertilen und sterilen *Mercurialis*-Sprossen wurden auch in England (HUTCHINGS 1975) und Polen beobachtet (FALIŃSKA 1982). Generell scheint bei vielen Arten das Blühen und Fruchten auf die großen Sprosse beschränkt zu sein (BIERZYCHUDEK 1982), die neben anderen Wachstumsvorgängen noch genügend Energie für diese reproduktiven Prozesse zur Verfügung haben (BRADBURY 1981).

Der Zusammenhang zwischen Lebensdauer und Sproßgröße (HUTCHINGS 1975; HUTCHINGS, BARKHAM 1976; eigene Untersuchungen) scheint nicht nur *Mercurialis*, sondern auch für zahlreiche andere Arten charakteristisch zu sein (FORD, NEWBOULD 1970; WHITE, HARPER 1970; HARPER, WHITE 1974; BRADBURY 1981; NEWELL et al. 1981; GRACE, WETZEL 1981). Als größte Pflanzen der Population zeichneten sich die fertilen *Mercurialis*-Sprosse durch eine lange Lebensdauer aus, eine Anpassung, die garantiert, daß die befruchteten Samenanlagen auch ausreifen können, und somit die erfolgreiche sexuelle Reproduktion der Population sichert.

Mein Dank gilt Jutta Czernitzki für ihre Unterstützung bei der Datenerfassung im Gelände.

Literatur

- BIERZYCHUDEK P., 1982: Life history and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytol.* 90: 757-776.
- BRADBURY I.K., 1981: Dynamics, structure and performance of shoot populations of the rhizomatous herb *Solidago canadensis* L. in abandoned pastures. *Oecologia (Berl.)* 48: 271-276.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: (Red. DIERSCHKE H.): Struktur und Dynamik von Wäldern. *Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk. (Rinteln 1981)*. Vaduz (Cramer): 513-539.
- FALIŃSKA K., 1982: The biology of *Mercurialis perennis* L. polycormones. *Acta soc. bot. Pol.* 51: 127-148.
- FORD E.D., NEWBOULD P.J., 1970: Stand structure and dry weight production through the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) coppice cycle. *J. Ecol.* 58: 275-296.
- GRACE J.B., WETZEL R.G., 1981: Effects of size and growth rate on vegetative reproduction in *Typha*. *Oecologia* 50: 158-161.
- GROSS K.L., 1980: Colonization by *Verbascum thapsus* (mullein) of an old-field in Michigan: Experiments on the effects of vegetation. *J. Ecol.* 68: 919-927.
- HARPER J.L., WHITE J., 1974: The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- HARPER J.L., 1977: Population biology of plants. London/New York/San Francisco (Academic Press).
- HUTCHINGS M.J., 1975: The dynamics of shoot populations of a woodland perennial herb (*Mercurialis perennis* L.) growing in pure stands. Ph. D. Thesis University of East Anglia.
- HUTCHINGS M.J., BARKHAM J.P., 1976: An investigation of shoot interactions in *Mercurialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb. *J. Ecol.* 64: 723-743.
- KOTHE G., 1988: Biometrische Bestimmung der Biomasse und Blattfläche von *Mercurialis perennis*-Beständen. *Flora* 180: 203-221.
- LIDDLE M.J., BUDD C.S.J., HUTCHINGS M.J., 1982: Population dynamics and neighbourhood effects in establishing swards of *Festuca rubra*. *Oikos* 38: 52-59.

NEWELL S.J., SOLBRIG O.T., KINCAID D.T., 1981: Studies on the population biology of the genus *Viola*. III. The demography of *Viola blanda* and *Viola pallens*. J. Ecol. 69: 997-1016.

ROSS M.A., HARPER J.L., 1972: Occupation of biological space during seedling establishment. J. Ecol. 60: 77-88.

WEAVER S.E., CAVERS, P.B., 1979: The effect of date of emergence and emergence order on seedling survival rates in *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. Can. J. Bot. 57: 730-738.

WHITE J., HARPER J.L., 1970: Correlated changes in plant size and number in plant populations: J. Ecol. 58: 467-485.

WILSON J.F., 1968: The control of density in some woodland plants. Diss. Univ. of Lancaster.

Adresse

Dipl.-Biol. G. Kothe-Heinrich
 Arbeitsgruppe Morphologie u. Systematik d. Pflanzen
 FB 19, Gesamthochschule
 Heinrich-Plett-Str. 40
 D-3500 Kassel

Zur saisonalen Kohlenstoff- und Stickstoffdynamik der Krautschichtvegetation eines submontanen Kalkbuchenwaldes

Andreas Eggert

Synopsis

In a submontane beech forest on limestone (NW-Germany) the seasonal carbon (C) and nitrogen (N) budget of the herb layer dominated by *Allium ursinum* L. was investigated. At leaf expansion of the tree canopy in May a maximum of 125 g C/m^2 was stored in the herb stratum. A corresponding value of 4.8 g N/m^2 was found. On the basis of a compartment model the net primary production during spring was estimated to be 88 g C/m^2 . The net uptake of nitrogen was 2.1 g N/m^2 . The contribution of internal N-translocation to the total N-demand of the *Allium ursinum* stand was at least 74%. The share of the herb layer in the litter production of the woodland ecosystem amounted to 10-20% ($34 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$) with respect to carbon and 20-30% ($2\text{-}3 \text{ g N/m}^2 \cdot \text{a}$) with respect to nitrogen.

Allium ursinum, beech forest, carbon budget, herb layer, litter production, nitrogen budget, primary production, spring geophytes.

1. Einführung

In den Laubwäldern der gemäßigten Zone ist die Krautschicht meist mit weniger als einem Prozent an der gesamten Phytomasse des Ökosystems beteiligt (Literaturübersicht: EG-GERT 1985). Allerdings setzen die Waldbodenpflanzen ihre organische Substanz sehr viel rascher um als die überwiegend aus nährstoffarmen und verholzten Gewebe bestehenden Bäume. Die Krautschicht kann deshalb einen wesentlichen Anteil an der Primärproduktion und den Bioelementflüssen der Waldgesellschaft haben.

Die Streu der Krautschichtpflanzen besitzt in der Regel einen höheren Nährstoffgehalt und ist leichter abbaubar als beispielsweise die Laubstreu der Buche. Die Krautschichtvegetation stellt daher eine wichtige Nahrungsquelle für die Bodenfauna dar (SCHAEFER 1982) und trägt zur Aufrechterhaltung eines günstigen biologischen Bodenzustandes bei (WITTICH 1944).

Im Rahmen des Forschungsprojekts 'Ökosysteme auf Kalkgestein', welches den Materie- und Energiefluß eines Kalkbuchenwaldes zum Gegenstand hatte, wurde das Kompartiment 'Krautschicht' auf seinen Umsatz an den qualitativ wie auch quantitativ wichtigen Bioelementen Kohlenstoff und Stickstoff hin untersucht. Die Krautschicht weiter Teile des Gebietes wird von *Allium ursinum* dominiert (DIERSCHKE, SONG 1982). Dieser dichte Bestände bildende Frühjahrsgeophyt nutzt für seine Stoffproduktion ausschließlich die wenigen Wochen bis zum Laubaustrieb der Buche und bevorzugt nährstoffreiche, gut durchfeuchtete Böden sowie ein nicht zu lufttrockenes Mikroklima (ELLENBERG 1986).

2. Untersuchungsgebiet

2.1 Lage und Geologie

Die Probefläche liegt am östlichen Rand des Göttinger Waldes (51°32'N, 10°3'E) in submontaner Höhenstufe (420 m ü.d.M.) auf einem schwach nach NNW geneigten Muschelkalkplateau (Oberer Weilenkalk mu₂ mit periglazialen Lößeinwehungen).

2.2 Klima

Das Gebiet läßt sich dem subatlantischen Mittelgebirgsklima zuordnen. Für die Probefläche ist eine um ca. 1.8 °C niedrigere Jahresmitteltemperatur sowie eine um ca. 15% höhere jährliche Niederschlagssumme anzunehmen als für die Wetterstation Göttingen mit 8.7 °C und 613 mm.

2.3 Boden

Es handelt sich um die kleinräumig wechselnden Bodentypen einer Muschelkalk-Bodengesellschaft. Diese flach- bis mittelgründigen, biologisch sehr aktiven Böden (Probefläche: Terra fusca-Rendzina, Rendzina und Terra fusca) befinden sich noch überwiegend im Kohlensäure/Karbonat-Pufferbereich und bieten der Vegetation eine ausreichende Nährstoffversorgung (Meiwe, pers. Mitt., EGGERT 1985). Dagegen ist ihre Nutzwasserkapazität gering (BRUMME 1986, GERKE 1986).

2.4 Vegetation

Das Alter des naturnahen geschlossenen Buchenhochwaldes der eigentlichen Probefläche beträgt ca. 100 Jahre (PELLINEN 1986). Die Baumschicht wird fast ausschließlich von *Fagus sylvatica* gebildet; nur vereinzelt sind *Fraxinus excelsior* und *Acer platanoides* beigemischt. Der Aspekt der geophytenreichen Krautschicht ist dort im Frühjahr von *Allium ursinum* geprägt. Weitere frühjahrsgrüne Arten sind *Anemone nemorosa* und *Arum maculatum*. Später treten die sommergrüne Art *Mercurialis perennis* sowie die überwinterndgrünen Arten *Asarum europaeum* und *Lamium galeobdolon* stärker in Erscheinung. Baumjungwuchs und Gräser spielen keine Rolle.

3. Untersuchungsmethoden

Den Vegetations- und Bodenuntersuchungen liegen mehr als 120 Proben von 1 m² Fläche zugrunde, die im Mai 1981 abgesteckt wurden. Jeweils 10 Probequadrate wurden zufallsmäßig einem von 9 Ernteterminen im folgenden Jahr zugewiesen. Bei der Entnahme der oberirdischen Phytomasse wurden die Pflanzen unmittelbar über der Mineralbodenoberfläche abgeschnitten. Zur Gewinnung der unterirdischen Phytomasse wurde im inneren Bereich der Probequadrate ein Bodenmonolith von 0.5 m Seitenlänge bis zum Kalkuntergrund freigelegt. Dieser wurde zerteilt und im Labor über Kastensieben behutsam mit fließendem Wasser behandelt, so daß die unterirdischen Pflanzenteile ausgelesen werden konnten.

Grundsätzlich wurde die Phytomasse getrennt in Biomasse (lebende pflanzliche Substanz), Nekromasse (offensichtlich abgestorbene, jedoch noch mit der lebenden Pflanze verbundene Substanz) und Streumasse (abgestorbene, nicht mehr mit der lebenden Pflanze verbundene Substanz). Darüber hinaus erfolgte eine Sortierung nach Arten, Entwicklungsstadien (bei *Allium ursinum*) und Pflanzenteilen.

Zur Bestimmung der Trockensubstanz (TS) wurden die Proben bei 105°C getrocknet. Das Material konnte anschließend gasanalytisch (Erba Science) auf den Gehalt an Kohlenstoff (C) und Gesamtstickstoff (N) untersucht werden. Für die Einzelproben von den jeweils 10 Probequadraten ergaben sich beim C-Gehalt Variationskoeffizienten von 1.6 - 2.4%, beim N-Gehalt von 2-12% und beim C/N-Verhältnis von 4-13%. Die Streuung der C- und N-Vorräte ist somit im wesentlichen durch die vergleichsweise hohe Streuung der TS-Vorräte (Variationskoeffizient bei *Allium ursinum* ca. 20-30%) bedingt.

Die anderen Krautschichtarten weisen eine noch größere räumliche Variabilität auf als *Allium ursinum*. Ihre TS-Vorräte sowie die betreffenden C- und N-Vorräte konnten nicht durch direkte Probenahme bestimmt werden, sondern ließen sich nur regressionsanalytisch ermitteln. Dazu wurden mit Hilfe von nicht-destruktiven Methoden sowohl auf den jeweiligen Erntequadraten wie auch auf zusätzlichen Dauerquadraten geeignete Schätzparameter erhoben (EGGERT 1985).

4. Ergebnisse

4.1 C-Vorräte

Im untersuchten Krautschichtbestand erreicht der C-Vorrat der Biomasse seinen Höchstwert von 124.5 g C/m² (280.1 g TS/m²) Mitte Mai. Die gesamte Phytomasse umfaßt zu diesem Zeitpunkt 128.0 g C/m² (288.4 g TS/m²). Anfang Juni sind 16.2 g C/m² (40.2 g TS/m²) in der Nekro- und Streumasse gebunden (Tab. 1).

Tab. 1: Kohlenstoffvorräte (g C/m²) der Krautschichtvegetation im Jahresverlauf 1982.

		15.2.	15.3.	5.4.	26.4.	17.5.	7.6.	28.6.	2.8.	8.11.
Frühjahrsgrüne Kräuter	oberirdisch	38	295	1315	2612	2742	736	403	6	-
	unterirdisch	3214	2377	1929	1588	1389	2886	2916	3095	2362
	insgesamt	3253	2672	3243	4201	4132	3622	3320	3101	2362
Sommergrüne Kräuter	oberirdisch	10	12	39	57	124	102	84	21	-
	unterirdisch	208	198	207	262	231	256	271	239	172
	insgesamt	218	210	246	319	354	358	355	259	172
Überwinterndgrüne Kräuter	oberirdisch	122	122	158	174	230	170	139	121	87
	unterirdisch	63	71	79	91	90	70	97	80	71
	insgesamt	185	193	237	265	320	239	236	201	158
Gräser	oberirdisch	-	-	-	-	-	-	9	-	-
	unterirdisch	-	-	-	-	-	-	17	-	-
	insgesamt	-	-	-	-	-	-	26	-	-
Baumjungwuchs	oberirdisch	-	-	-	-	-	-	11	-	-
	unterirdisch	-	-	-	-	-	-	5	-	-
	insgesamt	-	-	-	-	-	-	15	-	-
Biomasse der Krautschichtvegetation *	oberirdisch	170	429	1512	2843	3096	1008	626	148	87
	unterirdisch	3485	2646	2215	1941	1710	3211	3284	3414	2605
	insgesamt	3655	3075	3727	4784	4805	4219	3910	3561	2692
Nekro- und Streumasse der Krautschichtvegetation *	oberirdisch	0	4	6	10	8	728	51	61	5
	unterirdisch	44	16	22	29	94	89	79	83	37
	insgesamt	44	20	29	39	102	817	130	145	42

* ohne Gräser und Baumjungwuchs

Die saisonale C-Dynamik der Krautschicht wird hauptsächlich von *Allium ursinum* (Abb. 1) bestimmt. Der Anteil der übrigen Arten nur etwa 20% beträgt. Bei *Allium ursinum* nimmt bis Anfang April der C-Vorrat der austreibenden Laubblätter auf Kosten der vorjährigen Zwiebeln und Grobwurzeln zu. Im folgenden sind hohe photosynthetische C-Gewinne zu verzeichnen. Aus den Basalteilen der Laubblätter bilden sich die diesjährigen Zwiebeln. Ebenso entwickeln sich nun die diesjährigen Grobwurzeln sowie die Blütenstände und Schäfte. Mitte Mai wird infolge der Belaubung der Buchen das Strahlungsangebot für die Krautschicht drastisch reduziert (EHRHARDT, RIEDINGER 1984), und die Seneszenz der Laubblätter von *Allium ursinum* beginnt. Die C-Menge vergilbter Blattspreiten vermindert sich bis Anfang Juni auf 48% des Wertes von Mitte Mai. Währenddessen werden den diesjährigen Zwiebeln und Grobwurzeln sowie den reproduktiven Organen weiterhin C-Verbindungen zugeführt. In der zweiten Jahreshälfte verringern sich die C-Vorräte der Zwiebeln und der Wurzeln auf Grund starker Atmungs- und Streuverluste um etwa 50%. Größere Mengen an Nekro- und Streumasse werden durch die Seneszenz der vorjährigen Zwiebeln im Mai, der oberen Teile der Laubblätter Anfang Juni sowie der Blütenstände und Schäfte im Juli erzeugt. Neue Streu entsteht auch mit dem Absterben einzelner Pflanzen, vor allem in der Zeit bis Anfang April. Auf die reifen Samen entfallen im Juli 2.1 g C/m².

4.2 N-Vorräte

Für die Krautschicht insgesamt belaufen sich die N-Vorräte der Biomasse Ende April auf 4.78 g N/m² und Mitte Mai auf 4.81 g N/m². Die gesamte Phytomasse erreicht Anfang Ju-

C-Vorrat (g·m⁻²)
Allium ursinum

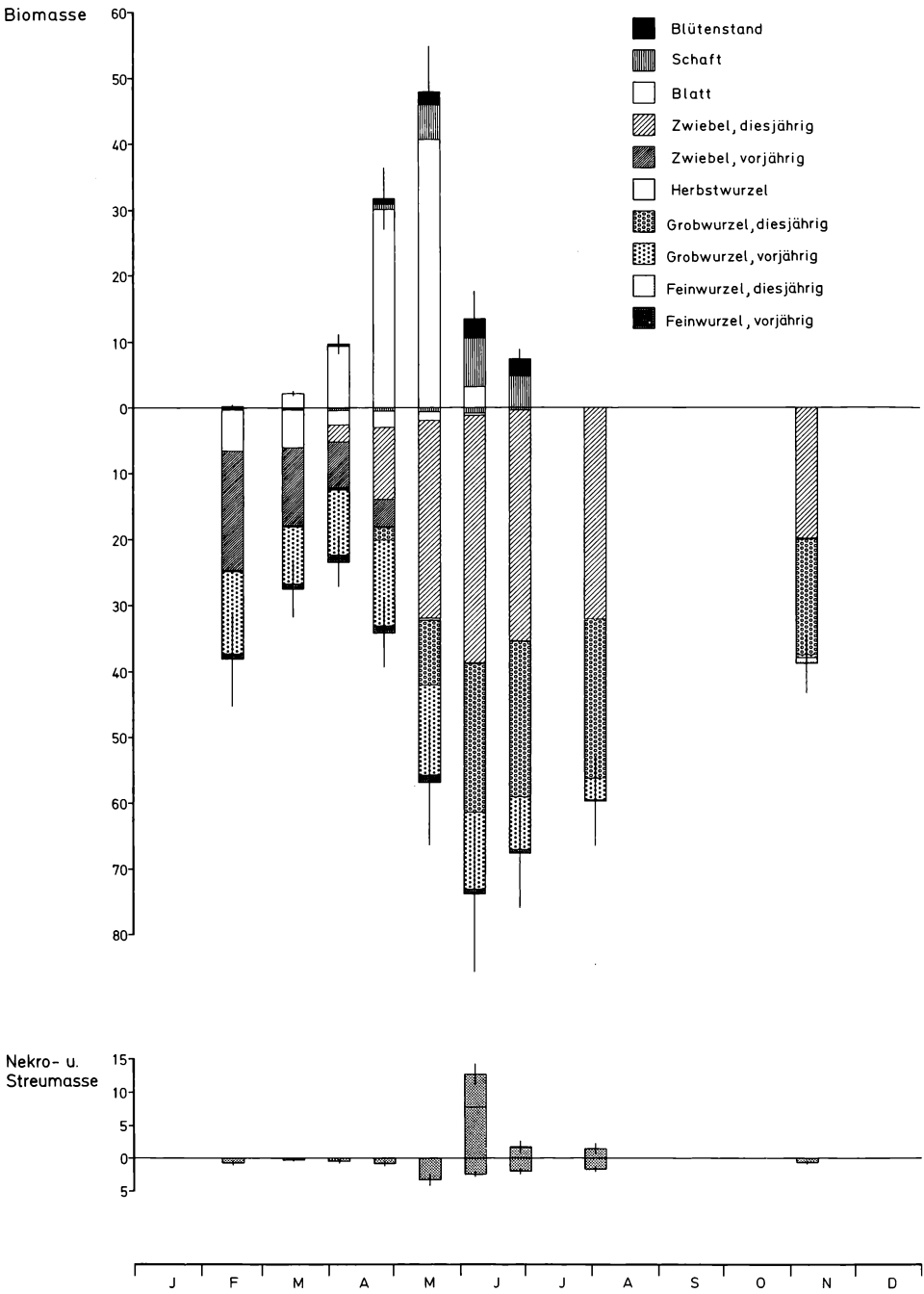


Abb. 1: Kohlenstoffvorräte von *Allium ursinum* im Jahresverlauf 1982.
Oberirdisch: obere Ordinate, unterirdisch: untere Ordinate, $\bar{x} \pm 95\%$ -Konfidenzintervall.
Die Keimlingspflanzen, welche Mitte Mai einen Vorrat von 0.97 ± 0.30 g C/m² aufweisen, sind in der Darstellung nicht berücksichtigt.

N-Vorrat (g·m⁻²)
Allium ursinum

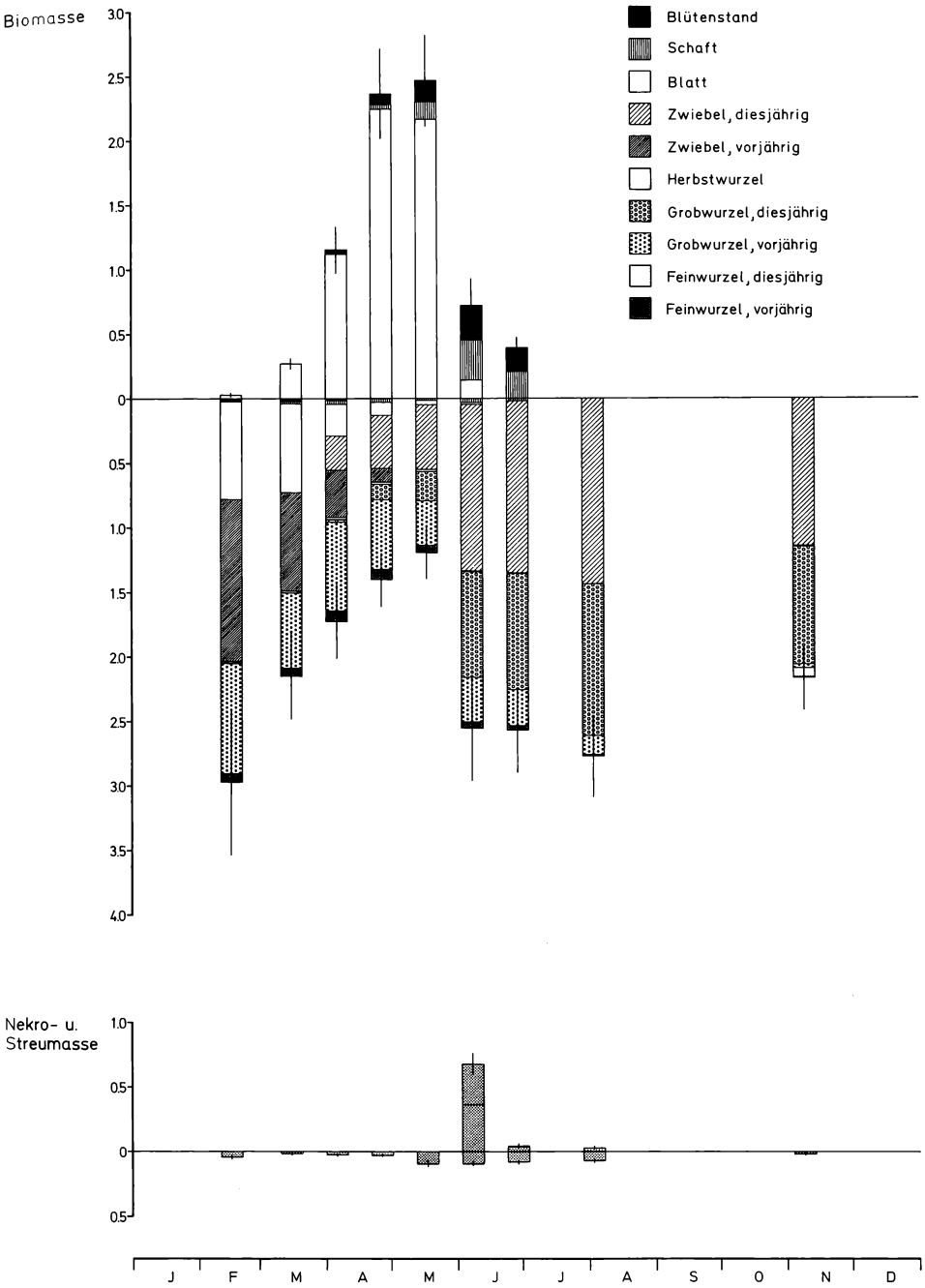


Abb. 2: Stickstoffvorräte von *Allium ursinum* im Jahresverlauf 1982.
 Oberirdisch: obere Ordinate, unterirdisch: untere Ordinate, $\bar{x} \pm 95\%$ -Konfidenzintervall
 Die Keimlingspflanzen, welche Mitte Mai einen Vorrat von 62 ± 19 mg N/m² aufweisen, sind in der Darstellung nicht berücksichtigt.

Tab. 2: Stickstoffvorräte (mg N/m²) der Krautschichtvegetation im Jahresverlauf 1982.

		15.2.	15.3.	5.4.	26.4.	17.5.	7.6.	28.6.	2.8.	8.11.
Frühjahrsgrüne Kräuter	oberirdisch	0.3	2.4	11.1	34.6	51.7	14.3	7.6	0.1	-
	unterirdisch	42.5	31.5	27.1	39.1	63.0	81.7	75.1	65.3	42.3
	insgesamt	42.8	33.9	38.1	73.7	114.7	96.0	82.7	65.3	42.3
Sommergrüne Kräuter	oberirdisch	0.1	0.1	0.3	0.4	1.1	1.0	0.9	0.2	-
	unterirdisch	3.7	3.4	3.1	3.4	3.9	4.0	3.6	3.6	2.2
	insgesamt	3.8	3.5	3.4	3.8	5.1	5.0	4.5	3.8	2.2
Überwinterndgrüne Kräuter	oberirdisch	1.8	1.8	2.3	2.5	3.2	2.1	1.6	1.3	1.2
	unterirdisch	0.9	0.9	1.0	1.3	1.5	1.1	1.3	1.1	0.9
	insgesamt	2.8	2.7	3.4	3.8	4.7	3.2	2.9	2.5	2.1
Gräser	oberirdisch	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-
	unterirdisch	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-
	insgesamt	-	-	-	-	-	-	0.5	-	-
Baumjungwuchs	oberirdisch	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-
	unterirdisch	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-
	insgesamt	-	-	-	-	-	-	0.5	-	-
Biomasse der Krautschichtvegetation *	oberirdisch	2.2	4.2	13.6	37.5	56.0	17.4	10.1	1.6	1.2
	unterirdisch	47.1	35.8	31.2	43.8	68.5	86.8	80.0	69.9	45.3
	insgesamt	49.3	40.1	44.9	81.3	124.5	104.2	90.1	71.6	46.5
Nekro- und Streumasse der Krautschichtvegetation *	oberirdisch	0.0	0.1	0.1	0.2	0.2	13.7	1.8	1.8	0.2
	unterirdisch	0.8	0.3	0.5	0.8	3.3	2.5	2.0	2.1	1.1
	insgesamt	0.8	0.3	0.6	1.0	3.5	16.2	3.8	3.9	1.3

* ohne Gräser und Baumjungwuchs

ni mit 5.04 g N/m² ein Maximum. Zu diesem Termin sind 0.82 g N/m² in der Nekro- und Streumasse gespeichert (Tab. 2). Auch die N-Dynamik der Krautschicht hängt vornehmlich von *Allium ursinum* (Abb. 2) ab. Die Blütenstände und Schäfte, die oberen Teile der Laubblätter sowie die diesjährigen Zwiebeln und Grobwurzeln von *Allium ursinum* legen bis Mitte Mai 2.43 g N/m² fest. Gleichzeitig erweitert sich das C/N-Verhältnis dieser Pflanzenteile (Tab. 3). Die C-Gewinne sind relativ höher als die N-Aufnahme; es tritt ein Verdünnungseffekt auf. Der N-Vorrat vorjähriger Zwiebeln und Grobwurzeln verringert sich indessen. Ihr C/N-Verhältnis erweitert sich dabei; die C-Verluste sind also vergleichsweise kleiner als die N-Verluste. Im Laufe der Seneszenz der Laubblätter steigt der N-Vorrat diesjähriger Zwiebeln und Grobwurzeln sprunghaft an, so daß sich das C/N-Verhältnis der letzteren verengt. Die vergilbten Blattspreiten enthalten Anfang Juni mit 0.80 g N /m² nur

Tab. 3: C/N-Massenverhältnis der Phytomasse von *Allium ursinum* im Jahresverlauf 1982.

	15.2.	15.3.	5.4.	26.4.	17.5.	7.6.	28.6.	2.8.	8.11.
BIOMASSE:									
Blütenstand	6.9	5.9	6.6	10.2	12.2	12.9	14.9	-	-
Schaft	9.7	9.8	9.5	18.9	38.6	23.2	22.3	-	-
Blatt, oberirdisch	8.2	8.0	8.4	13.5	18.8	22.4	-	-	-
Blatt, unterirdisch / Zwiebel, diesjährig	8.3	8.4	9.3	26.1	58.6	29.2	26.4	22.4	17.3
Zwiebel, vorjährig	14.4	15.6	18.9	38.8	-	-	-	-	-
Grobwurzel, diesjährig	-	-	8.2	15.7	43.4	27.7	26.1	20.5	19.2
Grobwurzel, vorjährig	14.8	14.7	14.5	24.2	40.4	33.9	29.4	22.4	20.3
Feinwurzel, diesjährig	-	-	-	-	-	-	-	-	13.8
Feinwurzel, vorjährig	12.2	12.8	12.9	13.9	19.7	16.3	15.6	15.6	15.4
Herbstwurzel	11.3	11.6	10.7	14.4	17.1	16.7	15.4	14.0	12.6
gesamte Pflanze	12.8	12.2	11.5	17.6	28.7	27.0	25.4	21.6	18.1
NEKRO- UND STREUMASSE:									
oberirdisch	-	-	-	-	-	19.0	40.9	39.7	-
unterirdisch	17.3	16.9	20.2	29.5	35.7	27.8	25.6	24.5	36.9

noch 37% der N-Menge, die sie Mitte Mai aufweisen. Davon finden sich 0.68 g N/m² in der Nekro- und Streumasse wieder. Der Betrag, um den der N-Vorrat seneszenten Laubblätter abgenommen hat, entspricht dem Gewinn der unterirdischen Speicherorgane von 1.36 g N/m². Der N-Vorrat der reproduktiven Organe vergrößert sich noch bis gegen Ende der zweiwöchigen Blühperiode Anfang Juni. Im Juli enthalten die Samen 0.16 g N/m². Die N-Menge in den unterirdischen Pflanzenteilen nimmt bis Anfang August zu und verringert sich dann bis November um 0.61 g N/m². Das C/N-Verhältnis verengt sich dabei; es wirken sich die C-Atmungsverluste aus.

4.3 Kompartimentmodell der C- und N-Vorratsänderungen

Die saisonale C- und N-Dynamik der Krautschicht läßt sich mit Hilfe eines einfachen Kompartimentmodells beschreiben. Die Phytomasse einzelner Arten und Pflanzenteile wird dabei jeweils als ein Kompartiment angesehen, dessen Vorratsänderung berechnet werden kann (Abb. 3, Abb. 4).

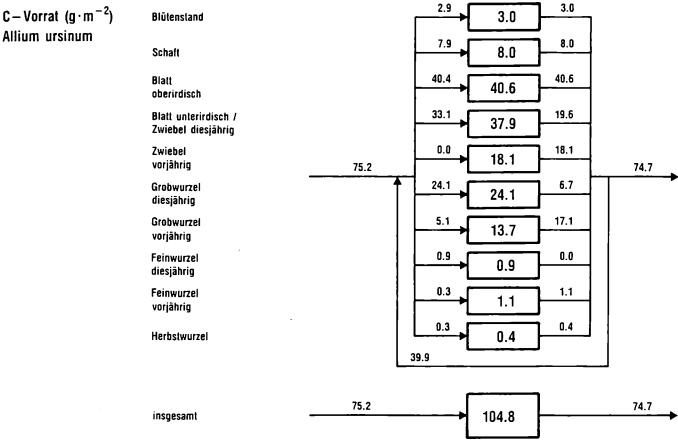


Abb. 3: Modell der C-Vorratsänderungen der Biomasse von *Allium ursinum*. Die Zahlenwerte innerhalb der Kompartimentsymbole geben den jeweiligen maximalen Vorrat im Jahresverlauf 1982 an. (Keimlingspflanzen nicht berücksichtigt).

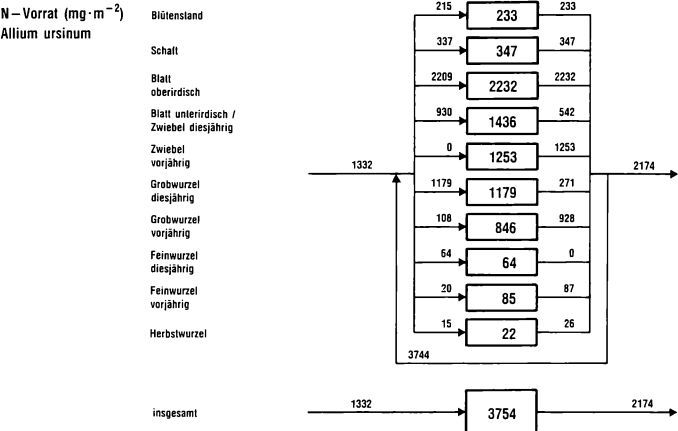


Abb. 4: Modell der N-Vorratsänderungen der Biomasse von *Allium ursinum*. Die Zahlenwerte innerhalb der Kompartimentsymbole geben den jeweiligen maximalen Vorrat im Jahresverlauf 1982 an. (Keimlingspflanzen nicht berücksichtigt).

C-Gewinne ergeben sich infolge photosynthetischer C-Fixierung; N-Gewinne durch Aufnahme von Mineralstickstoff; C- und N-Gewinne durch Translokation zwischen Pflanzenteilen. C-Verluste entstehen auf Grund von Atmungsvorgängen; C- und N-Verluste durch Streubildung, durch Erzeugung von Nektar, Pollen und Früchten, durch Fraß, durch Einwirkung von Mikroorganismen, durch Abgabe von Verbindungen an die Umwelt (Auswaschung, Wurzelexsudation etc.) sowie durch Translokation zwischen Pflanzenteilen.

In der Regel sind die verschiedenen Verlust- und Gewinngrößen eines Kompartiments der direkten Bestimmung nur schwer zugänglich. Wenn jedoch im Jahresverlauf während abgegrenzter Phasen entweder die Gewinne oder die Verluste deutlich überwiegen, können die zugehörigen Vorratsänderungen als Minimumschätzwerte für den Input oder den Output angesehen werden. Als Folge von Verlagerungsvorgängen weisen die einzelnen Pflanzenteile in ihrer Summe einen höheren Input oder Output auf, als die Pflanze als Ganzes. Diese Differenz erfordert einen Bilanzausgleich. Er ist ein Maß für die pflanzeninterne Nettoverlagerung und in seiner Höhe naturgemäß von der Art und Anzahl der gewählten Kompartimente abhängig (HIROSE 1971).

Für die Biomasse von *Allium ursinum* betragen - sofern die Keimlingspflanzen unberücksichtigt bleiben - die Nettogewinne im Jahresverlauf insgesamt 75.2 g C/m^2 sowie 1.33 g N/m^2 . Die Nettoverluste belaufen sich auf 74.7 g C/m^2 sowie 2.17 g N/m^2 (Abb. 3, Abb. 4). Mindestens 40 g C/m^2 und 3.7 g N/m^2 werden pflanzenintern verlagert. Bezogen auf die gesamte Nettoaufnahme der einzelnen Pflanzenteile kann der relative Anteil der Translokation für den Kohlenstoff mit 35% und für den Stickstoff mit 74% angegeben werden. Der Nettogewinn oder -verlust im Untersuchungszeitraum bezogen auf den maximalen Vorrat beträgt 0.72 bzw. 0.71 beim Kohlenstoff und 0.35 bzw. 0.58 beim Stickstoff. Der geringere Nettoaustausch an Stickstoff spiegelt sich auch in einer längeren apparenten 'turnover'-Zeit von ungefähr zwei Jahren wider. Den Kohlenstoff kennzeichnet hingegen eine scheinbare Verweildauer von nur etwas mehr als einem Jahr. Wird die netto produzierte C-Menge (oder TS-Menge) mit der netto aufgenommenen N-Menge ins Verhältnis gesetzt, ergeben sich für *Allium ursinum* 56 g C/g N (121 g TS/g N).

Ein vergleichbares Bild entsteht, wenn die übrigen Krautschichtarten mit in die Berechnung einbezogen werden. Der Nettogewinn der Biomasse an Kohlenstoff beläuft sich auf 85.0 g C/m^2 , der Nettoverlust auf 87.8 g C/m^2 . Der Nettogewinn der Phytomasse insgesamt kann mit 88.4 g C/m^2 , der Nettoverlust mit 90.7 g C/m^2 angegeben werden. Für den Stickstoff beträgt der Nettogewinn der Biomasse 1.90 g N/m^2 und der Nettoverlust 2.86 g N/m^2 . Die gesamte Phytomasse hat einen Nettogewinn von 2.14 g N/m^2 und einen Nettoverlust von 3.10 g N/m^2 .

5. Diskussion

Die Jahresmaxima der C- und N-Vorräte in der Krautschicht von Waldgesellschaften werden primär durch die unterschiedlichen Vorräte an Trockensubstanz bestimmt. Der untersuchte *Allium ursinum*-Bestand ist mit 280 g TS/m^2 (Mitte Mai) in dem oberen Bereich der Angaben für andere sommergrüne Laubwälder einzuordnen (vgl. EGGERT 1985). Im Untersuchungsgebiet werden für die Krautschichtausbildung mit *Mercurialis perennis* als vorherrschender Art 294 g TS/m^2 gefunden (HARTMANN 1982), während eine durch *Anemone nemorosa* charakterisierte Fläche mit 84 g TS/m^2 deutlich geringere TS-Vorräte aufweist (SCHULTZ 1982).

Die TS-Vorräte der Krautschicht variieren nicht allein in Abhängigkeit von den allgemeinen klimatischen und edaphischen Verhältnissen sowie der Struktur der Baumvegetation, sondern schwanken auch je nach Witterungsverlauf von Jahr zu Jahr. So besteht für den C-

Vorrat (oder TS-Vorrat) von *Allium ursinum* nur oberflächlich betrachtet eine ausgeglichene Jahresbilanz, da Atmung und Streubildung während der Wintermonate nicht berücksichtigt sind. Die negative N-Bilanz zeigt ebenfalls, daß kein echter stationärer Zustand vorliegt. Offenbar hat die warme und trockene Witterung des Jahres 1982 zu einer geringeren Produktion beziehungsweise zu überdurchschnittlichen Verlusten geführt. Auf Grund von Untersuchungen zur Populationsbiologie von *Allium ursinum* (EGGERT 1985), ist es wahrscheinlich, daß zumindest diese Art in den Jahren 1983 und 1984 höhere maximale TS-Vorräte entwickelte als 1982. Im Mittel der Jahre muß daher für die Probefläche ein maximaler TS-Vorrat von über 300 g TS/m² angenommen werden.

Die im Laufe der Hauptproduktionsperiode der Krautschicht (Anfang April bis Mitte Mai) gebildeten Streumengen sind, abgesehen von den Resten der vorjährigen *Allium ursinum*-Zwiebeln, vernachlässigbar. Auch die Fraßverluste bleiben zu dieser Zeit unbedeutend (EGGERT 1985). Die Nettoprimärproduktion (NPP als Summe aus Biomassezuwachs, erzeugter Streumasse und des von Konsumenten verbrauchten Anteils) innerhalb des Zeitraums einer positiven Stoffbilanz beträgt somit für *Allium ursinum* 79 g C/m² (171 g TS/m²). Unter Einbeziehung der übrigen Krautschichtarten ergeben sich 88 g C/m² (193 g TS/m²). Das sind mehr als 10% der NPP, die für die Buchen der Probefläche angenommen werden muß (DeANGELIS et al. 1981). Von Anfang April bis Mitte Mai beläuft sich die durchschnittliche Produktionsrate (crop growth rate, CGR) auf 1.8 g C/m² · d (3.9 g TS/m² · d) für *Allium ursinum* und auf 2.0 g C/m² · d (4.3 g TS/m² · d) für die gesamte Krautschicht.

Die Nettoaufnahme an Stickstoff im Frühjahr berechnet als Summe der positiven Vorratsänderungen der Phytomasse beträgt für *Allium ursinum* 1.59 g N/m² und für die gesamte Krautschicht 2.14 g N/m². Das entspricht etwa 20% der N-Menge, welche die Baumvegetation der Probefläche jährlich aufnimmt (EGGERT 1985, BRUMME 1986). Nicht selten wird bei der Erstellung von Bioelementbilanzen für Waldökosysteme unter der N-Aufnahme der Krautschicht diejenige N-Menge verstanden, die in der jährlich oberirdisch neu erzeugten Biomasse oder in der oberirdisch anfallenden Streumasse enthalten ist. Es ergeben sich bei diesen Verfahren für die oberirdische Biomasse erheblich höhere Werte (*Allium ursinum*: 2.51 g N/m², Krautschicht insgesamt: 3.10 g N/m²), für die oberirdische Streumasse hingegen deutlich niedrigere Werte (*Allium ursinum*: 0.68 g N/m², Krautschicht insgesamt: 0.76 g N/m²), da die interne N-Translokation unberücksichtigt bleibt.

Im Boden der Probefläche besteht das ganze Jahr über ein ausreichendes Angebot an mineralischem Stickstoff, vorwiegend in der Form von Nitrat (REICHARDT 1982). Auch an solchen Standorten ist das Recycling organischer N-Verbindungen von Vorteil, da die Nutzung des Mineralstickstoffs einen energetischen Aufwand für die Pflanze darstellt (PENNING DE VRIES et al. 1974, KIRKBY 1981). Für den Erfolg der Strategie frühjahrsgrüner Geophyten wie *Allium ursinum* sollte es von Bedeutung sein, zu Beginn ihrer kurzen Vegetationszeit möglichst schnell und unter effektivem Einsatz der vorhandenen Kohlenhydratreserven die physiologischen Grundlagen einer hohen photosynthetischen Produktion zu schaffen.

Als Betrag der jährlich produzierten Streumasse, die methodisch erfaßt werden konnte, sind für *Allium ursinum* 16 g C/m² (39 g TS/m²) und für die Krautschicht insgesamt 18 g C/m² (44 g TS/m²) zu nennen. Wird davon ausgegangen, daß die Verluste der unterirdischen Biomasse an Stickstoff während der zweiten Jahreshälfte überwiegend auf Streubildung zurückzuführen sind und die absterbenden Pflanzenteile zunächst kein engeres C/N-Verhältnis aufweisen als die noch lebenden (Tab. 1), errechnet sich eine zusätzliche unterirdische Streuproduktion. Es ergeben sich für *Allium ursinum* 11 g C/m² (24 g TS/m²) und für die Krautschicht insgesamt 16 g C/m² (36 g TS/m²). Die C-Menge, welche dem Streukreislauf des Kalkbuchenwaldes zugeführt wird, beträgt demnach für *Allium ursinum*

27 g C/m²·a und soweit die übrigen Krautschichtarten berücksichtigt werden 34 g C/m²·a. Unter der Voraussetzung, daß die N-Verluste ausschließlich durch Streubildung bedingt sind und im Mittel der Jahre eine ausgeglichene Bilanz besteht, läßt sich die entsprechende N-Menge abschätzen. Sie beläuft sich für *Allium ursinum* auf 1.6 bis 2.5 g N/m²·a und unter Einbeziehung der übrigen Arten auf 2.1 bis 3.1 g N/m²·a. Werden für die Baumvegetation der Probestfläche 300 g C/m²·a sowie 7 bis 9 g N/m²·a angenommen (EGGERT 1985, BRUMME 1986, PELLINEN 1986), hat die Krautschicht hinsichtlich des Kohlenstoffs einen Anteil von 10-20% und hinsichtlich des Stickstoffs einen Anteil von 20-30% am Streuumsatz des Ökosystems 'Kalkbuchenwald'.

Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Literatur

- BRUMME R., 1986: Modelluntersuchungen zum Stofftransport und Stoffumsatz in einer Terra fusca-Rendzina auf Muschelkalk. Ber. Forschungszentr. Waldökosysteme/Waldsterben 24.
- DeANGELIS D.L., GARDNER R.H., SHUGART H.H., 1981: Productivity of forest ecosystems studied during the IBP: the woodland data set. In: REICHLE D.E. (ed.): Dynamic properties of forest ecosystems. IBP 23, (Cambridge Univ. Press) Cambridge: 567-672.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Die Vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihrer Umgebung im Göttinger Wald. Kurzmitt. (SFB 135) 1: 3-8.
- EGGERT A., 1985: Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. Diss. Univ. Göttingen.
- EHRHARDT O., RIEDINGER F.P., 1984: Zum Strahlungshaushalt eines Buchenwaldes. Tagungsber. Int. Dr. Franz Sauberer Gedächtn. Symp. Wien: 125-127.
- ELLENBERG H., 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Aufl. Stuttgart (Ulmer).
- GERKE H., 1986: Untersuchungen zum Wasserhaushalt eines Kalkbuchenwald-Ökosystems und zur Wasserbewegung in flachgründigen Böden und im durchwurzelten Kalkgestein als Grundlage zur Modellentwicklung. Diss. Univ. Göttingen.
- HARTMANN T., 1982: Zur Biomasseentwicklung von *Mercurialis perennis*-Beständen in einem Kalkbuchenwald. Diplomarb. Univ. Göttingen.
- HIROSE T., 1971: Nitrogen turnover and dry-matter production of a *Solidago altissima* population. Jap. J. Ecol. 21: 18-31.
- KIRKBY E.A., 1981: Plant growth in relation to nitrogen supply. In: CLARK F.E., ROSSWELL T. (eds.): Terrestrial nitrogen cycles. processes. Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 249-267.
- PELLINEN P., 1986: Biomasseuntersuchungen im Kalkbuchenwald. Diss. Univ. Göttingen.
- PENNING DE VRIES F.W.T., BRUNSTING A.H.M., LAAR H.H. van, 1974: Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. J. Theor. Biol. 45: 339-377.
- REICHARDT C., 1982: Stickstoff-Nettomineralisation im Boden eines Kalkbuchenwaldes. Mitt. Dt. Bodenkdl. Ges. 34: 33-38.
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. Drosera 82: 75-84.
- SCHULTZ R., 1982: Zur Biomasseentwicklung von *Anemone nemorosa*-Beständen in einem Kalkbuchenwald. Diplomarb. Univ. Göttingen.
- WITTICH W., 1944: Untersuchungen über die Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand IV. (Die Streu der Bodenflora). Forstarchiv 20: 110-114.

Adresse

Dr. A. Eggert
Abteilung Ökologie
Fakultät für Biologie Univ.
Postfach 8640
D-4800 Bielefeld

Energiegehalt und Energiebilanz der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes

Carola Hellmold und Wolfgang Schmidt

Synopsis

In a species-rich beech forest on calcareous soil the energy content of the four most important plant species *Allium ursinum*, *Mercurialis perennis*, *Anemone nemorosa* and *Lamium galeobdolon* was measured at different seasons. With progressive vegetation period the energy content of leaves and shoots decreased while the energy content of bulbs and rhizomes increased. Leaves and young bulbs of *A. ursinum* have had exceptional high energy values. On the basis of biomass and energy values the energy storage as well as the light energy conversion of three herb layer communities were calculated. The *Allium*- and *Mercurialis*-communities on rendzina-like soils hardly differed in their maximum energy storage of 5.26 MJ/m² and 5.23 MJ/m², respectively. Nevertheless the *Mercurialis*-community had a higher belowground energy storage than the *Allium*-community. The *Anemone*-community on weakly acidified, deep terra fusca reached only a maximum energy storage of 1.49 MJ/m². Light energy conversion was most efficient in *A. ursinum*. In the herb layer community dominated by this spring geophyte, 2.2 - 3.8% of PhAR was photosynthetically used, whereas in the *Mercurialis*- and *Anemone*-community energy efficiency was only 0.6 - 1.8 and 0.1 - 0.9% of PhAR, respectively.

Allium ursinum, *Anemone nemorosa*, beech forest, calorimetry, energy efficiency, herb layer, *Lamium galeobdolon*, *Mercurialis perennis*.

1. Einführung

In der Ökosystemforschung steht die Verknüpfung von abiotischen und biotischen Teilen (Kompartimente) des Lebensraums und seiner Gemeinschaften im Mittelpunkt der Untersuchungen. Nährstoffkreisläufe, Nahrungsnetze und Energieflüsse sind seit der grundlegenden Arbeit von E.P. ODUM (1957) über das Quellsystem von Silver Springs für eine Vielzahl von Ökosystemen beschrieben worden. Dabei hat sich für die Kennzeichnung des Energieflusses im Vergleich von Ökosystemen mit verschiedenen Trophiestufen die Verwendung einer einheitlichen 'Währung' (Joule) bewährt, wenngleich man sich darüber klar sein muß, daß dadurch viele qualitativ wichtigen Unterschiede - etwa zwischen Schlüsselarten - verwischt werden.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, den Energieumsatz der Krautschicht eines frischen Kalkbuchenwaldes zu beschreiben, der im Rahmen des Forschungsvorhabens 'Ökosysteme auf Kalkgestein' von zahlreichen Arbeitsgruppen der Universität Göttingen untersucht wurde.

2. Material und Methoden

Untersucht wurden Pflanzenproben aus der *Allium ursinum*-, *Mercurialis perennis*- und *Anemone nemorosa*-Ausbildung eines subozeanisch-submontanen, frischen Kalkbuchenwaldes (*Melico-Fagetum*, Subassoziationsgruppe von *Lathyrus vernus* nach DIERSCHKE 1985), und zwar die jeweils vorherr-

schen Arten *Allium ursinum*, *Mercurialis perennis* und *Anemone nemorosa* sowie *Lamiastrum galeobdolon* in der *Mercurialis*- und *Anemone*-Ausbildung. Die *Allium*- und *Mercurialis*-Ausbildung besiedelt überwiegend flachgründige Muschelkalk-Verwitterungsböden der Hochfläche, während die *Anemone*-Ausbildung in Mulden anzutreffen ist, wo sich bei stärkerer Lößbeimengung braunerdeähnliche Böden über Muschelkalk entwickelt haben. Genauere Angaben über die Böden und die Vegetation der Untersuchungsflächen finden sich bei MEIWES et al. (1981), DIERSCHKE u. SONG (1982), HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982), EGGERT (1985) sowie SCHMIDT et al. (1989).

Tab. 1: Probenahmetermine und phänologischer Zustand der untersuchten Arten im Kalkbuchenwald.

<i>Allium ursinum</i>				
Erntedatum	15.3.1982	17.5.1982	7.6.1982	
phänologischer Zustand				
- vegetativ	erste Blattspitzen	volle Blattentfaltung	Blattvergilbung bis 50%	
- generativ	ohne Blütenknospen	beginnende Blüte	verblühend	
<i>Mercurialis perennis</i>				
Erntedatum	4.5.1981	9.6.1981	3.8.1981	
phänologischer Zustand				
- vegetativ	Blattentfaltung bis 75%	volle Blattentfaltung	Blattvergilbung fleckenweise	
- generativ	verblüht	Samenreife	Samen ausgestreut	
<i>Anemone nemorosa</i>				
Erntedatum	21.4.1981	18.5.1981	20.7.1981	
phänologischer Zustand				
- vegetativ	volle Blattentfaltung	Blattvergilbung bis 50%	oberirdisch verschwunden	
- generativ	Vollblüte	Samenreife	oberirdisch verschwunden	
<i>Lamiastrum galeobdolon</i> (A = <i>Anemone</i> -Ausbildung, M = <i>Mercurialis</i> -Ausbildung)				
Erntedatum	21.4.1981 (A), 4.5.1981 (M)		20.7.1981 (A), 3.8.1981 (M)	
phänologischer Zustand				
- vegetativ	Blattentfaltung 50-75%		Volle Blattentfaltung	
- generativ	ohne Blütenknospen		völlig verblüht, Samenreife	

Der Zeitpunkt der Probenahme orientierte sich nach der Phänologie der vorherrschenden Arten (Tab. 1), wobei der jährliche Höhepunkt der oberirdischen Biomasseentwicklung durch einen Termin möglichst genau getroffen werden sollte. Nähere Angaben zur Probenahme finden sich bei HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982), EGGERT (1985) und SCHMIDT et al. (1989). Die Verbrennungswärme des Pflanzenmaterials wurde mit je drei Parallelen mittels eines adiabatischen Bombenkalorimeters nach dem bei LIETH (1968) und RUNGE (1973) beschriebenen Verfahren bestimmt. Variationskoeffizienten der Analysenparallelen von 0.1-1.8% zeigen an, daß der Fehler bei diesem Verfahren sehr gering ist. Zum Vergleich der Brennwerte verschiedener Pflanzenarten und -organe wurde der Brennwert auf die aschefreie Trockensubstanz bezogen, beim Vergleich mit Angaben in der Literatur z.T. auch auf die aschehaltige Trockensubstanz. Angaben zum Energievorrat der Krautschichtarten bzw. zum ökologischen Wirkungsgrad berücksichtigen die Trockengewichtsangaben von HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982) und EGGERT (1985), Photosynthesedaten von KRIEBITZSCH (1989) sowie Ergebnisse der Strahlungsmessungen von EIMERN u. EHRHARDT (1985).

3. Ergebnisse

3.1 Brennwerte

Abb. 1 stellt für die untersuchten vier Arten die Abhängigkeit des Energiegehaltes einzelner Pflanzenteile vom Jahresverlauf dar. Allgemein nimmt in den Blättern und Sproßachsen der Energiegehalt mit fortschreitender Vegetationsperiode ab. Dabei zeichnen sich die Blätter durch deutlich höhere Brennwerte und eine stärkere Abnahme gegenüber den Sproßachsen aus. Am energiereichsten sind die Blätter von *A. ursinum*, danach folgen *L. galeobdolon* und *A. nemorosa*, während *M. perennis* in den Blättern vergleichsweise niedrige Brennwerte aufweist.

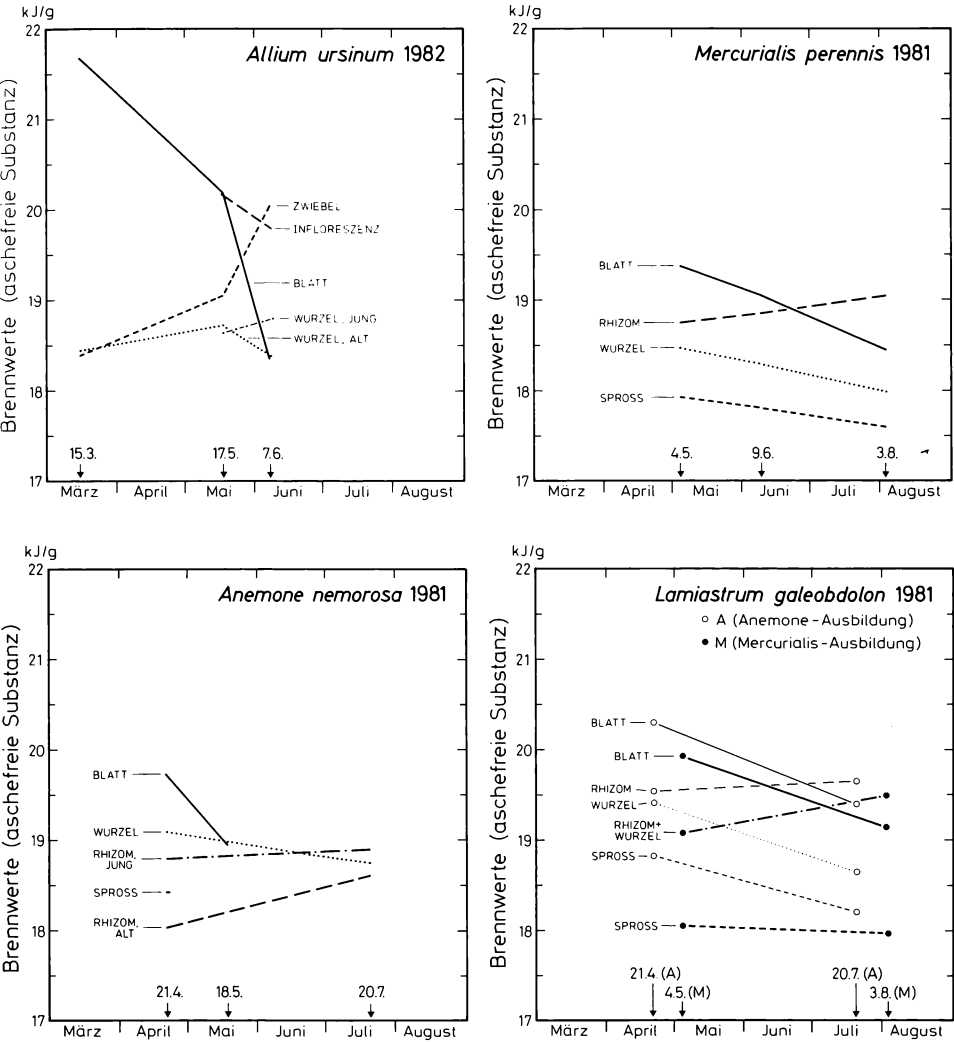
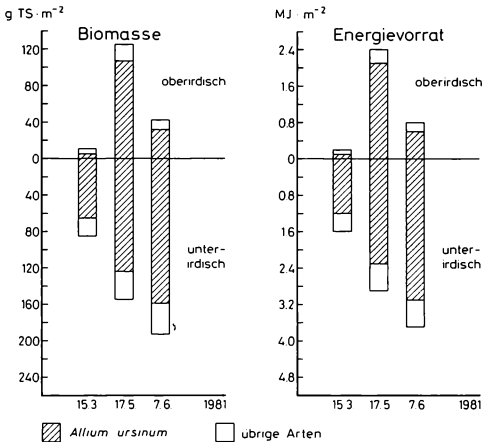
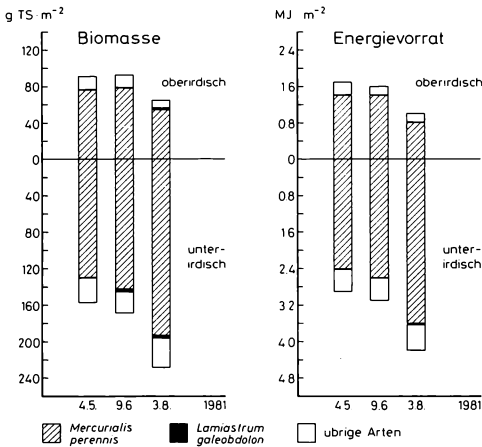


Abb. 1: Jahreszeitliche Änderungen des Energiegehaltes (bezogen auf die aschefreie Trockensubstanz) verschiedener Pflanzenteile bei den untersuchten vier Krautschichtarten.

Allium - Ausbildung



Mercurialis - Ausbildung



Anemone - Ausbildung

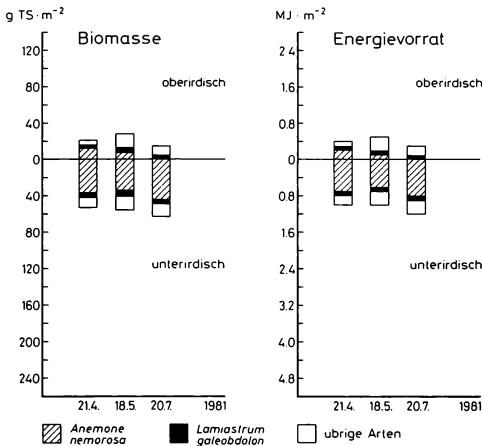


Abb. 2: Biomassen- und Energievorrat der Krautschicht-Ausbildungen im Kalkbuchenwald.

Gegenläufig zu den zeitlichen Veränderungen in den oberirdischen Pflanzenteilen verhalten sich Zwiebeln und Rhizome. Bei diesen unterirdischen Speicherorganen ist eine Zunahme der Brennwerte mit fortschreitender Vegetationsperiode deutlich erkennbar. Während die Zunahme bei den Rhizompflanzen jedoch relativ gering und nur bei *M. perennis* und *A. nemorosa* auf dem 5%-Niveau zu sichern ist, ist der Anstieg in den Zwiebeln von *A. ursinum* vergleichsweise hoch: Die Brennwerte der Zwiebeln stiegen von März bis Juni um etwa 10%. Für die Wurzeln läßt sich die Abnahme der Energiegehalte im Verlauf der Vegetationsperiode nur bei *M. perennis* und *L. galeobdolon* statistisch sichern. Bei *A. ursinum* verändern sich die Energiegehalte in den Wurzeln von März bis Juni kaum; zu erwähnen ist lediglich der etwas höhere Brennwert der jungen Wurzeln im Vergleich zu den alten Wurzeln im Juni.

3.2 Energievorrat

Der Energievorrat der untersuchten Krautschicht-Ausbildungen des Kalkbuchenwaldes berechnet sich aus den Biomasseangaben (in g Trockensubstanz (TS)/m²) und den Brennwerten (in J/g TS). Die Brennwerte wurden nur von den dominierenden Arten der Krautschicht bestimmt. Für die restlichen Arten, die zum Zeitpunkt des oberirdischen Biomassemaximums in der *Allium*-Ausbildung 18%, in der *Mercurialis*-Ausbildung 16% und in der *Anemone*-Ausbildung 35% der Krautschichtbiomasse ausmachen, wurde der Brennwert der dominierenden Art zugrunde gelegt. Dieses Verfahren ist zulässig, da der Fehler bei der Biomassebestimmung relativ hoch ist (EGGERT 1985), während die Brennwerte zwischen verschiedenen Pflanzenarten und -teilen sich nur in einem relativ geringen Rahmen bewegen (RUNGE 1973, KRIEBITZSCH 1981). Folglich wird auch der Jahresgang des Energievorrates in der Krautschicht im wesentlichen durch die saisonalen Biomasseschwankungen bestimmt (ABRAHAMSON, CASWELL 1982, Abb. 2).

In der *Allium*-Ausbildung sind zur Zeit des Blattaustriebs im März 1.28 MJ/m² in der Gesamtbiomasse von *A. ursinum* festgelegt. Mitte Mai erreicht *A. ursinum* sein Energievorratsmaximum mit 4.34 MJ/m². Dieses Maximum fällt zeitlich zusammen mit der rasch zunehmenden Belaubung der Buche und somit mit dem Ende der Lichtphase am Waldboden (Abb. 3). Bis zum 7. Juni sinkt der Energievorrat auf 3.65 MJ/m², wobei eine ausgeprägte Stoff- und Energieverlagerung zwischen ober- und unterirdischen Pflanzenteilen stattfindet. Im Mai beträgt das Verhältnis zwischen ober- und unterirdischem Energievorrat noch annähernd 1:1, zum Juni verschiebt es sich auf 1:5. Mitte Mai beginnt die Blütenphase von *A. ursinum*, gleichzeitig beginnen die Blätter abzusterben und die Nettophotosyntheserate wird sehr gering (DIERSCHKE 1982, 1983, EGGERT 1985, KRIEBITZSCH 1989). Parallel mit dem Abbau der oberirdischen Pflanzenteile verlagern sich Assimilate und Nährstoffe in die unterirdischen Speicherorgane (EICKMEYER 1978, EGGERT 1989).

Auf Grund der Differenzen im Energievorrat zum Zeitpunkt des Austreibens im März und dem Biomassemaximum im Mai 1982 hat *A. ursinum* in dieser Zeit mindestens 3.06 MJ/m² photosynthetisch fixiert. Der Energiegewinn wird sowohl in die Entwicklung der Blätter und Infloreszenzen als auch in die Entwicklung der unterirdischen Organe gesteckt, wobei der oberirdische Zuwachs 64% (1.95 MJ/m²) ausmacht. Von Mitte Mai bis Anfang Juni gehen dem *A. ursinum*-Bestand in der Biomasse 0.69 MJ/m² verloren. Die oberirdischen Pflanzenteile nahmen in dieser Zeit um 1.45 MJ/m² ab: zum Teil durch Streubildung, zum Teil durch Verlagerung in die unterirdischen Speicherorgane, die sich mit 0.76 MJ/m² auffüllten. Der Anteil der reproduktiven Organe (Infloreszenzen) am Gesamtenergievorrat von *A. ursinum* lag mit 8% im Mai und 13% im Juni relativ hoch.

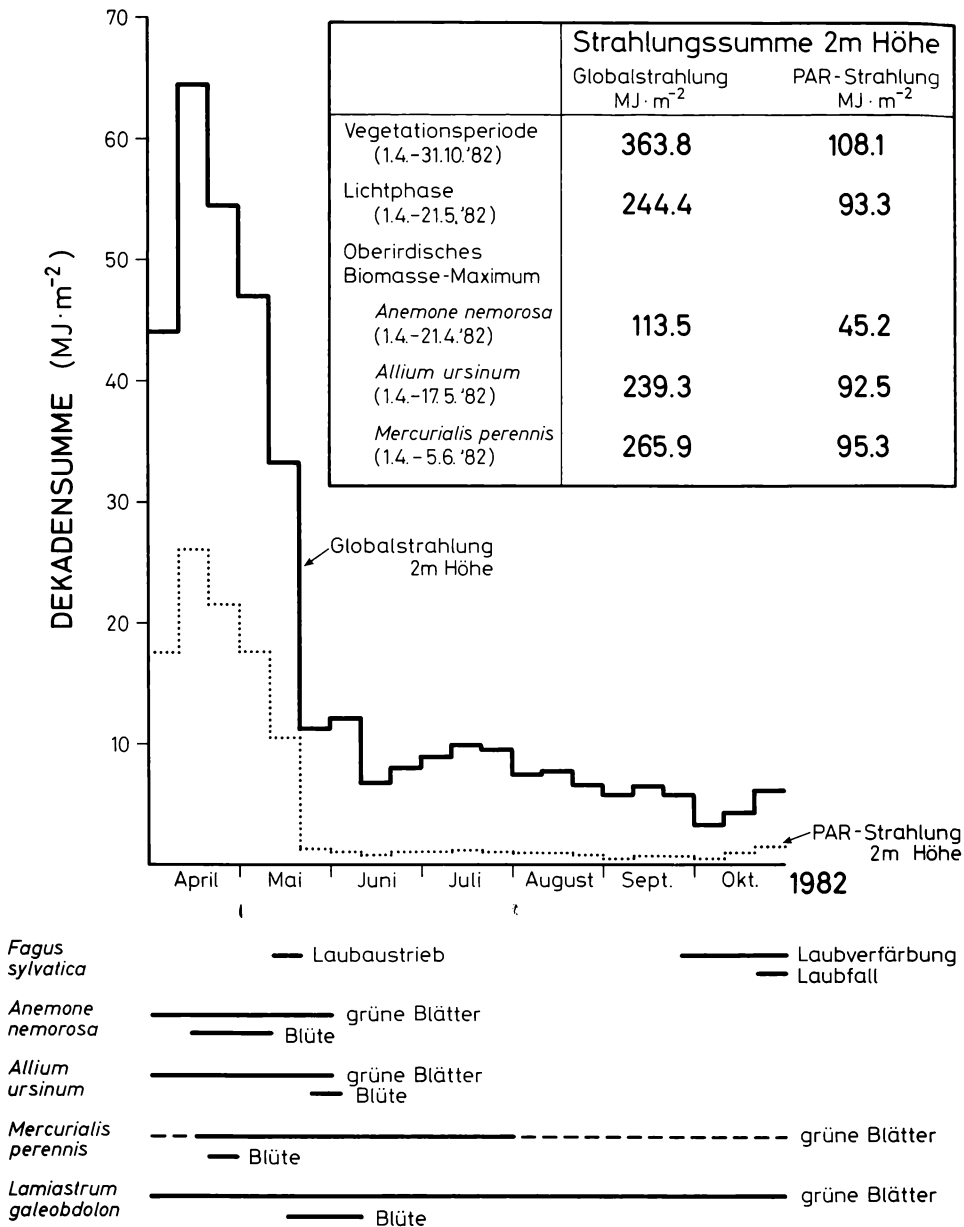


Abb. 3: Jahreszeitliche Änderungen des Strahlungsangebots in 2 m Höhe im Kalkbuchenwald 1982 (nach Angaben von EIMERN u. EHRHARDT 1985).

M. perennis zeigte zwar in der von ihr beherrschten Ausbildung von Mai bis August eine stetige Zunahme im Energievorrat, die Differenzen zwischen den drei Ernteterminen waren jedoch statistisch nicht zu sichern. Insgesamt hat *M. perennis* in dieser Zeit nur 0.58 MJ/m² photosynthetisch fixiert. Anders als bei *A. ursinum* fällt bei *M. perennis* der Untersuchungszeitraum nicht in die Hauptwachstumsphase der oberirdischen Pflanzenteile. Bei der ersten Ernte am 4.5.1981 begann die Laubentfaltung der Buche. Nach den Untersuchungen von KOTHE (1983, 1989) und KRIEBITZSCH (1989) nutzt *Mercurialis* die

Lichtphase vor der Belaubung für die vollständige Entfaltung der Blätter aus und weist auch in dieser Zeit ihre höchsten Photosyntheseraten auf. Von Mai (1.40 MJ/m^2) bis August (0.84 MJ/m^2) nahm der Energievorrat in den Blättern und Sprossen ständig ab, während er in den Wurzeln und Rhizomen von 2.42 MJ/m^2 auf 3.56 MJ/m^2 stieg. Geht man davon aus, daß der oberirdische Energievorrat von 1.40 MJ/m^2 bis zum 4.5.1981 vollständig neu aufgebaut wurde und nicht durch Verlagerungen entstanden ist, so ergibt sich ein Energiezuwachs von 1.98 MJ/m^2 . Auch dieser Wert ist noch deutlich niedriger als der für den vergleichbaren *A. ursinum*-Bestand. Stärker als bei *A. ursinum* ist bei *M. perennis* auch der Energievorrat unterirdisch festgelegt. Das Verhältnis von ober- zu unterirdischem Energievorrat verschiebt sich von 1:1.7 im Mai über 1:1.9 im Juni zu 1: 4.2 im August.

A. nemorosa war in der von ihr beherrschten Ausbildung zum Zeitpunkt der ersten Probenahme am 21.4.1981 oberirdisch bereits voll entwickelt. Mit 0.23 MJ/m^2 wurde ein Energievorrat bestimmt, der deutlich unter dem Maximum der *Allium*- und *Mercurialis*-Ausbildung liegt. Der unterirdische Energievorrat schwankt zwischen 0.60 und 0.82 MJ/m^2 , ohne daß sich die Differenzen zwischen den Ernteterminen sichern ließen. Aus der starken Abnahme des Energievorrats in den Wurzeln zum Ende der Vegetationsperiode kann geschlossen werden, daß den Wurzeln von *A. nemorosa* kaum eine Energiespeicherfunktion zukommt. Diese wird im besonderen Maße von den jungen Rhizomsegmenten wahrgenommen, deren Energievorrat von April bis Juli signifikant ansteigt.

Geht man ähnlich wie bei *M. perennis* davon aus, daß die photosynthetisch aktivste Phase von *A. nemorosa* bereits vor der Ernte am 21.4.1981 lag und hier ein Vorrat von 0.23 MJ/m^2 allein oberirdisch aufgebaut wurde, so zeigt *A. nemorosa* von allen drei Arten die geringste Energiefixierung in der aktivsten Stoffproduktionsphase der Krautschicht des Kalkbuchenwaldes im Frühling und Frühsommer.

Da die drei Arten *A. ursinum*, *M. perennis* und *A. nemorosa* in ihren Ausbildungen zum Zeitpunkt ihres Biomassemaximums 82%, 84% bzw. 65% der gesamten oberirdischen Krautschichtbiomasse ausmachen, verwundert es nicht, daß sich im Energievorrat der gesamten Krautschicht eine entsprechende Abfolge wie bei den einzelnen Arten ergibt. Die *Allium*- und *Mercurialis*-Ausbildung unterscheiden sich mit 5.26 MJ/m^2 (17.5.) bzw. 5.23 MJ/m^2 (3.8.) kaum; lediglich das Verhältnis zwischen ober- und unterirdischem Energievorrat ist in der *Mercurialis*-Ausbildung stärker zugunsten des unterirdischen Vorrats verschoben. Mit 1.49 MJ/m^2 erreicht dagegen der Energievorrat in der *Anemone*-Ausbildung nur knapp 30% derjenigen der *Mercurialis*- und *Allium*-Ausbildung und unterstreicht hier die deutlich andere ökologische Situation auf den Lößlehminseln des Kalkbuchenwaldes gegenüber den flachgründigen Rendzinen mit den *A. ursinum*- und *M. perennis*-Herden.

4. Diskussion

4.1 Brennwerte

Die chemische Zusammensetzung des pflanzlichen Materials bestimmt die Höhe des Brennwertes. Nach einer Zusammenstellung bei RUNGE (1973) weisen Terpene, Fette, Öle und Wachse die höchsten, Lignine und Proteine noch überdurchschnittliche, Kohlenhydrate dagegen niedrige Brennwerte auf. Diese Stoffgruppen haben im Laufe einer Vegetationsperiode im Zusammenhang mit Wachstum, Fortpflanzung, Speicherung und Mobilisierung bei den einzelnen Pflanzenarten und ihren Organen einen unterschiedlich hohen Anteil. Von den untersuchten Arten liegen entsprechende Stoffgruppenanalysen nicht vor, so daß hier weitgehend auf vergleichende Untersuchungen zurückgegriffen werden muß.

Allgemein nahm in den Blättern und Sproßachsen der Energiegehalt gegen Ende der Vegetationsperiode ab, während in den unterirdischen Speicherorganen der Brennwert anstieg. Dies stimmt mit Ergebnissen über die interne Verlagerung von Nährstoffen im Jahresverlauf überein (HAHN et al. 1978, WERNER 1983, EGGERT 1985). Mit zunehmendem Alter verringert sich in oberirdischen Pflanzenteilen der Protein- und Mineralstoffgehalt, während der Prozentanteil an energiearmen Strukturkomponenten, insbesondere Hemicellulosen, stark ansteigt. Allerdings sind diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf die Brennwerte zu übertragen. So fand RUNGE (1973) bei drei Krautschichtarten des *Luzulo-Fagetum* im Solling von Mai bis September sowohl eine Zunahme (*Luzula luzuloides*) als auch eine Abnahme der Brennwerte in den Blättern (*Avenella flexuosa*) und den unterirdischen Speicherorganen. Bei *A. ursinum* zeigen die Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt von EICKMEYER (1978) und EGGERT (1985, 1989), daß bis zum Mai eine Nettoausfuhr an Stickstoff aus den vorjährigen Zwiebeln und Grobwurzeln in die Blütenstände, die grünen Blätter sowie die diesjährigen Zwiebeln und Grobwurzeln zu beobachten ist. Während der anschließenden Blattseneszenz verringerte sich die Stickstoffmenge in den Blättern um 63%. Die neuen Zwiebeln und Wurzeln erzielten gleichzeitig einen Stickstoffgewinn in vergleichbarem Umfang. Bei *Allium porrum* fand BOSCHER (1981) in allen Reproduktionsorganen (Samen, Tochterzwiebeln) hohe Brennwerte mit hohen Stickstoff- und Fettsäuregehalten korreliert. Dabei zeigte, daß die Tochterzwiebeln den größten Energieimport erhalten und diese asexuelle Reproduktion für die *A. porrum*-Pflanzen kostensparender ist als die Vermehrung über die Samen, die mit einem aufwendigen Infloreszenzaufbau verbunden ist. Dies trifft nach EGGERT (1985) auch für *A. ursinum* zu.

Die im Vergleich zu Blättern, Zwiebeln und Rhizomen niedrigen Energiegehalte der Sproßachsen sind die Folge der spezifischen Morphologie und Funktion der Achsen. Sie enthalten im Vergleich zu anderen Organen einen hohen Anteil an Festigungselementen wie Kollenchym, Sklerenchym, Bast und Holzfasern, während ihr Protein- und Fettgehalt relativ gering ist. Der hohe Energiegehalt der *A. ursinum*-Blätter ist sicher auf den reichen Gehalt an Wachsen zurückzuführen. Die niedrigsten Brennwerte wurden für die Blätter von *M. perennis* bestimmt. Dies läßt einen Zusammenhang mit der unterschiedlichen Phänologie der Krautschichtpflanzen vermuten (DIERSCHKE 1989, Abb.3). Die Stoffproduktion von *A. ursinum* ist äußerst intensiv und auf wenige Wochen im Jahr begrenzt (EGGERT 1985, KRIEBITZSCH 1989). *M. perennis* nutzt die Vegetationsperiode fast vollständig photosynthetisch aus, wobei jedoch in der kurzen Lichtphase im Frühjahr vor dem Austreiben der Buche ein großer Teil der jährlichen Biomasse-Produktion stattfindet und eine Blattfläche aufgebaut wird, mit der der Pflanzenbestand auch während der Schattenphase noch eine ausreichende Stoffproduktion erzielt (KRIEBITZSCH 1989).

Die in der Literatur zu findenden Brennwerte von Krautschichtpflanzen in Wäldern sind nur beschränkt miteinander vergleichbar, da hier Probenahme, Fraktionierung, Bestimmung und Berechnung der Ergebnisse sehr unterschiedlich vorgenommen wurden. Ältere Untersuchungen berücksichtigen zudem häufig nicht den Ascheanteil der Proben. LARCHER (1984) faßt die Angaben zahlreicher Autoren zusammen. Danach bewegen sich die Brennwerte der aschehaltigen Substanz für die oberirdischen Pflanzenteile krautiger Pflanzen zwischen 15.9 und 18.0 KJ/g TS, wobei davon ausgegangen werden kann, daß diese Ergebnisse von Pflanzen stammen, die vegetativ voll entwickelt waren. Ohne die Brennwerte von *A. ursinum* vom 15.3.1982 (zu diesem Zeitpunkt begannen die *Allium*-Blätter gerade auszutreiben) liegen die Brennwerte von Blättern und Sproßachsen bei den untersuchten Kalkbuchenwaldarten zwischen 16.1 und 19.1 KJ/g TS und passen damit gut in den bekannten Rahmen.

Für Wurzeln gibt LARCHER (1984) Brennwerte von 13.4 bis 19.7 KJ/g TS an. In den eigenen Untersuchungen wurde der niedrigste Energiegehalt in den Wurzeln von *L. galeobdo-*

Ion in der *Anemone*-Ausbildung mit 16.9 KJ/g TS (18.6 KJ/g aschefreie Substanz) am 20.7. bestimmt; der Höchstwert fand sich bei *A. ursinum*-Wurzeln mit 18.5 KJ/g TS (18.8 KJ/g aschefreie Substanz) am 7.6. Für die Rhizome und Zwiebeln liegen die Brennwerte deutlich höher. So erreichten neugebildete *A. ursinum*-Zwiebeln mit 20.1 KJ/g TS einen Wert, der über den bisher bekannten Energiegehalten für ausdauernde Waldbodenarten liegt.

4.2 Energievorrat und Energieausbeute

Vergleichbare Untersuchungen über den Energievorrat der Krautschicht von Buchenwäldern liegen nur in geringem Umfang vor. RUNGE (1973) schätzt den oberirdischen Energievorrat der Krautschicht eines *Luzulo-Fagetum* im Solling auf 23 KJ/m², unterirdisch auf 29 KJ/m². Für einen *A. nemorosa*-reichen Krautschichtbestand eines Buchenwaldes in Dänemark gibt HUGHES (1975) ein Energiemaximum von 3.16 MJ/m² (ober- und unterirdisch), die Energiebindung in der Nettoprimärproduktion wird auf 1.83 MJ/m² a geschätzt. Die *Allium*- und *Mercurialis*-Ausbildung des Kalkbuchenwaldes überschreiten diese Vorratswerte deutlich. Die *Anemone*-Ausbildung erreicht etwa halb so hohe Werte wie im dänischen Buchenwald, liegt aber immer noch deutlich über dem Energievorrat in der Krautschicht des Solling-Buchenwaldes. Die *Allium*-Ausbildung erreicht mit 2.40 MJ/m² Mitte Mai fast genau den gleichen Wert, den HUGHES (1971) für die üppig entwickelte Krautschicht eines jungen Erlen-Birkenwaldes mit 2.43 MJ/m² bestimmte.

Um die Energieausbeute durch die Vegetation zu berechnen, wird die Nettoprimärproduktion zur eingestrahnten Energie in Beziehung gesetzt. Sowohl bei der Bestimmung der Energieeinstrahlung als auch der Nettoprimärproduktion kann die Berechnungsgrundlage sehr unterschiedlich gewählt werden und damit auch das Ergebnis sehr unterschiedlich ausfallen (RUNGE 1973, KRIEBITZSCH 1981).

Die eingestrahlte Energie (als Global- und PhAR-Strahlung) wurde von EIMERN u. EHRHARDT (1985) erst von April 1982 an in der Nähe eines Meßturmes kontinuierlich in 2 m Höhe gemessen (Abb. 3). Aus den Meßdaten der Vegetationsperiode 1982 wurden für alle drei Vegetationseinheiten die Strahlungssummen berechnet, die je nach der Länge des Meßzeitraumes (Vegetationsperiode, Lichtphase im Frühjahr, oberirdisches Biomassemaximum der drei Arten) von 113.5 MJ/m² bis 363.8 MJ/m² (Globalstrahlung) bzw. von 45.2 MJ/m² bis 108.1 MJ/m² (PhAR-Strahlung) reichten. Diese Meßwerte aus der Nähe des Meßturmes sind nicht ohne weiteres auf die Untersuchungsflächen zu übertragen, da die Energieverteilung am Waldboden kleinräumig stark wechseln kann (EBER 1972). Die *Mercurialis*-Ausbildung unter dem aufgelichteten Buchenaltholz erhielt sicher eine höhere Energieeinstrahlung als hier zugrunde gelegt wird. Hinzu kam, daß das Jahr 1981 kühl und regenreich, 1982 dagegen ausgesprochen heiß und trocken war.

Die Nettoprimärproduktion wird bei den Erntemethoden üblicherweise durch die Zunahme des Biomassevorrats, sowie durch die Erfassung des Streufalls und des Verlusts durch Tierfraß in einer bestimmten Zeit ermittelt. Die vollständige Bestimmung dieser Größen war allerdings in keiner Krautschicht-Ausbildung möglich, vielmehr ließen sich an Hand der Biomassedifferenzen im Jahresverlauf nur Mindestwerte ermitteln (SCHMIDT et al. 1989).

Je nach den gewählten Bezugsgrößen ergaben sich für die drei untersuchten Krautschicht-Ausbildungen folgende Energiewirkungsgrade (Tab. 2):

- *Allium*-Ausbildung: 0.66 - 1.46% der Globalstrahlung
2.22 - 3.77% der PhAR-Strahlung

- *Mercurialis*-Ausbildung: 0.17 - 0.70% der Globalstrahlung
0.57 - 1.82% der PhAR-Strahlung
- *Anemone*-Ausbildung: 0.03 - 0.35% der Globalstrahlung
0.11 - 0.88% der PhAR-Strahlung.

Legt man die von KRIEBITZSCH (1989) mit Hilfe von Gaswechselmessungen ermittelten oberirdischen CO₂-Gewinne zugrunde, so erreichte *A. ursinum* 1982 einen Wirkungsgrad von 1.81 - 2.76% der Globalstrahlung bzw. 6.11 - 7.14% der PhAR-Strahlung. Für *M. perennis* ergaben sich mit 0.44 - 0.66% der Globalstrahlung bzw. 1.49 - 1.73% der PhAR-Strahlung deutlich niedrigere Werte.

Tab. 2: Energiewirkungsgrad (in %) der Nettoprimärproduktion der Krautschichtausbildungen des Kalkbuchenwaldes. Biomassenangaben nach HARTMANN (1982), SCHULTZ (1982) und EGGERT (1985), Angaben zum oberirdischen CO₂-Gewinn nach KRIEBITZSCH (1989). Die Strahlungssumme in 2 m Höhe betrug nach den Angaben von EIMERN u. EHRHARDT (1985):

Zeitraum	Globalstrahlung			PhAR-Strahlung		
Vegetationsperiode(1.4.-31.10.1982)	363.8 MJ/m ²			108.1 MJ/m ²		
Lichtphase(1.4.-21.5.1982)	244.4 MJ/m ²			93.3 MJ/m ²		
Oberirdisches Biomassenmaximum						
- <i>Anemone nemorosa</i> (1.4.-21.4.1982)	113.5 MJ/m ²			45.2 MJ/m ²		
- <i>Allium ursinum</i> (1.4.-17.5.1982)	239.3 MJ/m ²			92.5 MJ/m ²		
- <i>Mercurialis perennis</i> (1.4.-9.6.1982)	265.9 MJ/m ²			95.3 MJ/m ²		

Zeitraum	Globalstrahlung			PhAR-Strahlung		
	Vegetations- periode	Lichtphase	Biomassen- maximum	Vegetations- periode	Lichtphase	Biomassen- maximum
<i>Allium ursinum</i> -Ausbildung						
oberirdisches Biomassenmaximum (17.5.)						
- nur <i>Allium ursinum</i> (2.05 MJ/m ²)	0.56	0.84	0.86	1.90	2.20	2.22
- gesamte Krautschicht (2.40 MJ/m ²)	0.66	0.98	1.00	2.22	2.57	2.59
maximale Biomassendifferenz						
- nur <i>Allium ursinum</i> (3.06 MJ/m ²)	0.84	1.25	1.28	2.83	3.28	3.31
- gesamte Krautschicht (3.49 MJ/m ²)	0.96	1.43	1.46	3.23	3.74	3.77
oberirdischer CO ₂ -Gewinn						
- nur <i>Allium ursinum</i> (6.60 MJ/m ²)	1.81	2.70	2.76	6.11	7.07	7.14
<i>Mercurialis perennis</i> -Ausbildung						
oberirdisches Biomassenmaximum (9.6.)						
- nur <i>Mercurialis perennis</i> (1.40 MJ/m ²)	0.38	0.57	0.53	1.30	1.50	1.47
- gesamte Krautschicht (1.70 MJ/m ²)	0.47	0.70	0.64	1.57	1.82	1.78
maximale Biomassendifferenz						
- nur <i>Mercurialis perennis</i> (0.58 MJ/m ²)	0.16	0.24	0.22	0.54	0.62	0.61
- gesamte Krautschicht (0.62 MJ/m ²)	0.17	0.25	0.23	0.57	0.66	0.65
oberirdischer CO ₂ -Gewinn						
- nur <i>Mercurialis perennis</i> (1.61 MJ/m ²)	0.44	0.66	0.61	1.49	1.73	1.69
<i>Anemone nemorosa</i> -Ausbildung						
oberirdisches Biomassenmaximum (21.4.)						
- nur <i>Anemone nemorosa</i> (0.23 MJ/m ²)	0.06	0.09	0.20	0.21	0.24	0.51
- gesamte Krautschicht (0.40 MJ/m ²)	0.11	0.16	0.35	0.37	0.43	0.88
maximale Biomassendifferenz						
- nur <i>Anemone nemorosa</i> (0.17 MJ/m ²)	0.05	0.07	0.15	0.16	0.18	0.38
- gesamte Krautschicht (0.12 MJ/m ²)	0.03	0.05	0.11	0.11	0.13	0.27

Von den untersuchten Arten nutzt damit *A. ursinum* die eingestrahlte Energie am effektivsten, während bei *M. perennis* und besonders bei *A. nemorosa* die Strahlungsausbeute unter den Bedingungen des Kalkbuchenwaldes überaus spärlich ist und unter dem Wirkungsgrad von 2 - 3% der PhAR-Strahlung liegt, den LARCHER (1984) im Mittel für Pflanzengesellschaften über eine Produktionsperiode angibt. *A. ursinum* läßt sich dagegen durchaus mit produktiven, landwirtschaftlichen Kulturen und Lichtpflanzen vergleichen (RUNGE 1973, LARCHER 1984). So fand KRIEBITZSCH (1981) beim Vergleich der Energiefixierung der Schattenpflanzen *M. perennis* und *Melica uniflora* mit den Lichtpflanzen *Epilobium angustifolium* und *Arrhenatherum elatius*, daß bei 27% relativer Beleuchtungsstärke die Schattenpflanzen nur 0.9-1.3%, die Lichtpflanzen dagegen 2.1-2.2% der Globalstrahlung zur Energiefixierung nutzten. Bei *M. perennis* entsprach dies einem Wirkungsgrad der Energiebindung von 2.07% der PhAR-Strahlung und damit einem Wert, der etwas über dem Höchstwert im untersuchten Kalkbuchenwald liegt, wo bei voller Beblaubung im Juni nur 1.3-3.3% relative Beleuchtungsstärke gegeben waren (EIMERN, EHRHARDT 1985).

Für die Überlassung der Pflanzenproben zur Bestimmung der Brennwerte danken wir Dr. Andreas Eggert, Dipl.-Biol. Thomas Hartmann und Dipl.-Biol. Rüdiger Schultz recht herzlich. Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Schm 319/5) unterstützt.

Literatur

- ABRAHAMSON W.G., CASWELL H., 1982: On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology* 63: 982-991.
- BOSCHER J., 1981: Reproductive effort in *Allium porrum*: relation to the length of the juvenile phase. *Oikos* 37: 328-334.
- DIERSCHKE H., 1982: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. *Tuexenia* 2: 173-194.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: (Ed. DIERSCHKE H.). *Struktur und Dynamik von Wäldern*. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde, (Rinteln 1981): 513-539.
- DIERSCHKE H., 1983: Symphänologische Artengruppen sommergrüner Laubwälder und verwandter Gesellschaften Mitteleuropas. *Verh. Ges. Ökol.* 11: 71-87.
- DIERSCHKE H., 1985: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. *Tuexenia* 5: 491-521.
- DIERSCHKE H., 1989: Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. *Verh. Ges. Ökol.* 17:
- EBER W., 1972: Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. *Scripta Geobot.* 3: 150 S.
- EGGERT A., 1985: Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. *Diss. Univ. Göttingen*: 222 S.
- EGGERT A., 1989: Zur saisonalen Kohlenstoff- und Stickstoffdynamik der Krautschichtvegetation eines submontanen Kalkbuchenwaldes. *Verh. Ges. Ökol.* 17:
- EICKMEYER B., 1978: Zum Nährstoffhaushalt von *Allium ursinum*-Beständen in einem Kalkbuchenwald. *Dipl.-Arb. Univ. Göttingen*: 96 S.
- EIMERN J. van, EHRHARDT O., 1985: Ergebnisse von Strahlungsmessungen über und in einem Buchenwald bei Göttingen 1982-1984. Göttingen (Inst. f. Bioklimatologie Univ.)
- HAHN W., WOLF A., SCHMIDT W., 1979: Untersuchungen zum Stickstoff-Umsatz von *Tussilago farfara*- und *Agropyron repens*-Beständen. *Verh. Ges. Ökol.* 7: 369-380.
- HARTMANN T., 1982: Zur Biomasseentwicklung von *Mercurialis perennis*-Beständen in einem Kalkbuchenwald. *Dipl.-Arb. Univ. Göttingen*: 99 S.
- HUGHES M.K., 1971: Ground vegetation biocontent and net production in a deciduous woodland. *Oecologia (Berl.)* 7: 127-135.
- HUGHES M.K., 1975: Ground vegetation net production in a Danish beech wood. *Oecologia (Berl.)* 18: 251-258.

- KOTHE G., 1983: Biometrische Methoden zur Bestimmung der Stoffproduktion von *Mercurialis perennis* in einem Kalkbuchenwald. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 170 S.
- KOTHE G., 1989: Jahreszeitliche Populationsdynamik in *Mercurialis perennis*-Beständen. Verh. Ges. Ökol. 17: 159-166.
- KRIEBITZSCH W.-U., 1981: Energiefixierung von Licht- und Schattenpflanzen bei abgestufter Beleuchtung. Verh. Ges. Ökol. 9: 117-127.
- KRIEBITZSCH W.-U., 1989: CO₂- und H₂O-Gaswechsel von Krautschichtarten eines Kalkbuchenwaldes nahe Göttingen. Verh. Ges. Ökol. 17: 189-202.
- LARCHER W., 1984: Ökologie der Pflanzen. 4. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 403 S.
- LIETH H., 1968: The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency. In: (Ed. ECKARDT F.E.): Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proc. Unesco Symp. Copenhagen: 233-242.
- MEIWES K.J., BEESE F., PRENZEL J., 1981: Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. Mitt. Dt. Bodenkundl. Ges. 32: 609-622.
- ODUM E.P., 1957: Trophic structure and productivity of silver springs, Florida. Ecol. Monogr. 27: 55-112.
- RUNGE M., 1973: Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. Scripta Geobot. 4: 77 S.
- SCHMIDT W., HARTMANN T., KOTHE G., SCHULTZ R., 1989: Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 145-157.
- SCHULTZ R., 1982: Zur Biomasseentwicklung von *Anemone nemorosa*-Beständen in einem Kalkbuchenwald. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 108 S.
- WERNER W., 1983: Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt einiger Pflanzenbestände. Scripta Geobot. 16: 95 S.

Adressen:

Prof. Dr. W. Schmidt
 Dipl.-Biol. C. Hellmold
 Lehrstuhl f. Geobotanik Univ.
 Untere Karspüle 2
 D-3400 Göttingen

CO₂- und H₂O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem Kalkbuchenwald nahe Göttingen

Wolf-Ulrich Kriebitzsch

Synopsis

The CO₂- and H₂O-gas exchange of six understory species was investigated in a beech forest on limestone by using a climatized gas exchange chamber. The correlations between the gas exchange and photosynthetic active radiation (PAR), vapour pressure deficit between leaf and surrounding air (VPD) and leaf temperature (T_L) during spring and summer were described with the aid of daily courses of net photosynthesis (P_n) and of transpiration (Tr). The daily gain of CO₂ and losses of H₂O show the varying gas exchange during the seasons. The species *Allium ursinum* and *Arum maculatum*, which were photosynthetically active only before overstory canopy development, were characterized both by high P_n-rates and high light saturation of net photosynthesis. *A. maculatum* was, in addition, characterized by high Tr-rates. *A. ursinum* reacted to high VPD with a depression of P_n and a decrease of the leaf conductance (LF). Both plant species were sensitive to low temperatures. The maximum capacity of P_n (P_{n max}) and light saturation (I_s) of *Mercurialis perennis* and *Asarum europaeum* (of the newly developed leaves) reached only half the values of *A. ursinum* and *A. maculatum*. P_{n max} of the old leaves of *A. europaeum* was extremely low. Both plant species had high P_n-rates in spite of low temperatures. LF and Tr were restricted without affecting P_n when VPD increased. Maximal P_n, dark respiration rates (R_D), light saturation (I_s) and light compensation points (I_k) of *M. perennis* and *A. europaeum* decreased distinctly in response to the reduced light after closure of the overstory canopy. The temperature optimum changed in summer to higher temperatures. In summer the photosynthetic light dependence of *Melica uniflora*, *Hordelymus europaeus* and of the herbs was similar. Both grasses had high LF-values when VPD was low. With increasing VPD values, LF decreased considerably. The Tr-rates of the grasses were very high.

Beech forest, humidity dependence, leaf conductance, light dependence, net photosynthesis, temperature dependence, transpiration, understory species.

1. Einführung

Die Krautschicht basenreicher Buchenwälder ist während des ganzen Jahres dicht bestockt. Ihre Biomasseproduktion und ihre Wasserbilanz kann ähnliche Werte annehmen wie die Baumschicht (HÖHNE 1962, ROBERTS et al. 1982). Typische Pflanzengruppen sind Frühjahrsgeophyten, sommergrüne und überwinterndgrüne Arten. Die Höhe der Stoffbilanz der Pflanzen zu den verschiedenen Jahreszeiten wird u.a. durch die Anpassungsfähigkeit ihres Photosynthese-Apparates an das wechselnde Licht am Waldboden beeinflusst (BJÖRKMANN, HOLMGREN 1963).

In Kalkbuchenwäldern auf flachgründigen Rendzinen kann im Sommer die Wasserversorgung der Krautschicht mangelhaft werden (GRIMME 1977; KRIEBITZSCH et al. 1985). Frühjahrsgeophyten sind auf Grund ihres frühen Vergilbens weder der sommerlichen Bodentrockenheit noch der zeitweise hohen Transpirationsbelastung ausgesetzt; sommer-

grüne Arten können durch beide Faktoren in ihrem Wasserhaushalt und in der Stoffproduktion behindert werden.

Tagesgänge aus der Licht- und aus der Schattenphase der Krautschicht sollen den Einfluß wechselnder klimatischer Bedingungen auf den CO₂- und H₂O-Gaswechsel von Pflanzen mit unterschiedlicher Vegetationsperiode verdeutlichen. Ein Hauptaugenmerk wurde auf die Lichtabhängigkeit der Photosynthese gelegt. Tagesbilanzen der CO₂-Aufnahme bzw. H₂O-Abgabe sollen die Bedeutung der Licht- und der Schattenphase für die Stoffproduktion und den Wasserhaushalt der Krautschicht kennzeichnen.

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden in der Krautschicht eines 100- bis 115jährigen Kalkbuchenwaldes durchgeführt, der auf einer flachgründigen Rendzina wächst (Vegetationsbeschreibung bei DIERSCHKE, SONG 1982). Die Messungen wurden an folgenden Pflanzenarten vorgenommen: *Allium ursinum* und *Arum maculatum* (Frühjahrsgeophyten); *Asarum europaeum* (überwinterndgrün); *Mercurialis perennis*, *Hordelymus europaeus* und *Melica uniflora* (sommergrün).

Für die Untersuchungen stand eine im Freiland einsetzbare Apparatur (Fa. Walz, Effeltrich) zur Verfügung, die im 2-Minuten-Takt den CO₂- und H₂O-Gaswechsel von Pflanzen, zusammen mit einigen Klimafaktoren, aufzeichnet (ausführliche Beschreibung u.a. bei LANGE, SCHULZE 1971). Die Gaswechselwerte wurden auf die einfache Blattfläche bezogen. Die Umrechnung der Meßwerte folgte weitgehend den Formeln von CAEMMERER u. FARQUHAR (1981).

Die Blattfläche wurde mit einem Flächenmeßgerät (LI-3000, Fa. Lambda, Lincoln, USA) gemessen. Die Bestimmung der Blattwasserpotentiale geschah mit Thermoelementhygrometern (L-51) in Verbindung mit einem Dew-Point-Microvoltmeter (HR-33T, Fa. Wescor, Logan, USA; s.a. BROWN, TANNER 1981). Die Blattwasserpotentiale wurden morgens zwischen 8⁰⁰ und 9⁰⁰ Uhr mitteleuropäischer Sommerzeit (6⁴⁰ - 7⁴⁰ Uhr Ortszeit) gemessen. Die Werte kommen unter den schattigen Bedingungen am Waldboden den 'pre-dawn' oder Dämmerungspotentialen (RICHTER 1976) nahe.

Verwendete Abkürzungen:

I _s	= Lichtsättigung
I _K	= Lichtkompensationspunkt
LF	= Blattleitfähigkeit für Wasserdampf
P _n	= Nettophotosynthese
P _{nmax}	= Maximale Photosynthesekapazität
PAR	= Photosynthetisch aktive Strahlung
R _D	= Dunkelatmung
T _L	= Blattertemperatur
Tr	= Transpiration
VPD	= Wasserdampfgradient zw. Blatt u. umgebender Luft
Ψ _L	= Blattwasserpotential

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Tagesgänge

3.11 Lichtphase der Krautschicht (Abb. 1 u. 2)

Die PAR erreichte in der Lichtphase bis zu 1000 μE/m² · s und war im Tagesgang durch den Schattenwurf von Baumstämmen und Ästen sehr wechselhaft. Die T_L konnte in der Nacht bis nahe 0 °C sinken, stieg aber mit der PAR bis 20 °C an. Maximale VPD-Werte erreichten im Frühjahr 16 mPa/Pa.

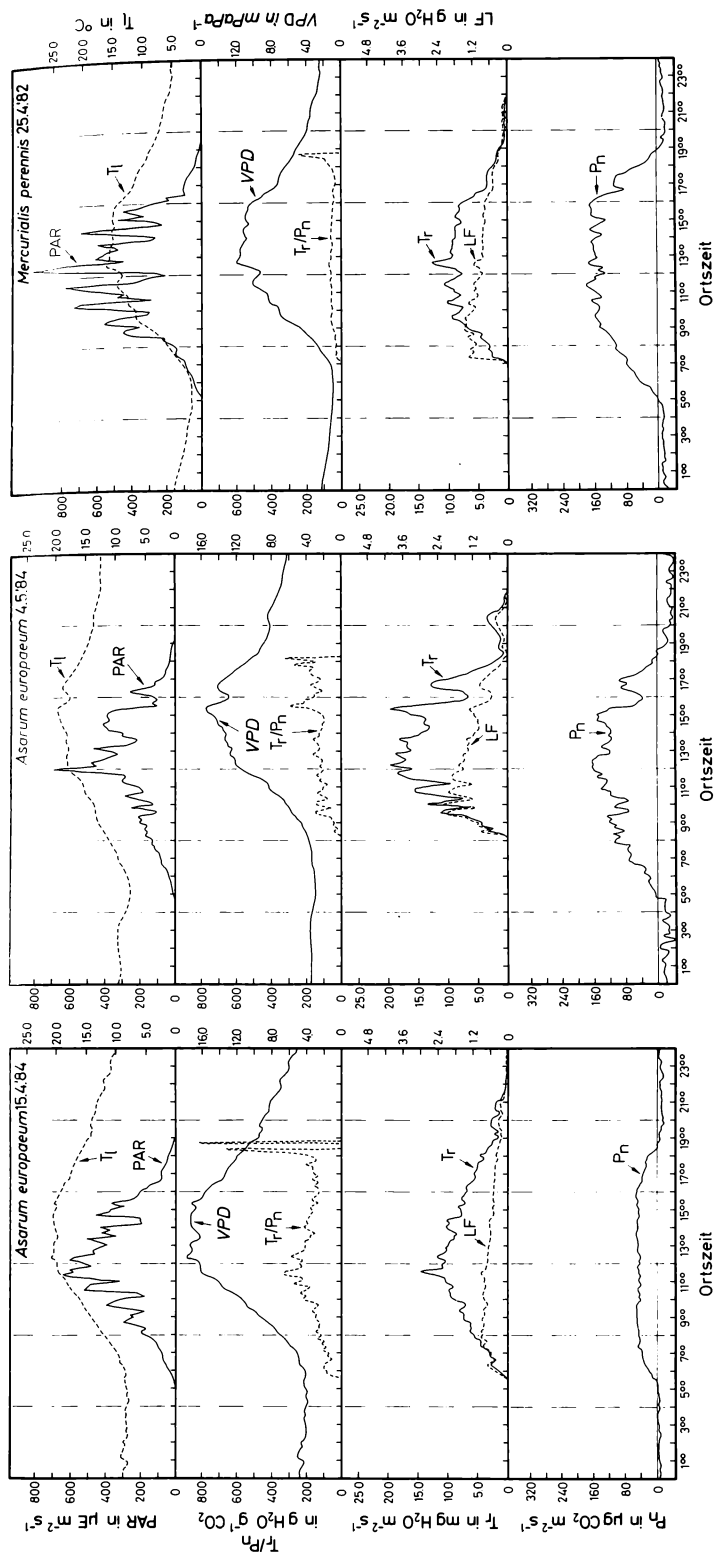


Abb. 1: Tagesgänge der Nettophotosyntheseraten (P_n), der Transpirationsraten (Tr), der Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf (LF) und des Transpirationskoeffizienten (Tr/P_n) von überwinterndgrünen Blättern (15.4.84) und frisch getriebenen Blättern (4.5.84) von *A. europaeum* sowie von *M. perennis* in der Lichtphase der Krautschicht zusammen mit der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR), der Blatt-Temperatur (T_L) und dem Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft (VPD).

Die überwinterndgrünen Blätter von *A. europaeum* (Abb. 1, links) hielten am 15.4.84 zwischen 7⁰⁰ und 16⁰⁰ Uhr Ortszeit eine konstante, niedrige P_n-Rate aufrecht. Nur das Dämmerungslicht schränkte die P_n-Aktivität ein. Der CO₂-Gaswechsel der jungen Blätter von *Asarum* folgte dagegen dem Licht, das im Tagesverlauf zwischen 150 und 600 μE/m² · s pendelte. Am 4.5.84 (Abb. 1, Mitte) wurden selten lichtgesättigte P_n-Raten erreicht, die dann die Raten der überwinterndgrünen Blätter erheblich übertrafen. Auch die R_D der jungen Blätter überstieg die der alten trotz vergleichbar hoher Temperaturen.

Die P_n von *M. perennis* sank im Laufe des 24.4.82 nur bei starken Einschränkungen der PAR leicht (Abb. 1, rechts). Niedrige T_L-Werte um 2 °C in den Morgenstunden hatten keinen erkennbaren Einfluß auf die P_n. Bei Erreichen der Lichtsättigung der P_n war T_L allerdings bereits auf 10 °C angestiegen.

A. maculatum assimilierte von allen Pflanzen die größten CO₂-Mengen. Seine Leistungsfähigkeit ging mit einem hohen Lichtbedarf der P_n einher, daher folgte die P_n am 28.4.83 eng der PAR (Abb. 2, links).

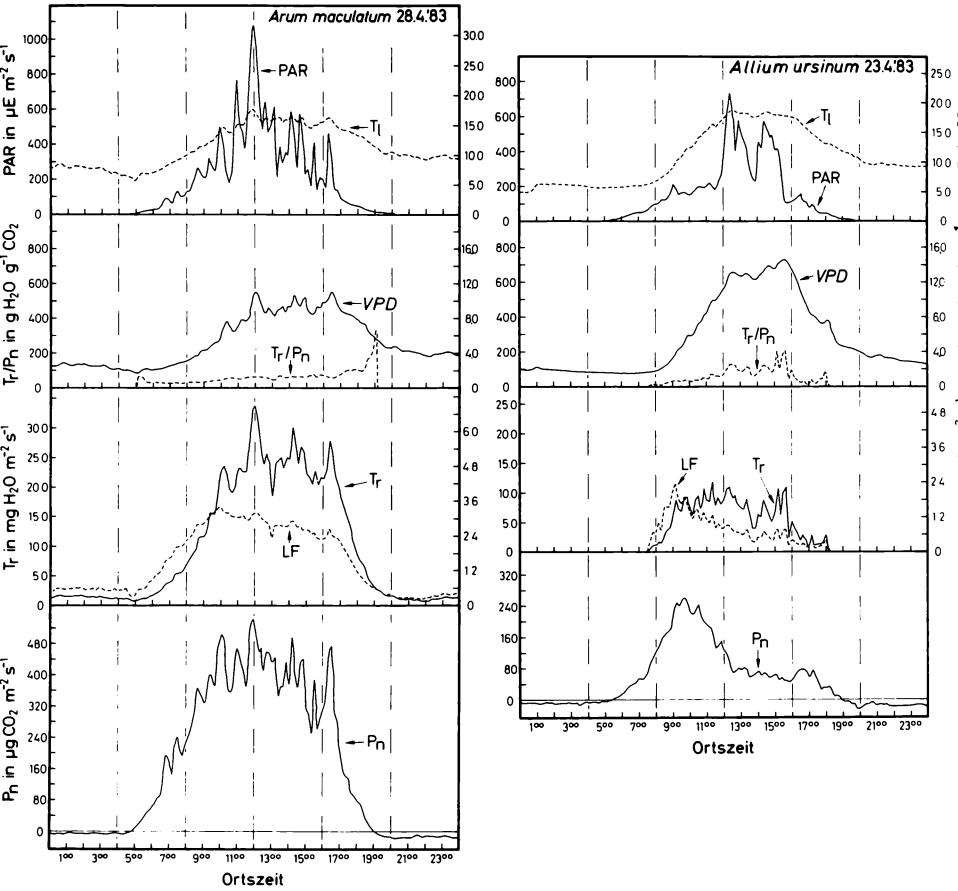


Abb. 2: Tagesgänge der Nettophotosyntheseraten (P_n), der Transpirationsraten (Tr), der Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf (LF) und des Transpirationskoeffizienten (Tr/P_n) von *A. maculatum* und *A. ursinum* in der Lichtphase der Krautschicht zusammen mit der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR), der Blatt-Temperatur (T_L) und dem Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft (VPD).

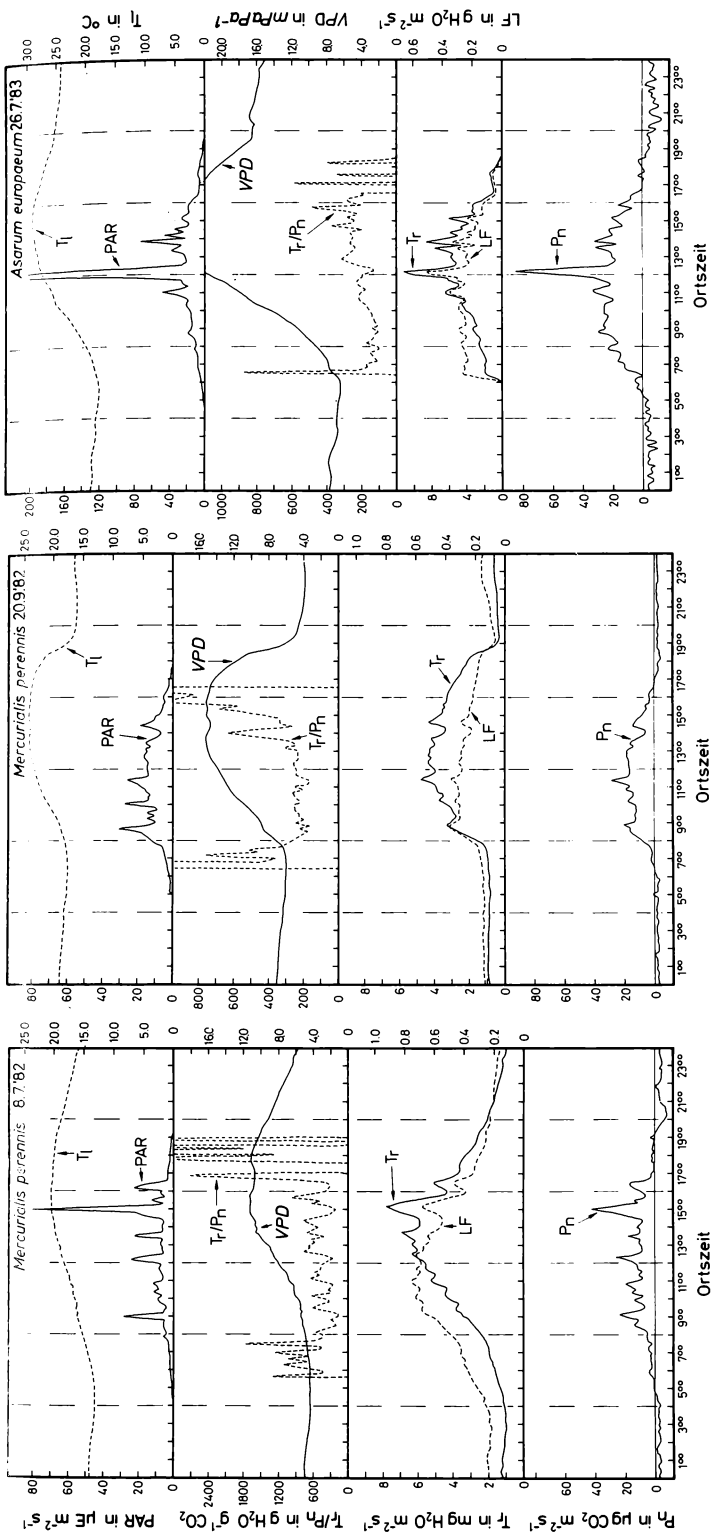


Abb. 3: Tagesgänge der Nettophotosyntheseraten (P_n), der Transpirationsraten (T_r), der Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf (LF) und des Transmissionskoeffizienten (T_r/P_n) von *M. perennis* bei guter Wasserversorgung (8.7.82) und bei niedrigen Blatt-Wasserpotentialen (20.9.82) sowie von *A. europaeum* während der Schattenphase der Krautschicht zusammen mit der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR), der Blatt-Temperatur (T_L) und dem Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft.

Die CO₂-Aufnahme von *A. ursinum* zeigte am 23.4.83 (Abb. 2, rechts) eine Mittagsdepression, die für Pflanzen arider Gebiete typisch ist und auf niedrige Luftfeuchte zurückgeführt wird (RASCHKE, RESEMANN 1986). Mit der P_n-Depression ging bei *Allium* eine Abnahme der LF einher. Eine leichte Stomataverengung war auch bei den übrigen Arten zu erkennen. Die sinkende LF verhinderte ein steiles Ansteigen der Tr-Raten parallel zu den VPD-Werten. Die größten Transpirationskoeffizienten (Tr/P_n) traten während der Dämmerung am Morgen und am Abend auf, da bei Lichtmangel P_n mehr als Tr behindert wird (CALDWELL et al. 1983). Bei *A. ursinum* stieg Tr/P_n ab Mittag. Die Einschränkung der P_n wirkte sich stärker als diejenige der LF aus, da die Tr bei steigenden VPD-Werten trotz gesunkener LF nicht abnahm.

3.12 Schattenphase (Abb. 3 u. 4)

In der Schattenphase 1982 ging der relative Lichtgenuß auf 1 % der Freilandstrahlung zurück, 1983 auf 3 %. Die diffuse PAR betrug zwischen 10 und 30 $\mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$. Während der 1982 nur vereinzelt auftretenden kurzen Lichtflecken stieg die PAR bis 80 $\mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ an (Abb. 3); 1983 waren Lichtflecken häufiger und von höherer Intensität als 1982.

T_L und VPD blieben 1982 durch die starke Beschattung des Waldbodens relativ niedrig; 1983 stiegen T_L dagegen bis 30 °C, VPD bis 24 mPa/Pa. Die ψ_L -Werte von *A. europaeum* und den beiden Gräsern sanken im Laufe der Vegetationsperiode 1983 nur wenig (Minima: -1.0 bis -1.5 MPa); bei *M. perennis* wurden im September 1982 dagegen Werte unter -3.0 MPa gemessen (KRIEBITZSCH et al. 1985). Um die Bedeutung derart niedriger Blattwasserpotentiale für den Gaswechsel von *Mercurialis* zu erfassen, werden zwei Tagesgänge des Binkelkrautes aus der Schattenphase 1982 diskutiert. Am 8.7.82 war die Wasserbilanz der Pflanzen noch ausgeglichen (Ψ_L : -0.2 MPa); am 20.9.82 hatte Ψ_L -2.7 MPa erreicht.

Die P_n aller Pflanzen war in der Schattenphase niedrig und folgte weitestgehend der PAR. Eine Abnahme der P_n von *M. perennis* wegen der schlechten Wasserversorgung ist am 20.9. nicht zu erkennen (Abb. 3). Die Zunahme der PAR infolge von beginnendem Laubfall in der Sonnenkrone führte zu einer Verdopplung der P_n-Raten.

1983 bewirkte ein gestiegener Lichtgenuß bei allen Pflanzen eine höhere CO₂-Aufnahme als im Sommer 1982 bei *Mercurialis*. Einzelne länger anhaltende Lichtflecken steigerten die P_n-Raten zusätzlich. Die CO₂-Assimilation der beiden Gräser blieb am Nachmittag bei gleichen Lichtintensitäten hinter den Morgenwerten zurück (Abb. 4). Auch die P_n von *A. europaeum* sank im Laufe des 26.7.83 leicht ab (Abb. 3). Ihr Rückgang könnte eine Folge der 1983 hohen Temperaturen sein, zumal sich das Temperaturoptimum der P_n mit abnehmender Lichtstärke zu kühleren Temperaturen hin verschiebt (SCHULZE 1972).

Die LF der Gräser sank im Tagesgang um die Hälfte ab. Die Stomataverengung setzte gleichzeitig mit dem Anstieg des VPD ein. Die LF von *A. europaeum* hingegen war bereits am Morgen niedrig; sie nahm gegen Mittag weiter ab, als der VPD-Wert 18 mPa/Pa überschritt (Abb. 3). *M. perennis* hatte am 8.7.82 vergleichbar hohe LF-Werte wie die Gräser. Am 20.9.82 war LF bei *Mercurialis* dagegen nur halb so hoch wie am 8.7. und glich den LF-Werten von *Asarum*. Eine Stomataverengung im Tageslauf blieb an beiden Tagen bei *Mercurialis* unbedeutend. Der Lichtmangel in der Schattenphase verringerte die P_n stärker als die Tr, daher sind die Transpirationskoeffizienten aller Pflanzen im Vergleich zum Frühjahr hoch. Die Einschränkung von LF konnte nicht verhindern, daß der Transpirationskoeffizient mit VPD stieg, da P_n gleichzeitig sank.

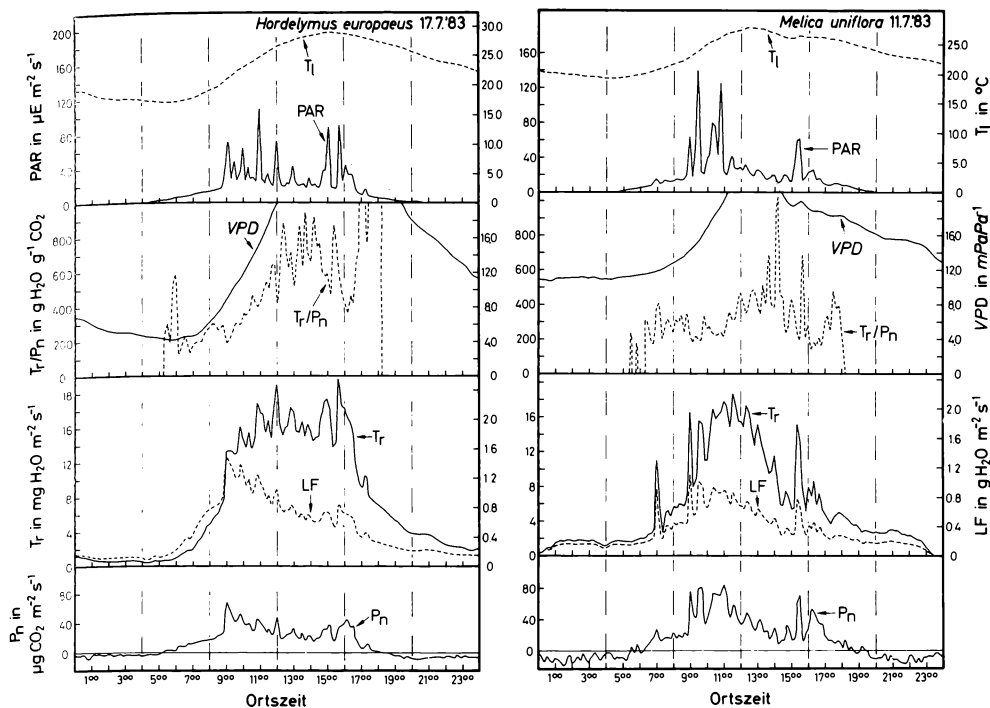


Abb. 4: Tagesgänge der Nettophotosyntheseraten (P_n), der Transpirationsraten (Tr), der Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf (LF) und des Transpirationskoeffizienten (Tr/P_n) von *H. europaeus* und *M. uniflora* in der Schattenphase der Krautschicht zusammen mit der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR), der Blatt-Temperatur (T_l) und dem Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft (VPD).

3.2 Bedeutung von Licht, Temperatur und Luftfeuchte für den Gaswechsel

3.2.1 Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese

Als jeweils mehreren aufeinanderfolgenden Tagesgängen wurden Lichtabhängigkeitskurven der P_n abgeleitet, deren Kennwerte in Tab. 1 zusammengestellt sind. *A. ursinum* und *A. maculatum* sind mit hohen P_{nmax} - und I_s -Werten gut an den Lichtgenuss im Frühjahr angepasst. Die Werte von *A. europaeum* und *M. perennis* sind erheblich niedriger als die der Frühjahrsgeophyten. Eine derartige Abstufung beschrieben auch TAYLOR u. PEARCY (1976) für Kräuter mit entsprechend unterschiedlicher Vegetationsperiode, die in einem sommergrünen Laubwald in Nordamerika wuchsen.

Die überwinterndgrünen Blätter von *A. europaeum* waren bereits durch einen geringen Lichtbedarf der P_n und niedrige P_n -Raten aufgefallen. CARTELLIERI (1935) machte mit überwinterndgrünen Blättern von alpinen Zwergsträuchern die gleichen Erfahrungen. P_{nmax} und I_s nahmen bei *A. europaeum* und *M. perennis* in der Schattenphase erheblich ab; die Werte für die Gräser waren ähnlich niedrig. Der Rückgang von P_{nmax} und I_s ist Teil der Schattenadaptation der Pflanzen im Sommer (BJÖRKMAN, HOLMGREN 1963). Die Höhe der Werte stimmt mit Literaturangaben für Schattenpflanzen überein (MASAROVICOVA, ELIAS 1985; TAYLOR, PEARCY 1976), am besten mit Angaben für Pflanzen aus besonders dunklen tropischen Regenwäldern (BJÖRKMAN et al. 1972).

Tab. 1: Maximale Photosynthese-Kapazität (P_{nmax}), Dunkelatmung (R_D), Lichtsättigung (I_s) und Lichtkompensationspunkt (I_k) der Pflanzen in der Licht- und der Schattenphase der Krautschicht.
 Die Werte stammen von Lichtkurven, die aus Tagesgängen abgeleitet wurden. Die Lichtkurve für *M. perennis* in der Schattenphase 1982 wurde mit Hilfe einer Beleuchtungsanlage im Wald aufgenommen.

			$P_{n\ max}$	R_D $\mu g\ CO_2/m^2 \cdot s$	I_s $\mu E/m^2 \cdot s$	I_k
Lichtphase	<i>M. perennis</i>	25.4.82	152	-13.9	249	8.9
	<i>A. europaeum</i>	15.4.84	48	- 6.8	120	6.5
		4.5.84	155	-26.0	280	17.7
	<i>A. ursinum</i>	24.4.83	383	- 6.7	378	2.8
	<i>A. maculatum</i>	28.4.83	466	- 9.0	399	3.5
Schattenphase	<i>M. perennis</i>	29.7.82	70	- 5.8	120	4.0
	<i>A. europaeum</i>	26.7.83	81	- 5.1	143	3.9
	<i>H. europaeus</i>	17.7.83	77	- 5.0	100	2.7
	<i>M. uniflora</i>	11.7.83	121	- 6.6	119	2.7

Auch I_k sowie die damit eng verknüpften R_D -Raten der verschiedenen Pflanzen unterscheiden sich deutlich. Die Atmung ist mit der Blattentwicklung korreliert (JURIK et al. 1979, REICH 1984, SESTAK 1966). Die höchste R_D hatten die jungen Blätter von *A. europaeum* mit $-26\ \mu g\ CO_2/m^2 \cdot s$; die überwinterndgrünen Blätter veratmeten nur knapp $7\ \mu g\ CO_2/m^2 \cdot s$; die R_D *M. perennis* lag dazwischen. *A. ursinum* und *A. maculatum* waren in ihrer Blattentwicklung offenbar schon weiter fortgeschritten und atmeten ähnlich wenig wie die überwinterndgrünen Blätter von *A. europaeum*.

In der Schattenphase hatten alle Pflanzen trotz hoher Nachttemperaturen niedrige R_D -Raten. Die geringe Atmung kann ebenfalls als Anpassung an das Schwachlicht aufgefaßt werden (BJÖRKMAN 1981), zumal die Dunkelatmung nach McCREE (1970) eine Funktion der am Tag angehäuften Photosynthate ist. Die enge Korrelation zwischen R_D und I_k (s.a. LIETH 1960, HUBER 1978) äußert sich in einer den R_D -Raten entsprechenden Abstufung von I_k . Die Werte der Gräser waren besonders niedrig.

3.22 Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese

Asarum und *Mercurialis* hatten in der Lichtphase ein breites Temperatur-Optimum der P_n (90% von P_{nmax} ; PISEK et al. 1973), das zwischen 8° und $18^\circ C$ lag. Die P_n -Raten der Frühjahrsgeophyten unterschritten bei Blatt-Temperaturen unter $14^\circ C$ den unteren Optimalbereich (Abb. 5a). *A. europaeum* und *M. perennis* waren demnach gut an die herrschenden Temperaturen im Frühjahr angepaßt. Die P_n von *Allium* und *Arum* kann dagegen im Frühjahr durch Kälte behindert werden. Niedrige Temperaturen gehen allerdings meist mit starker Bewölkung oder der Morgendämmerung einher (s. Abb. 1 u.2). Der Ein-

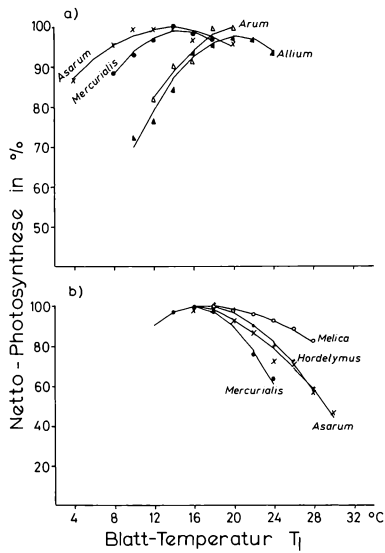


Abb. 5: Temperaturabhängigkeit der Netto-Photosyntheseraten der untersuchten Pflanzenarten in der Lichtphase (a) und in der Schattenphase (b) der Krautschicht.

fluß niedriger Temperaturen auf die P_n -Raten wird daher durch Lichtmangel überlagert, da die Frühjahrsgeophyten einen hohen Quantenbedarf haben (Tab.1).

In der Schattenphase verschob sich das Temperaturoptimum der P_n von *Mercurialis* und *Asarum* zum Warmen hin und lag wie das von *H. europaeus* zwischen 12° und 20° C. Ein sehr breites Optimum hatten die Blätter von *Melica*, deren P_n -Raten erst über 24° C unter die 90%-Grenze sanken. Damit stimmen auch im Sommer Temperaturoptimum der untersuchten Pflanzen und Temperaturklima am Waldboden gut überein. Wesentliche P_n -Einbußen infolge hoher Wärmegrade sind allenfalls an sehr heißen Tagen zu erwarten (Abb. 3 u.4). Die höchsten Tagestemperaturen wurden am Waldboden allerdings erst in den Nachmittag- und Abendstunden gemessen, wenn der Lichtgenuß bereits stark gesunken war.

3.23 Feuchteabhängigkeit von Netto-Photosynthese und Transpiration

Die P_n -Raten von *A. maculatum*, *A. europaeum* und *M. perennis* stiegen im Frühjahr mit den VPD-Werten an. Der Einfluß von T_L und VPD auf die P_n ist bei Tagesgängen nur schwer voneinander zu trennen. Der parallele Anstieg von P_n und VPD im Frühjahr ist vermutlich eine Folge der Erwärmung der Blätter.

Die angedeutete Abnahme der P_n mit steigendem VPD im Sommer geht auf zu hohe Blatt-Temperaturen zurück. Die LF sank mit P_n , eine Einschränkung der P_n durch die Stomataverengung ist jedoch unwahrscheinlich. - Eine tropische Regenwaldpflanze, *Alocasia macrorrhiza*, brauchte, bei ebenso niedriger PAR wie im Göttinger Wald, eine Konzentration von 144 ppm CO_2 im Mesophyll für CO_2 -gesättigte P_n -Raten (BJÖRKMAN et al. 1972). - Die blattinternen CO_2 -Gehalte, denen die Daten von Abb. 6 zugrunde liegen, sanken nicht unter 300 ppm CO_2 . Allenfalls eine direkte Wirkung des VPD auf die P_n wäre möglich.

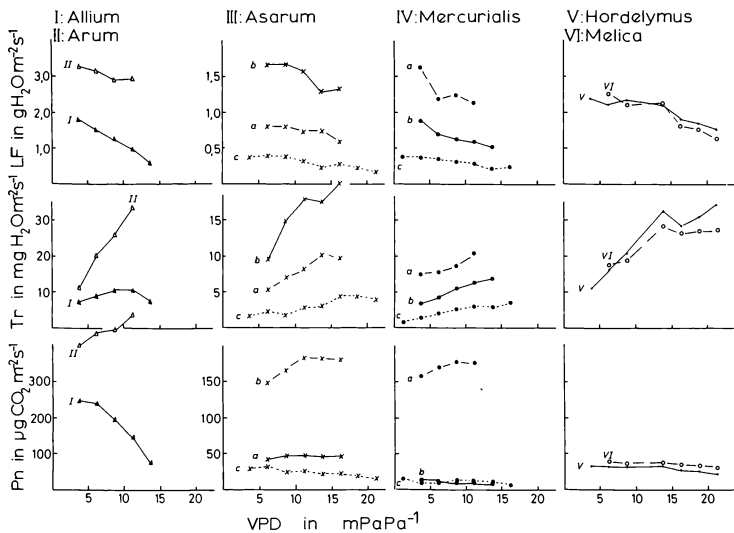


Abb. 6: Beziehung zwischen den Nettofotosyntheseraten (P_n), den Transpirationsraten (Tr) bzw. der Leitfähigkeit der Blätter für Wasserdampf (LF) sowie dem Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft.

Die Kurven von *A. ursinum* (I) und *A. maculatum* (II) stammen aus der Lichtphase, die von *H. europaeus* (V) und *M. uniflora* (VI) aus der Schattenphase der Krautschicht. Die Kurven von *A. europaeum* kennzeichnen das Verhalten der überwinterndgrünen (IIIa) und der frisch getriebenen Blätter (IIIb) in der Lichtphase und in der Schattenphase (IIIc) der Krautschicht. Von *M. perennis* werden Kurven aus der Lichtphase (IVa) und aus der Schattenphase bei hohen Blatt-Wasserpotentialen (IVb) und bei niedrigen Blatt-Wasserpotentialen (IVc) wiedergegeben. Näheres siehe Text.

Die P_n -Raten von *A. ursinum* reagierten dagegen empfindlich auf den Anstieg von VPD (Kurve I, Abb. 6). Am 23.4.83 stiegen die T_L -Werte auf 20 °C (Abb. 2), bei dieser Temperatur hatte *Allium* sein Temperaturoptimum der P_n (Abb. 5). Die verringerte CO_2 -Aufnahme kann indirekt durch reduzierte Stomata-Öffnung oder durch direkte Wirkung der Luftfeuchte auf den P_n -Apparat ausgelöst sein (RASCHKE, RESEMANN 1986). Zwischen P_n und VPD besteht, außer bei *A. ursinum*, kein Zusammenhang. Hingegen wirkt sich der VPD-Wert stärker auf die Tr aus. Die Erhöhung der Tr bei steigenden VPD-Werten wird nur durch den Rückgang der LF gebremst, der von Art zu Art unterschiedlich ausgeprägt ist. Niedrige LF -Werte, die zudem im Laufe des Tages stark sanken, führten bei *A. ursinum* über den gesamten VPD-Bereich zu konstant geringen H_2O -Verlusten. *M. perennis* vermied in der Lichtphase ebenfalls große Wasserverluste, während *A. maculatum* und die frischen Blätter von *A. europaeum* infolge hoher LF -Werte erheblich transpirierten.

Die LF von *A. europaeum* war in der Schattenphase niedrig und ließ nur geringe Tr -Raten zu (Kurve IIIc). Das Bingelkraut transpirierte im Juli 1982 (Kurve IVb) bei geringem Lichtgenuß und niedrigen VPD-Werten stark. Die LF - und Tr -Werte Ende September (Kurve IVc) ähnelten dagegen denen von *Asarum*. Das nun niedrige Blattwasserpotential hatte offenbar eine Stomataverengung bewirkt (s.a. SCHULZE, KÜPPERS 1979). Die beiden Gräser zeichneten sich in der Schattenphase durch ähnlich hohe LF -Werte aus, wie *A. europaeum* und *M. perennis* im Frühjahr hatten. Ihre Tr -Raten waren daher bei niedrigen VPD-Werten ziemlich hoch. Der zunächst steile Anstieg der Tr wurde durch eine strenge Stomataregulation gebremst.

3.3 Tagesbilanzen des CO₂- und H₂O-Gaswechsels

Für die Lichtphase der Krautschicht sind hohe CO₂-Bilanzen, hohe Wasserverluste und niedrige Transpirationskoeffizienten typisch (Tab. 2). Die CO₂-Bilanzen hängen von den P_{nmax}- und Is-Werten der Blätter ab (Tab. 1). Nur *A. ursinum* konnte seine große P_n-Kapazität nicht nutzen, da die empfindliche Reaktion auf niedrige Luftfeuchte zu großen Einbußen der CO₂-Aufnahme führte. Die CO₂-Bilanz von *A. maculatum* (14.5 g CO₂/m²d) bestätigt die Feststellung von BETHKE et al. (1965), daß die P_n-Leistung von Frühjahrsgeophyten der von Lichtpflanzen nahe kommt. Die P_n-Depression bei *Allium* als Folge des Tagesklimas verdeutlicht zugleich den Vorteil eines Waldstandortes für diese Pflanzen. Im Freiland können T_L und VPD erheblich höher ansteigen als am Waldboden.

Tab. 2: Mittelwerte der Blatt-Temperatur (T_L) bei Tag und bei Nacht und des Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft (VPD); Tagessummen der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR), der Nettophotosyntheseraten (P_n), der Dunkelatemungsraten (R_D) sowie der CO₂-Bilanz (ΔP_n); Tagessumme der Transpirationsraten (Tr) sowie Transpirationskoeffizient (Tr/P_n), berechnet aus der täglichen Transpiration und der CO₂-Bilanz.

	°C		\bar{x} T _L		\bar{x} VPD mPa/Pa	ΣPAR E/m ² d	ΣP _n	ΣR _D g CO ₂ /m ² d	ΔP _n	ΣTr g H ₂ O/ m ² · d	Tr/P _n g H ₂ O/ gCO ²
	Tag	Nacht									
Lichtphase	<i>M. perennis</i>	25.4.82	10.4	4.7	5.09	14.56	6.32	-0.57	5.75	323.6	56
	<i>A. europaeum</i>	15.4.84	16.4	10.5	9.46	11.77	1.94	-0.24	1.69	383.7	226
		4.5.84	15.1	11.7	7.52	9.30	4.28	-0.93	3.37	452.4	134
	<i>A. ursinum</i>	23.4.83	13.1	7.9	5.54	9.23	4.75	-0.24	4.51	233.8	52
	<i>A. maculatum</i>	28.4.83	13.3	9.0	5.28	12.88	14.40	-0.25	14.15	861.5	61
Schattenphase	<i>M. perennis</i>	8.7.82	18.1	16.0	7.24	0.35	0.45	-0.13	0.32	267.1	830
		20.9.82	21.9	18.4	8.84	0.39	0.42	-0.10	0.32	165.7	516
	<i>A. europaeum</i>	26.7.83	25.2	21.6	15.03	1.14	0.81	-0.20	0.61	165.6	272
	<i>H. europaeus</i>	17.7.83	24.6	21.5	13.83	1.08	1.18	-0.18	1.00	622.6	623
	<i>M. uniflora</i>	11.7.83	25.1	21.6	15.70	1.11	1.45	-0.34	1.11	480.6	433

Die CO₂-Bilanzen von *M. perennis* und *A. europaeum* erreichten nur 10 bis 40 % der von *A. maculatum* assimilierten CO₂-Menge. Die CO₂-Aufnahme der jungen Haselwurzblätter und der Blätter von *M. perennis* wird durch hohe nächtliche Atmungsverluste geschmälert, die bei *A. europaeum* 20 % und bei *M. perennis* 10 % des Tagesgewinnes ausmachen. Bei *A. maculatum* verbrauchte die Dunkelatmung nur 2 %, bei *A. ursinum* 5 % des Tagesgewinns an CO₂.

A. maculatum hatte mit 861.5 g H₂O/m² · d den höchsten Wasserverbrauch der untersuchten Pflanzen. *A. ursinum* transpierte nur 27 % der von *Arum* verdunsteten H₂O-Menge. Der strengen Regelung der Stomata verdankte *A. ursinum* den sehr niedrigen Tr-Koeffizienten von 52 g H₂O/g CO₂. Auch für *A. maculatum* und *M. perennis* errechneten sich ähnlich niedrige Tr/P_n-Werte während die jungen und vor allem die überwintendgrünen Blätter von *A. europaeum* deutlich höhere Transpirationskoeffizienten hatten.

Der geringe Lichtgenuß in der Schattenphase erlaubte *M. perennis* und *A. europaeum* nur eine CO₂-Aufnahme, die hinter den R_D-Verlusten des Frühjahres zurückblieb. Beide Arten erzielten aber durch Reduzierung der Atmung eine positive Stoffbilanz. Trotzdem blieben die R_D-Verluste in der Schattenphase erheblich und betrugen zwischen 15 % (*H. europaeus*) und 29 % (*M. perennis*).

Die CO₂-Gewinne von *M. perennis* machten am 8.7. und am 20.9.1982 nur 5% des Frühjahrswertes aus; eine Beeinträchtigung der CO₂-Aufnahme Ende September durch ein niedriges Blattwasserpotential ist aus den Tagesbilanzen nicht zu erkennen. Die CO₂-Bilanzen von *A. europaeum* und den beiden Gräsern übertrafen 1983 die von *M. perennis* aus dem Sommer 1982 erheblich, blieben aber ebenfalls weit hinter den Frühjahrswerten zurück.

Die Transpiration war in der Schattenphase weniger eingeschränkt als die P_n. Eine niedrige LF wird durch hohe VPD-Werte zumindest teilweise ausgeglichen. *M. perennis* transpierte Anfang Juli 82 % und Ende September 51 % des Frühjahrswertes. *A. europaeum* schränkte den Wasserverbrauch auf knapp 40 % des Frühjahrs ein. Die Tr-Verluste der Gräser beliefen sich bei ähnlichen Klimabedingungen auf fast 300 % (*M. uniflora*) bzw. 400 % (*H. europaeus*) des Wasserverbrauchs von *A. europaeum*. Derartige Wasserverluste bei niedrigen P_n-Raten führten zu Tr-Koeffizienten von 432 (*M. uniflora*) bzw. 623 g H₂O/g CO₂ (*H. europaeus*). Die Tr-Koeffizienten des Bingelkrautes waren 1982 in ähnlicher Höhe. *A. europaeum* hatte in der Schattenphase einen niedrigen Tr-Koeffizienten, der mit 272 g H₂O/g CO₂ den Frühjahrswert nur wenig übertraf.

An diesen Tagesbilanzen lassen sich bereits unterschiedliche Strategien erkennen, mit denen sich die Arten ihrem Standort anpassen. *A. ursinum* ist wegen seiner Empfindlichkeit gegenüber niedriger Luftfeuchte auf schattige, windgeschützte und luftfeuchte Standorte angewiesen (HEGL 1939, FISCHER 1981). An solchen Standorten erzielt der Bärlauch, dank seiner raschen Blatt-Entwicklung und hohen P_n-Kapazität große Stoffgewinne, die ihm eine schnelle und großflächige Besiedlung des Waldbodens erlauben. *A. maculatum* hat ähnliche Charakteristika der P_n wie *A. ursinum*, kann aber seine Tr schlecht einschränken. Er ist daher auf eine gute Wasserversorgung angewiesen und in frischen bis bodenfeuchten Laubmisch- und Buchenwäldern verbreitet (OBERDORFER 1979). Beide Arten benötigen wegen ihres hohen Lichtbedarfs die Lichtphase von Laubwäldern.

M. perennis und *A. europaeum* gehören mit niedriger P_n-Kapazität bei geringem Lichtbedarf der P_n zu den typischen Schattenpflanzen. Bei beiden Arten nehmen P_{nmax}, R_D, I_s und I_K in der Schattenphase weiter ab. Mit diesen Anpassungen verringert sich der Energiebedarf für die Aufrechterhaltung der Stoffwechselprozesse (BJÖRKMAN 1981), gleichzeitig steigt die Ausnutzung des niedrigen Lichtes am Waldboden. *M. perennis* verdankt seinen großen Erfolg in der Krautschicht dem frühen Austreiben und dem raschen Aufbau einer großen Blattfläche, mit der bereits in der Lichtphase erhebliche Stoffgewinne erzielt werden. Der große Blattflächenindex, der für *Mercurialis*-Bestände typisch ist (s.a. HUTCHINGS 1978), und die Länge der Vegetationsperiode von *M. perennis* in der Schattenphase läßt auch für diese Zeit Kohlenstoffgewinne erwarten, die vor allem der unterirdischen Biomasse zukommen (HUTCHINGS 1978).

A. europaeum ist zwar ganzjährig photosynthetisch aktiv, dieser Vorteil gegenüber *M. perennis* kommt in der Probefläche aber nicht zum Tragen, da der Waldboden von November bis März schneebedeckt ist. Die überwinterndgrünen Blätter haben zur Zeit hoher Einstrahlung im Frühjahr eine geringe P_n-Kapazität; die neuen, leistungsfähigen Blätter entwickeln sich aber erst zusammen mit den Blättern in der Baumkrone, so daß sie nicht mehr in den Genuß hoher PAR am Waldboden kommen. Der flache Wuchs über dem Boden verringert zusätzlich den Lichtgenuß, da *A. europaeum* leicht von höherwüchsigen

Kräutern und Gräsern beschattet wird. Andererseits braucht die Haselwurz eine gewisse Beschattung, da diese Pflanze auf hohe Temperaturen und niedrige Luftfeuchte mit gesenkten P_n -Raten und LF-Werten reagiert. Sie hat ganzjährig hohe Blatt-Wasserpotentiale und erweist sich damit als hydrostabile Pflanzenart im Sinne von STOCKER (1956). *M. perennis* hält im Gegensatz möglichst lange die Stomata geöffnet und läßt es auf ein starkes Sinken von Ψ_L ankommen, ohne daß P_n behindert wird. Bei sehr niedrigen Ψ_L -Werten drosselt allerdings auch *M. perennis* LF von Tag zu Tag mehr. Die intensive Regelung der Stomata bei *A. europaeum* bzw. das Ertragen niedriger Ψ_L -Werte ohne Einbußen bei den P_n -Raten von *M. perennis* sind zwei unterschiedliche Strategien, um auch in den Sommermonaten bei Trockenheit auf den Rendzinen überdauern zu können.

Die beiden Gräser haben in der Untersuchungsfläche nur geringen Anteil an der Krautschichtbiomasse. Ihnen kommt die starke Einstrahlung im Frühjahr nicht zugute. Sie haben zwar im Vergleich zu den sommergrünen Kräutern hohe P_n -Raten und sind gut an die niedrige PAR angepaßt (Tab. 1), können aber wegen ihrer geringen Blattfläche die große Stoffwechselaktivität nicht nutzen. Für den Aufbau einer größeren Blattfläche wäre jedoch entweder eine frühere Blättentfaltung oder ein noch höherer Lichtgenuß am Waldboden nötig. An helleren Stellen können sie daher den Waldboden dicht besiedeln und als Konkurrenten gegenüber Arten wie *M. perennis* und *A. ursinum* auftreten. Beide Gräser haben sehr hohe Tr-Raten. Sie gelten daher als Frischezeiger und fehlen an trockenen Standorten. Sie reagieren auf niedrige Luftfeuchte mit Stomataschluß. Die sensible und früh einsetzende Stomataregelung ist nach STOCKER (1967) ein allgemeines Merkmal von Gräsern.

Die Untersuchungen wurden durch eine finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Sie wurden am Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Göttingen durchgeführt.

Literatur

- BETHKE H., HAAS H., STOCKER O., 1965: Über den Wasser- und Photosynthesehaushalt einiger Frühjahrsgeophyten. *Flora* 156: 8-49.
- BJÖRKMAN O., HOLMGREN P., 1963: Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiol. Plant.* 16: 889-914.
- BJÖRKMAN O., LUDLOW M.M., MORROW P.A., 1972: Photosynthetic performance of two rainforest species in their native habitat and analysis of their gas exchange. *Carnegie Inst. Yearb. Wash.* 71: 94-102.
- BJÖRKMAN O., 1981: Responses to different quantum flux densities. In: (Ed. LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H.): *Encycl. pl. physiol.* 12A, Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 57-107.
- BROWN P.W., TANNER C.B., 1981: Alfalfa water potential measurement: a comparison of the pressure chamber and leaf dewpoint hygrometer. *Crop Sci.* 21: 240-244.
- CALDWELL M.M., DEAN T.J., NOWAK R.S., DZUREC R.S., RICHARDS J.H., 1983: Bunchgrass architecture, light interception and water use efficiency: assessment by fiber optic point quadrats and gas exchange. *Oecologia* 59: 178-184.
- CAEMMERER S. von, FARQUHAR G.D., 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- CARTELLIERI E., 1935: Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra*. *Jahrb. wiss. Bot.* 82: 460-506.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes (Melico-Fagetum, Subass.-Gruppe von *Lathyrus vernus*). In (Ed. DIERSCHKE H.): *Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk.* (Rinteln 1981: 519-539).
- FISCHER W., 1981: Das Auftreten von *Allium ursinum* L. in Brandenburg. *Gleditschia* 8: 121-127.

- GRIMME K., 1977: Wasser- und Nährstoffversorgung von Hangbuchenwäldern auf Kalk in der weiteren Umgebung Göttingens. *Scripta Geobot.* 12: 77 S.
- HEGI G., 1939: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 2. Aufl.(2). München (Hanser).
- HÖHNE H., 1962: Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffgehalt sowie Trokensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. *Arch. Forstwes.* 12: 791-805.
- HUBER O., 1978: Light compensation point of vascular plants of a tropical cloud forest and an ecological interpretation. *Photosynthetica* 12: 382-390.
- HUTCHINGS M.J., 1978: Standing crop and pattern in pure stands of *Mercurialis perennis* and *Rubus fruticosus* in mixed deciduous woodland. *Oikos* 31: 351-357.
- JURIK T.W., CHABOT J.F., CHABOT B.F., 1979: Ontogeny and photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. *Plant Physiol.* 63: 542-547.
- KRIEBITZSCH W.U., GRIMME K., REGEL J., 1985: Über den H₂O-Gaswechsel von *Mercurialis perennis* im submontanen Kalkbuchenwald. II. Der Jahresgang der Transpiration in Abhängigkeit von steuernden Parametern. *Flora* 177: 351-368.
- LANGE O.L., SCHULZE E.D., 1971: Measurement of CO₂ gas-exchange and transpiration in the beech (*Fagus silvatica* L.). *Ecol. Stud.* 2: 16-28.
- LIETH H., 1960: Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. *Planta* 54: 530-576.
- MASAROVICOVA E., ELIAS P., 1985: Seasonal changes in the photosynthetic response of *Mercurialis perennis* plants from different light regime conditions. *Biol. Plant.* 27: 41-50.
- MCCREE K.J., 1970: An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: (Ed. SETLIK I.): Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen (Pudoc): 221-229.
- OBERDORFER E., 1979: *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. Stuttgart (Ulmer), 4. Aufl.: 987 S.
- PISEK A., LARCHER W., VEGIS A., NAPP-ZINN K., 1973: The normal temperature range. In: (Ed. PRECHT H., CHRISTOPHERSEN J., HENSEL H., LARCHER W.): Temperature and life. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 102-194.
- RASCHKE K., RESEMANN A., 1986: The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta* 168: 546-558.
- REICH P.B., 1984: Relationship between leaf age, irradiance, leaf conductance, CO₂-exchange and water use efficiency in hybrid poplar. *Photosynthetica* 18: 445-453.
- RICHTER H., 1976: The water status in the plant-experimental evidence. *Ecol. Stud.* 19: 42-55.
- ROBERTS J., PITMAN R.M., WALLACE J.S., 1982: A comparison of evaporation from stands of scots pine and corsican pine in Thetford Chase, East Anglia. *J. appl. Ecol.* 19: 859-872.
- SCHULZE E.D., 1972: Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO₂-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. *Oecologia* 9: 235-258.
- SCHULZE E.D., KÜPPERS M., 1979: Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L. *Planta* 146: 319-326.
- SESTAK Z., 1966: Limitations for finding a linear relationship between chlorophyll content and photosynthetic activity. *Biol. Plant.* 8: 336-346.
- STOCKER O., 1956: Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. *Handb. Pflanzenphysiol.* III: 436-488.
- STOCKER O., 1967: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt mitteleuropäischer Gräser, ein Beitrag zum allgemeinen Konstitutionsproblem des Grastypus. *Flora* 157: 56-96.
- TAYLOR R.J., PEARCY R.W., 1976: Seasonal patterns of the carbon dioxide exchange characteristics of understory plants from a deciduous forest. *Can. J. Bot.* 54: 1094-1103.

Adresse

Dr. W.U. Kriebitzsch
 Institut f. Weltforstwirtschaft u. Ökologie
 BFA f. Forst- u. Holzwirtschaft
 Leuschnerstr.91
 D-2050 Hamburg 80

**Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes:
ein Ökosystemforschungsprojekt
(Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 1)**

Matthias Schaefer

Synopsis

The soil fauna of a beech forest on limestone with mull soil is characterized by high species diversity and high faunal biomass (annual mean of about 15 g dwt/m²). Earthworms constitute about 2/3, Protozoa about 1/10 of total mean zoomass. It is difficult to evaluate the role of soil fauna groups in soil processes because of the spatio-temporal heterogeneity of the litter-soil system and the complexity of biotic interrelationships in that system. Main functions of the soil fauna in decomposition processes are indirect influences on the soil microflora by bioturbation and grazing on microbial populations. An analysis of the carbon budget in the soil-litter system demonstrates the high transfer rate of carbon from litter to the soil. In general, carbon budgets are of limited value in analysing the role of soil animals in forest ecosystems.

Beech forest, carbon budget, mull soil, soil fauna.

1. Einführung

Im Boden ablaufende Prozesse sind von zentraler Bedeutung für das Funktionieren von terrestrischen Ökosystemen. Genannt seien hier nur die Rückführung von Bioelementen aus organischer Bindung in der toten organischen Substanz über die Mineralisation auf das anorganische Niveau und die Nährstoffaufnahme durch die Pflanzen.

Im Jahre 1980 begann eine größere Arbeitsgruppe in der Abteilung Ökologie des II. Zoologischen Instituts der Universität Göttingen mit der Untersuchung der Bodenfauna eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen, der durch einen Mullboden charakterisiert ist. Hierbei stand und steht der Vorgang der Streuzersetzung (Dekomposition) als ein ökosystemarer Schlüsselprozeß, der ein Produkt der Tätigkeit der Bodenbiota ist, im Mittelpunkt der Analyse. Die grundlegende Hypothese ist, daß Tiere entscheidende steuernde Faktoren für Stoff-Flüsse darstellen.

Im folgenden sollen das Programm vorgestellt, Probleme der Forschungsstrategie diskutiert und einige Ergebnisse am Beispiel der Kohlenstoffbilanz erläutert werden. Hierbei zeigte sich, daß indirekte Wirkungen der Tiere im Hinblick auf den Prozeß der Streuzersetzung entscheidend sind. In dem untersuchten Wald wirkt sich die Fauna steigernd auf die Rate der Stofftransfers aus und bedingt die Humusform Mull.

2. Der Lebensraum

Der Buchenwald liegt auf einem ausgedehnten, leicht welligen Plateau ca. 420 m ü.d.M. im Göttinger Wald 8 km östlich vom Stadtzentrum Göttingens. Die etwa 12 ha große Versuchsfläche befindet sich innerhalb eines größeren Waldareals, das von Buche dominiert wird, nahe der östlichen Abbruchkante oberhalb von Mackenrode (Mackenröder Spitze).

Die Baumschicht besteht aus 100-120 Jahre alten Buchen (*Fagus sylvatica*); in geringer Dichte eingestreut sind weitere Baumarten, vor allem Esche (*Fraxinus excelsior*) und Spitzahorn (*Acer platanoides*), seltener Ulme (*Ulmus glabra*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Hainbuche (*Carpinus betulus*). Der Hallenwald ist vertikal wenig gegliedert; eine Strauchschicht fehlt fast völlig. In der nach ihrer Zusammensetzung diversen Krautschicht dominieren unter anderem Waldbingelkraut (*Mercurialis perennis*), Bärlauch (*Allium ursinum*), Anemone (*Anemone nemorosa*) und Waldmeister (*Galium odoratum*). Pflanzensoziologisch ist dieser subozeanisch-submontane, bodenfrische Kalkbuchenwald ein Melico-Fagetum der Subassoziations-Gruppe von *Lathyrus vernus* (DIERSCHKE, SONG 1982; DIERSCHKE 1988). Diese Autoren unterscheiden in dem horizontal stark variierenden Vegetationsmuster 7 verschiedene Ausbildungen, unter denen die *Allium ursinum*-, *Allium-Mercurialis*- und *Mercurialis perennis*-Ausbildung dominieren.

Die geologische Formation ist 'Unterer Muschelkalk' mit spätglazialen und postglazialen Lößeinwehungen, die in Senken eine größere Mächtigkeit erlangen können. Die Bodentypen variieren kleinräumig und sind häufig unter Ausbildung von Gradienten mosaikartig verteilt. Es dominieren flachgründige, bis etwa 10 cm tiefe Rendzinen und tiefergründige (bis 40-50 cm tiefe) Terra fuscen (mit Mischformen) (MEIWES et al. 1981). Stärker lößhaltige Braunerden sind in geringerem Anteil vertreten. Die Humusform ist Mull. Der pH-Wert liegt meist im schwach sauren bis fast neutralen Bereich. Stärker versauert sind die Stammfußbereiche der Buchen mit pH-Werten um 3.5 - 4. Das Bodenprofil in der Horizontierung O_L-O_r-A_h-B-C ist durch eine im Sommer relativ geringe Laubaufgabe und einen dickeren, durch Bioturbation bedingten A_h-Horizont gekennzeichnet.

Das Klima ist subatlantisch-submontan und kühlgemäßigt; für die Versuchsfläche wurden eine Jahresmitteltemperatur von etwa 7 °C in 2 m Höhe, eine Temperatur-Jahresschwankung von etwa 17 °C und ein Jahresniederschlag von etwa 700 mm gemessen (Meiwes pers. Mitt.).

3. Das System Boden-Streu

Das System Boden-Streu besteht aus einer komplexen und raum-zeitlich heterogenen anorganischen Matrix, in die Populationen der Mikroflora, der Pflanzen und Tiere eingebettet sind. Es ergibt sich eine kaum meßbare Zahl von Verknüpfungen an der Grenze zwischen belebten und unbelebten Systembestandteilen und von Interaktionen zwischen Populationen der Biota. Hieraus lassen sich abgrenzbare Teilsysteme, wie z.B. Rhizosphäre, Pedosphäre, Laubstreu- und Totholz, herausgliedern. Populationen der Bodenbiota transferieren Stoffe innerhalb, aber auch - in kaum zu quantifizierender Menge - zwischen Teilsystemen. Es ist keine Hierarchie, keine strenge Gesetzmäßigkeit, eher ein Chaos in den Verknüpfungen erkennbar, wobei noch stochastische Wirkungen als Folge von Variation in Raum und Zeit zu berücksichtigen sind. Auf der anderen Seite gibt es jedoch im Bereich der Prozesse geordnete Abläufe im Boden, die Vorhersagen zum Beispiel über die Rate der Kohlenstoff- oder Stickstoffmineralisation gestatten. Zudem ist das System Boden/Streu durch einen bestimmten Grad von Stabilität und Resilienz (Belastbarkeit) ausgezeichnet (ULRICH 1987).

Ein der Analyse zugängliches konzeptionelles Modell von Prozessen im Boden könnte wie folgt aussehen (Abb. 1). Übergänge von Stoffen (Stoffflüsse) - hier vor allem erfaßt als Flux der Bioelemente Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor - erfolgen an drei Schnittstellen: Tote organische Substanz/Biota, Biota/Bodenlösung, Bodenlösung/Pflanzenwurzel. Bodenbiota sind als Kompartimente (Zustandsvariable), vor allem aber als Steuergrößen ('treibende Kräfte') an diesen Stoffflüssen beteiligt. Hierbei sind verschiedene biotische Interaktionen von Bedeutung: Mikroflora-Mikrophytophage (als 'grazing'), Mikroflora-Saprophage (als Förderung oder Hemmung mikrobieller Aktivität/Biomasse), Saprophage-Mikrophytophage (als 'facilitation' oder Hemmung über interspezifische Konkurrenz), Zoophage-Mikrophytophage/Saprophage (als Feinddruck). Die Raten der Stoffflüsse können unterschiedlich sein. Rasch ablaufende 'Mikrozyklen' als kurzgeschlossene Kreisläufe haben eine zeitliche Dimension von Minuten oder Stunden; auf der anderen Seite ist die

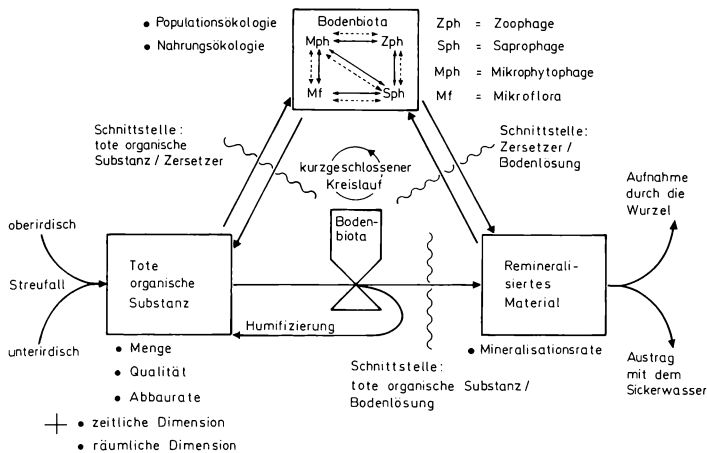


Abb. 1: Schematische Übersicht über Prozesse im Boden.
Durchgezeichnete Pfeile stellen Stoffflüsse, gestrichelte Pfeile Informationsflüsse dar.
Die Bodentiere können am Stofftransfer direkt (oberer Teil) oder indirekt als Steuergrößen (unterer Teil der Darstellung) teilhaben. Weitere Erläuterung im Text.

langfristige Festlegung von organischer Substanz in Humusstoffen ein säkularer Vorgang. Analysierbar sind vor allem stoffliche Umsetzungen, die weder so extrem rasch noch so extrem langsam erfolgen, d.h. in der zeitlichen Dimension von Tagen, Wochen oder wenigen Jahren ablaufen. In der räumlichen Dimension ist die Heterogenität des Bodens mit je nach Pflanze unterschiedlicher - Rhizosphäre, Pedosphäre, einem Mosaik von Bodentypen, Bodenfaktoren, Ressourcentypen (Blattstreu von Bäumen, Kräutern, Holz, unterirdische Streu) charakteristisch. Wichtige Einflußgrößen sind dabei die Zusammensetzung der Fauna und die Qualität der Nahrungssubstrate.

4. Der Forschungsansatz

Das zu untersuchende System ist hochkomplex und in seinem gesamten Beziehungsgefüge kaum analysierbar. Wichtige Meßgrößen (einschließlich ihrer räumlichen und zeitlichen Variation) - häufig untersucht an Teilsystemen - können zum Beispiel sein (vgl. Abb. 1): Menge, Qualität, Abbaurate von toter organischer Substanz, Mineralisationsrate für Bioelemente, Populationsökologie und Nahrungsökologie (einschließlich Energetik) der Tier- und Mikroflora-Populationen im Boden.

Das Problem besteht darin, Untersuchungen über Populationen und Tiergemeinschaften mit mehr prozeß-orientierten Analysen von Systemen oder Teilsystemen mit unterschiedlichen Auflösungs-niveau zu einem Gesamtbild zusammenzufügen, d.h. den Dualismus von "community approach" und "functional approach" (O'NEILL et al. 1986) zu überwinden. In diesem Zusammenhang ergeben sich Schwierigkeiten, Erkenntnisse über ein größeres System mit der Analyse von Teilsystemen zur Deckung zu bringen, d.h. holologischen und merologischen Ansatz zu vereinen.

Methoden der Analyse sind: Deskription der Situation im Freiland, experimentelle Änderungen des Systemzustands im Freiland (Feldexperimente), Laborversuche (meist mit reduktionistischer Fragestellung als Hälterung von bestimmten Populationen der Bodenfauna oder als Erstellung von Mikrokosmen, die modellhafte Kleinsysteme darstellen), und mathematische Modelle.

5. Ergebnisse

5.1 Struktur und Funktion der Bodenfauna

Im folgenden seien stichpunktartig einige Ergebnisse des Gesamt-Projekts vorgestellt, die auch als 'roter Faden' für die in diesem Band enthaltenen Beträge "Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald" dienen sollen (vgl. im übrigen SCHAEFER 1989a, 1989b, 1989c).

Die Fauna ist sehr artenreich (Tab. 1). Besonders fallen hier ins Gewicht die Hymenopteren (bisher 600 Arten, ULRICH 1989; zu erwarten in der Größenordnung 1000 Arten), Dip- teren (weit über 250 Arten) und Coleopteren (über 250 Arten). In den Abundanzen über- wiegen Meso- und Mikrofauna. Nach der Biomasse sind die Regenwürmer die herausra- gende Gruppe, mit etwa 2/3 an der Gesamt-Biomasse von etwa 15 g TS/m² beteiligt. Wei- terhin sind quantitativ bedeutsam die Protozoen, da hier hohe Biomassewerte (mittlere Biomasse etwa 1.5 g TS/m²; also etwa 1/10 der gesamten Zoomasse) mit rasch ablaufen- den Generationszyklen gekoppelt sind (MEISTERFELD 1989). Der Buchenwaldboden ist also ein Makrofauna-Mikrofauna-Boden, in dem Bioturbation durch die Makrofauna und 'grazing' an Bakterien wichtige Voraussetzungen für die Humusform Mull sind.

Tab. 1: Übersicht über wichtige Bodentiergruppen im Göttinger Kalkbuchenwald.
S = Artenzahl, N = mittlere Siedlungsdichte (Individuen/m²), B = mittlere Biomasse (mg TM/m²), C = Konsumption, P = Produktion, R = Respiration, FU = Egestion (alle Werte der Kohlenstoffbilanz in g C/m² · a);

sa = saprophag und/oder mikrophytophag, zo = zoophag, ph = phytophag. Berechnungs- grundlage: 1 g TM_{Tiere} ≈ 1/2 g C ≈ 17 kJ; 1 g TM_{Pflanzen} ≈ 1/2 g C ≈ 21 kJ; 1 l CO₂ ≈ 12/22.4 g C ≈ 23.9 kJ.

Unter Verwendung von publizierten und unpublizierten Angaben von Meisterfeld (*Proto- zoa*), Büttner (*Nematoda*), Corsmann (*Gastropoda*), Mellin (*Enchytraeidae*), K. Poser (*Lum- bricidae*), Stippich (*Araneida*), Schulz (*Gamasina*), Baaske (*Cryptostigmata*), Strüve-Kusen- berg (*Isopoda*), T. Poser (*Chilopoda*), Wolters (*Collembola*), Schaefer (Käfer), Hövemeyer (*Diptera*).

		S	N	B	C	P	R	FU
<i>Flagellata</i>	sa	-	2.7 · 10 ⁹	54	2.4	0.6	0.5	1.3
<i>Rhizopoda</i>	sa	-	3.5 · 10 ⁹	1476	70.0	17.3	14.9	37.8
<i>Nematoda</i>	sa/zo/ph	65	7 · 10 ⁶	146	4.4	0.3	1.6	2.5
<i>Gastropoda</i>	sa/ph/zo	30	120	430	2.0	0.9	0.5	0.6
<i>Enchytraeidae</i>	sa	36	2.2 · 10 ⁴	600	16.1	1.3	2.6	12.2
<i>Lumbricidae</i>	sa	10	235	9800	209.2	4.1	6.3	198.8
<i>Araneida</i>	zo	102	140	47	0.2	0.1	0.1	< 0.1
<i>Gamasina</i>	zo	67	2.6 · 10 ³	45	0.3	0.1	0.1	< 0.1
<i>Cryptostigmata</i>	sa	> 21	2.3 · 10 ⁴	180	0.7	0.2	0.1	0.4
<i>Isopoda</i>	sa	6	286	93	1.4 ¹⁾	0.1 ¹⁾	0.3 ¹⁾	1.0 ¹⁾
<i>Diplopoda</i>	sa	6	55	618	4.3	0.7	0.2	3.4
<i>Chilopoda</i>	zo	10	187	265	1.7	0.4	1.0	0.3
<i>Collembola</i>	sa	48	3.8 · 10 ⁴	15	3.6	0.4	0.5	2.7
<i>Carabidae</i>	zo/ph	24	5	144	0.4	0.2	0.1	0.1
<i>Staphylinidae</i>	zo/ph	85	103	76	1.0	0.5	0.3	0.2
<i>Diptera</i> . Larven	sa/zo	> 245	2706	119	15.9 ²⁾	0.1 ²⁾	0.3 ²⁾	15.5 ²⁾

¹⁾ nur *Trichoniscus pusillus*; ²⁾ nur *Sciaridae*.

Die räumliche Heterogenität des Lebensraumes spiegelt sich in dem komplexen Verteilungsmuster der Bodenfauna wider. Die Populationen sind in ihrer horizontalen Dispersion meist geklumpt. Für manche Schnecken sind Buchenstämme wichtige verteilungsbestimmende Elemente (CORSMANN 1989). Muster räumlicher Strukturen wie senkrechte Stäbe oder Röhren bestimmen die Siedlungsdichte mancher Spinnen (STIPPICH 1989). Die Bodenfauna konzentriert sich in der vertikalen Dimension auf die Bodenstreu und die oberen Schichten des Bodens (SCHAEFER 1989a).

Im Grundmuster der Phänologie ergeben sich für Frühjahr und Herbst Maxima der Siedlungsdichte, wobei wegen der Mannigfaltigkeit der Lebenszyklen in jeder Jahreszeit Aktivitätsphasen von Populationen gegeben sind. Viele Arten sind univoltin (siehe z.B. die *Gasmasina*, SCHULZ 1989). Zwar fluktuieren viele Bodentierpopulationen in ihrer Abundanz von Jahr zu Jahr (z.B. *Hymenoptera*, ULRICH 1989, oder *Diptera*); auf der anderen Seite ist für manche Gruppen, wie z.B. Regenwürmer (JUDAS et al. 1989), eine erstaunliche Stabilität und Persistenz charakteristisch.

Die Nahrungsbiologie der Arten und Tiergruppen ist hochdivers. Spezialisierung und Opportunismus als Reaktion auf ein raumzeitlich variierendes Nahrungsangebot sind bestimmende Elemente der Nahrungsbeziehungen (z.B. bei Kleinsäugern, SAYER 1989). Bevorzugung von Mikrohabitaten hat ihre Ursache in der Bevorzugung spezieller Nahrungsqualitäten, oder führt zur Einengung des Nahrungsspektrums (z.B. für Asseln belegt von STRÜVE-KUSENBERG 1989). Saprophage Gruppen überwiegen in der Biomasse (vgl. Tab. 1), sogenannte Primärzersetzer sind aber nur mit wenigen Arten vertreten, manche unter ihnen (z.B. Assel-Arten, STRÜVE-KUSENBERG 1989) stellen sich bei näherer Analyse als Nutzer sekundär veränderter Nahrungssubstrate dar. Frische Buchenlaubstreu ist für Primärzersetzer erst nach längerer Exposition im Frühjahr des auf den Streufall folgenden Jahres nutzbar. Phytophagie im System Streu-Boden spielt sowohl für unterirdische als auch für oberirdische Pflanzenmasse nur eine geringe Rolle (z.B. belegt für die Käfergruppen *Curculionidae* und *Chrysomelidae*; WAGNER, SCHAEFER 1989). Zoophage Gruppen sind stark vertreten; der Feinddruck durch Räuber (z.B. Chilopoden, POSER 1989; Spinnen, STIPPICH 1989) und parasitoide Hymenopteren (ULRICH 1989) ist stellenweise und zeitweise hoch.

Gilden nutzen die Portionierung der Ressourcen in Raum, Zeit und Qualität durch Entfaltung in den verschiedenen Nischendimensionen, deutlich z.B. für Chilopoden (POSER 1989) oder pflanzenfressende Käfer (WAGNER, SCHAEFER 1989); allerdings ist die Frage offen, ob hier eine durch Interaktionen bedingte Aufteilung der Ressourcen vorliegt.

Der Prozeß der Streuzersetzung läuft in dem Beziehungsgefüge Bodentiere-Mikroflora ab, wobei sich mannigfache Interaktionen zwischen den Bodentiergruppen untereinander und mit der Bodenmikroflora ergeben (SCHEU, SPRENGEL 1989; SPRENGEL 1989; WOLTERS 1989). Die Bodenstruktur als prozeßbestimmende Matrix wird von der Bodenmakrofauna (vor allem den Regenwürmern; SCHEU, SPRENGEL 1989) über Bioturbation geprägt.

Das System Boden-Streu kompensiert eine Belastung - in unseren Freilandexperimenten als Vermehrung oder Verminderung des Streueintrages - über eine Veränderung der Zusammensetzung der Biota (gezeigt z.B. für Regenwürmer, JUDAS 1989, und Dipteren, HÖVEMEYER 1989), die dann den Dekompositionsprozeß bei geänderten Raten des Stofftransfers tragen. Dieses System ist also belastbar und reagiert elastisch auf 'Störungen'.

5.2. Kohlenstoffbilanz

Es sei hier auf das Zusammenspiel verschiedener Ansätze hinsichtlich der Kohlenstoffbilanz im Kalkbuchenwald mit Schwerpunkt auf dem Subsystem Boden-Streu eingegangen, wobei die Einheit für Vorräte g C/m^2 , als Rate $\text{g C/m}^2 \cdot \text{a}$, sein soll. Man muß sich darüber klar sein, daß die C-Bilanz im Grunde auch eine Energiebilanz ist, wenn auch die Energiegehalte unterschiedlicher organischer Substanzen in gewissen Grenzen differieren.

5.21 Globale Betrachtung des Subsystems Boden - Streu

Da nach bisherigen Erkenntnissen keine meßbare Akkumulation organischer Substanz in der Streuauflage des Kalkbuchenwaldes erfolgt (ANDRES 1984; JÖRGENSEN 1987), ist der Kohlenstoffeintrag gleich dem -austrag, wobei eine kleine Unsicherheit in dem Betrag liegt, der nach unten in das klüftige Kalkgestein exportiert wird (Abb. 2). Dies Ergebnis ist banal. Wichtig für das System ist jedoch die Rate der Verlagerung von Kohlenstoff als zerkleinerte organische Substanz auf die Bodenoberfläche und aus der Streu in den Boden. Diese Rate ist hoch und kann auf zwei verschiedenen Wegen gemessen werden: als Verschwinden von Laub aus 'litter bags' ($= M_L$) oder als C (= Konsumption) bzw. MR (= 'material removed') durch die streufressende Makrofauna (Makroarthropoden + Regenwürmer + Gastropoden). Die Summe der Konsumptionswerte für *Gastropoda*, *Lumbricidae*, *Isopoda*, *Diplopoda* und *Diptera*-Larven ist $232,8 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$ (vgl. Tab. 1). Hierbei ist C als Konsumption direkt an den noch unzerkleinerten Streusubstraten schwer zu schätzen, da endogäische Regenwürmer in unbekannten Anteilen Boden-Substrat oder zerkleinerte Streu fressen (vgl. SCHEU, SPRENGEL, 1989) und die streubewohnende Makrofauna auch stark zerkleinerte tote organische Substanz nutzt. Ergebnis ist jedoch, daß M_L ($= 240 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$, Eluate mit berücksichtigt; JÖRGENSEN, 1987) und C ($233 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$) die gleiche Größenordnung haben. Dies bedeutet, daß die Verlagerung der organischen Substanz aus der Streuschicht nach unten mindestens zu einem großen Teil durch die Tätigkeit der Makrofauna bedingt ist, daß also der Mullboden mit einem hohen Anteil von Kohlenstoff im A_h -Horizont ein Makrofauna-Boden ist. Die Zersetzungsrate k als Relation von jährlichem Streufall zu durchschnittlicher Menge organischer Auflage ist für den Kalkbuchenwald hoch und beträgt etwa $0.6 - 0.8$ (JÖRGENSEN 1987; SCHAEFER 1989c). Bei dieser globalen Betrachtung wird außer Acht gelassen, daß die Blattstreu eine Mischressource ist. Die Einarbeitungsrate hängt von der Blattspezies und - im Falle der Buche -

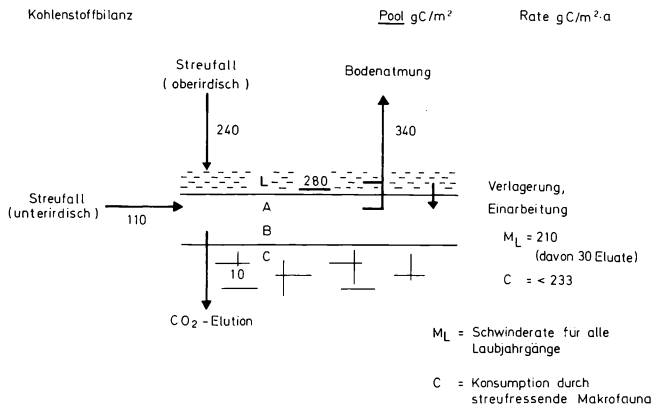


Abb. 2: Kohlenstoff-Bilanz für das Subsystem Boden - Streu.
Werte für C nach JÖRGENSEN (1987), ANDRES (1984) und nach Tab. 1.

vom Alter des Buchenblattes ab (SCHAUERMANN, SCHAEFER in Vorb.; WISE in Vorb.). Zum Teil erfolgt ein rascher Abbau der Streu schon kurz nach dem Streufall (bei Kräutern, Esche, Ahorn), zum Teil erst nach der Überwinterung der Blätter in der Streuschicht (Buche). Die kleinräumig-zeitliche Variation der Abbau- und Verlagerungsprozesse für die Streu ist also hoch.

5.22 Kleinsystem Bärlauch + phytophage Fauna

Für Bärlauch (*Allium ursinum*) - hier als Beispiel für ein Kleinsystem mit dem an ihn angekoppelten biozönotischen Konnex genommen - sind die Raten der Kohlenstoffflüsse von EGGERT (1985) quantifiziert worden. Bei einem maximalen Vorrat von Kohlenstoff in einem *Allium*-Bestand von 105 g C/m^2 finden Vorratsänderungen von $75 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$ statt. Hinzu kommt eine Translokation von $40 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$ vor allem zwischen ober- und unterirdischer Phytomasse. Die in den Blättern von Bärlauch als wichtige Phytoparasiten minierenden Larven der Schwebfliege *Cheilosia fasciata* konsumieren etwa $1 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$ an Pflanzensubstanz (HÖVEMEYER 1987).

Die Kohlenstoffflüsse innerhalb dieses Teilsystems lassen sich schwer an eine Gesamtbilanz für das System anzukoppeln, da der Stofftransfer auch innerhalb der Pflanze und unter Einbeziehung über der Streu liegender Straten unter Beteiligung der Tiere abläuft. Interessant ist dieses Element als 'biozönotischer Konnex' mit gegenseitiger Beeinflussung der Populationen. Außerdem haben sicher mit Bärlauch bestandene Flächen als Substrate mit schneller, in diesem Fall vor allem mikrobiell bedingter Zersetzungsrate Bedeutung.

5.23 Populationen - trophische Ebenen

Aus dieser Bilanz - für die wichtigsten Tiergruppen in Tab. 1 präsentiert, wobei an dieser Stelle nicht auf die Methodik eingegangen wird (SCHAEFER, in Vorb.) - werden zusätzlich zur globalen Betrachtung des Systems Boden - Streu einige weitere Ergebnisse deutlich (SCHAEFER 1989c): geringe Bedeutung der Tiere im Kohlenstoff-Fluß (die CO_2 -Produktion erfolgt mit etwa $340 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$ Jahr vor allem durch die Mikroflora, wohingegen die Respiration R der Fauna niedrig liegt), geringer Fraß an den Pflanzen (mit sehr viel weniger als 1% der Nettoprimärproduktion des Waldes; vgl. SCHAEFER 1989c; WAGNER, SCHAEFER 1989), hohe Konsumptionsrate der saprophagen Makrofauna (siehe 5.21), intensives grazing durch die Meso- und Mikrofauna, hoher Feinddruck durch Räuber und Parasiten (als Konsumption C in der Größenordnung der Produktion P von Beutegruppen vergleichbar).

6. Schlußfolgerungen und offene Fragen

Ist eine derartige Kohlenstoff-Bilanz unter Einschluß der Tiere im Hinblick auf die Funktionsabläufe im Ökosystem relevant? In einer Hinsicht ist diese Frage zu bejahen. Das Ergebnis der Untersuchungen ist eine Aussage über die Rate der Umsetzung des Kohlenstoffs und ihre Bedingtheit durch Tiere: Umwandlung einer großen Menge an Streu in Faeces und Verlagerung dieses Materials in die Tiefe. An diesen Prozeß sind in ihrer Dynamik auch Flüxe anderer Bioelemente (N, P) angekoppelt, wenn es hier auch im Detail starke Unterschiede gibt.

Die meisten Fragen, die sich der Ökosystemforscher bei der Analyse der Vorgänge in Boden und Streu stellt, werden jedoch allein durch eine Bilanzierung des Bioelementes C im

Gesamtsystem, in Teilsystemen oder in Populationen nicht beantwortet (vgl. WISE 1989). Diese Fragen betreffen z.B. die Bedingungen, unter denen direkte oder indirekte Wirkungen der Tiere ablaufen, die Anpassungen der Populationen in proximaler (d.h. funktioneller) und ultimer (d.h. evolutionärer) Hinsicht in Zwei- oder Mehrarten-Systemen, die Essentialität von Elementen im Gesamtsystem, der Grad der Stabilität und Resilienz des Systems und von Teilsystemen. Hier sei nur auf wenige Punkte eingegangen.

(I) Inwieweit ist die Mischstreu für Präsenz der Makrofauna und damit auch für hohe Verlagerungsraten verantwortlich? Da die Buchenstreu in frischem Zustand durch Tiere fast nicht genutzt werden kann, ließe sich die Hypothese formulieren, daß in dem an Pflanzenarten reichen Mullbuchenwald das Vorhandensein einer qualitativ diversen und zum Teil sehr hochwertigen Streu entscheidende Vorbedingung für die Entfaltung der saprophagen Makrofauna ist.

(II) Wie wird die Abbauleistung der Mikroflora durch die Fauna beeinflusst? Wichtig sind (a) die Veränderung des Substrates und des Milieus über Faecesbildung und Bioturbation, (b) Veränderung der Mikroflora-Populationen durch direkten Fraß. Diese 'Informationsflüsse' sind nicht ohne weiteres quantifizierbar. Der Versuch der Quantifizierung führt über Modellsysteme (Mikrokosmen; WOLTERS 1989)), in denen sich der Einfluß der Fauna auf Mineralisationsraten ablesen läßt.

(III) Wie ist die Wirkung der Fauna in Richtung schwer abbaubarer Verbindungen? Über die Humusdynamik und die Bedeutung der Fauna für Aufbau und Abbauprozesse im längerfristig festgelegten Kohlenstoffpool ist wenig bekannt.

(IV) Wodurch ist der geringe Fraßdruck auf die unterirdische, wie auch die oberirdische Phytomasse bedingt? Ergebnis der umfänglichen und anhaltenden Diskussion über das System Phytophage-Pflanzen ist, daß Resistenz der Pflanzen, Feinddruck auf die Phytophagen und stochastische Einflüsse wichtige Faktoren sein können.

(V) Wie beeinflussen Tiere die Populationsdynamik von Pflanzen? So mögen z.B. samenfressende Tiere über die Konsumption oder den Transport von Bucheckern für Sukzessionsabläufe in Buchenwäldern wichtig sein.

(VI) Wie beeinflusst der Feinddruck durch Zoophage wichtige Bodenprozesse, wie z.B. die Streuzersetzung? Hier gibt es nur Vermutungen, keine quantitativen Angaben.

(VII) Welche Bedeutung haben abgrenzbare Kleinsysteme mit ihrer Fauna für das Gesamtsystem? Diese Frage betrifft nicht nur Pflanzenindividuen wie Kräuter mit ober- und/oder unterirdischer Stoffdynamik, sondern z.B. auch die Rhizosphäre oder die Mykorrhiza mit schwer zu erfassenden Stofftransfer-Raten (zum großen Teil in internen Zyklen) und Informationsflüssen.

Eine Kernfrage der Untersuchungen ist, wie die hohe Umsetzungsrate von organischem Material aus der Streu in den Boden als Eigenschaft von Mullböden zu bewerten ist. In Moderböden mit einer wesentlich dickeren organischen Auflage ist diese Rate fast gleich Null (ELLENBERG et al. 1986), wohingegen die globale Kohlenstoffbilanz auch in Moderböden mit niedrigen Zersetzungsraten ausgeglichen sein kann. Es ist zu vermuten, daß die hohen Verlagerungsraten für Kohlenstoff einen positiven Einfluß auf die Stabilität und Resilienz des gesamten Wald-Ökosystems haben. Dies ist zum Beispiel für die Wirkung von Protoneneinträgen auf Bodenbiota nachgewiesen worden (WOLTERS, SCHEU 1987).

Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- ANDRES E., 1984: Kohlenstoff-Umsatz und -Bilanz des Bodens eines Buchenwald-Ökosystems auf Kalkgestein. Gött. bodenk. Ber. 80: 1-174.
- CORSMANN M., 1989: Buchenstämme als wichtige Habitatstrukturen für Schnecken (Gastropoda). Verh. Ges. Ökol. 17: 257-262.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: (Red. DIERSCHKE H.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk. (Rinteln 1981). Vaduz (Cramer): 513-539.
- DIERSCHKE H., 1989: Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 131-144.
- EGGERT A., 1985: Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. Diss. Univ. Göttingen, 222 S.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung: Ergebnisse des Solingprojektes. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- HÖVEMEYER K., 1987: The population dynamics of *Cheilosia fasciata* (Diptera, Syrphidae): significance of environmental factors and behavioural adaptations in a phytophagous insect. *Oecologia* 73: 537-542.
- HÖVEMEYER K., 1989: Der Einfluß von Streumenge und Streuqualität auf die Siedlungsdichte von Dipterenlarven: ein Freilandexperiment im Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 229-236.
- JÖRGENSEN R.G., 1987: Flüsse, Umsatz und Haushalt der postmortalen organischen Substanz und ihrer Stoffgruppen in Streudecke und Bodenkörper eines Buchenwald-Ökosystems auf Kalkgestein. Gött. bodenk. Ber. 91: 1-409.
- JUDAS M., 1989: Die Reaktion der Lumbriciden-Zönose eines Kalkbuchenwaldes auf experimentell veränderte Streumengen. Verh. Ges. Ökol. 17: 251-256.
- JUDAS M., POSER K., JOGER H.-G., SCHAEFER M., 1989: Langfristige Populationsdynamik der Regenwürmer (Lumbricidae) eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 245-250.
- MEISTERFELD R., 1989: Die Bedeutung der Protozoen im Kohlenstoffhaushalt eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 221-227.
- MEIWES K.J., BEESE F., PRENZEL J., 1981: Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. Mitt. dt. bodenk. Ges. 32: 609-622.
- O'NEILL R.V., DEANGELIS D.L., WAIDE J.B., ALLEN T.F.H., 1986: A hierarchical concept of ecosystems. Princeton (Princeton Univ. Press): 253 S.
- POSER T., 1989: Aufteilung der Ressourcen innerhalb der Chilopodengemeinschaft (Lithobiidae und Geophilomorpha) in einem Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 279-284.
- SAYER M., 1989: Zur Nahrungsbiologie der Kleinsäuger im Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 307-313.
- SCHAEFER M., 1989a: The animal community: diversity and resources. In: (Ed. RÖHRIG E., ULRICH B.): Temperate deciduous forests (Ecosystems of the world). Amsterdam (Elsevier): im Druck.
- SCHAEFER M., 1989b: Animals in European temperate deciduous forests. In: (Ed. RÖHRIG E., ULRICH B.): Temperate deciduous forests (Ecosystems of the world). Amsterdam (Elsevier): im Druck.
- SCHAEFER M., 1989c: Ecosystem processes: secondary production and decomposition. In: (Ed. RÖHRIG E., ULRICH B.): Temperate deciduous forests (Ecosystems of the world). Amsterdam (Elsevier): im Druck.
- SCHEU S., SPRENGEL T., 1989: Die Rolle endogäischer Regenwürmer im Ökosystem Kalkbuchenwald und ihre Wechselwirkung mit saprophagen Makroarthropoden. Verh. Ges. Ökol. 17: 237-243.
- SCHULZ E., 1989: Abundanzdynamik der Gamasina und Uropodina (Acari: Mesostigmata) eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 285-291.
- SPRENGEL T., 1989: Die Rolle der Diplopoden als saprophage Makroarthropoden in einem Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 263-266.
- STIPPICH G., 1989: Die Bedeutung von natürlichen und künstlichen Strukturelementen für die Besiedlung des Waldbodens durch Spinnen. Verh. Ges. Ökol. 17: 293-298.
- STRÜVE-KUSENBERG R., 1989: Zur Nahrungsbiologie der Asseln (Isopoda) eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 267-272.

- ULRICH B., 1987: Stability, elasticity, and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance. In: (Ed. SCHULZE E.-D., ZWÖLFER H.): Potentials and limitations of ecosystem analysis. Ecol. Stud. 61: 11-49.
- ULRICH W., 1989: Parasitoid-Gilden des Göttinger Waldes: Zahl der Arten, Populationsschwankungen und Aggregation. Verh. Ges. Ökol. 17: 299-305.
- WAGNER B., SCHAEFER M., 1989: Rüsselkäfer und Blattkäfer (Coleoptera: Curculionidae, Chrysomelidae) als Phytophage in einem Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 273-278.
- WISE D.H., 1989. Modelling of energy flow in forest decomposer communities. Verh. Ges. Ökol. 17: 327-340.
- WOLTERS V., 1989: Die Zersetternahrungskette von Buchenwäldern -Untersuchungen zur ökosystemaren Bedeutung von Interaktionen zwischen Bodentieren und Mikroflora. Verh. Ges. Ökol. 17: 213-220.
- WOLTERS V., SCHEU S., 1987: Die Wirkung von sauren Niederschlägen auf die Leistungen von Bodentieren. Spez. Ber. Jülich 413: 336-340.

Adresse

Prof. Dr. M. Schaefer
 Abteilung Ökologie
 II. Zool. Inst. Univ.
 Berliner Str. 28
 D-3400 Göttingen

**Die Zersetternahrungskette von Buchenwäldern:
Untersuchungen zur ökosystemaren Bedeutung der Interaktionen zwi-
schen Bodentieren und Mikroflora.
(Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 2)**

Volkmar Wolters

Synopsis

The importance of the interaction between soil fauna and soil microflora in leaf litter decomposition in mull and moder soil was investigated in microcosms with ^{14}C -labelled beech leaf litter. The fauna can both benefit and inhibit the decomposition process. The positive effects were an acceleration of microbial leaf-litter decomposition by mixing leaf-litter and mineral soil, an improvement of decomposition in the surface litter layer and an indirectly beneficial effect on the competitive ability of the leaf litter microflora compared to the soil microflora. Inhibitory effects were due to the enclosure of slightly decomposed leaf litter in the feces of the fauna, a direct impairment of the leaf-litter microflora caused by intensive grazing and an indirect reduction in the competitive ability of leaf-litter microflora compared to the soil microflora. The fauna modify the reactivity of the decomposition process to variations in temperature and humidity. All the effects of the soil fauna were dependent on the biotic and abiotic conditions. Both field and laboratory experiments show that the total effect of the different soil organisms cannot be described by a summation of the individual effects. Thus a critical evaluation of the theoretical background of litterbag experiments has become necessary. Our results lead to the hypothesis that the saprotrophic invertebrates influence the spatial and temporal structure of the decomposition process through their frequently unbalanced restructuring of the microbial niche hypervolume.

Beech forest, biotic interactions, decomposition, field experiments, leaf litter, microcosms, microflora, soil fauna.

1. Einführung

Die Beschaffenheit der organischen Substanz im Boden wird von dem Verlauf der Streuzersetzung beeinflusst und hängt damit vor allem von der Leistungsfähigkeit der Bodenmikroflora ab. Die Entwicklungsmöglichkeiten der Mikroflora (d.h. die Dimensionen des mikrobiellen Nischenraumes) werden von den Standortsfaktoren, der Streuart und den im Laufe der Zersetzung wechselnden physikochemischen Eigenschaften des organischen Substrates bestimmt (HEAL et al. 1985). Die saprophagen und mikrophytophagen Tiere haben einen erheblichen Einfluß auf den Zustand und die Verteilung der organischen Substanz im Boden und beeinflussen außerdem die Zusammensetzung und die Inokulationsfähigkeit der Mikroflora (VISSER 1985). Die Steuerung der mikrobiellen Abbauleistung durch die Bodenfauna (Übersichten: COLEMAN et al. 1983, ANDERSON et al. 1985) setzt sich also aus einer Vielzahl von fördernden und hemmenden Einflüssen, die oft auf völlig unterschiedlichen zeitlichen und räumlichen Ebenen des Ökosystems zum Tragen kommen, zusammen. Die kürzlich vorgeschlagene Übertragung des Konzeptes der ökologischen Nische auf bodenmikrobiologische Fragestellungen (SWIFT 1984) bietet daher auch für bodenzoologische Untersuchungen einen angemessenen theoretischen Rahmen. Die im folgenden vorgestellten Ergebnisse aus Mikrokosmosexperimenten zur Wirkung der Tiere auf den Energieumsatz der Bodenmikroflora sollen deutlich machen,

daß die wichtigste Funktion der Bodentiere in der gleichzeitigen Beeinflussung von mehreren Nischendimensionen liegt. Es ist klar, daß die ökosystemare Bedeutung dieser komplexen nischenbildenden Tätigkeit der Fauna nicht an Effekten wie an der kurzfristigen Beschleunigung von Umsatzraten gemessen werden kann. Die langfristige Produktivität terrestrischer Ökosysteme ist eng mit der Menge und dem Zustand der organischen Substanz im Boden verknüpft (AGREN, BOSATTA 1987). In Anlehnung an das Ulrich'sche Ökosystemkonzept (ULRICH 1988) bietet der Einfluß der Bodentiere auf die langfristige Stabilität dieser Produktivität also ein meßbares Kriterium, an dem die Gesamtheit der zoogenen Veränderung des mikrobiellen Nischenraumes gemessen werden kann.

2. Material und Methoden

Die Experimente wurden in 3-10 Parallelen pro Variante in statischen und dynamischen Mikrokosmen durchgeführt. Diese enthielten Bodensäulen in einer möglichst naturnahen Lagerung (WOLTERS 1989a). Das Bodenmaterial wurde dem A_h-Horizont des Göttinger Kalkbuchenwaldes (charakterisiert in SCHAEFER 1989) bzw. der organischen Auflage des Sauerhumusbuchenwaldes im Solling (charakterisiert in ELLENBERG et al. 1986) entnommen. Der Bodentyp des Göttinger Waldes ist eine Terra fusca-Rendzina mit der Humusform Mull, der Bodentyp des Solling-Buchenwaldes ist eine podsolige Braunerde mit der Humusform Moder. Bei dem dynamischen Mikrokosmossystem handelt es sich um Gefäße, die eine naturnahe Simulation des Bodenwasserflusses erlauben (vgl. BEESE 1986). Für die Analyse der Zersetzung definierter Substrate wurde ¹⁴C-markierte Buchenlaubstreu verwendet (WOLTERS 1988). Aus dem zerkleinerten Fallaub wurden die löslichen Kohlenstoffverbindungen mit Methanol-Chloroform-Wasser extrahiert.

Die für die Versuche verwendeten Collembolen stammen aus Laborzuchten, das übrige Tiermaterial wurde kurz vor Versuchsbeginn in den beiden Untersuchungsgebieten gesammelt. Wenn nicht anders angegeben, wurden die Tiere in einer ihrer natürlichen Dichte entsprechenden Zahl in die Mikrokosmen gegeben. Außer den Experimenten zur Wirkung der Temperatur auf den Streuabbau wurden alle Versuche bei 10°C im Dauerdunkel durchgeführt. Das vom Boden freigesetzt CO₂/¹⁴CO₂ wurde in KOH aufgefangen und durch Titration bzw. Szintillationszählung bestimmt. Die Bestimmung des C-Pools der Bodenmikroflora erfolgte nach der "fumigation method" (JENKINSON, POWLSON 1976) an je 20 g Trockenboden. Der Gehalt an mineralischem Stickstoff wurde mit der Methode nach Kjeldahl bestimmt. Die Wirkung der Makrofauna auf die Attraktivität ihrer Umgebung für Collembolen wurde mit im Göttinger Wald exponierten Fallaubschachteln untersucht (WOLTERS 1985). Die Öffnungen der Schachteln waren mit Gaze (Maschenweite 1mm) verschlossen. Die Signifikanz der Ergebnisse wurde mit dem U-Test getestet.

3. Ergebnisse

3.1 Beispiele für die Förderung des Streuabbaus durch Bodentiere

3.11 In Mikrokosmen, in denen sich die endogäische Regenwurmart *Aporrectodea caliginosa* (Savigny 1826) befand, gelangte innerhalb von 200 Tagen 21 mal mehr von dem ¹⁴C-markierten Fallaub aus dem Auflagehorizont in den Mineralboden als in den Kontrollgefäßen. Der Abbau dieser Streu wurde dadurch zunächst stark gefördert (p < 0.001). Von den Lumbriciden wurde nur ein geringer Teil des Kohlenstoffs dieser Ressource für die Synthese von Körpersubstanz genutzt. Die Atmung der Tiere als direkter Beitrag zur ¹⁴CO₂-Freisetzung ist daher zu vernachlässigen. *A. caliginosa* förderte den Abbau frischer Streu also indirekt durch die Veränderung der räumlichen Lage und durch die damit verbundene Verbesserung der mikrobiellen Verfügbarkeit (WOLTERS, SCHEU 1987).

3.12 Die Collembolenart *Isotoma tigrina* (Nicolet 1842) bewirkte sowohl im Mull- als auch im Moderboden eine signifikante Steigerung des Abbaus der markierten Laubstreu

($p < 0.05$, maximale Steigerung der $^{14}\text{CO}_2$ -Freisetzung: Göttinger Wald: +29%, Solling: +41%). Im Moderboden ging dem fördernden Einfluß der Collembolen eine relativ lange Abbauhemmung voraus (vgl. 3.22). Da die Atmung von *I. tigrina* als direkter Beitrag zur $^{14}\text{CO}_2$ -Freisetzung gering ist, muß von einer indirekten Wirkung durch die Interaktion mit der Mikroflora ausgegangen werden. *I. tigrina* hatte im Gegensatz zu *A. caliginosa* die markierte Streu nur wenig in tiefere Bodenschichten verlagert, so daß die Wirkung lediglich durch eine Reihe von Verbesserungen der mikrobiellen Abbaubedingungen in der Laubauflage erklärt werden kann.

3.13 Im A_h -Horizont des Göttinger Waldes hatten die pantophagen Larven des Schnellkäfers *Athous subfuscus* (Müller 1764) in der Anfangsphase der Zersetzung nur einen geringen Einfluß auf den Abbau der ^{14}C -markierten Buchenlaubstreu. Dagegen bewirkten sie eine Steigerung der Mineralisation des Humuskörpers (= Bodenatmung) um bis zu 28% ($p < 0.01$). Mit zunehmender Versuchsdauer verschob sich die Wirkung der Tiere zu Gunsten der Dekomposition der frischen Streu. So war in den mit Elateridenlarven besetzten Gefäßen der Abbau des markierten Fallaubes nach 50 Tagen um 33% gesteigert ($p < 0.001$). Die Biomasse der Bodenmikroflora und die Bodenatmung wurde dagegen durch die Tiere reduziert ($p < 0.05$). *A. subfuscus* begünstigte den Streuabbau in der Laubauflage also indirekt durch eine Veränderung der Dekompositionsbedingungen zu Ungunsten der Mikroflora tieferer Bodenschichten. Mikrobiologische Untersuchungen (VÖLTERS 1989b) zeigten, daß *A. subfuscus* den Abbau frischer Streu durch eine Verbesserung der Nährstoffversorgung der streubesiedelnden Mikroflora förderte.

3.2 Beispiele für eine Hemmung des Streuabbaus durch Bodentiere

3.21 Die von *A. caliginosa* mit dem Mineralboden vermengten markierte Buchenlaubstreu wurde nach einer Versuchsdauer von 200 Tagen mit einer Mineralisationsrate von $1.43 \text{ mgC/gC} \cdot \text{d}$ abgebaut. Die im Auflagehorizont als Kot verbliebenen Partikel dieser Streu wurden dagegen wesentlich schneller zersetzt ($2.64 \text{ mgC/gC} \cdot \text{d}$, $p < 0.001$). Trotz der anfänglichen Abbauförderung (3.11) verzögerte der Regenwurm *A. caliginosa* so durch die Occlusion von frischen Laubpartikeln in seinem Kot langfristig den mikrobiellen Abbau wenig zersetzter Streu.

3.22 Die Wirkung unterschiedlicher Fraßintensität von *I. tigrina* auf die mikrobielle Zersetzungsleistung in der organischen Auflage des Sauerhumusbuchenwaldes wurde durch eine Variation der Besatzdichte der Tiere untersucht (0, 5, 10, 25 Ind./g Boden). Obgleich *I. tigrina* in diesem Ökosystem langfristig den Dekompositionsprozeß förderte, bewirkte sie in der Anfangsphase der Zersetzung eine Verzögerung des mikrobiellen Streuabbaus. In der Variante mit der niedrigsten Collembolendichte wurde die geringste Verzögerung des Streuabbaus gemessen (stärkste Reduktion: -31% nach 3 Tagen). Dies weist auf eine direkte Beeinträchtigung der streubesiedelnden Mikroflora hin. Die stärkste Verzögerung der Dekomposition bewirkten die Tiere jedoch nicht in der Variante mit der höchsten Besatzdichte, sondern in der Variante mit der mittleren Besatzdichte (stärkste Reduktion: 39% nach 3 Tagen). Die Wirkung von *I. tigrina* auf die Mineralisationsleistung der Mikroflora in der Laubauflage muß also als eine Balance zwischen Hemmung (durch hohen Fraßdruck) und Förderung (z.B. durch Inokulation) gesehen werden.

3.23 Die einzige im Boden des Sauerhumusbuchenwaldes nachweisbare Regenwurmart *Dendrobaena octaedra* (Savigny 1826) bewirkte in der organischen Auflage dieses Standortes eine signifikante Verzögerung des Abbaus markierter Buchenstreu (-17% nach 30 Tagen, $p < 0.001$). Die Bodenatmung fluktuierte stark, war jedoch nach 5 Wochen unter dem Einfluß der Würmer um 5 - 10 % erhöht ($p < 0.05$). Zusätzlich steigerte *D. octaedra*

die Verfügbarkeit an mineralischem Stickstoff (+6%, $p < 0.05$). Diese Art wirkte also negativ auf den Abbau frischer Streu in der Laubauflage, während sie die Mineralisation älterer organischer Kompartimente begünstigte.

3.3 Die Wirkung der Bodentiere auf die Reaktion des Zersetzungszusammenhangs gegenüber Schwankungen der Umgebungsbedingungen

3.31 Im Boden der beiden von uns untersuchten Buchenwälder kann es zu einem erheblichen Trockenstreß kommen. Die Simulation eines solchen Streßes durch Lufttrocknung im Labor führte zu einer fast vollständigen Hemmung des Abbaus ^{14}C -markierter Buchenstreu. Nach Wiederbefeuchtung des Bodens stieg die Mineralisation frischer Buchenstreu in beiden Systemen signifikant stärker an als die Bodenatmung ($p < 0.001$). Diese Begünstigung der Abbaubedingungen in der Laubauflage nach Trockenperioden könnte von besonderer ökosystemarer Bedeutung sein, weil dadurch Dekompositionshemmungen, die in der Initialphase der Zersetzung auftreten, ausgeglichen werden können. Die Wirkung von *I. tigrina* auf diesen Prozeß hing von der Beschaffenheit des umgebenden Substrates ab. In dem Mullboden war der Unterschied zwischen Bodenatmung und dem Abbau der frischen Streu wesentlich ausgeprägter als in dem Moderboden. Dieser Unterschied wurde von *I. tigrina* durch eine Förderung der Bodenatmung verringert ($p < 0.05$). In dem Moderboden verstärkte *I. tigrina* dagegen die Differenz zwischen dem Abbau des frischen Fallaubes und der CO_2 -Freisetzung des Bodens ($p < 0.05$).

3.32 Der Einfluß der Temperatur auf den Abbau frischer ^{14}C -markierter Buchenstreu wurde bei 3°C, 10°C und 22°C untersucht. Die $^{14}\text{CO}_2$ -Abgabe im Mullboden korrelierte positiv mit dem Anstieg der Temperatur ($r^2 = 0.91$). Dagegen nahm in dem Moderboden die $^{14}\text{CO}_2$ -Freisetzung bei der Erhöhung der Temperatur von 3°C auf 10°C zwar zu ($p < 0.001$), ging bei der Erhöhung von 10°C auf 22°C aber wieder deutlich zurück ($p < 0.001$). In beiden Ökosystemen bewirkte *I. tigrina* eine Verringerung der Differenz zwischen der Mineralisationsrate bei der mittleren Temperatur und der Rate bei den extremen Temperaturen ($p < 0.05$). Die Tiere verminderten also die Auswirkungen von Umweltschwankungen auf den Zersetzungsverlauf.

3.4. Untersuchungen zur Interaktion zwischen Bodentieren

Die Larve des Schnellkäfers *A. subfuscus* verlangsamte im Boden des Göttinger Kalkbuchenwaldes den Abbau ^{14}C -markierter Streu nur geringfügig, während *I. tigrina* den Streuabbau nach einer kurzen Abbauphemmung deutlich beschleunigte ($p < 0.001$). In Mikrokosmen, die mit Individuen beider Arten besetzt waren, war der Abbau der Streu dagegen deutlich reduziert ($p < 0.05$). Unter den von *A. subfuscus* beeinflussten Dekompositionsbedingungen hatte sich die Wirkung von *I. tigrina* also in ihr Gegenteil verkehrt. Auf den Streuabbau im Boden des Sauerhumusbuchenwaldes hatte die Larven von *A. subfuscus* ebenfalls keinen signifikanten Einfluß. In einer Phase, in der *I. tigrina* den Abbau der markierten Streu in diesem System deutlich verzögerte ($p < 0.001$), wurde diese negative Wirkung durch die Elateridenlarven deutlich verstärkt ($p < 0.05$).

Die hemiedaphische Collembolenart *Onychiurus furcifer* (Börner 1901) bewirkte im Boden des Sauerhumusbuchenwaldes bereits zu einem Zeitpunkt eine Förderung des Abbaus markierter Buchenstreu, als der Abbau dieser Streu unter dem Einfluß von *I. tigrina* noch verlangsamt war. Obgleich der hemmende Einfluß von *I. tigrina* in der gleichen Größen-

ordnung lag wie der fördernde Einfluß von *O. fuscifer*, blieb in Varianten, die mit beiden Arten besetzt waren, die beschleunigende Wirkung von *O. fuscifer* erhalten ($p < 0.05$).

Es liegt auf der Hand, daß sich Bodentiere durch die Veränderung ihrer biotischen und abiotischen Umwelt wechselseitig in ihrer räumlichen Verteilung beeinflussen. Obgleich diese Tatsache erhebliche Konsequenzen für die Wirkung der Tiere auf die Stoffumsätze im Boden haben muß, wurde sie nie in ihrer quantitativen Auswirkung auf den Zersetzungsprozeß untersucht (WOLTERS et al. 1989). Die wechselseitige Beeinflussung der Fauna wurde in Freilanduntersuchungen geprüft: Dabei lag ein Schwerpunkt auf der Untersuchung der Besiedlung von Fallaubschachteln, in die typische Vertreter der Makrofauna (*Glomeris marginata*, *Aporrectodea caliginosa*) eingesetzt wurden, durch Collembolen (Tab. 1). Es wird deutlich, daß verschiedene Vertreter der Makrofauna eine spezifische Wirkung auf die Attraktivität ihrer Umgebung für die Mesofauna haben. Die dadurch bedingten Dichteunterschiede können aber nach unseren Laboruntersuchungen die Wirkung der Collembolen auf den Streuabbau erheblich verändern (vgl. 3.22). Diese Ergebnisse sind von besonderer Bedeutung für die Interpretation der sogenannten "Litterbag-Experimente" (BERG, STAAR 1980). Diesen Experimenten liegt nämlich die bislang nicht getestete Hypothese zu Grunde, die Wirkung bestimmter Organismengruppen auf den Streuabbau ließe sich durch den selektiven Ausschluß anderer Vertreter der Bodenlebewelt ermitteln. Danach ergäbe sich die Wirkung der Bodentiere aus einer Summe von Einzelwirkungen. Diese Hypothese wird durch die jetzt erzielten Ergebnisse in Frage gestellt.

Tab. 1: Einfluß der endogäischen Lumbricidenart *Aporrectodea caliginosa* (A) und der Diplopodenart *Glomeris marginata* (G) auf die Besiedlung ihrer Umgebung durch Collembolen.

(Ergebnisse eines Freilandexperimentes im Göttinger Kalkbuchenwald. Angabe der Collembolendichte relativ zur Dichte der jeweiligen Art in der Kontrolle).

	A.	G.	A. + G.
<i>Hypogastrura denticulata</i>	0.69	0.69	0.13
<i>Neanura muscorum</i>	1.00	1.00	1.00
<i>Onychiurus scotarius</i>	0.50	1.60	0.80
<i>Folsomia quadrioculata</i>	0.34	0.37	0.24
<i>Isotoma notabilis</i>	0.18	0.57	0.00
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0.35	0.77	0.62
<i>Pseudosinella alba</i>	0.20	0.63	0.74
<i>Heteromurus nitidus</i>	0.29	0.14	0.43
<i>Tomocerus flavescens</i>	0.71	1.29	0.47
<i>Megalothorax minimus</i>	0.05	0.71	0.48

4. Diskussion

Die vorgelegten Untersuchungen unterstreichen die Bedeutung der Interaktion zwischen edaphischen Tieren und Bodenmikroflora für den Zustand und den Umsatz der organischen Substanz (vgl. PETERSEN, LUXTON 1982; ELLIOTT et al. 1984; SEASTEDT 1984). Die Fauna beeinflusst sowohl den Zersetzungsverlauf als auch die Reaktion des Zersetzungsprozesses gegenüber Umweltschwankungen. Ausgangspunkt für die hier vorgestellte Übersicht war die Feststellung, daß die ökosystemare Wirkung der Bodentiere häufig auf den Aspekt der Beschleunigung von Umsatzraten eingeengt wird. Dies mag seine Ursache darin haben, daß die Kriterien für die Bewertung der Leistung der Zersetzungsernährungsnetzes vielfach aus landwirtschaftlichen Untersuchungen bezogen werden, die

an kurzfristigen Produktionssteigerungen orientiert sind. In unseren Mikrokosmosexperimenten haben Vertreter der Bodenfauna die mikrobielle Umsatzleistung sowohl gefördert als auch gehemmt. Beide Aspekte sind wichtig und ihre ökologische Bedeutung kann nur im konkreten Funktionszusammenhang quantifiziert werden. So ist die langfristige Hemmung des mikrobiellen Abbaus, wie sie sich in der Akkumulation relativ wenig zersetzter organischer Substanz in dem über ein großes Bodenvolumen verteilten Kot von *A. caliginosa* ausdrückt, entscheidender für die Stabilität des Kalkbuchenwaldökosystems als die anfängliche Förderung der mikrobiellen Streubesiedelung durch die Einarbeitung der Streu in den Boden (Kap. 3.11 und 3.21; vgl. JÖRGENSEN 1986). Andererseits ist eine kurzfristige Förderung der mikrobiellen Umsätze in unmittelbarer Nachbarschaft zur Pflanzenzurzel durch Collembolen auch dann von großer Bedeutung, wenn sich diese Veränderung nicht in der Gesamtbilanz niederschlägt (Kap. 3.12).

Es wurde gezeigt, daß die Wirkung der Bodentiere substratspezifisch ist (3.13) und daß diese Wirkung von anderen Faktoren wie der Leistungsfähigkeit der Mikroflora (3.22), der Aktivität anderer Tiere (3.4.), der Temperatur (3.32) und der Bodenfeuchte (3.31) beeinflusst wird. Das Zusammenwirken dieser Faktoren läßt sich nicht aus der Summe der Wirkungen einzelner Faktoren quantifizieren. Die Untersuchung dieser interaktiver Prozesse ist jedoch wichtig, weil sich darin die besondere Qualität komplexer Systeme ausdrückt, deren Kenntnis - z. B. für die Bewertung ökosystemarer Belastungen - entscheidend ist. Eine quantitative Beschreibung des Gesamtprozesses, in die diese komplexen Wechselbeziehungen nur als 'black box' eingehen, stellt daher auf absehbare Zeit kein sinnvolles wissenschaftliches Ziel dar. Bevor verallgemeinernde Schlüsse gezogen werden können, sollte die Steuerfunktion der Tiere mit Hilfe von Freiland- und Laborversuchen an Teilprozessen, die ökosystemare Schnittstellen repräsentieren, untersucht werden. Daraus kann sich in einer hierarchischen Struktur ein Gesamtverständnis aller systemrelevanten Prozesse ergeben (O'NEILL et al. 1986). Die Berechtigung dieses Forschungsansatzes läßt sich durch einen Vergleich der C-Bilanz der von uns untersuchten naturnahen Buchenwälder belegen (vgl. BEESE 1986). Mit den beiden Humusformen Mull und Moder wurden die Extreme typischer mitteleuropäischer Zersetzergemeinschaften erfaßt. Im unbelasteten Zustand findet in beiden Systemen bei vergleichbarer Laubstreuproduktion keine Streuakkumulation statt (zum neuerdings beobachteten Problem der Streuakkumulation unter Belastung vgl. MATZNER 1988). Gemessen an der C-Mineralisation ist also die Leistung der beiden Destruentengemeinschaften trotz ihrer gegensätzlichen Struktur annähernd gleich. Aus der Quantifizierung der Gesamtmineralisationsleistung läßt sich somit kein Kriterium zur Bewertung der Bedeutung der Tiere für den Zustand des Ökosystems gewinnen. Die entscheidenden Unterschiede bestehen vielmehr in der räumlichen und zeitlichen Struktur der Umsatzprozesse, in der Größe des Reaktionsraumes für diese Umsätze und in der Elastizität des Systems gegenüber Umweltveränderungen. Es wurde deutlich, daß die Bodenfauna auf all diese Faktoren einen großen Einfluß hat und so die Raum-Zeitstruktur des Zersetzungsprozesses steuert. Ihre Bedeutung für die Nachhaltigkeit der Produktivität des Ökosystems könnte so in der Art der gleichzeitigen Beeinflussung einer großen Zahl von Dimensionen des mikrobiellen Nischenraumes liegen.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministeriums für Forschung und Technologie

Literatur

- AGREN G.I., BOSATTA E., 1987: Theoretical analysis of the long-term dynamics of carbon and nitrogen in soils. *Ecology* 68: 1181-1189.
- ANDERSON J.M., HUISH S.A., INESON P., LEONARD M.A., SPLATT P.R., 1985: Interactions of invertebrates, micro-organisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soils. In: (Ed. FITTER A.H.): *Ecological interactions in soil*. Oxford (Blackwell): 377-392

- BEESE F., 1986: Parameter des Stickstoffumsatzes in Ökosystemen mit Böden unterschiedlicher Acidität. Gött. bodenk. Ber. 90: 344 S.
- BERG B., STAAB H., 1980: Decomposition rate and chemical changes in Scots pine needle litter. In: (Ed. PERSSON T.): Structure and function of northern coniferous forests. Ecol. Bull. 32: 363-390.
- COLEMAN D.C., REID C.P.P., COLE V.V., 1983: Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. Adv. Ecol. Res. 13: 1-55.
- ELLENBERG H., MAYER R., Schauer mann J., 1986: Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- ELLIOTT E.T., COLEMAN D.C., INGHAM R.E., TROFYMOW J.A., 1984: Carbon and energy flow through microflora and microfauna in the soil subsystem of terrestrial ecosystems. In: (Ed. Klug M.J., REDDY C.A.): Current perspectives in microbial ecology. Washington (Am. Soc. Microbiol.): 424-433.
- HEAL O.W., DIGHTON J., 1985: Resource quality and trophic structure in the soil system. In: (Ed. FITTER A.H.): Ecological interactions in soil. Oxford (Blackwell): 339-354.
- JENKINSON D.S., POWLSON D.S., 1976: The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. Soil Biol. Biochem. 8: 209-213.
- JÖRGENSEN R.G., 1986: Flüsse, Umsatz und Haushalt der postmortalen organischen Substanz und ihrer Stoffgruppen in Streudecke und Bodenkörper eines Buchenwald-Ökosystems auf Kalk. Diss. Univ. Göttingen.
- MATZNER E., 1988: Der Stoffumsatz zweier Waldökosysteme im Solling. Ber. Forschungsz. Wald-ökosysteme/Waldsterben A 40.
- O'NEILL R.V., DeANGELIS D.L., WAIDE J.B., ALLEN T.F.H., 1986: A hierarchical concept of ecosystems. Monogr. Population Biol. 23: 253 S.
- PETERSEN H., Luxton M., 1982: A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. Oikos 39: 287-388.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212
- SEASTEDT T.R., 1984: The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. Ann. Rev. Entomol. 29: 25-46.
- SWIFT M.J., 1984: Microbial diversity and decomposer niches. In: (Ed. KLUG M.J., REDDY C.A.): Current perspectives in microbial ecology. Washington (Am. Soc. Microbiol.): 8-16.
- ULRICH B., 1985: Ergebnisse und Programme des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben der Universität Göttingen. In: (Ed. BAUER F.) Die Sache mit dem Wald. München (BLV): 175-180.
- VISSER S., 1985: Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. In: (Ed. FITTER A.H.): Ecological interactions in soil. Oxford (Blackwell): 297-317.
- WOLTERS V., 1985: Untersuchungen zur Habitatbindung und Nahrungsbiologie der Springschwänze (Collembola) eines Laubwaldes unter besonderer Berücksichtigung ihrer Funktion in der Zersetzerkette. Diss. Univ. Göttingen.
- WOLTERS V., SCHEU S., 1987: Die Wirkungen von sauren Niederschlägen auf die Leistungen von Bodentieren. Spez. Ber. Jülich 413: 336-340.
- WOLTERS V., 1988: Effects of *Mesenchytraeus glandulosus* (Oligochaeta, Enchytraeidae) on decomposition processes. Pedobiologia 32: 387-398.
- WOLTERS V., SCHEU S., SPRENGEL T., VANSELOW M., 1988: Bodentiere als Steuergrößen für die Zusammensetzung und Leistungsfähigkeit der Zersetzergemeinschaft von Waldökosystemen - Perspektiven für einen integrierten Forschungsansatz. Allg. Forstzeitschr.:
- WOLTERS V., 1989a: The influence of omnivorous elaterid larvae on the microbial carbon cycle in different forest soils. Oecologia.
- WOLTERS V., 1989b: The influence of *Athous subfuscus* (Müller, 1764) (Coleoptera, Elateridae) on the nutrient status of the microflora in three different beech forest soils. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 42.

Adresse Dr. V. Wolters
 Abt. Ökologie
 II. Zool. Inst. Univ.
 Berliner Str. 28
 D-3400 Göttingen

Die Bedeutung der Protozoen im Kohlenstoffhaushalt eines Kalkbuchenwaldes (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 3)

Ralf Meisterfeld

Synopsis

To evaluate the importance of protozoa for the carbon cycle of a beech forest ecosystem the population dynamics and production of flagellates, naked amoebae and testate amoebae were studied. The site is a 120 years old submontane beech forest in the east of Göttingen. The bed rock is shell limestone from which a mull rendzina has developed. Protozoa have an annual mean biomass of 1.5 g dwt/m². Naked amoebae dominate (74.1 %), followed by testate amoebae (22.4) and flagellates (3.5 %). Their annual secondary production is estimated as 14.4 g C/m² for which a consumption of 72.2 g C/m² is needed. This consumption amounts to 22 % of the total annual carbon input to the soil. The estimated respiration losses are 5.1 % of the total soil CO₂ output. Protozoa are main consumers of microbial biomass. Their selective grazing pressure on edible microorganisms should change the composition of the microfloral community. Therefore protozoa play a substantial role in the carbon flow of this ecosystem.

Amoebae, beech forest, carbon flow, flagellates, grazing, microbial biomass, testate amoebae.

1. Einführung

In den letzten Jahren haben sich Hinweise darauf verstärkt, daß Protozoen einen wichtigen Beitrag zum Kohlenstoffkreislauf terrestrischer Ökosysteme leisten. Die bisherigen Studien zeigten in vereinfachten Laborsystemen, daß Amöbenfraß die Bakterienbiomasse um 80 % reduzieren kann (z.B. BRYANT et al. 1982). Diese Arbeiten sind meist auf einzelne Protozoengruppen beschränkt, und Informationen über andere biotische Komponenten der Ökosysteme fehlen. Daher sollte durch diese Untersuchung die relative Bedeutung verschiedener Protozoentaxa (Nacktamöben, Testaceen und Flagellaten) für den Kohlenstoffhaushalt im Kalkbuchenwald abgeschätzt und mit der anderer Bodentiergruppen verglichen werden.

2. Methoden

2.1 Standort

Der untersuchte Kalkbuchenwald liegt in 420 m ü.d.M. am Rande des Göttinger Waldes. Im Untersuchungsgebiet herrscht ein subatlantisches Mittelgebirgsklima. Nach den bisherigen Messungen beträgt die Jahresmitteltemperatur ca. 7 °C bei jährlichen Niederschlägen von etwa 700 mm (SCHMIDT et al. 1989). Ausgehend vom Unteren Muschelkalk haben sich flachgründige Rendzinen und Terra fusca-Böden gebildet, wobei sich der Wechsel der Bodentypen häufig sehr kleinräumig vollzieht. Die Humusform ist Mull, der wegen der großen Aktivität der Lumbriciden eine ausgeprägte Krümelstruktur aufweist. Das C/N-Verhältnis in der 0-5 cm Schicht liegt bei rd. 13, der pH-Wert (CaCl₂) in der Rendzina bei 6.7, in der Terra fusca bei 5.5 (MEIWES et al. 1981).

Die Baumschicht wird von 100-120jährigen Buchen (*Fagus sylvatica*) bestimmt, denen einzelne Eschen (*Fraxinus excelsior*) beigesellt sind. Pflanzensoziologisch handelt es sich um ein *Melico-Fagetum* der Subassoziations-Gruppe von *Lathyrus vernus*, in dessen Krautschicht *Mercurialis perennis* und *Allium ursinum* ausgedehnte Bestände bilden (DIERSCHKE, SONG 1982).

2.2 Abundanzbestimmung

An jedem Termin wurden mit einem Bohrer (5.6 cm) 12 Bodenmonolithe entnommen und in die Schichten 0-3 cm und 3-6 cm unterteilt. Die meist nur geringe Laubstreu wurde entfernt. Die Testaceen wurden zwischen April 1981 und Oktober 1981, die Nacktamöben zwischen November 1981 und August 1983 und die Flagellaten zwischen Februar 1982 und August 1983 ausgewertet. Die Abundanz der Thekamöben wurde durch direktes mikroskopisches Auszählen von mit Anilinblau WS (Merck) gefärbten, verdünnten Bodensuspensionen ermittelt. Der Filtrerrückstand wurde in Zählkammern mit Hilfe eines umgekehrten Mikroskops ausgezählt. Dabei können aktive Testaceen, Cysten und leere Schalen unterschieden werden. Durch Membranfiltration (0.45 m) und anschließende Trocknung bei 105 °C wurde das Bodentrockengewicht der Zählsuspension bestimmt und die Abundanz zunächst auf 1 g trockenen Boden berechnet. Die Dichte der Nacktamöben und Zooflagellaten wurde mit Hilfe eines modifizierten 'most probable number' (MPN) Verfahrens bestimmt (Verdünnungsfaktor 10, ab August 1982 2). Je Verdünnungsstufe wurden 8 Parallelkulturen in Gewebekulturplatten (Costar) mit Erdextraktmedium und *Enterobacter aerogenes* als Futterorganismus angesetzt. Nach 4 und 10 Tagen wurden die Kulturen mikroskopisch ausgewertet und die MPN nach HURLEY u. ROSCOE (1983) berechnet.

2.3 Produktion

Die Berechnung der Produktion erfolgte nach der Methode von LOUSIER (1974) unter Verwendung der Schalenabbaudaten von MEISTERFELD u. HEISTERBAUM (1986). Im Gegensatz zur Originalmethode gingen nur statistisch signifikante Differenzen in die Kalkulation ein. Wegen der fehlenden Schalen läßt sich bei Nacktamöben und Zooflagellaten die Zahl der im Probenzeitraum produzierten, bis zur Probenahme aber bereits abgestorbenen Individuen nicht abschätzen. Die Produktion konnte daher nur aus der Abundanzzunahme berechnet werden.

2.4 Biomasse

Die Biomasse der Protozoenarten wurde über Zellvolumen unter der Annahme einer Dichte von 1.0 abgeschätzt. Für die Testaceenarten wurden dazu mindestens 10 Individuen mikroskopisch vermessen. Bei den Nacktamöben und Flagellaten wurde ausgehend von Mikrofotos das Zellvolumen repräsentativer Zellformen kalkuliert und entsprechend der Häufigkeit des Auftretens der verschiedenen Formen- und Größenklassen ein gewogenes Mittel berechnet. Der Trockengewichtsanteil wurde mit 20 % des Frischgewichtes angenommen. Für die Nacktamöben ergibt sich danach ein mittleres Trockengewicht von 0.323 g/10⁹ Individuen, für die Zooflagellaten von 0.02 g/10⁹-Individuen. Diese Werte sind etwa um den Faktor 3 kleiner als die von CLARHOLM (1981) verwendeten. Für alle Protozoen wurde ein C-Gehalt von 47.7 % angenommen (FINLAY, UHLIG 1983).

2.5 Energetik

Um die mit der Produktion verbundene Konsumption, Respiration und Egestion zu berechnen, die im Freiland nicht bestimmt werden können, wurden die Daten von ROGERSON (1981) verwendet. Für eine Temperatur von 10° C, die nicht weit von der mittleren Jahrestemperatur des Standortes liegt, gibt er je nach Futtermenge eine Produktionseffizienz zwischen 4 und 29 % an. Unter Fortlassen der beiden höchsten Futterkonzentrationen, die im Freiland keine Bedeutung haben, errechnet sich ein Mittelwert von 20 %. Dabei werden 55 % der konsumierten Nahrung egestiert und 25 % respiriert.

3. Ergebnisse

3.1 Dichte und Biomasse

Die Abundanz der lebenden Testaceen (aktive T. + Cysten) ist erheblich niedriger als die der Nacktamöben und Zooflagellaten (Tab. 1). Sie schwankte im Untersuchungszeitraum relativ wenig. Dauerstadien treten immer auf, erreichen aber nie mehr als 30% der Dichte der aktiven Testaceen. Die Zahl der leeren Schalen ist im Mittel 5fach höher als die der lebenden Thekamöben. Die größte Biomasse trat im April auf. Während dieser Periode dominierten große Arten wie *Centropyxis oomorpha*, *Cyclopyxis kahli* und *Schwabia terricola*.

Tab. 1: Die mittleren Abundanzen der untersuchten Protozoengruppen.

	N/m ²	(Min.-Max.)
Testaceen (0-6 cm)		
lebende T.	8.4x10 ⁷	(4.2x10 ⁷ - 11.6x10 ⁷)
Schalen	4.3x10 ⁸	(2.5x10 ⁸ - 6.1x10 ⁸)
Nacktamöben (0-3 cm)	1.8x10 ⁹	(7.5x10 ⁷ - 11.1x10 ⁹)
(3-6 cm)	1.7x10 ⁹	(9.3x10 ⁷ - 4.4x10 ⁹)
Flagellaten (0-3 cm)	1.6x10 ⁹	(8.3x10 ⁷ - 18.9x10 ⁹)
(3-6 cm)	1.2x10 ⁹	(6.1x10 ⁷ - 7.3x10 ⁹)

Die Populationsdynamik der Nacktamöben und Flagellaten ist durch schnellere Dichteänderungen gekennzeichnet. Die Abundanzen in der Bodenschicht 0-3 cm fluktuieren stärker als in 3-6 cm Tiefe, wo eher konstante Feuchtigkeits- und Temperaturbedingungen herrschen. In Phasen starker Trockenheit wie z.B. im August 1982 brechen die Nacktamöben- und Zooflagellatenpopulationen trotz der Fähigkeit Dauerstadien bilden zu können, zusammen. Die Dichten der Amöben und Flagellaten können auf das Fünf- bis Zehnfache innerhalb einer Woche ansteigen. Meist ist der Zuwachs jedoch geringer. Perioden eines Biomasseaufbaus dauern normalerweise 1 bis 3 Wochen und fallen während der 22monatigen Untersuchung mehrfach mit stärkeren Niederschlägen zusammen. Die mittleren Populationsgrößen von Amöben und Flagellaten mit 3.5 bzw. 2.7 x 10⁹/m² (0-6 cm) liegen im gleichen Bereich. Ihre Biomassen unterscheiden sich jedoch sehr deutlich (Abb. 1). Die Nacktamöben dominieren mit einer mittleren Biomasse von 1133 mg TS/m². Trotz ihrer wesentlich größeren Dimensionen erreichen die Thekamöben mit 343 mg TS nur 30 % der Nacktamöbenbiomasse, die Zooflagellaten sogar nur 54 mg.

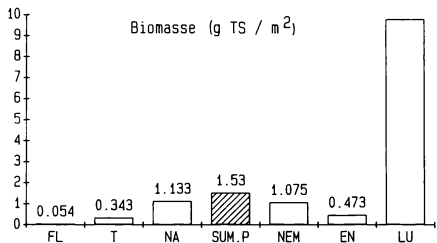


Abb. 1 Die Biomasse wichtiger Bodentiergruppen im Kalkbuchenwald.
(Nematoden: HEITKAMP, MEISTERFELD (1982); Enchytraeiden: MELLIN (1982); Lumbriciden: SCHAEFER (1982). FL = Flagellaten, T = Testaceen, NA = Nacktamöben, NEM = Nematoden, EN = Enchytraeiden, LU = Lumbriciden).

3.2 Produktion und Biomassenumsatz

Die Bedeutung der verschiedenen Protozoengruppen wird durch ihre Produktion besser als durch die Biomassen widergespiegelt. Die Testaceen produzieren in der Schicht von 0-6 cm 3.6×10^9 Ind./m² und 14.72 g TS/m² (Abb. 2). Die jährliche Produktion der Nacktamöben beträgt 45.5×10^9 Individuen/m², die der Zooflagellaten 48.9×10^9 Individuen/m². Dies entspricht 14.68 g TS/m² bzw. 0.978 g TS/m². Dabei setzen sich die Biomassen unterschiedlich häufig um. Die beschalteten Amöben weisen mit 42.9 ein dreifach höheres P/B-Verhältnis als die Nacktamöben auf. Man muß dabei aber die unterschiedlichen Berechnungsfaktoren berücksichtigen, die bei Flagellaten und Nacktamöben vermutlich zu einer Unterschätzung der tatsächlichen Produktion führen.

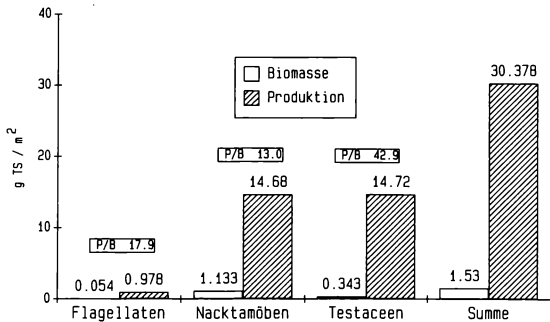


Abb. 2: Mittlere Biomasse, jährliche Produktion und Umsatz der Protozoen.

3.3 Kohlenstofffluß

Im Jahresmittel sind 730 mg C/m² in Protozoenbiomasse festgelegt. Mit den Daten von ROGERSON (1981) über die Energetik von *Amoeba proteus* ist es möglich, von der Produktion ausgehend die zugehörige Konsumtion und Exkretion sowie die Respirationsverluste zu berechnen (Abb. 3). Um 14.4 g Protozoenkohlenstoff zu bilden, muß bei einer Produktionseffizienz von 20 % Nahrung mit einem Kohlenstoffgehalt von 72.2 g konsumiert werden. Davon gehen 25 % dem System durch Respiration verloren. Der Rest steht anderen trophischen Ebenen zur Verfügung.

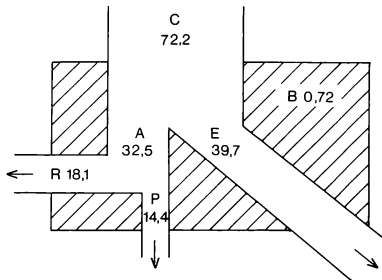


Abb. 3: Der Kohlenstofffluß durch die Protozoenpopulationen.
(alle Angaben gC/m² · a).

4. Diskussion

4.1 Protozoenbiomasse und ihr Umsatz in Waldökosystemen

Die mittlere Biomasse der Protozoen im Göttinger Kalkbuchenwald beträgt 1.53 g TS/m^2 (0-6 cm). Davon entfallen 74.1 % auf die Nacktamöben und 22.4 % auf die Testaceen. Wegen ihrer geringen Größe tragen die Zooflagellaten nur mit 3.5 % dazu bei. Vergleichsdaten aus verschiedenen Waldökosystemen liegen nur für Thekamöben vor. So ermittelten LOUSIER u. PARKINSON (1984) in einem Espenwald in Kanada mit $281 \times 10^6/\text{m}^2$ dreimal höhere Individuendichten, bei geringerer Biomasse (144 mg TS/m^2 ; Konversionsfaktor $\text{TS/FG} = 0.2$). FOISSNER u. ADAM (1981) geben für einige Böden der österreichischen Zentralalpen eine Spanne von $78.6 - 717.6 \text{ mg TS/m}^2$ an. SCHÖNBORN (1986) fand im Rohhumus eines Fichtenforstes in Thüringen in zwei unterschiedlich produktiven Standorten mittlere Biomassen von 526 und 1239 mg TS/m^2 , im Mullhumus (SCHÖNBORN 1982) lagen die Biomassen mit 206 mg TS/m^2 deutlich niedriger. Die Testaceenbiomassen im Solling im Moderhumus der Buchen- und Fichtenforste bewegen sich im gleichen Bereich ($307\text{-}844 \text{ mg TS/m}^2$), wobei die Fichtenstandorte etwa die doppelte Biomasse aufweisen (MEISTERFELD 1980). Aus dieser Übersicht wird deutlich, daß die Thekamöbenbiomasse im Göttinger Kalkbuchenwald mit der anderer Standorte vergleichbar ist, wenn auch in Moder- und Rohhumusprofilen höhere Werte gefunden werden.

Für Nacktamöben und Flagellaten sind Vergleiche wegen fehlender Daten kaum möglich. So fand CLARHOLM (1981) im Boden eines Kiefernwaldes eine Nacktamöbendichte von $10^5/\text{g}$ (Trockenboden). Nach Regenfällen stiegen die Abundanzen auf das Zwanzigfache. Vergleicht man die 'standing crop' der Protozoen mit anderen Gruppen von Bodentieren (Abb. 1), so sind die Lumbriciden, gemessen an ihrer Biomasse, die wichtigste Gruppe gefolgt von Protozoen und Nematoden. Wenn es richtig ist, daß das P/B-Verhältnis mit abnehmender Körpergröße zunimmt (PETRUSEWICZ, MacFADYEN 1970), dann sollten die kleinen Protozoen proportional mehr zum Kohlenstofffluß in diesen Ökosystemen beitragen. Das im Göttinger Wald ermittelte P/B-Verhältnis der Thekamöben (Abb. 2) ist fast identisch mit den Angaben von SCHÖNBORN (1982) ($\text{P/B} = 44$) in einem Mullhumus. LOUSIER u. PARKINSON (1984) sowie SCHÖNBORN (1986) fanden im Moder und Rohhumus höhere Werte (285 bzw. 283). Beim Vergleich dieser Angaben muß man aber die methodischen Unterschiede berücksichtigen. So gehen LOUSIER u. PARKINSON von wesentlich höheren Schalenabbauraten aus, was zu einer höheren errechneten Produktion führt. SCHÖNBORN hingegen verwendet 'Produktionskammern', deren Einfluß auf die Produktion bisher nicht klar ist.

4.2 Bedeutung der Konsumption durch Protozoen

Die für den Kohlenstoffumsatz der Bodenorganismen entscheidende Eingangsgröße stellt der Eintrag durch Streu der Bäume und Kräuter sowie durch die Wurzeln dar. Nach Angaben von ANDRES (1984) errechnet sich ein jährlicher C-Input von 332 g/m^2 . Die Konsumption der Protozoen entspricht 22 % dieses Eintrags (Abb. 4). LOUSIER u. PARKINSON (1984) geben allein für die Testaceen 6% an. Dabei fressen die Protozoen im wesentlichen mikrobielle Biomasse. Nach DOMSCH et al. (pers. Mitt.) beträgt die mittlere mikrobielle Biomasse 110 g C/m^2 . Der Anteil der Bakterien schwankt zwischen 35 und 55 %. Der durch die Protozoen konsumierte Prozentsatz ist hoch und macht sie zu den wichtigsten Mikrophytophagen dieses Ökosystems.

Von großer Bedeutung für die indirekten Fraßwirkungen ist die Nahrungswahl der verschiedenen Protozoengruppen. Während Flagellaten schon wegen ihrer geringen Größe vorwiegend Bakterien und nur bei hohen Konzentrationen, die im Boden nicht vorkom-

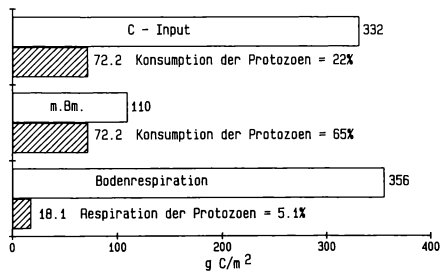


Abb. 4: Der Anteil der Konsumtion und Respiration der Protozoen an C-Input, mikrobieller Biomasse und Bodenatmung.

men, gelöste organische Substrate aufnehmen, weiden die meisten kleinen Nacktamoeben und Testaceen Bakterien, Pilzsporen und Hefen ab. Ob die größeren Amöben und Testaceen Pilzmycelien nutzen können, wie dies z.B. für bestimmte Ciliaten beschrieben wird (PETZ et al. 1986), ist unklar. Aber selbst wenn die Größe der Futterpartikel in einem Größenbereich liegt, der eine Phagocytose durch Protozoen erlaubt, spielt die Qualität des Futterorganismus die entscheidende Rolle. Viele Mikroorganismenarten sind nicht freßbar (HEAL, FELTON 1970), da sie selbst toxisch sind oder toxische Exsudate bilden. Daher ist nur ein unbekannter Anteil der Bodenmikroorganismen durch Protozoen nutzbar. Selektiver Fraßdruck auf freßbare Mikroorganismen verändert potentiell die Zusammensetzung der Mikroflora. Welchen Einfluß dies auf den Streuabbau und die Rückführung von in mikrobieller Biomasse festgelegten Nährstoffen hat, bedarf weiterer Untersuchungen.

Ich danke Frau A. Schöne für ihre technische Unterstützung. Die Untersuchung wurde durch die DFG (HE 1263/1) und die Kommission der Europäischen Gemeinschaften (ST2J-0070-5-D) gefördert.

Literatur

- ANDRES E., 1984: Kohlenstoff-Umsatz und -Bilanz des Bodens eines Buchenwald-Ökosystems auf Kalkgestein. Göttl. Bodenk. Ber. 80: 1-174.
- BRYANT R.J., WOODS L.E., COLEMAN D.C., FAIRBANKS B.C., McCLELLAN J.F., COLE C.V., 1982: Interactions of bacterial and amoebal populations in soil microcosms with fluctuating moisture content. Appl. Environ. Microbiol. 43: 742-752.
- CLARHOLM M., 1981: Protozoan grazing of bacteria in soil - Impact and importance. Microb. Ecol. 7: 343-350.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes (Melico-Fagetum, Subass.-Gruppe von Lathyrus vernus). in: (Ed. DIERSCHKE H.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1981: 519-539.
- FINLAY B.J., UHLIG G., 1981: Calorific and carbon values of marine and freshwater protozoa. Helgoländer Meeresunters. 34: 401-412.
- FOISSNER W., ADAM H., 1981: Die Gemeinschaftsstruktur und Produktion der terricolen Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) in einigen Böden der Österreichischen Zentralalpen (Hohe Tauern, Glocknergebiet). Veröff. Öst. MaB-Hochgebirgsprog. Hohe Tauern 4: 53-78.
- HEAL O.W., FELTON M.J., 1970: Soil amoebae: Their food and their reaction to microflora exudates. In: WATSON A. (ed.): Brit. Ecol. Soc. Symp. 10: 145-162.
- HEITKAMP U., MEISTERFELD R., 1982: Struktur und Funktion der semiaquatischen Bodenfauna. Materialien (SFB 135) 24: 129-156.
- HURLEY M.A., ROSCOE M.E., 1983: Automated statistical analysis of microbial enumeration by dilution series. J. Appl. Bacteriol. 55: 159-164.
- LOUSIER J.D., 1974: Effects of experimental soil moisture fluctuations on turnover rates of Testacea. Soil Biol. Biochem. 6: 19-26.

- LOUSIER J.D., PARKINSON D., 1984: Annual population dynamics and production ecology of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) in an aspen woodland soil. *Soil Biol. Biochem.* 16: 103-114.
- MEISTERFELD R., 1980: Die Struktur von Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in Böden des Sollings. *Verh. Ges. Ökol.* 8: 435-447.
- MEISTERFELD R., HEISTERBAUM M., 1986: The decay of empty tests of testate amoebae (Rhizopoda, Protozoa). *Symp. Biol. Hung.* 33: 285-290.
- MEIWES K.J., BEESE F., PRENZEL J., 1981: Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. *Mitt. Dt. Bodenkundl. Ges.* 32: 609-622.
- MELLIN A., 1982: Untersuchungen zur Ökologie von Enchytraeiden und Aeolosomatiden des Göttinger Kalkbuchenwaldes. *Kurzmitt. (SFB 135)* 1: 39-45.
- PETRUSEWICZ K.; MACFADYEN A., 1970: Productivity of terrestrial animals: Principles and methods. IBP Handbook No. 13. Oxford: (Blackwell): 192 p.
- PETZ W., FOISSNER W., WIRNSBERGER E., KRAUTGARTNER W.D., ADAM H., 1986: Mycophagy, a new feeding strategy in autochthonous soil ciliates. *Naturwissenschaften* 73: 560-561.
- ROGERSON A., 1981: The ecological energetics of *Amoeba proteus* (Protozoa). *Hydrobiologia* 85: 117-128.
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. *Drosera* 82: 75-82.
- SCHMIDT W., HARTMANN T., KOTHE G., SCHULTZ R., 1989: Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.
- SCHÖNBORN W., 1982: Estimation of annual production of Testacea (Protozoa) in mull and moder (II). *Pedobiologia* 23: 383-393.
- SCHÖNBORN W., 1986: Population dynamics and production biology of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in raw humus of two coniferous forest soils. *Arch. Protistenk.* 132: 325-342.

Adresse

Dr. R. Meisterfeld
 Inst. für Biologie II (Zoologie) RWTH
 Kopernikusstr. 16
 D-5100 Aachen

**Der Einfluß von Streumenge und Streuqualität
auf die Siedlungsdichte von Dipterenlarven:
ein Freilandexperiment im Kalkbuchenwald
(Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 4)**

Klaus Hövemeyer

Synopsis

In a beech forest (*Melico-Fagetum*) near Göttingen, sampling plots were established in which beech leaf litter input was excluded from 1981 on; in others leaf litter input was increased (5x) in 1981 and 1982 and there were control plots, too. Soil samples were taken, from which dipterous larvae were extracted. Under no-litter conditions larval abundance declined. Under high litter conditions total larval abundance increased strongly (max. 15932 ind./m²) and a succession of abundance peaks was observed in particular families: *Fanniidae* and *Lauxaniidae* in 1982, *Chironomidae* in 1982 and 1983, *Sciaridae* in 1984. This succession is due to the change in nutritional quality of the increased leaf litter generations, which was quite pronounced compared to the stable conditions in the undisturbed litter layer. It is further suggested that structural features, i.e. litter accumulation, may hamper soil macrofauna activity, thus favouring dipterous larvae (*Sciaridae*!) irrespective of other soil properties.

Beech forest, decomposition, dipterous larvae, litter input.

1. Einführung

Die Laubstreu bildet für viele saprophage Bodentiere die Nahrungsgrundlage. In einem Freilandexperiment, das von der Abt. Ökologie (2. Zool. Inst. d. Univ. Göttingen) durchgeführt wurde, sollte geklärt werden, welche Auswirkungen die künstliche Verminderung bzw. Vermehrung der Laubstreuemenge auf die Bodenfauna eines Kalkbuchenwaldes hat. Die vorliegende Arbeit berichtet über Ergebnisse, die sich bei der Untersuchung der Dipterenlarven ergaben.

2. Material und Methoden

Die Untersuchung wurde in einem fast reinen Rotbuchenbestand (*Melico-Fagetum*) durchgeführt (vgl. SCHAEFER 1989). Die Krautschicht haben DIERSCHKE u. SONG (1982) eingehend beschrieben; auf den Versuchsflächen dominierte der Bärlauch (*Allium ursinum* L.). Es wurden Flächen für drei Versuchsvarianten ausgewählt: I. vier 10 m x 10 m große 'Streufreiflächen', über denen in jedem Herbst ab 1981 eine feine Vogelschutzgaze ausgespannt wurde, um das Fallaub abzufangen, II. zwei 10 m x 10 m große 'Streuvermehrungsflächen', auf denen die Fallaubmenge in den Jahren 1981 und 1982 jeweils auf das Fünffache erhöht wurde und III. nicht veränderte Kontrollflächen.

Zur Bestimmung der Siedlungsdichte der Dipterenlarven wurden Bodenproben von jeweils sechs Probestellen je Variante entnommen. Aus diesen Proben konnten, nachdem sie in organische Auflage und Erdfraktion unterteilt worden waren, die Larven mit Hilfe der modifizierten Spül- und Flotationsmethode (HEALEY, RUSSELL-SMITH 1970; ALTMÜLLER 1976; HÖVEMEYER 1984, 1985) extrahiert werden.

Zusätzlich wurden Proben entnommen, nach denen die bodenkundlichen Eigenschaften der Probestellen bestimmt werden sollten. Die Untersuchung dieser Proben wurde z.T. vom Institut für Bodenkunde im Fachbereich Agrarwissenschaften der Univ. Göttingen vorgenommen.

Das Trockengewicht der Laubstreu wurde an Hand von Proben bestimmt, die kurz in Wasser aufgeschwemmt worden waren, um mineralische Verunreinigungen zu beseitigen. Außerdem wurden Holzstücke, die dicker als 0.5 cm und/oder länger als 4 cm waren, sowie alle noch unversehrten Buchenfruchtkapseln ausgelesen. Ohne diese Aufbereitung können die Fehler bei der Gewichtsbestimmung der Laubstreu mehrere 100% betragen!

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Die Umweltbedingungen auf den Versuchsflächen

Durch die experimentellen Eingriffe wurde das Erscheinungsbild der Streufrei- und Streuvermehrungsflächen im Vergleich zum normalen Waldboden erheblich verändert. Besonders augenfällig waren die unterschiedlich großen Streumengen. Während auf den Streufreiflächen im Herbst 1982 noch geringe Reste von Laubstreu zu beobachten waren, bestand die organische Auflage dieser Flächen während der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes fast nur noch aus holzigem Material: Zweige, Äste, Fruchtkapseln, Knospenschuppen. Hiervon waren die größeren Partikel bereits bei der Probenaufbereitung ausgelesen worden. Die Menge der verbliebenen feinen Holzpartikel erwies sich als weitgehend konstant: ihr Trockengewicht belief sich auf $297 \pm 68 \text{ g/m}^2$ im Mittel der letzten acht ausgewerteten Probetermine. Es ist anzunehmen, daß auch die Streuproben von Kontroll- und Streuvermehrungsflächen eine ungefähr gleichgroße Menge holziger Feinstreu enthielten. Um auf das Trockengewicht der reinen Laubstreu in diesen Proben zu kommen, mußten somit 297 g/m^2 vom gewogenen Gesamtgewicht abgezogen werden.

Die Resultate sind in Abb. 1 dargestellt. Werte für die Streufreiflächen sind nur dann eingezeichnet, wenn sie den Betrag von $297 \text{ g/m}^2 + s (= 365 \text{ g/m}^2)$ überstiegen. Deutlich ist der schnelle Abbau der Laubstreu auf den Streufreiflächen zu erkennen. Die Werte für die Kontrollflächen schwanken zwischen 501 und 128 g/m^2 (im Mittel 325.5 g/m^2 reine Laubstreu). Aus der Kurve für die Streuvermehrungsflächen ist der Effekt der zweiten Verfünfachung (im Herbst 1982) deutlich abzulesen. Im weiteren Verlauf wird der Abbau der

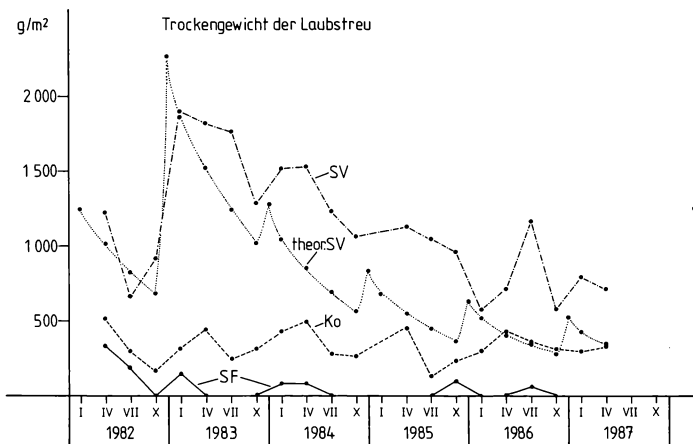


Abb. 1: Trockengewicht der Laubstreu auf den Flächen des Streuexperimentes.
SV = Streuvermehrungsflächen, Ko = Kontrollflächen, SF = Streufreiflächen, theor. SV = theoretischer Verlauf des Streuabbaus auf den Streuvermehrungsflächen (s. Text).

Laubstreu erkennbar, aber das Gewicht der Laubstreauflage war selbst im Frühjahr 1987 noch nicht auf das Niveau der Kontrollflächen abgesunken.

Aus den Untersuchungen von Kramer (unveröff.) und JÖRGENSEN (1987) geht hervor, daß in normalen Jahren durchschnittlich 262.5 g/m^2 Laubstreu auf den Boden gelangen. Wenn man annimmt, daß die gesamte Streumenge am 31. Oktober zu Boden fällt, daß die Abbaurate für junge und alte Laubstreugenerationen die gleiche ist und daß stets fünf Laubstreugenerationen gleichzeitig in der Streuschicht vorhanden sind, läßt sich berechnen, daß im Laufe eines Jahres 56% Gewichtsverlust an einer Laubstreugeneration eintreten müssen, damit das System im Gleichgewicht bleibt. Wenn man weiter annimmt, daß diese Abbaurate auch für das Laub auf den Streuvermehrungsflächen gültig ist, so kann eine Kurve konstruiert werden, die den theoretischen Verlauf des Streuabbaus auf diesen Flächen beschreibt (Abb. 1). Es wird unmittelbar deutlich, daß der Streuabbau auf den Streuvermehrungsflächen nach der 2. Verfünffachung erheblich langsamer vorangeschritten ist, als dies zu erwarten gewesen wäre. Der verlangsamte Streuabbau läßt sich möglicherweise darauf zurückführen, daß auf den Streuvermehrungsflächen durchschnittlich nur etwa halb soviel Lumbriciden-Biomasse präsent war wie auf den Kontrollflächen (JUDAS 1989).

In den dicken Laublagen der Streuvermehrungsflächen bestanden i.d.R. besonders günstige Feuchtebedingungen: es wurde hier mehr Wasser gespeichert, und auch bezogen auf das Trockengewicht der organischen Auflage war der Wassergehalt meist höher als auf den Kontrollflächen. Erst gegen Ende der Untersuchung, nachdem die Streumenge schon stärker reduziert worden war, wurden die Unterschiede zwischen beiden Flächen wieder geringer. Im Gegensatz zum Feuchteregime in der organischen Auflage, waren die Feuchteverhältnisse im Boden (oberste 3 cm) auf allen drei Varianten sehr ähnlich. Die dickeren Laublagen der Streuvermehrungsflächen sorgten im Winter für einen recht guten Frostschutz; dennoch sanken die Bodentemperaturen (in 1.5 cm Tiefe) vereinzelt auf Werte unter 0°C . Die bessere Isolierung bewirkt aber auch, daß der Boden im Frühjahr nicht so schnell erwärmt wird wie auf den Kontroll- und besonders den Streufreiflächen. Ob sich also insgesamt ein Vor- oder Nachteil für die Bodenorganismen ergibt, läßt sich kaum abschätzen und dürfte auch von den Ansprüchen und Anpassungen der betrachteten Art abhängen.

Neben ihrer Funktion als strukturgebendes Element des Lebensraumes, als Wasserspeicher und Wärmeisolationsschicht ergibt sich die Bedeutung der Laubstreu für viele saprophage Bodenorganismen aus ihrer Eigenschaft als Nahrungssubstrat. Durch die Einwirkung abiotischer und biotischer Faktoren verändern sich die stofflichen Eigenschaften der Laubstreu im Zuge der Alterungs- und Abbauprozesse, aber liegen - abgesehen von Variationen in der horizontalen Verteilung und unter Berücksichtigung von saisonalen Unterschieden - die einzelnen Laubstreugenerationen unter normalen Umständen (Kontrolle) stets im gleichen Mischungsverhältnis vor. Auf den Streuvermehrungsflächen änderte sich dagegen die qualitative Zusammensetzung der Streuauflage ständig, indem die verfünffachten Streugenerationen älter wurden. Dieser Wandel von Qualität und Quantität des Nahrungsangebotes für saprophage Dipterenlarven soll im folgenden Abschnitt besonders behandelt werden.

3.2 Die Reaktion der Dipteren

Abb. 2 zeigt, daß die Larvensiedlungsdichte auf den Streufreiflächen stets am geringsten war. Die Werte für die Streuvermehrungsflächen lagen fast immer deutlich über den Kontrollwerten. Das im Herbst 1984 festgestellte Abundanzmaximum ist für nicht bodensaure Waldökosysteme einzigartig hoch. Ferner zeigte sich, daß die Streuschicht der Streuver-

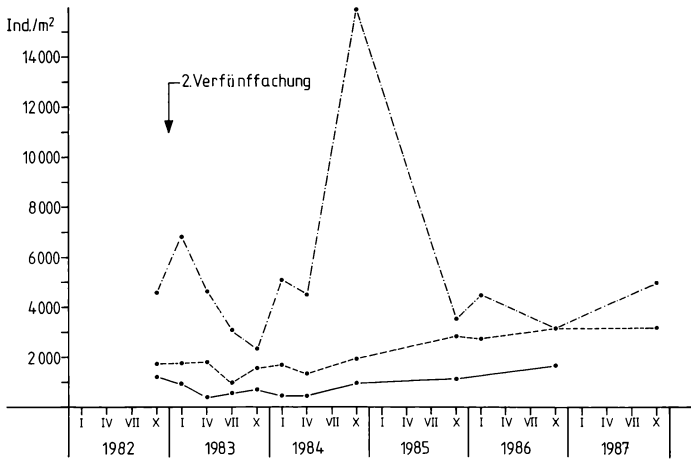


Abb. 2: Abundanzdynamik der Dipterenlarven auf den Flächen des Streuexperimentes. Strichlung wie in Abb. 1.

mehrungsflächen stets besonders intensiv besiedelt war. Dies gilt sowohl für die absoluten Werte als auch für die relativen Anteile (HÖVEMEYER 1985). Der Schwerpunkt des Aufenthaltes der Dipterenlarven und damit auch ihre Aktivität waren also deutlich in die Streuschicht verlagert.

Auf den Versuchsflächen wurden Larven aus insgesamt 21 Dipterenfamilien gefunden (Tab. 1). Mit 21 bzw. 19 Familien waren die Familienspektren von Streuvermehrungs- und Kontrollflächen fast gleich; dagegen erscheinen die Streufreiflächen mit nur 13 Familien verarmt. Tab. 1 gibt auch an, an wie vielen Probeterminen die einzelnen Familien während der Untersuchung in den Versuchsvarianten vertreten waren. Nimmt man noch die ebenfalls eingetragenen mittleren Abundanzwerte zu Hilfe, so können vier Gruppen unterschieden werden. Die erste Gruppe umfaßt jene Familien, die mit nur geringer Individuenzahl in den Fängen vertreten waren (mittlerer Abundanzwert $< 20 \text{ Ind./m}^2$). Bei manchen dieser Familien (*Rhagionidae*, *Lonchoceridae*) deuten die Frequenz- und Abundanzwerte auf eine tendenzielle Bevorzugung der Streuvermehrungsflächen hin, bei anderen (*Muscidae*, *Heleomyzidae*) zeigen sie an, daß die Streufreiflächen offenbar gemieden wurden. Insgesamt lassen sich aber keine eindeutigen Reaktionen auf die experimentellen Eingriffe erkennen, zumal viele dieser Larven auf Grund ihrer räuberischen Lebensweise in einer nur mittelbaren Beziehung zur Streumanipulation stehen.

Die zweite Gruppe besteht aus fünf Familien, die mittlere Abundanzwerte zwischen 20 und 100 Ind./m^2 aufweisen. Die *Limoniidae*, deren Larven z.T. auch an der Zersetzung von Holz und Wurzeln beteiligt sind, zeigen keine deutlichen Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten. Die vier übrigen Familien fehlen auf den Streufreiflächen ganz. Hingegen sind sie auf den Streuvermehrungsflächen mit größerer Siedlungsdichte (*Bibionidae*, *Scatopsidae*) und z.T. auch mit größerer Regelmäßigkeit (*Trichoceridae*, *Psychodidae*) vertreten. HÖVEMEYER (1985) hatte zeigen können, daß *Trichoceridae* und *Scatopsidae* auch im normalen Waldboden Stellen mit überdurchschnittlich hohem Wassergehalt bevorzugen. Somit stellen die gegenüber der Kontrolle erhöhten Siedlungsdichten dieser Familien offenbar auch eine positive Reaktion auf das günstige Feuchteregime auf den Streuvermehrungsflächen dar. Das gleiche gilt wohl auch für die *Ceratopogonidae*, die zusammen mit den *Lauxaniidae* und *Fanniidae* die dritte Gruppe bilden. Die Larven dieser Familien traten regelmäßiger und meist in größerer Zahl auf als die der zweiten Gruppe. *Lauxaniidae* und *Fanniidae* besiedeln als "surface-scrapers" (HEALEY, RUSSELL-SMITH

Tab. 1: Familienspektrum und ausgewählte Populationsparameter der auf den Flächen des Streuexperimentes aus Bodenproben extrahierten Dipterenlarven.
a = Stetigkeit der Familien (%) bei n Probeterminen;
b = mittlerer Abundanzwert aller Probetermine/maximaler Abundanzwert (Ind./m²);
Ko = Kontrollflächen, SV = Streuvermehrungsflächen, SF = Streufreiflächen;
Gruppeneinteilung s. Text.

Familie		Ko (n=12)	SV (n=12)	SF (n=10)	Gruppe
<i>Trichoceridae</i>	a	8.3	41.7	--	2
	b	1/10	53/310	--	
<i>Tipulidae</i>	a	8.3	33.3	30.0	1
	b	1/10	4/20	5/20	
<i>Limoniidae</i>	a	50.0	58.3	70.0	2
	b	25/223	31/125	21/87	
<i>Psychodidae</i>	a	--	25.0	--	2
	b	--	37/300	--	
<i>Ceratopogonidae</i>	a	83.3	83.3	50.0	3
	b	104/512	145/420	16/97	
<i>Chironomidae</i>	a	100.0	100.0	100.0	4
	b	896/1170	1486/3340	422/899	
<i>Mycetophilidae</i>	a	16.7	25.0	20.0	1
	b	3/20	3/10	5/4	
<i>Sciaridae</i>	a	100.0	100.0	100.0	4
	b	481/1460	2579/14703	113/406	
<i>Bibionidae</i>	a	8.3	8.3	--	2
	b	1/10	23/280	--	
<i>Scatopsidae</i>	a	41.7	50.0	--	2
	b	9/50	57/280	--	
<i>Cecidomyiidae</i>	a	100.0	100.0	100.0	4
	b	237/390	302/706	132/213	
<i>Rhagionidae</i>	a	58.3	58.3	30.0	1
	b	7/19	16/39	5/29	
<i>Empididae</i>	a	100.0	100.0	100.0	4
	b	114/220	106/213	66/170	
<i>Dolichopodidae</i>	a	16.7	8.3	30.0	1
	b	2/10	1/10	3/10	
<i>Lonchopteridae</i>	a	41.7	25.0	10.0	1
	b	5/20	9/60	1/10	
<i>Phoridae</i>	a	33.3	25.0	--	1
	b	12/68	16/135	--	
<i>Heleomyzidae</i>	a	8.3	16.7	--	1
	b	1/10	3/29	--	
<i>Lauxaniidae</i>	a	83.8	100.0	40.0	3
	b	91/330	217/710	36/310	
<i>Sciomyzidae</i>	a	--	16.7	--	1
	b	--	2/10	--	
<i>Fanniidae</i>	a	75.0	100.0	20.0	3
	b	45/150	132/550	9/70	
<i>Muscidae</i>	a	41.7	58.3	--	1
	b	8/30	15/50	--	

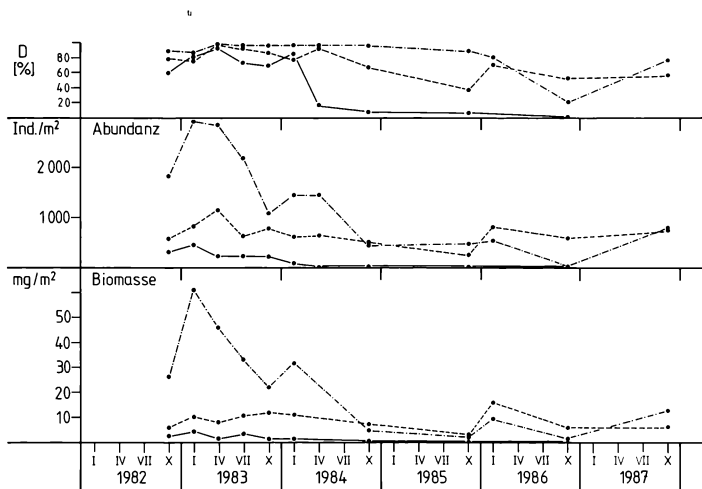


Abb. 3: Abundanz- und Biomassendynamik der *Paraphaenocladius*-Larven auf den Flächen des Streuexperimentes.

D = relativer Anteil der *Paraphaenocladius*-Larven an der Gesamtabundanz der Chironomidenlarven. Strichelung wie in Abb. 1.

1971) die obersten Laublagen der Streuschicht und weiden hier den frischen Pilzaufwuchs ab. Sie erreichten besonders hohe Abundanzen im Winter 1982/83 (HÖVEMEYER 1985).

Die vier Familien der letzten Gruppe sind dadurch gekennzeichnet, daß sie an jedem der Probetermine und in jeder Variante gefunden wurden. Für die wohl überwiegend myzotophagen Cecidomyiidenlarven und die zoophagen Empididenlarven läßt sich allenfalls feststellen, daß ihre Siedlungsdichten auf den Streufreiflächen relativ gering waren. Die beiden anderen Familien sollen etwas eingehender besprochen werden. Bei den Chironomidenlarven, die als Mikrohumiphage eingeordnet werden, dominieren im Waldboden meist die Larven der Gattung *Paraphaenocladius*. Diese Tiere zeichnen sich dadurch aus, daß sie im Spätherbst aus dem Oberboden in die Streuschicht einwandern. Dort ernähren sie sich vom Pilzaufwuchs der frischen Laubstreu und von einjähriger Streu (ANDERSON 1975). In den beiden ersten Wintern der Untersuchung zeigten die *Paraphaenocladius*-Larven auf den Streuvermehrungsflächen deutlich erhöhte Siedlungsdichten. Im Winter 1982/83 waren sowohl die frische als auch die einjährige Streu in verfünffachter Menge vorhanden; im Winter 1983/84 war immerhin noch die einjährige Streu verfünffacht. Offenbar stellen die erhöhten Abundanzwerte eine positive Reaktion der *Paraphaenocladius*-Larven auf die günstige Nahrungssituation dar. Demgegenüber fehlten die Larven von *Paraphaenocladius* auf den Streufreiflächen ab 1984 fast völlig. Dieser Sachverhalt wird auch durch den oberen Abbildungsteil von Abb. 3 illustriert: der relative Anteil von *Paraphaenocladius* an der Gesamtheit der Chironomidenlarven ging 1984 praktisch auf Null zurück, so daß fortan auf den Streufreiflächen fast nur noch Boden-Chironomiden vorkamen.

Bei der Betrachtung der Abundanzkurve der Sciaridenlarven (Abb. 4) wird sofort offenkundig, daß die sensationell hohe Abundanz der Dipterenlarven im Herbst 1984 vornehmlich auf die sprunghafte Siedlungsdichtezunahme der Larven dieser Familie zurückzuführen ist. Aus Schlüpffallenfängen ergab sich, daß die Populationen der Sciariden-Imagines in den Jahren 1984 und 1985 von der Art *Epidapus atomarius* (DEGEER, 1778) beherrscht

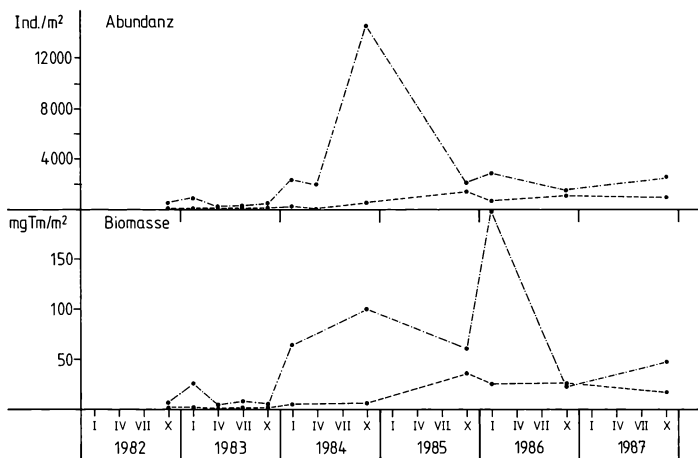


Abb. 4: Abundanz und Biomassendynamik der Sciardenlarven auf den Flächen des Streuexperimentes.
Strichelung wie in Abb. 1.

wurden. Auch die meisten Larven des Abundanzmaximums im Herbst 1984 gehörten, wie durch Aufzuchten ermittelt werden konnte, zu dieser Art. *E. atomarius* ist eine sehr kleine Sciardenart, deren Weibchen ungeflügelt sind. Daraus kann geschlossen werden, daß ihre Ausbreitungsfähigkeit nicht sehr groß sein dürfte und daß die Weibchen, wenn es die Umweltbedingungen zulassen, ihre Eier in dasselbe Substrat legen, in dem sie sich selbst schon entwickelt hatten. Die Generationszeit der Art dürfte unter günstigen Umständen drei bis vier Wochen betragen und damit so kurz sein, daß im Sommer 1984 schon einige Generationen hatten durchlaufen werden können, bevor das Abundanzmaximum der Larven im Herbst festgestellt wurde. Fütterungsexperimente legen nahe, daß sich die Larven von *E. atomarius* in mindestens zwei Jahre alter, also stark vorzersetzer Streu besonders gut entwickeln. Die verfünffachten Streugenerationen waren im Herbst 1984 gerade zwei bzw. drei Jahre alt geworden, so daß diese günstige Nahrungsqualität zu eben diesem Zeitpunkt in besonders großer Menge vorhanden war. Auch das C/N-Verhältnis der organischen Auflage der Streuvermehrungsflächen war gerade im Herbst 1984 besonders niedrig, wie aus entsprechenden Messungen hervorgeht.

Unter natürlichen Bedingungen müssen die Weibchen von *E. atomarius* vermutlich solche Stellen am Waldboden aufsuchen, an denen derartige alte, d.h. von der Makrofauna noch nicht abgebaute Streu vorhanden ist. Durch die experimentellen Eingriffe waren aber auf den Streuvermehrungsflächen in einem Kalkbuchenwald Verhältnisse geschaffen worden (Streuakkumulation, wenig Regenwürmer), wie sie sonst für bodensaure Wälder typisch sind, aus denen ja schon verschiedentlich Massenentwicklungen von Sciarden bekannt wurden (DORN, JANKE 1985; HEYENEN 1989; SCHAUERMANN mdl.). Offenbar wird das massenhafte Auftreten von Sciarden dadurch begünstigt, daß Laubstreu ausreichend lange altern kann, ohne zuvor von der Makrofauna gefressen worden zu sein. In ungestörten Kalkbuchenwäldern sollte die Bedeutung der Sciardenlarven darin gesehen werden, daß sie als Resteverwerter dafür sorgen, daß längerfristig von der Makrofauna nicht genutzte Laubstreu doch wieder in den Stoffkreislauf eingespeist werden kann.

Literatur

- ALTMÜLLER R., 1976: Zum Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). Diss. Univ. Göttingen.
- ANDERSON J.M., 1975: Succession, diversity, and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.* 44: 475-496.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: (Red. DIERSCHKE H.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1981: 513-539.
- DORN K., JANKE V., 1985: Die Nematoceren-Familien (Diptera, Nematocera) eines Buchenwaldes und Fichtenforstes im Burgholz (Solingen) 1978-1982. *Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal* 38: 72-74.
- HEALEY I.N., RUSSELL-SMITH A., 1970: The extraction of fly larvae from woodland soils. *Soil Biol. Biochem.* 2: 119-129.
- HEALEY I.N., RUSSELL-SMITH A., 1971: Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 3; (Numéro hors-série, 4. Coll. Pedobiol. Dijon 14./19.9.1970): 177-191.
- HEYDEN C., 1989: Lebensraum Buchenwaldboden 8. Die Dipterenlarven. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 89-96.
- HÖVEMEYER K., 1984: Die Diptere ngemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkgestein: Produktion an Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung insbesondere der Larven. *Pedobiologia* 26: 1-15.
- HÖVEMEYER K., 1985: Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. Diss. Univ. Göttingen.
- JÖRGENSEN R.G., 1987: Flüsse, Umsatz und Haushalt der postmortalen organischen Substanz und ihrer Stoffgruppen in Streudecke und Bodenkörper eines Buchenwald-Ökosystems auf Kalkgestein. *Gött. Bodenk. Ber.* 91: 1-409.
- JUDAS M., 1989: Die Reaktion der Lumbriciden-Zönose eines Kalkbuchenwaldes auf experimentell veränderte Streumengen. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 251-256.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.

Adresse

Dr. K. Hövemeier
Abteilung Ökologie
II.Zool. Institut Univ.
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen.

Die Rolle endogäischer Regenwürmer im Ökosystem Kalkbuchenwald und ihr Zusammenwirken mit saprophagen Makroarthropoden (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 5)

Stefan Scheu und Thomas Sprengel

Synopsis

In laboratory and field experiments it is shown that the endogeic earthworm species *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) fed on feces pellets of the diplopod *Glomeris marginata* (Villers) produced from beech leaf litter. The millipede feces were mixed with mineral soil by subadult or adult *A. caliginosa* and deposited preferentially to soil depths below 4 cm. The incorporation of diplopod feces particles primarily caused an increase in microbial respiration of the soil. Incorporating greater amounts of feces microbial biomass also increased. However, the increase in microbial respiration exceeded that of microbial biomass, therefore addition of the carbon resources caused an increase in specific respiration of the soil microflora, which led to an increase in the energetic level of the microorganisms. Incorporation of litter by earthworms favoured bacterial and inhibited fungal decomposition processes. The combined effect of saprophagous macroarthropods and endogeic earthworms is assumed to be essential for the formation of mull in beechwoods on limestone.

Aporrectodea caliginosa, bioturbation, *Glomeris marginata*, microbial biomass, microbial respiration, soil fauna interactions.

1. Einführung

Untersuchungen zur Funktion von Regenwürmern in terrestrischen Ökosystemen betonen besonders die bedeutende Rolle der großkörperigen, tiefgrabenden Arten (anözische Arten, sensu BOUCHE 1977) für die Streuzersetzung und Bodenbildung (RAW 1962; SATCHELL 1967; ZICSI 1975; LAMPARSKI, ZÖTTL 1981). Die in den durch die Aktivität von Regenwürmern geprägten Mullböden ebenfalls häufigen horizontalgrabenden Regenwurmart (endogäische Arten, sensu BOUCHE 1977) finden dagegen wesentlich weniger Beachtung. Da die Vertreter dieser Regenwurmgruppe keine Blattstreu als Nahrung aufnehmen, also an dem Verschwinden der herbstlichen Laubstreu nicht unmittelbar beteiligt sind, bleibt ihre Wirkung im Dunkeln des Bodens verborgen. In einfachen Laborexperimenten wurde nachgewiesen, daß die endogäischen Regenwurmart im Vergleich zu den anözischen Arten wesentlich größere Erdmengen fressen und umlagern (BOLTON, PHILLIPSON 1976; MARTIN 1982; HARTENSTEIN, AMICO 1983; SCHEU 1987a). Obwohl die Biomasse der endogäischen Regenwürmer in den meisten Böden deutlich unter der der anözischen Arten liegt, sind die horizontalgrabenden Arten für die Bildung eines regenwurmgeprägten Krümelgefüges vermutlich bedeutsamer als die tiefgrabenden Regenwürmer.

In dieser Arbeit wird die Wirkung der Bodenumlagerung durch die endogäische Regenwurmart *Aporrectodea caliginosa* (SAVIGNY) auf mikrobielle Stoffumsätze des Bodens eines Buchenwaldes auf Kalkgestein näher untersucht. Dabei wird gezeigt, daß wesentliche Eigenschaften dieses Ökosystems durch das Zusammenwirken von endogäischen Regenwürmern mit streuzerkleinernden Makroarthropoden erklärt werden können.

Nachdem die Regenwürmer ungefähr 50-60% des Faeces der Diplopoden gefressen hatten, wurde der Versuch beendet. Die Analyse der mikrobiellen Respiration in den verschiedenen Bodenhorizonten erfolgte mit Hilfe einer Warburg-Apparatur. Die Bestimmung der mikrobiellen Biomasse wurde nach Substratgabe (Glucose) und anschließender Respirationmessung in einer Warburg-Apparatur vorgenommen (ANDERSON, DOMSCH 1978; SCHEU 1987b). Der Kohlenstoffgehalt des Bodens wurde mit einem Elemental Analyser (Fa. Carlo Erba, Mailand) bestimmt.

3. Ergebnisse

3.1 Freilandversuch

Während des Versuchszeitraumes hatten die Regenwürmer den Mineralboden fast vollständig gefressen, wodurch eine relativ einheitliche Kotmasse entstanden war; die Streuschicht aus Buchenlaub blieb dabei unverändert, lediglich einige Kotaggregate waren zwischen die Blätter abgelegt. Die Diplopoden hatten dagegen das eingebrachte Fallaub zu 70-90% gefressen und ihre Kotpartikel auf der Oberfläche des Mineralbodens abgelegt. Die Streuschicht bestand damit fast nur noch aus skelettierten Buchenblättern und Glomeridenkot. Der Mineralboden wies dabei keine deutlichen Veränderungen auf. In den Gefäßen, in denen die Diplopoden gemeinsam mit Regenwürmern waren, hatten diese das in Form von Kotbällen der Glomeriden vorliegende zerkleinerte 'Laub' gefressen und in den Mineralboden eingetragen. Die Streuschicht bestand also nur noch aus den Blattadern der Buchenblätter.

Die mikrobielle Biomasse des Mineralbodens wurde durch die Aktivität der Makrofauna nicht signifikant verändert (t-Test; Tab. 1). Eine fördernde Wirkung läßt sich jedoch durch die Streufragmentierung durch *G. marginata* vermuten. Der Anteil der bakteriellen Respiration an der Bodenatmung wurde durch die Aktivität der Makrofauna dagegen deutlich gefördert. In den Gefäßen, in denen *A. caliginosa* den Kot der Glomeriden in den Mineralboden eingetragen hatte, war das Verhältnis zwischen bakterieller und pilzlicher Respiration von 1 : 1.38 in der Variante ohne Makrofauna auf 1 : 0.40 verschoben. Der Streueintrag durch die Regenwürmer begünstigt also sehr stark die bakterielle Mineralisation.

Tab. 1: Einfluß von *Glomeris marginata* und *Aporrectodea caliginosa* auf die mikrobielle Biomasse, den bakteriellen Anteil an der Respiration und das Verhältnis zwischen bakterieller und pilzlicher Respiration im Oberboden eines Buchenwaldes auf Kalkgestein.
6wöchiger Freilandversuch (x: Mittelwert aus 6 Parallelen, s: Standardabweichung).

Variante	Mikrobielle Biomasse		Bakterieller Anteil an Respiration		Verhältnis zw. bakterieller und pilzlicher Respiration
	[µgC/gTG]		[%]		
	x	s	x	s	x
Ohne Tiere	88.2	23.3	41.9	16.4	1 : 1.38
Mit <i>G. marginata</i>	105.1	12.2	49.8	9.6	1 : 1.01
Mit <i>A. caliginosa</i>	87.3	7.1	48.7	4.8	1 : 1.05
Mit <i>G. marginata</i> und <i>A. caliginosa</i>	99.9	16.7	71.5	5.7	1 : 0.40

3.2 Laborversuch

Der Eintrag von zerkleinerter Buchenstreu und von Faeces der Glomeriden durch *A. caliginosa* führte in allen analysierten Horizonten des Mineralbodens zu einer deutlichen Erhöhung des Kohlenstoffgehaltes des Bodens (Tab. 2). Der höchste Streueintrag geschah dabei in den Gefäßen mit Glomeridenkot in die unterste Erdschicht (5 cm Tiefe).

Die Erhöhung des Kohlenstoffgehaltes ging in allen Bodenhorizonten mit einer Steigerung der mikrobiellen Respiration in den entsprechenden Bodentiefen einher. Am ausgeprägtesten war dies wiederum in den untersten Erdschichten (s. Tab. 2). Die höchste Steigerung geschah dabei durch den Eintrag von Glomeridenkot in die unterste Erdschicht (+38%). Nur in dieser Schicht war auch die mikrobielle Biomasse gegenüber der Variante mit ganzer Buchenlaubstreu signifikant erhöht (+18%; t-Test, $p < 0.05$). Erst durch den Eintrag relativ großer Streumengen wird also die mikrobielle Biomasse des Mineralbodens gesteigert. Die Respiration der Mikroorganismen und damit ihre Stoffwechselaktivität reagierten dagegen wesentlich sensibler.

Tab. 2: Respiration der Mikroflora, mikrobielle Biomasse und Kohlenstoffgehalt in verschiedenen Bodentiefen.

Laborversuch zur Bioturbation (x: Mittelwert aus 6 Parallelen, s: Standardabweichung; *: Signifikante Unterschiede zur entsprechenden Variante mit ganzem Laub ($p < 0.05$), **: Hochsignifikante Unterschiede ($p < 0.01$)).

Streu- auflage	Bodentiefe [cm]	Respiration der Mikroflora [$\mu\text{lO}_2/\text{g h}$]		Mikrobielle Biomasse [$\mu\text{gC/gTG}$]		C-Gehalt [%]	
		x	s	x	s	x	s
Laub ganz	1	3.65	0.19	1194	29	7.29	0.04
	3	4.03	0.90	1241	56	7.14	0.13
	5	3.76	0.15	1218	23	7.20	0.06
Laub ≤ 2 mm	1	4.09	0.54	1227	51	7.38*	0.06
	5	4.42*	0.64	1164	94	7.36**	0.12
Faeces von Glomeriden	1	3.91	0.33	1264	75	7.38	0.36
	3	4.16**	0.53	1208	51	7.38**	0.27
	5	5.17**	0.81	1441	180	7.48**	0.25

4. Diskussion

Ein typischer Mullboden wie der der Versuchsfläche Göttinger Wald zeichnet sich durch das Fehlen einer Fermentationsschicht aus ($\text{O}_\text{L}/\text{A}_\text{h}$ -Profil). Auf dem Mineralboden liegt also eine mehr oder weniger unzerkleinerte Fallaubschicht auf. Die Zönose der Bodentiere ist dabei im Gegensatz zu Moder- oder Rohhumusböden wesentlich geprägt durch saprophage Makroarthropoden und andere relativ großkörperige Streuersetzer wie z.B. Gastropoden (SCHAEFER 1985, 1989). Diese Tiere tragen entscheidend zur Zerkleinerung des jährlichen Streueintrages bei, für die Streuverlagerung in den Mineralboden dürften sie dagegen relativ unbedeutend sein. Ohne die Aktivität von streuverlagernden Tieren würde sich so ein Bodenhorizont aus fragmentierter Streu in Form von Kotpartikeln bilden. Für das Fehlen dieses Horizontes sind vor allem Regenwürmer verantwortlich. Wie sich aus den Versuchen mit *G. marginata* und *A. caliginosa* schließen läßt, spielt dabei die Gruppe der endogäischen Regenwürmer eine bedeutende Rolle. In dem Freilandversuch

konsumierte ein subadulter oder adulter *A. caliginosa* pro Woche mindestens 100 mg Kot der Diplopoden. Nimmt man an, daß die anderen zwei in dem Buchenwald häufigen endogäischen Regenwurmart (*Aporrectodea rosea* und *Octolasion lacteum*) ähnliche Konsumptionsraten besitzen und kalkuliert man damit die potentielle Fraßmenge für eine Zönose aus Durchschnittstieren (300 mg Frischgewicht) für den Monat Juni, so erhält man einen Wert entsprechend ungefähr 10% der jährlichen Fallaubmenge (Biomassedaten für das Jahr 1981, JUDAS et al. 1989). Die endogäischen Regenwürmer sind damit sicherlich in der Lage, mehr zerkleinerte Streu in den Mineralboden zu verlagern, als von den streufressenden Bodenarthropoden und Gastropoden in diesem Ökosystem produziert wird.

Die Bedeutung der endogäischen Regenwürmer für die Streueinarbeitung wurde bisher nur wenig beachtet. Nach der Einführung von *A. caliginosa* in Weideland in Neuseeland fand eine Verlagerung von organischem Material in tiefere Bodenhorizonte statt (STOCKDILL 1982, STOUT 1983, O'BRIEN 1984). Für die Streueinarbeitung in niederländischen Poldern wird unter anderem *A. caliginosa* eine wesentliche Rolle zugeschrieben (HOOGERKAMP et al. 1983). Dabei kann jedoch oft nicht zwischen der Wirkung dieser Regenwurmart und der der anderen, sich parallel ausbreitenden Arten unterschieden werden.

Durch die Einarbeitung der Streu in den Mineralboden wird diese Ressource der Mikroflora des Bodens zugänglich. Die Auswirkungen dieses für das Ökosystem zentralen Prozesses auf mikrobielle Stoffumsätze des Mineralbodens sind für das Verständnis des Wirkungsgefüges im Boden von besonderer Bedeutung. Es konnte gezeigt werden, daß der Eintrag von zerkleinerter Buchenstreu und von Kot des Diplopoden *G. marginata* primär die mikrobielle Respiration im Mineralboden erhöht. Bei gleichbleibender Biomasse der Mikroflora bedeutet dies eine Steigerung der spezifischen Respiration und damit eine Erhöhung des energetischen Niveaus der Mikroorganismen. Ihre Potenz für andere Umsatzprozesse wird dadurch wesentlich verändert.

Der Eintrag relativ großer Kotmengen von *G. marginata* durch *A. caliginosa* führte nicht nur zu einer Erhöhung der mikrobiellen Respiration, sondern auch der mikrobiellen Biomasse. Die Bodenmikroflora des untersuchten Kalkbuchenwaldes ist primär limitiert durch Phosphor (DOMSCH 1982, SCHEU 1987b). Eine Synthese von Biomasse durch die Mikroflora erfolgt erst durch zusätzlich verfügbares Phosphat. In Untersuchungen an isolierten Kotaggregaten von *A. caliginosa* wurde nachgewiesen, daß in diesen trotz des erhöhten Phosphatgehaltes keine Erhöhung der mikrobiellen Biomasse erfolgt (SCHEU 1987b). Die Mikroflora des Regenwurmkotes dürfte also C-limitiert sein. Erst die Verfügbarkeit zusätzlicher Kohlenstoffressourcen in dem Regenwurmkot (z.B. Faeces von saprophagen Makroarthropoden) ermöglicht es den Mikroorganismen des Kotes, Biomasse aufzubauen.

Der Eintrag von zerkleinerter Streu durch subadulte oder adulte *A. caliginosa* erfolgte besonders in tiefere Bodenschichten (< 4 cm). Dies dürfte durch eine vertikale Lage der Tiere während des Fraßes und der Defäkation zu erklären sein. Die Tiefenverteilung des Streueintrages durch endogäische Regenwürmer hängt also eng mit der Körpergröße der Tiere zusammen. Der Streueintrag durch die Zönose der endogäischen Regenwürmer trägt dabei sicherlich zu der Ausbildung eines gleichmäßigen A_n -Horizontes bei.

Die Untersuchungen über den bakteriellen Anteil an der Respiration des Bodens, in den *A. caliginosa* den Kot der Diplopoden eingearbeitet hatte, zeigen, daß die Zunahme der mikrobiellen Biomasse durch eine selektive Förderung der Bakterien verursacht werden dürfte. Die Schaffung speziell für Bakterien günstiger Mineralisationsbedingungen geschieht dabei vermutlich durch eine räumlich enge Verbindung von Kohlenstoff- und Nährstoffressourcen im Regenwurmkot. Bakterien sind im Gegensatz zu Pilzen nicht zu einer Translokation von Nährstoffen zwischen Nahrungssubstraten fähig (DOWDING 1976).

Die Dominanz bakterieller Zersetzung im dynamischen Substrat des Regenwurmkotes dürfte eine wesentliche Ursache für den Aufbau eines Humuskörpers sein, der sehr stark durch bakterielle Abbauprodukte gekennzeichnet ist, wie dies für den Boden des Göttinger Kalkbuchenwaldes nachgewiesen wurde (JÖRGENSEN 1987).

Erst die Kenntnis des Zusammenwirkens verschiedener Faunengruppen ermöglicht also ein Verständnis wesentlicher Eigenschaften des Ökosystems.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- ANDERSON J.P.E., DOMSCH K.H., 1973: Quantification of bacterial and fungal contributions to soil respiration. Arch. Microbiol. 93: 113-127.
- ANDERSON J.P.E., DOMSCH K.H., 1975: Measurement of bacterial and fungal contributions to respiration of selected agricultural and forest soils. Can. J. Microbiol. 21: 314-322.
- ANDERSON J.P.E., DOMSCH K.H., 1978: A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. Soil Biol. Biochem. 10: 215-221.
- BOLTON P.J., PHILLIPSON J., 1976: Burrowing, feeding, egestion and energy budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). Oecologia 23: 226-245.
- BOUCHÉ M.B., 1977: Strategies lombriciennes. Ecol. Bull. 25: 122-132.
- DOMSCH K.H., 1982: Produktion und Umsetzung mikrobieller Biomasse im Boden. Arbeitsber. SFB 135 (1): 175-208.
- DOWDING P., 1976: Allocation of resources nutrient uptake and release by decomposer organisms. In: (Ed. ANDERSON J.M., MACFADYEN A.): The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition process. Oxford (Blackwell): 169-183.
- HARTENSTEIN R., AMICO L., 1983: Production and carrying capacity for the earthworm *Lumbricus terrestris* in culture. Soil Biol. Biochem. 15: 51-54.
- HOOGERKAMP M., ROGAAR H., EIJSACKERS H.J.P., 1983: Effect of earthworms on grassland on recently reclaimed polder soils in the Netherlands. In: (Ed. SATCHELL J.E.): Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. London (Chapman & Hall): 85-105.
- JÖRGENSEN R.G., 1987: Flüsse, Umsatz und Haushalt der postmortalen organischen Substanz und ihrer Stoffgruppen in Streudecke und Bodenkörper eines Buchenwald-Ökosystems auf Kalkgestein. Götting. Bodenkundl. Ber. 91: 1-409.
- JUDAS M., POSER K., JOGER H.-G., SCHAEFER M., 1989: Langfristige Populationsdynamik der Regenwürmer (Lumbricidae) eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 245-250.
- LAMPARSKI F., ZÖTTL H.W., 1981: Der Regenwurm *Lumbricus badensis* als bodenprägender Faktor im Südschwarzwald. Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 32: 499-508.
- MARTIN N.A., 1982: The interaction between organic matter in the soil and the burrowing activity of three species of earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae). Pedobiologia 24: 185-190.
- O'BRIEN B.J., 1984: Soil organic carbon fluxes and turnover rates estimated from radiocarbon enrichments. Soil Biol. Biochem. 16: 115-120.
- RAW F., 1962: Studies of earthworm populations in orchards. 1. Leaf burial in apple orchards. Ann. Appl. Biol. 50: 389-404.
- SATCHELL J.E., 1967: Lumbricidae. In: (Ed. BURGESS A., RAW F.): Soil Biology. London (Academic Press): 259-322.
- SCHAEFER M., 1985: Waldschäden und die Tierwelt des Bodens. Allg. Forstzeitschrift (27): 676-679.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: Ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.
- SCHEU S., 1987a: The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil. Oecologia 72: 192-196.
- SCHEU S., 1987b: Microbial dynamics in earthworm casts (Lumbricidae). Biol. Fertil. Soils 5: 230-234.
- STOCKDILL S.M.J., 1982: Effects of introduced earthworms on the productivity of New Zealand pastures. Pedobiologia 24: 29-35.

- STOUT J.D., 1983: Organic matter turnover by earthworms. In: (Ed. SATCHELL J.D.): Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. London (Chapman & Hall): 35-48.
- ZICSI A., 1975: Zootische Einflüsse auf die Streuzersetzung in Hainbuchen-Eichenwäldern Ungarns. Pedobiologia 15: 442-438.

Adresse

Dipl.-Biol. S. Scheu
Dr. T. Sprengel
Abt. Ökologie
II. Zool. Inst. Univ.
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

Langfristige Populationsdynamik der Regenwürmer (*Lumbricidae*) eines Kalkbuchenwaldes (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 6)

Michael Judas, Karl Poser, Hans Günter Joger, Matthias Schaefer

Synopsis

In a submontane beech forest on limestone near Göttingen (FRG) earthworm populations have been investigated since 1979. Eleven species were found: *Lumbricus terrestris*, *L. castaneus*, *L. rubellus*, *Dendrodrilus rubidus*, *Dendrobaena octaedra*, *D. pygmaea*, *Eiseniella tetraedra*, *Aporrectodea caliginosa*, *A. rosea*, *Octolasion lacteum* and *O. cyan-eum*. Mean abundance of all species was 218 ind./m² · a, dominated by endogeics, especially *A. caliginosa* with 40%. *L. castaneus* was the dominant epigeic species with 13% of total abundance. Dominance relations of life form types showed cyclic fluctuations. Mean biomass was 10.0 g AFDW/m² · a, with the anecic *L. terrestris*, endogeics and epigeics contributing 56, 40 and 4 %, respectively. Despite strong fluctuations of abundance (155-337/m² · a), annual biomass standing crop was rather stable, with a maximum deviation of 18% from the long-term mean. Newly hatched individuals were found at any time of year, with relative minima in autumn/winter.

Beech forest, community structure, *Lumbricidae*, population dynamics.

1. Einführung, Untersuchungsgebiet und Methodik

Auf dem Muschelkalkplateau des Göttinger Waldes (415-420 m ü.d.M., 10°2'E, 51°31'N) werden seit Oktober 1979 Daten zur Struktur und Dynamik der Lumbricidenpopulationen in einem etwa 115-jährigen *Melico-Fagetum* erhoben. Die langfristigen Jahresmittelwerte von Temperatur und Niederschlag (Wetteramt Göttingen) betragen 8.7 °C bzw. 613 mm (zur weiteren Charakterisierung des Untersuchungsgebietes vgl. SCHAEFER 1989).

Die (monatlichen) Untersuchungen im Zeitraum 1979/80 fanden auf einer Fläche von 0.25 ha statt, die ca. 500 m westlich des seit 1981 bearbeiteten Geländes liegt. 1981/82 waren die monatlichen Probenahmen über ein Untersuchungsgebiet von ca. 10 ha verteilt, seit April 1982 erfolgte eine vierteljährliche Erfassung auf acht 100-m-Teilflächen. Die Regenwürmer wurden mit kombinierter Handauslese/Formol austreibung erfaßt (6-12 Proben à 0.0625 - 0.1 m² pro Termin).

2. Ergebnisse

2.1 Siedlungsdichte (Tab. 1, Abb. 1)

Die mittlere Abundanz aller 11 Regenwurmartent betrug 218/m² · a und schwankte zwischen 155 (1979) und 337 (1985) Ind./m² · a (relativer Standardfehler rSF = 12%); adulte Tiere hatten einen Anteil von 12% (1982) bis 40% (1981/82), im Mittel etwa 25%. Die numerisch dominierende Art war *A. caliginosa* mit 40% aller Tiere (35% der Adulten). Dominante epigäische Art war *L. castaneus* mit 13% der Gesamtdichte. Alle fünf rezedenten Arten (<1% der mittleren Gesamtdichte) entsprechen dem epigäischen Lebensformtyp. Die Abundanzanteile der vier subdominanten Arten *L. terrestris*, *L. castaneus*, *A. rosea* und *O. lacteum* lagen im Mittel zwischen 10% und 15% (sowohl der Adulten als auch aller

Stadien). Die mittleren Dominanzanteile der einzelnen Arten an der Gesamtabundanz sind in Abb. 3 dargestellt.

Jahreszeitliche Dichteschwankungen mit Herbst-/Winterminima zeigten alle Arten. Variationen der Jahresdurchschnittsdichte waren für die rezedenten Arten am stärksten (30-100% rSF), gefolgt von *L. castaneus* (21% rSF) und *A. caliginosa* (20% rSF) für alle Stadien/Art. Bei den adulten Individuen zeigten *A. caliginosa* die stärksten (rSF = 31%) und *L. terrestris* die geringsten (rSF = 15%) Schwankungen.

Tab. 1: Abundanz [Ind./m² · a] der Arten und Dominanz [%] der Lebensformtypen.

a) Alle Stadien/Art									
	79/80 ¹⁾	81/82 ²⁾	82 ⁴⁾	83 ³⁾	84 ⁵⁾	85 ⁴⁾	86 ³⁾	Mittel	(%)
<i>L. terrestris</i>	18.8	15.7	12.4	12.0	17.3	35.6	35.4	21.0	(9.6)
<i>L. castaneus</i>	25.7	13.6	32.0	13.3	15.3	46.2	52.9	28.4	(13.0)
<i>L. rubellus</i>	2.9	0.6	5.3	2.0			0.8	1.6	(0.7)
<i>D. rubidus</i>		0.9	1.7	0.6	0.8	2.6	0.8	1.0	(0.4)
<i>D. octaedra</i>		0.6	0.8					0.2	(0.1)
<i>D. pygmaea</i>		0.3						0.04	
<i>E. tetraedra</i>		0.1						0.01	
<i>A. caliginosa</i>	31.1	55.3	72.9	78.7	90.7	174.2	101.2	86.3	(39.6)
<i>A. rosea</i>	18.0	40.4	27.6	26.0	31.3	24.0	40.6	29.7	(13.6)
<i>Octolasion</i> spp.	53.8	74.5	37.3	28.0	24.7	53.3	60.2	47.4	(21.7)
Alle Arten	154.7	204.7	190.2	160.7	182.7	336.9	293.9	217.6	
- anözisch (<i>L.t.</i>)	12.0	7.6	6.5	7.4	9.4	10.5	12.0	9.6	
- epigäisch	18.4	7.8	20.9	9.8	8.8	14.7	18.2	14.3	
- endogäisch	66.5	83.1	72.4	82.5	80.2	74.6	68.7	75.0	
b) Adulte Individuen/Art									
	79/80 ¹⁾	81/82 ²⁾	82 ⁴⁾	83 ³⁾	84 ⁵⁾	85 ³⁾	86 ³⁾	Mittel	(%)
<i>L. terrestris</i>	5.1	9.0	5.3	3.3	10.7	10.7	8.7	7.5	(14.5)
<i>L. castaneus</i>	5.4	7.1	4.4	4.7	14.0	16.0	4.4	8.0	(15.5)
<i>L. rubellus</i>	0.5	0.1		2.0				0.3	(0.5)
<i>D. rubidus</i>		0.3	0.8	0.6	0.8	0.8		0.4	(0.7)
<i>D. octaedra</i>		0.1						0.01	
<i>D. pygmaea</i>		0.1						0.01	
<i>E. tetraedra</i>		0.1						0.01	
<i>A. caliginosa</i>	7.1	20.8	2.7	18.0	35.3	32.9	10.3	18.1	(35.0)
<i>A. rosea</i>	5.6	18.9	3.6	3.3	5.3	4.4	5.1	6.6	(12.7)
<i>O. lacteum</i>	6.4	11.4	3.6	3.3	4.7	10.7	8.4	6.9	(13.3)
<i>O. cyaneum</i>	5.1	4.4	0.9	0.7	4.0	0.9	2.7	2.6	(5.0)
Alle Arten	32.5	82.5	22.2	34.7	74.7	76.4	39.5	51.7	
- anözisch (<i>L.t.</i>)	15.6	10.9	23.8	9.5	14.3	14.0	22.0	14.5	
- epigäisch	18.1	9.4	23.4	21.0	19.8	21.9	11.1	16.8	
- endogäisch	74.4	67.2	48.6	72.9	65.9	64.0	67.0	66.1	

1) Mittel aus 14 Proben Okt 79 - Okt 80

2) Mittel aus 14 Proben Mär 81 - Mär 82
(3 März-Proben mit 1/3 gewichtet)

3) Mittel aus 4 Proben (Jan, Apr, Jul, Okt)

4) Mittel aus 3 Proben (Apr, Jul, Okt)

5) Mittel aus 2 Proben (Apr, Okt)

Differenzen zwischen der Summe der einzelnen Arten und der Gesamtabundanz sind durch unidentifizierte Individuen bedingt. Das Adultstadium schließt Tiere mit unvollständigen Geschlechtsmerkmalen ein.

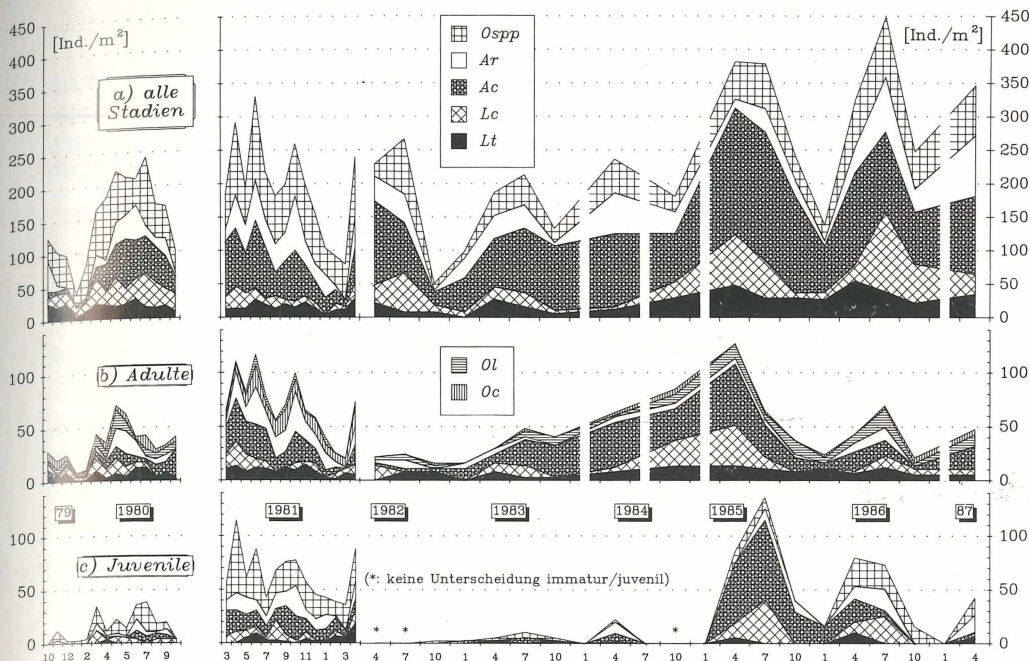


Abb. 1: Abundanzverlauf häufiger Regenwurmarten im Göttinger Kalkbuchenwald von Oktober 1979 bis April 1987 (alle Stadien/Adulte/Juvenile)

2.2 Juvenile Individuen

Frischgeschlüpfte Tiere (nach Gewichts- und Längenmerkmalen 2 Wochen alt) wurden zu jeder Jahreszeit gefunden (Abb. 1), mit starken Dichteschwankungen von Jahr zu Jahr. *L. castaneus* hatte Maxima im Frühjahr/Sommer, ansonsten konnten begrenzte Schlüpfperioden einzelner Arten nicht festgestellt werden. Im Herbst/Winter traten insgesamt relativ wenige Jungwürmer auf.

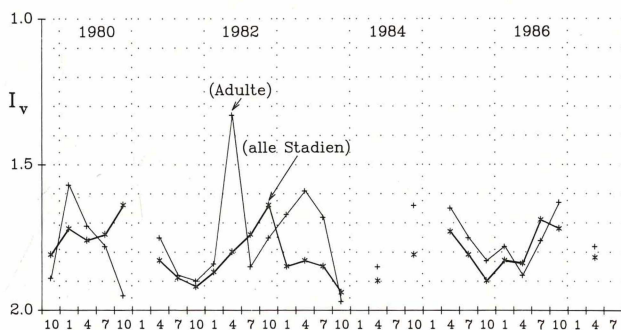


Abb. 2: Dominanzverhältnis der Lebensformtypen (Nordström-Rundgren-Index I_v) von Oktober 1979 bis April 1987 (alle Stadien/Adulte).

2.3 Dominanzverhältnisse anözischer, epi- und endogäischer Arten (Abb. 2)

Lumbricidenarten werden entsprechend ihrer Vertikalverteilung drei Lebensformtypen zugeteilt (BOUCHÉ 1971): epigäische Arten leben vor allem in der Streuschicht, endogäische Arten im Oberboden und/oder Mineralboden ohne ein dauerhaftes Gangsystem, während anözische Arten (hier: *L. terrestris*) in tiefen senkrechten Gängen leben und sich an der Erdoberfläche ernähren.

Die Abundanzanteile der Lebensformtypen wurden in dem Index

$$I_v = \frac{\text{Summe}_{(\text{endog.})} \cdot 2 + \text{Summe}_{(\text{anöz.})} \cdot 1.5 + \text{Summe}_{(\text{epig.})} \cdot 1}{\text{Summe}(\text{Individuen aller Arten})}$$

berechnet, der von NORDSTRÖM u. RUNDGREN (1973) eingeführt wurde, um verschiedene Waldbiotope hinsichtlich der Dominanzverhältnisse von Lebensformtypen der Regenwürmer zu charakterisieren. I_v kann Werte zwischen 1 (nur epigäische Arten) und 2 (nur endogäische Arten) annehmen. Individuen anözischer (= intermediärer) Arten werden mit 1.5 gewichtet.

Endogäische Arten überwogen, was sich in einem mittleren I_v von 1.80 ausdrückt. Der Index, d.h. das Abundanzverhältnis, variierte für alle Stadien/Art in einem zweijährigen Zyklus: ein Maximum (größere Anteile der endogäischen Arten) trat jeweils im Oktober 1979, 1981, 1983, 1985 und (angedeutet) 1987 auf; ein entsprechendes Minimum folgte im Abstand von 3/4 bis 1 Jahren. Die adulten Tiere zeigten in fast jedem Jahr im Oktober (Ausnahme: 1984 und 1986) eine erhöhte Dominanz endogäischer Arten, d.h. der Dichterückgang im Herbst betrifft adulte Tiere epigäischer Arten (und evtl. *L. terrestris*) stärker als Adulte der endogäischen Arten.

Tab. 2: Biomasse [g AFTG/m² · a] der Arten und Dominanz [%] der Lebensformtypen.

	79/80 ¹⁾	81/82 ²⁾	83 ³⁾	86 ³⁾⁴⁾	Mittel	(%)
<i>L. terrestris</i>	6.43	6.50	3.51	6.30	5.69	(56.7)
<i>L. castaneus</i>	0.28	0.15	0.21	0.22	0.22	(2.2)
<i>L. rubellus</i>	0.08	0.02	0.36		0.12	(1.2)
<i>D. rubidus</i>		0.001	0.01	0.01	0.005	
<i>D. octaedra</i>		0.003			0.001	
<i>A. caliginosa</i>	1.37	1.75	3.27	1.83	2.06	(20.5)
<i>A. rosea</i>	0.31	0.65	0.28	0.37	0.40	(4.0)
<i>Octolasion</i> spp.	1.79	1.63	0.62	2.13	1.54	(15.4)
Alle Arten	10.26	10.70	8.25	10.86	10.02	
- anözisch (<i>L.t.</i>)	62.7	60.7	42.5	58.0	56.0	
- epigäisch	3.5	1.6	7.0	2.1	3.6	
- endogäisch	33.8	37.6	50.5	39.9	40.5	

1) Mittel aus 14 Proben Okt 79 - Okt 80

2) Mittel aus 14 Proben Mär 81 - Mär 82
(3 März-Proben mit 1/3 gewichtet)

3) Mittel aus 4 Proben (Jan, Apr, Jul, Okt)

4) Volumenbestimmung,
(Umrechnung nach NORDSTRÖM u. RUNDGREN 1972).

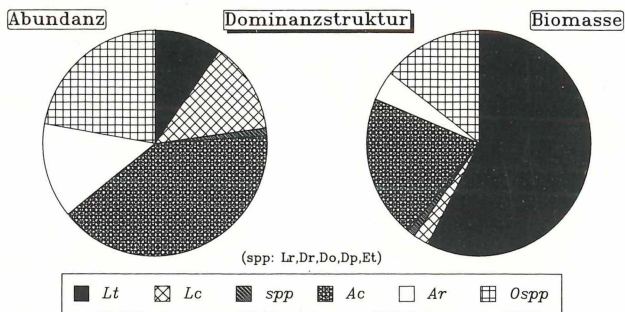


Abb. 3: Dominanzanteile der Regenwurmarten als langfristiges Mittel von Jahresdurchschnittswerten der Abundanz (links; 7 Jahre, vgl. Tab. 1) und der Biomasse (rechts; 4 Jahre, vgl. Tab. 2)

Lt = *L. terrestris*, Lc = *L. castaneus*, Ac = *A. caliginosa*, Ar = *A. rosea*, Ospp = *O. lacteum* u. *O. cyaneum*; spp = *L. rubellus*, *D. octaedra*, *D. pygmaea*, *D. rubidus* u. *E. tetraedra*

2.4 Biomasse (Tab. 2, Abb. 3)

Die mittlere Gesamtbiomasse betrug $10.0 \text{ g AFTG/m}^2 \cdot \text{a}$. Daran hatten anözische (*L. terrestris*), epi- und endogäische Arten einen Anteil von jeweils 56, 4 bzw. 40%. Damit war *L. terrestris* bei einem durchschnittlichen Abundanzanteil von 10% die gewichtsdominante Art, gefolgt von *A. caliginosa* mit 21% der durchschnittlichen Regenwurmmasse (vgl. Abb. 3).

Bemerkenswert ist, daß trotz der starken Schwankungen der Abundanz (71-155% des Mittelwertes) die Biomasse in einzelnen Jahren um maximal 18% vom langfristigen Mittel abwich; die höchste (negative) Differenz trat in dem Jahr (1983) auf, das auf den trockensten Sommer des Untersuchungszeitraumes folgte.

Die Verteilung der Biomasse auf anözische, epi- und endogäische Arten entspricht in der Tendenz dem Verhältnis, das LAVELLE (1983) für Laubwälder gemäßiger Breiten angegeben hat:

[% der Biomasse]	anözisch	epigäisch	endogäisch
europäischer Durchschnitt:	51	13	36
diese Untersuchung:	56	4	40

3. Diskussion

Aus den dargestellten deskriptiven Parametern folgt für zeitlich begrenzte Erfassungen vergleichbarer Biotope und Zönosen:

- I. Die Jahresdichte weicht von einem langfristigen Mittel bis zu $\pm 50\%$ ab, für einzelne Arten sogar noch stärker. Dagegen wird die 'typische' Biomasse recht gut erfaßt.
- II. Das Artenspektrum wird ohne zusätzliche qualitative Untersuchungen wahrscheinlich unterschätzt (vgl. Tab. 1).
- III. Die Dominanzverhältnisse der Lumbriciden-Gemeinschaft können stark von einem langzeitigen Mittel abweichen (vgl. z.B. Verhältnisse der Adult-Dichten für *O. lacteum*/*O. cyaneum*, *A. caliginosa*/*A. rosea*).

IV. Die Struktur einer Regenwurm-Zönose kann einer periodischen Dynamik unterliegen, deren Intervalle nicht einem Jahr entsprechen (vgl. I_v).

Zu den bedeutenden Kausalfaktoren jährlicher Abundanzschwankungen zählt das Makroklima, wie eine Betrachtung der Entwicklung 1982-1986 (vgl. Tab. 1) zeigt: Im außergewöhnlich trockenen Jahr 1982 (475 mm) ist die Adult-Dichte auf einem Tiefststand. Bis 1985 steigt sie in die Größenordnung maximal erreichter Abundanz. Der numerischen Entwicklung der adulten Tiere folgt die Gesamtdichte von 1983 bis 1986 mit einem Jahr Verzögerung.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

BOUCHÉ M.B., 1971: Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In: (Ed. PESSON P.): La vie dans les sols. Paris: 187-209.

LAVELLE P., 1983: The structure of earthworm communities. In: (Ed. SATCHELL J.E.), Earthworm ecology from Darwin to vermiculture, London (Chapman & Hall): 449-466.

NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1972: Volumetric estimation of body size in lumbricids. Oikos 23: 278-280.

NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1973: Associations of lumbricids in Southern Sweden. Pedobiologia 13: 301-326.

SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.

Adresse

Dipl.-Biol. M. Judas	Abteilung Ökologie
Dipl.-Biol. H. G. Joger	II. Zoologisches Institut Univ.
Dr. K. Poser	Berliner Str. 28
Prof. Dr. M. Schaefer	D-3400 Göttingen

Die Reaktion der Lumbriciden-Zönose eines Kalkbuchenwaldes auf experimentell veränderte Streumengen (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 7)

Michael Judas

Synopsis

In a submontane beechwood on limestone, the reaction of earthworms to manipulations of canopy leaf-litter input was studied for 5 years by comparing treatments L0 (exclusion of autumnal litterfall; repeated annually) and L5 (additional litter input of four times the natural rate; begin and first year of experiment) to untreated controls (L1). In the 5th year annual average abundance and biomass in relation to L1 had decreased to 40% and 43% for L0 and 70% and 56% for L5, respectively. In relation to L1, average numeric dominance of life form types was shifted to endogeics for L0 and to epigeics for L5. Overall similarity of species' dominance structures was highest between L1 and L0, whereas L5 showed a pronounced dissimilarity to L0 and L1, especially in the second year of the experiment.

Beech forest, decomposition, leaf-litter, litter input, *Lumbricidae*.

1. Einleitung und Methoden

Im Ökosystem Kalkbuchenwald stellt das Fallaub der Baumschicht den quantitativ bedeutendsten oberirdischen Stoff- und Energieeintrag für die Zersetzerorganismen im Boden dar. Der quantitative und qualitative Einfluß der Streumenge auf einzelne Tiergruppen (hier: die gewichtsdominanten Regenwürmer) sollte in einem Freilandexperiment durch Ausschluß bzw. Erhöhung des Fallaubeintrages abgeschätzt werden. Bei einer Zersetzungsrate von $k = 0.6 - 0.8$ (SCHAEFER 1986, 1989) für frisches Fallaub erhöht eine Laubvermehrung die Nahrungsressourcen auch für Regenwurmarten, die nur fortgeschrittene Dekompositionsstadien nutzen können, bereits nach einem bis wenigen Jahren.

Das Untersuchungsgebiet liegt auf dem Muschelkalkplateau des Göttinger Waldes (ca. 420 m ü.d.M., 10°2'E, 51°31'N) (vgl. SCHAEFER 1989). Im Herbst 1981 wurden folgende Versuchsflächen eingerichtet (s. a. HÖVEMEYER 1989):

- Streuentfernung (L0): Ausschluß des jährlichen Laubfalls mit Netzen ($4 \times 100 \text{ m}^2$);
- Streuvermehrung (L5): im November 1981 und 1982 wurden jeweils die vierfachen Fallaubmengen zugefügt ($2 \times 100 \text{ m}^2$);
- Vergleich (L1): benachbarte unveränderte Flächen wurden für Referenzproben verwendet.

Von April 1982 bis April 1987 wurden die Regenwürmer in 3monatigen Abständen (Januar, April, Juli, Oktober) mit kombinierten Handauslese-Formelastreibungs-Proben erfaßt (6-12 Proben à $0.0625 - 0.1 \text{ m}^2/\text{Termin}$ · Ansatz). Eine Bestimmung der Biomasse zu allen vier jährlichen Probeterminen erfolgte 1983 und 1986.

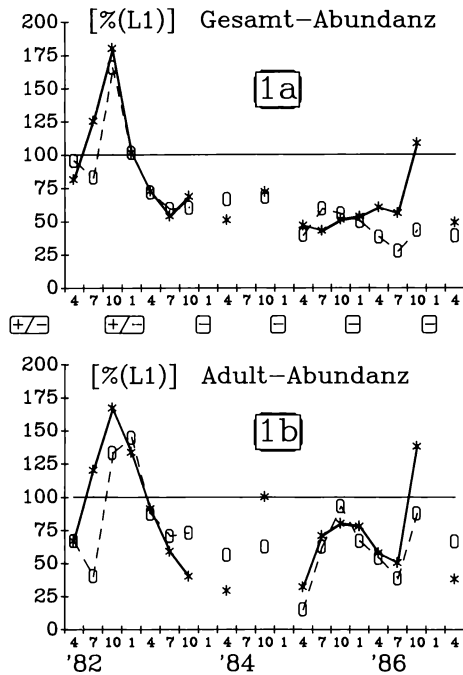


Abb. 1: Verlauf der relativen Abundanz aller Lumbricidenarten auf den Streumanipulationsflächen.

2. Ergebnisse

2.1 Siedlungsdichte (Abb. 1)

Beide Streumanipulationen verringerten die relative Abundanz der Lumbriciden für alle Stadien/Art deutlich, für adulte Tiere andeungsweise (Tab. 1). Die stark erhöhte relative Gesamtabundanz der L0-Flächen im Oktober 1982 war durch die geringen absoluten Dichten nach einem sehr trockenen Sommer bedingt; der Unterschied L5/L1 ist mit .05, U-Test, signifikant. Im 5. Versuchsjahr (1986) zeigten die L5-Flächen die Tendenz einer Annäherung an die L1-Flächen.

Tab. 1: Veränderung der rel. Abundanz der Lumbriciden während des Experiments.

	Abundanz [%(L1)]		Korrelation (Spearman-Rang-Test)		
	4/82-4/87	1986	R	p	
L0(gesamt):	66	40	-0.8946	0.0006	***
L0(adult):	72	62	-0.2463	0.3259	n.s.
L5(gesamt):	75	70	-0.5392	0.0291	*
L5(adult):	79	81	-0.3137	0.2067	n.s.

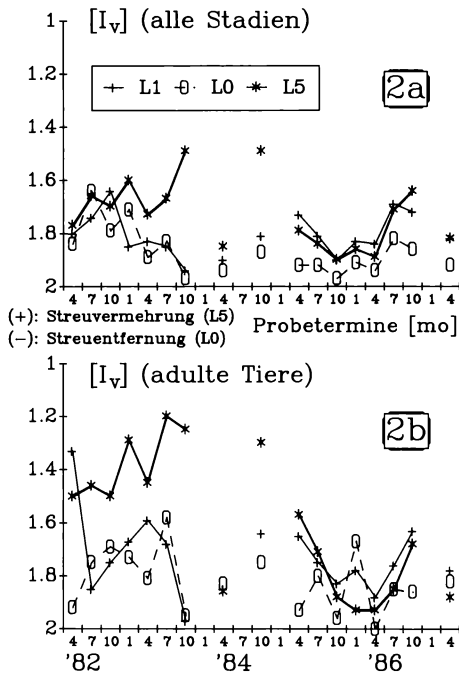


Abb. 2: Dominanzverhältnisse der Lebensformtypen im Untersuchungsverlauf (Nordström-Rundgren-Index)

2.2 Dominanzverhältnisse der Lebensformtypen (Abb. 2)

Die relative numerische Dominanz von Lebensformtypen innerhalb einer Lumbriciden-Zönose wird mit dem Index I_v berechnet (NORDSTRÖM, RUNDGREN 1973; bei $I_v = 1$ sind nur epigäische, bei $I_v = 2$ nur endogäische Arten vertreten, vgl. JUDAS et al. 1989):

$$I_v = \frac{1^* (\text{Abundanz epigäischer Arten}) + 1.5^* (\text{Abundanz intermediärer Arten, hier: } L. \text{ terrestris}) + 2^* (\text{Abundanz endogäischer Arten})}{\text{Abundanz aller Arten}}$$

Für Adulte wie auch für alle Stadien/Art war der Anteil epigäischer Arten auf den L5-Flächen (v.a. im 2. und 3. Jahr) erhöht; auf den L0-Flächen hingegen stieg der Anteil endogäischer Arten (v.a. von Oktober 1983 an). Die mittleren Werte betrugen für:

	L0	L1	L5
$I_v(\text{alle Stadien}):$	1.87	1.81	1.73
$I_v(\text{adulte Tiere}):$	1.82	1.73	1.60.

2.3 Ähnlichkeit der Dominanzstrukturen (Abb. 3)

Die Ähnlichkeit der Dominanzverhältnisse im Hinblick auf die Abundanzanteile der einzelnen Arten (colwell-Futuyma-Index der proportionalen Ähnlichkeit C_{ij} ; 0 = keine gemeinsamen Arten, 1 = vollkommene relative Gleichverteilung) ist zwischen allen drei Ansätzen meist 0.7 (alle Stadien/Art; für adulte Tiere ist das Ähnlichkeitsniveau durchgehend niedriger). Im Mittel besteht die höchste Dominanzidentität zwischen L1 und L0:

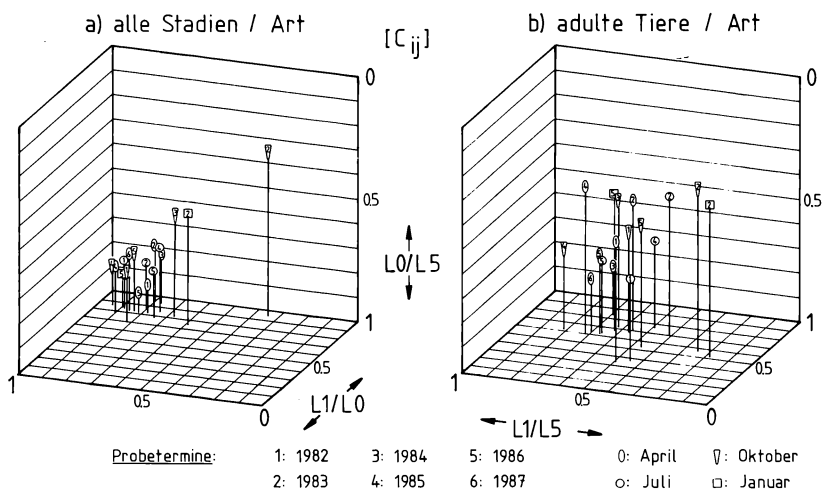


Abb. 3: Dominanzähnlichkeit auf Artniveau zwischen den Lumbricidenzönosen der Versuchsansätze L1, L0, L5 im Untersuchungsverlauf (Colwell-Futuyma-Index)

	L1/L0	L1/L5	L5/L0
$C_{ij}(\text{alle Stadien}):$	0.83	0.77	0.75
$C_{ij}(\text{adulte Tiere}):$	0.61	0.55	0.56.

Dies resultiert vor allem aus einer starken Abweichung der L5-Flächen im 2. Jahr nach Versuchsbeginn (1983).

2.4 Biomasse (Tab. 2)

Im 2. Jahr nach Versuchsbeginn spiegelte sich die verringerte Abundanz auf den Ausschluß- und Vermehrungsflächen in einer gegenüber der Kontrollfläche geringeren Biomasse wider. 1986 war sie auf L0-Flächen weiter verringert, auf L5-Flächen wieder erhöht. *L. terrestris* als gewichtsdominante Art hatte jeweils einen Anteil um 50%. Für L0- und L5-Flächen fiel das Gewicht dieser Art zwischen 1983 und 1986 von 75% auf 2% (bezogen auf die L1-Fläche).

Die Biomasse aller endogäischen Arten nahm für die L5-Flächen von 25% auf 75% zu (bezogen auf die L1-Fläche), während sie für L0-Flächen auf 50% der L1-Flächen fiel, bedingt durch eine unterschiedliche Entwicklung einzelner Arten unter den verschiedenen Versuchsbedingungen. L1- und L5-Flächen hatten 1983 und 1986 die gleiche absolute Biomasse epigäischen Arten, wobei 1983 auf L1-Flächen *L. rubellus*, auf L5-Flächen *L. castaneus* dominierte. Ein Rückgang von *L. castaneus* auf den L0-Flächen zeigte sich 1983 noch nicht.

3. Diskussion

Auf den Ausschlußflächen lassen sich Dichteabnahme und Dominanzverschiebung zu endogäischen Arten hin durch die Veränderung des Mikroklimas (verstärkte Temperaturschwankungen und Austrocknung des Bodens) sowie das Verschwinden des eigentlichen

Tab. 2: Biomasse [g AFTG/m² · a] der Arten (in Klammern: [% von L1]) und Dominanz [%] der Lebensformtypen für die Streumanipulationen 'Vermehrung' (L5) und 'Ausschluß' (L0); L1 = Vergleichsproben.

	L1	1983 L0	L5	L1	1986 L0	L5
<i>L. terrestris</i>	3.509	2.714 (77)	2.524 (72)	6.298	2.321 (37)	2.625 (42)
<i>L. castaneus</i>	0.209	0.212 (101)	0.518 (248)	0.223	0.053 (24)	0.195 (87)
<i>L. rubellus</i>	0.359	0.057 (16)	0.049 (14)			
<i>D. rubidus</i>	0.009		0.055 (611)	0.006		0.025 (417)
<i>D. octaedra</i>			0.0002			0.003
<i>A. caliginosa</i>	3.265	2.875 (88)	0.541 (17)	1.830	0.884 (48)	1.360 (74)
<i>A. rosea</i>	0.281	0.163 (58)	0.331 (118)	0.375	0.165 (44)	0.322 (86)
<i>Octolasion</i> spp.	0.619	0.598 (97)	0.178 (29)	2.134	1.261 (59)	1.503 (70)
Alle Arten	<u>8.25</u>	<u>6.62</u> (80)	<u>4.20</u> (51)	<u>10.86</u>	<u>4.68</u> (43)	<u>6.03</u> (56)
Anözisch (L.t.)	42.5	40.9 (77)	60.1 (72)	58.0	49.5 (37)	43.5 (42)
Epigäisch	7.0	4.1 (47)	14.8 (108)	2.1	1.1 (23)	3.7 (99)
Endogäisch	50.4	55.0 (87)	25.1 (25)	39.9	49.4 (53)	52.8 (74)

1983: Direkte Bestimmung;

1986: Volumenmessung, Umrechnung nach NORDSTRÖM u. RUNDGREN 1972;

AFTG = aschefreies Trockengewicht

Habitats epigäischer Arten hinreichend erklären. Folgende Hypothesen bieten sich dafür an, daß es bei Streuvermehrung zu keiner Zunahme der Lumbriciden kam:

- I. Fallaub stellt keine dichtebegrenzende Nahrungsressource für Regenwürmer dar;
- II. die Nahrungsqualität der Streu wird durch die Vermehrung verschlechtert (Förderung von Pilzen gegenüber Bakterien);
- III. synökologische Regulationsmechanismen verhindern eine Auswirkung des erhöhten Nahrungsangebotes.

Ungeklärt bleibt, warum es zu einer Abundanzabnahme kam. Dieses Phänomen legt die Hypothese nahe, daß in Sauerhumusbuchenwäldern das Fehlen von anözischen und endogäischen Regenwurmarten, die für Mullböden typisch sind, nicht allein durch den Boden (pH) bedingt ist, sondern auch durch Faktoren hervorgerufen wird, die mit einer hohen Streuauflage zusammenhängen.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- HÖVEMEYER K., 1989: Der Einfluß von Streumenge und Streuqualität auf die Siedlungsdichte von Dipterenlarven: ein Freilandexperiment im Kalkbuchenwald. Verh. Ges. Ökol. 17: 229-236.
- JUDAS M., POSER K., JOGER H.-G., SCHAEFER M., 1989: Langfristige Populationsdynamik der Regenwürmer (Lumbricidae) eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. Ökol. 17: 245-250.
- NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1972: Volumetric estimation of body size in lumbricids. Oikos 23: 278-280.
- NORDSTRÖM S., RUNDGREN S., 1973: Associations of lumbricids in Southern Sweden. Pedobiologia 13: 301-326.
- SCHAEFER M., 1986: Ökosystemforschung in Wäldern: Zur Funktion der Tiere. Georgia Augusta 44: 29-38.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.

Adresse

Dipl.-Biol. M. Judas
Abteilung Ökologie
II. Zoologisches Institut Univ.
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

Buchenstämme als wichtige Habitatstrukturen für Schnecken (*Gastropoda*) (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 8)

Michael Corsmann

Synopsis

Wet weather conditions can stimulate snails and slugs to climb tree trunks. Collecting gastropods from soil samples in a beech forest showed that density and especially biomass near beech roots were disproportionately high. It is supposed that high density near trees enables the snails to reach the trunks in very short time, when rainy conditions permit climbing far from ground. On 30 beech trunks snail and slug populations were investigated, especially distribution, density, height and exposure of the gastropods. *Ena montana* and *E. obscura* seemed to aggregate on some beech trunks, from which *Cochlodina laminata* obviously was displaced. *Enidae* were the highest climbing species, while juvenile *Arion rufus* were only found near the ground. *E. montana* and *E. obscura* preferred the sunny regions of the trunks; *C. laminata* and especially *A. rufus*, however, avoid these regions. Faeces analysis of the gastropods collected from the trees showed that 70% of the snails faeces contained *algae* and fungal material from the trunks. Only *A. rufus* had fed predominantly on fresh and dead leaves from the ground. The snails select very similar foods. They may avoid competition by inhabiting different regions of tree trunks or the ground zone because of differing abilities to resist desiccation.

Beech forest, faeces, *Gastropoda*, spatial distribution, tree trunks.

1. Einführung

Baumstämme stellen in Waldökosystemen für eine Reihe von Tierarten Strukturelemente von hoher Attraktivität dar. Neben zahlreichen Arthropoden sind es vor allem Schnecken, die - speziell bei feuchter Witterung - Baumstämme oft in großer Dichte besiedeln. Bestimmte Arten konzentrieren sich an Stämmen und deren Umgebung. So ergab eine Untersuchung von 196 im Göttinger Kalkbuchenwald genommenen Bodenproben für die Clausiliide *Cochlodina laminata* nur eine Dichte von 1.5 Ind./m² (CORSMANN 1981). Dagegen fand sich diese Art in Proben, die bei trockenem Wetter in der direkten Umgebung von Buchenstämmen genommen worden waren, in einer Abundanz von 27 Ind./m². Damit erreicht sie dort fast ein Drittel der gesamten Schneckenpopulation. Bei feuchter Witterung ist *C. laminata* eine der häufigsten Schneckenarten, die an Buchenstämmen emporkriechen. Somit liegt der Schluß nahe, daß der unmittelbare Wurzelbereich ein wichtiges Potential darstellt, von dem aus eine kurzfristige Besiedlung der Stämme erfolgen kann. In der folgenden Arbeit soll die Frage nach dem Verhalten der Schnecken am Stamm selbst näher untersucht werden. Dabei stehen Dichte, Verteilung und Nahrungsbiologie im Vordergrund.

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen konzentrierten sich auf 30 Baumstämme eines ca. 120 Jahre alten Buchenbestandes im Göttinger Wald (vgl. SCHAEFER 1989). Die Stämme wurden unmittelbar nach einer Feuchtwetterperiode Anfang Oktober auf Schnecken abgesucht. Zum Zeitpunkt der Freilandarbeiten

betrug die relative Luftfeuchte zwischen 60 und 90%. Dies bedingte eine geringe Aktivität der Tiere an den Stämmen, so daß ihre Aufenthaltsorte über mehrere Tage stabil blieben.

Die an den Stämmen befindlichen Schnecken wurden bestimmt und Höhe (vom Boden) sowie Himmelsrichtung ihres Fundortes am Stamm registriert. Im Anschluß daran wurden die Tiere abgesammelt und einzeln gehalten bei hoher Luftfeuchte zur Defäkation gebracht. Die Ausscheidungen der Schnecken wurden lichtmikroskopisch untersucht und die prozentualen Anteile an Algen, Pilzen, grüner und abgestorbener Blattsubstanz bestimmt.

3. Ergebnisse

3.1 Artenspektrum und Besatzdichte der Schnecken

An 24 der 30 untersuchten Stämme wurden insgesamt 159 Schnecken gefunden. Sie gehörten zu 11 verschiedenen Arten, wovon vier dominant waren: *Cochlodina laminata* (Frequenz: 56.7%), *Ena montana* (Frequenz 56.7%), *Ena obscura* (Frequenz: 33.3%) und *Arion rufus* (Frequenz: 30%). Der Schneckenbesatz der einzelnen Stämme (Abb. 1) zeigte eine auffällige Konzentration von *E. montana* und *E. obscura* an sechs nebeneinanderstehenden Stämmen. Dagegen war *C. laminata* gleichmäßig verteilt, fehlte aber an den Bäumen, die einen hohen Besatz von *E. montana* hatten. Bei den an Stämmen kriechenden *A. rufus* handelte es sich ausschließlich um frisch geschlüpfte Jungtiere, da die Adulten dieser Art Anfang Oktober bereits weitgehend inaktiv oder nach der Eiablage abgestorben waren.

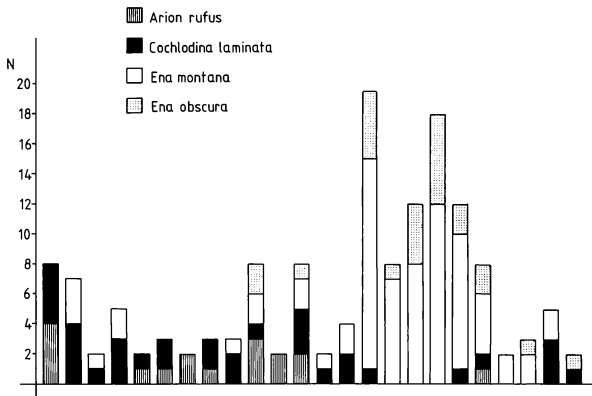


Abb. 1: Dichte und Verteilung der vier dominanten Schneckenarten auf den einzelnen untersuchten Buchenstämmen.
Nicht von Schnecken besiedelte Stämme wurden in der Darstellung nicht berücksichtigt.

3.2 Vertikalverteilung der Schnecken am Stamm

Die vier dominanten Schneckenarten unterschieden sich hinsichtlich ihrer Vertikalverteilung zum Teil beträchtlich (Tab. 1). *A. rufus* entfernte sich unter den gegebenen Witterungsbedingungen kaum vom Boden, der überwiegende Teil von *C. laminata* blieb im Bereich unter 1 m Höhe, wogegen *E. montana* und *E. obscura* wesentlich höher stiegen. Die mittlere Steighöhe von *E. obscura* lag dabei doppelt so hoch wie die von *C. laminata*. Die höchsten Werte erreichte *E. montana*.

Tab. 1: Vertikalverteilung von Schnecken an Buchenstämmen.
 Angegeben sind die in verschiedenen Höhenstufen gefundenen Individuenzahlen der vier dominanten Arten sowie die ermittelten mittleren und maximalen Steighöhen.

	0-1 (m)	1.01-2 (m)	2.01-3 (m)	>3 (m)	\bar{H} (cm)	H_{max} (cm)
<i>Cochlodina laminata</i>	23	6	2	1	94.1	350
<i>Ena montana</i>	31	23	10	10	126.0	550
<i>Ena obscura</i>	7	8	8	1	181.8	400
<i>Arion rufus</i>	17	-	-	-	4.8	15

3.3 Einfluß der Exposition auf den Schneckenbesatz von Baumstämmen

Die untersuchten Schneckenarten ließen zum Teil recht unterschiedliche Präferenzen hinsichtlich der Stammseite, an der sie vorwiegend auftraten, erkennen (Tab. 2). Eine gleichmäßige Besiedlung zeigte *C. laminata*, lediglich die SO-Seite der Stämme wurde von dieser Art deutlich weniger aufgesucht. *E. montana* wurde besonders an der östlichen Hälfte der Bäume angetroffen, den NW-Bereich schien sie zu meiden. *E. obscura* zeigte bei recht gleichmäßiger Verteilung dagegen eine Besatzlücke im SW-Viertel. *A. rufus* schließlich war auf der südlichen Stammhälfte deutlich unterrepräsentiert, vor allem der gut besonnte SO-Bereich wurde fast völlig gemieden. Insgesamt betrachtet ergibt sich eine Bevorzugung der nördlichen Stammhälften durch 60% der Schnecken.

Interessant ist der Vergleich zwischen dem gut besonnten SO-Bereich und dem kaum besonnten Nordwesten der Stämme. Im Südosten erreichten die *Ena*-Arten ihre höchsten Dichten, *C. laminata* und *A. rufus* waren dagegen unterrepräsentiert. Im Nordwesten hielten sich dagegen über 40% der jungen *A. rufus* auf, während diese Exposition von *E. montana* in auffälliger Weise gemieden wurde.

Tab. 2: Verteilung der vier dominanten Arten an den Stämmen bezogen auf die Himmelsrichtung ihres Fundortes.
 Der Stammzylinder wurde in vier Teilbereiche untergliedert. Angaben in Prozent.

	N - O (1-90°)	O - S (91-180°)	S - W (181-270°)	W - N (271-360°)
<i>Cochlodina laminata</i>	29.4	14.7	29.4	26.5
<i>Ena montana</i>	35.1	28.4	21.6	14.9
<i>Ena obscura</i>	25.0	33.3	12.5	29.2
<i>Arion rufus</i>	35.3	5.9	17.6	41.2
Summe (gemittelt)	31.2	20.6	20.3	27.9

3.4 Faeces-Bestandteile der an Baumstämmen gesammelten Schnecken

Die Nahrungszusammensetzung von *C. laminata*, *E. montana* und *E. obscura* stimmte weitgehend überein (Abb. 2). Bei diesen höher am Stamm kriechenden Arten fanden sich zu 40% coccale Algen und zu 30 bis 40% Pilzhyphen im Kot, Bestandteile, die ebenso in Abstrichen der Baumrinde nachgewiesen wurden.

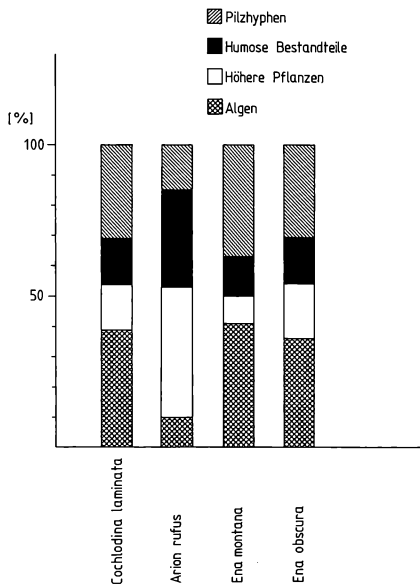


Abb. 2: Zusammensetzung des Faeces von an Buchenstämmen gesammelten Schnecken in Prozent.

Chlorophyllhaltige größere Pflanzenteile sowie abgestorbene Laubstreu hatten dagegen die juvenilen *A. rufus* zu ca. 70% aufgenommen. Der Algen- und Pilzanteil war entsprechend gering. Die Nahrung dieser nur in geringer Höhe gefundenen Tiere stammte also zum überwiegenden Teil vom Boden und seiner Vegetation.

4. Diskussion

Über die ökologische Bedeutung der Besiedlung von Baumstämmen durch Schnecken bestehen im wesentlichen zwei Ansichten, von denen die geläufige davon ausgeht, daß auf der Rinde lebende Algen und Flechten für manche Arten eine Nahrungsressource von zentraler Bedeutung darstellen. FRÖMMING (1962) dagegen sieht die Hauptfunktion der Stämme darin, daß diese für Schnecken einen Ruheplatz bieten, wo sie vor Wärme und Trockenheit des Bodens ausweichen können. Die zweite Erklärung ist zweifellos für Schnecken offener Landschaften zutreffend. Unter den in Laubwäldern vorherrschenden klimatischen Gegebenheiten bietet jedoch die Bodenstreu den besten Schutz vor Verdunstung. Kleine, dünnschalige Arten wie die Zonitiden verlassen die schützende Streuschicht nie, während größere und derbschalige wie Clausiliiden und Eniden - auch eine Reihe von Nacktschneckenarten - nur bei hoher Feuchtigkeit an Stämmen emporkriechen. Trockenperioden vermögen sie dort - mit Ausnahme von *Helix pomatia* - nur kurzfristig zu überdauern, bei anhaltender Dürre sind sie in der Streu verschwunden.

Die geschilderten Faeces-Untersuchungen von an Stämmen gesammelten Schnecken legen die Vermutung nahe, daß die Besiedlung von Bäumen in erster Linie der Aufnahme von Algen und Pilzhyphen dient. Diese stehen als Nahrung nur zeitlich begrenzt zur Verfügung, nämlich dann, wenn sie durch Regenwetter für die Tiere erreichbar werden. Die rasche Verfügbarkeit der Rinden-Mikroflora wird dadurch gewährleistet, daß sich die betreffenden Schneckenarten meist in unmittelbarer Nähe von Baumstämmen aufhalten.

Waldschnecken sind in besonders hohem Maße an die Feuchtigkeit gebunden. Daher liegt in der Entfernung von der schützenden Streu ein Risiko, welches die 'Baumarten' durch morphologische und ethologische Anpassungen zu minimieren suchen. - Vergleichende Untersuchungen der Schneckenpopulationen verschiedener Mikrohabitate haben gezeigt, daß die Schneckenbiomasse in Stammnähe noch unverhältnismäßig höher ist als die Siedlungsdichte (CORSMANN 1980), was den Schluß zuläßt, daß sich dort vorwiegend größere Arten konzentrieren. Diese sind auf Grund ihrer relativ kleineren Oberfläche und ihrer derberen Gehäuse besser gegen Verdunstung geschützt als die kleinen, zarten Formen. - Von den untersuchten Arten ist *E. montana* besonders kräftig besetzt. Der dadurch gegebene Verdunstungsschutz ermöglicht der Art die Besiedlung auch höherer Stammbereiche und läßt sie die besonnten Seiten der Bäume bevorzugen. Auch für die Aggregation der *Ena*-Arten an bestimmten Bäumen sind mikroklimatische Faktoren als Ursache denkbar.

Für die zartere Clausillide *C. laminata* und vor allem die juvenilen *A. rufus* ist offensichtlich die Gefahr des Austrocknens groß. Besonders die jungen Nacktschnecken gehen unter trockeneren Bedingungen das Risiko einer Entfernung von der Laubstreu nicht ein. Aus dem gleichen Grund wurden von beiden Arten die besonnten Stammseiten gemieden. Die Unterschiede in der Trockenheitstoleranz der untersuchten Arten bedingen, daß diese schwerpunktmäßig verschiedene Bereiche der Baumstämme nutzen. Bei überwiegend gleichem Nahrungsspektrum könnte darin ein Weg zur Konkurrenzvermeidung gesehen werden, welcher die Koexistenz dieser Schneckenarten an den Stämmen ermöglicht. Gleichwohl läßt die Beobachtung, daß ein hoher Besatz von *E. montana* zu einer Verdrängung von *C. laminata* führen kann, die Vermutung zu, daß unter bestimmten Bedingungen Konkurrenzsituationen auftreten können, deren Mechanismen nicht bekannt sind.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. M. Schaefer danke ich herzlich für die Betreuung dieser Untersuchungen und für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes. Ferner sei Prof. Dr. H.-J. Beug, Göttingen, Dank gesagt für hilfreichen Rat bei der Bearbeitung der Mikroflora.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- CORSMANN M., 1980: Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes. Diplomarb. Univ. Göttingen.
CORSMANN M., 1981: Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsdichte, Phänologie und kleinräumige Verteilung. *Drosera* '81(2): 75-92.
FRÖMMING E., 1962: Das Verhalten unserer Schnecken zu den Pflanzen ihrer Umgebung. Berlin (Duncker & Humblot): 348 S.
SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: Ein Ökosystemforschungsprojekt. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.

Adresse

Dipl.-Biol. M. Corsmann
Abt. Ökologie
II. Zoologisches Inst. Univ.
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

Die Rolle der Diplopoden als saprophage Makroarthropoden in einem Kalkbuchenwald (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 9)

Thomas Sprengel

Synopsis

The microbial catabolism on faecal pellets of differently sized millipedes feeding on beech litter was measured in a Warburg respirometer. On fresh faeces small particle size caused increased rate of fungal and bacterial respiration for a few days. However, on old faeces, enclosed in medium (1 mm) mesh litter boxes (the pellets had been placed on the forest floor for several weeks), the microbial respiration was low compared with litter which had not been comminuted by the soil animals. The experiments demonstrate that a fine balance exists between microbial stimulation and inhibition by litter-feeding animals.

Beech forest, *Diplopoda*, faeces, microbial respiration.

1. Einführung

Verschiedene Autoren (z.B. KÜHNELT 1963, EDWARDS et al. 1970, CROSSLEY 1977, SWIFT et al. 1979, SCHAEFER 1982) vertreten die Hypothese, daß die Funktion der saprophagen Bodentiere beim Abbau der organischen Substanz besonders in einer fördernden Wirkung auf die Mikroflora besteht. Es wurde untersucht, ob die Diplopoden durch Zerkleinerung der Laubstreu und deren Umwandlung in Faeces zu einer Erhöhung des Energieumsatzes der auf dem Substrat siedelnden Bakterien und Pilze beitragen.

2. Material und Methoden

Untersuchungsgebiet war ein Kalkbuchenwald bei Göttingen (vgl. SCHAEFER 1989). Zur Gewinnung des Untersuchungsmaterials wurde altes Buchenfallaub - es hatte mindestens ein Jahr lang auf der Probefläche gelegen - an Diplopoden verfüttert. Die Kotballen wurden mindestens alle zwei Tage (häufig in geringeren zeitlichen Abständen) abgesammelt und lufttrocken aufbewahrt, bis genügend Versuchsmaterial beisammen war.

Es wurden für den Faeces folgende Größenklassen unterschieden:

- kleine Kotballen: 1.0 - 1.2 mm lang; ca. 0.6 mm breit, ca. 100 µg schwer; Partikelgröße unter 0.2 mm; sie stammen von *Allaiulus nitidus*
- mittelgroße Kotballen: ca. 1.7 mm lang; ca. 0.9 mm breit; 250-350 µg schwer; Partikelgröße ca. 0.2 mm; sie stammen von *Glomeris marginata*-Männchen
- große Kotballen: 2.2 - 2.4 mm lang; 1.4 - 1.5 mm breit; 800-1000 µg schwer; Partikelgröße ca. 0.4 mm; sie stammen von *Glomeris marginata*-Weibchen
- zum Vergleich dienten 2-4 mm große Laubstücke.

Die Messung der Atmungsaktivität der auf dem Material siedelnden Mikroflora erfolgte mit einer Warburgapparatur bei 20°C. Bedingt durch die Dimensionierung und Meßgenauigkeit der Apparatur erwies sich eine Substratmenge von jeweils 10-20 mg als praktikabel.

Zur Aufbewahrung des Materials während der Freilandexposition dienten Polystyrolschachteln, deren sechs Flächen mit Gaze von 1 mm Maschenweite beklebte Öffnungen hatten. Die Schachteln enthielten eine etwa 1 cm starke Schicht Oberboden, auf der das zu untersuchende Material lag. Sie wurden auf der Probefläche ca. 1 cm tief eingegraben und mit Fallaub bedeckt.

3. Ergebnisse

3.1 Respiration der Mikroflora auf drei Wochen alten Kotballen

Nachdem die Versuchsgefäße drei Wochen im Freiland exponiert gewesen waren, wurden einige Kotballen aus den Schachteln entnommen, um die Warburgmessungen durchzuführen.

Während der ersten sechs Meßtage ist der spezifische O₂-Verbrauch der Mikroflora auf mittelgroßen Kotballen eindeutig höher als auf großen (Abb. 1a). Die Unterschiede sind besonders ausgeprägt am ersten und fünften Tag. Nach Ablauf einer Woche haben sich die Unterschiede angeglichen und verkehren sich ins Gegenteil. Nach zehn Tagen ist die Atmungsrate nur noch sehr gering.

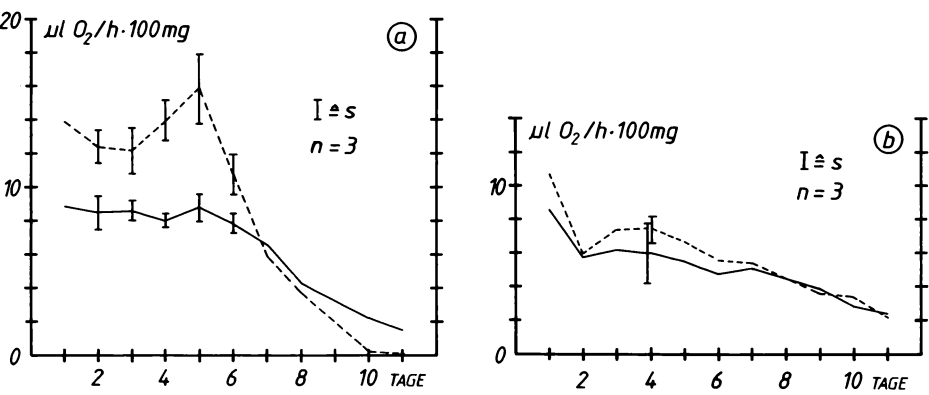


Abb. 1: O₂-Verbrauch der Mikroflora auf großen (—) und mittelgroßen (---) Kotballen von *Glomeris marginata*, die für drei (a) und elf (b) Wochen in Fallaubschachteln mit 1-mm-Gaze im Freiland exponiert waren.

3.2 Respiration der Mikroflora auf elf Wochen alten Kotballen

Mit dem in den Fallaubschachteln verbliebenen Material wurde acht Wochen später - die Kotballen waren also insgesamt elf Wochen alt - erneut Warburgmessungen durchgeführt. Die Unterschiede zwischen mittelgroßen und großen Kotballen sind nur noch gering und auch am fünften Tag kleiner als die Standardabweichungen (Abb. 1b). Die zeitliche Änderung der Atmungsrate ist geringer als bei dem drei Wochen alten Faeces.

3.3 Vergleich zwischen Diplopodenkot und Fallaub

I) frische Kotballen

Nur am dritten Meßtag ist die Atmungsrate umgekehrt proportional zur Partikelgröße (Abb. 2a). Die Unterschiede sind aber nicht groß, die Standardabweichungen (in der Abb. nicht eingezeichnet) überlappen sich, und schon einen Tag später kehren sich die Verhältnisse um. Vom vierten bis elften Meßtag atmet die Mikroflora auf Laubstücken stärker als auf Kotballen. Bei letzteren ist kein Zusammenhang zwischen Größe und Atmungsrate erkennbar.

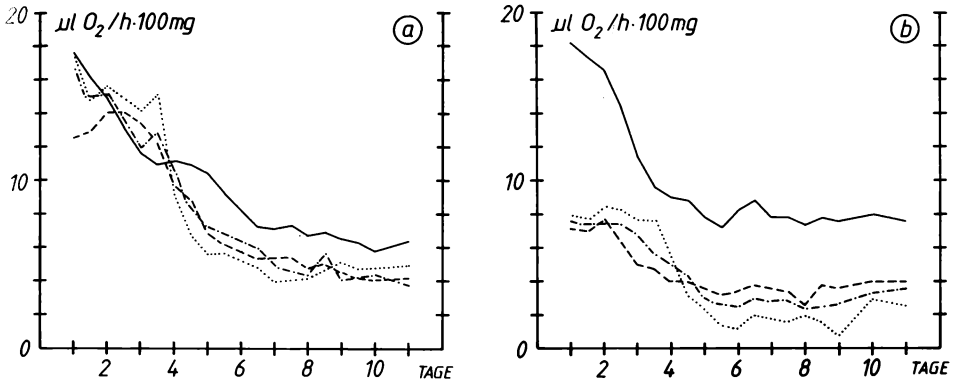


Abb. 2: O₂-Verbrauch der Mikroflora auf altem Buchenfallaub (—) und daraus gebildetem Faeces von großen Glomeriden (---), kleinen Glomeriden (---) und Juliden (...).

a) Laubstücke und frische Kotballen;

b) Laubstücke und Kotballen waren für fünf Wochen im Freiland exponiert.

II) fünf Wochen alte Kotballen

Fünf Wochen später - das Material hatte zwischenzeitlich in Fallaubschachteln auf der Probefläche gelegen - erbrachten die Atmungsmessungen folgende Ergebnisse (Abb. 2b): Die Mikroflora auf Laubstücken verbraucht durchgehend mehr Sauerstoff als die auf Diplopoden-Faeces. Zwischen dem zweiten und vierten Meßtag ist die Atmungsrate auf Kotballen umso höher, je kleiner die Partikel sind, vom fünften Meßtag an ist es durchgehend umgekehrt.

4. Diskussion

HANLON u. ANDERSON (1980) registrierten über 40 Tage eine erhöhte mikrobielle Respiration in Mikrokosmen mit Eichenlaubstücken, an denen *Oniscus asellus* oder *Glomeris* gefressen hatte. Nach den Ergebnissen von HANLON (1981a) ist die pilzliche und bakterielle Respiration umso höher, je kleiner die Laubstücke sind. Spätestens nach zwei Wochen waren allerdings keine Unterschiede mehr meßbar, die im übrigen nur dann deutlich ausfielen, wenn das Substrat als dünne Schicht ausgebreitet war (HANLON 1981b).

Die hier vorgestellten Warburgmessungen ergaben insgesamt keine erhöhte mikrobielle Atmungsaktivität auf den Kotballen im Vergleich mit dem Laub, das den Diplopoden als Nahrung zur Verfügung stand; im Gegenteil: Nach längerer Exposition im Freiland war die respiratorische Aktivität durchweg geringer. Eine Steigerung der Respirationsrate erwies sich als kurzfristiger, höchstens einige Tage anhaltender Effekt.

Die Frage nach der Rolle der saprophagen Makroarthropoden im Zersettersubsystem muß also sehr differenziert beantwortet werden. Neben der Zerkleinerung, Durchfeuchtung und Durchmischung der Laubstreu sind die Effekte der Pelletierung (WEBB 1977) und Nährstoff-Auswaschung (ANDERSON et al. 1985) zu berücksichtigen.

Quantitative Angaben zur Gesamtwirkung der Bodentiere im Ökosystem wären daher nur auf der Grundlage von Experimenten möglich, die im Versuchsansatz das gleichzeitige Wirken dieser verschiedenen Mechanismen berücksichtigen.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- ANDERSON J.M., HUIISH S.A., INESON P., LEONARD M.A., SPLATT P.R., 1985: Interactions of invertebrates, micro-organisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soils. In: (Ed. FITTER A.H., ATKINSON D., READ D.J., USHER M.B.): Ecological interactions in soil. Oxford (Blackwell).
- CROSSLEY D.A., 1977: The roles of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils: current status of concepts. In: (Ed. MATTSON W.J.): The role of arthropods in forest ecosystems. New York (Springer).
- EDWARDS C.A., REICHLE D.E., CROSSLEY D.J. jr., 1970: The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: (Ed. REICHLE D.E.): Analysis of temperate forest ecosystems. Ecol. stud. 1.
- HANLON R.D.G., ANDERSON J.M., 1980: Influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. Soil Biol. Biochem. 12: 255-261.
- HANLON R.D.G., 1981a: Some factors influencing microbial growth on soil animal faeces. I. Bacterial and fungal growth on particulate oak leaf litter. Pedobiologia 21: 251-257.
- HANLON R.D.G., 1981b: Some factors influencing microbial growth on soil animal faeces. II. Bacterial and fungal growth on soil animal faeces. Pedobiologia 21: 264-270.
- KÜHNELT W., 1963: Funktionelle Beziehungen zwischen Bodentieren und Mikroorganismen. In: (Ed. DOEKSEN J., DRIFT J. van der): Soil organisms. Amsterdam (North-Holland).
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. Drosera '82: 75-84.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.
- SWIFT M.J., HEAL O.W., ANDERSON J.M., 1979: Decomposition in terrestrial ecosystems. Oxford (Blackwell).
- WEBB D.P., 1977: Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces. In: (Ed. MATTSON W.J.): The role of arthropods in forest ecosystems. Berlin/Heidelberg/New York (Springer).

Adresse

Dr. T. Sprengel
Abteilung Ökologie
II. Zool. Inst. Univ.
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

Zur Nahrungsbiologie der Asseln (*Isopoda*) eines Kalkbuchenwaldes (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 10)

Regine Strüve-Kusenber

Synopsis

The qualitative and quantitative (%) components of the gut contents of beech woodland isopod populations of *Oniscus asellus*, *Ligidium hypnorum* and *Trichoniscus pusillus* were studied, focussing on the influence of habitat and seasonal variation. The major identifiable components in guts of the small woodlouse *T. pusillus* were fungal (27%), plant (23%) and detritus material (38%). While this litter-dwelling species fed more selectively on fungal spores and hyphae, the gut contents of *L. hypnorum* and *O. asellus* showed a more random selection of the components of their environment. *L. hypnorum* included in its diet large quantities of partially humified beech leaves (44%) and herbaceous material (26%). *O. asellus* individuals collected from wooden stumps had fed mainly on decaying wood (47%) and fungal fragments (18%); specimens caught on beech trunks had ingested high proportions of lichen and algae growing on bark (40%). *O. asellus* living near beech trees generally had more herbaceous material (27%) than fragments of beech leaves (17%) in their guts. Nearly 50% of herbal fragments in gut contents of *Oniscus* and *Ligidium* could be identified, on the basis of morphological structures as predominant herb species in the studied area (*Mercurialis perennis*, *Allium ursinum*, *Oxalis acetosella*, *Asarum europaeum*).

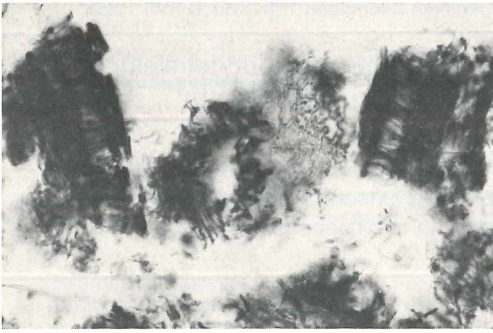
Beech forest, food, gut contents, *Isopoda*, *Ligidium*, *Oniscus*, tree trunks, *Trichoniscus*.

1. Einführung und Methode

In der Asselgemeinschaft des Göttinger Kalkbuchenwaldes (zur Charakterisierung vgl. SCHAEFER 1989) dominieren die im *Fagetum* häufig anzutreffenden Arten *Trichoniscus pusillus*, *Ligidium hypnorum* und *Oniscus asellus*. *T. pusillus* besiedelt die Streuschicht der Waldflächen in ihrer parthenogenetischen Form in einer Dichte von 263-906 Ind./m². Die langjährige mittlere Siedlungsdichte von *L. hypnorum* beträgt 15 Ind./m². Wegen ihres artspezifisch hohen Feuchtigkeitsanspruchs kommt *Ligidium* im Untersuchungsgebiet nur an feuchtnassen Stellen vor und bildet lokal begrenzte und stärker voneinander separierte Populationen. *O. asellus* besiedelt als typischer Totholzbewohner in individuenreichen Aggregationen hauptsächlich Stubben und andere Totholzelemente sowie die Basis von Bäumen. Zusammen konsumierten die im Göttinger Wald vorherrschenden Asselarten 1981 organisches Material mit einem Energiewert zwischen 132 und 271 kJ/m² (STRÜVE-KUSENBERG 1987).

Im Unterschied zu traditionellen Nahrungswahlversuchen im Labor lassen Darminhaltsanalysen an im Freiland gefangenen Asseln direkten Rückschluß auf die Ernährungsweise der Tiere unter natürlichen Bedingungen zu (GHABOUR et al. 1982; SOMA, SAITO 1983). Für Analysen von Darminhalten verwendete Asseln wurden auf Waldflächen an ihren typischen Aufenthaltsorten zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelt oder Fangautomaten (Bodenfallen, an Baumstämmen installierten Eklektoren) entnommen.

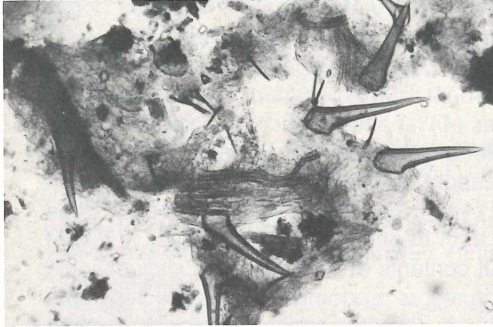
Mit Ausnahme des Inhalts von Oesophagus und Rectum wurde die gesamte Darmfüllung präpariert und nach Überführung in einen auf Objektträgern vorbereiteten Tropfen Polyvinyl-Lactophenol



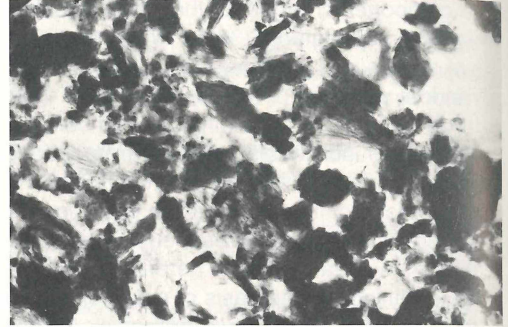
a



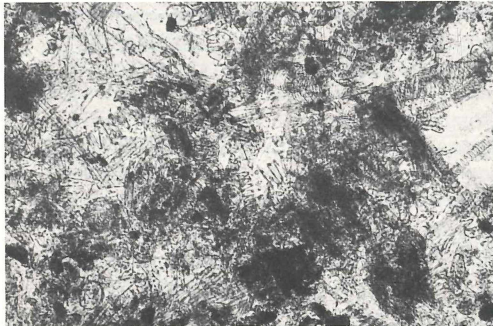
d



b



e



c



f

Abb. 1: Ausschnitte aus mikroskopischen Präparaten von Darminhalten verschiedener Asselarten des Göttinger Kalkbuchenwaldes.

- a) Blattfragmente von Buchenstreu mit Epidermis, Schwamm- und Palisadenparenchym (x160, *Ligidium hypnorum*)
- b) Fraß von Bingelkraut (*Mercurialis perennis*), arttypische Pflanzenhaare (x 100, *Ligidium hypnorum*)
- c) Stark zersetzte Krautstreu mit freigelegten Ring- und Schraubengefäßen (x 100, *Oniscus asellus*)
- d) Fraß an Totholz, typische Textur von Holzgewebe aus Kernholz (flächige Fragmente von Holz- und Markstrahlparenchym), stark verpilzte Partikel (x 100, *Oniscus asellus*)
- e) Fraß an verholztem Abschlußgewebe aus Bast und Rinde (x 100, *Oniscus asellus*)
- f) Hyphen und Sporen von Pilzen (x 160, *Trichoniscus pusillus*).

(PVLPH) durch leichtes Andrücken des Deckgläschens gleichmäßig verteilt. Freigelegte Därme der kleinen Asselart *T. pusillus* konnten nur vollständig als Quetschpräparate angefertigt werden. Die Einbettungsmethode in PVLPH bietet den Vorteil von Dauerpräparaten. Der Bewertung des Anteils einzelner Komponenten in der Zusammensetzung von Darminhalten liegt ein prozentuales Schätzverfahren zugrunde. Das Auszählen einzelner Partikel von Nahrungssubstraten war bei großem Darmvolumen (*Oniscus*, *Ligidium*) und sehr heterogener Zusammensetzung von Darminhalten nicht möglich.

2. Identifizierung von Nahrungsbestandteilen

Nachfolgend sind einige wichtige Kriterien für die Differenzierung und Zuordnung von Nahrungskomponenten nach ihrem Erscheinungsbild in mikroskopischen Präparaten zusammengestellt:

I. Fraß von Buchenblättern: Wegen der Zähigkeit und Festigkeit auch stärker zersetzter Buchenblätter waren in Darminhalten von *Oniscus* und *Ligidium* häufig intakte Gewebefragmente mit Schwamm- und Palisadenparenchym nachweisbar. Gefäßbündel waren selten zerstört und meistens noch im Gewebeverband eingeschlossen (Abb. 1a). Die Epidermis von Buchenblättern haftete Gewebefragmenten gewöhnlich noch an; war sie stärker freigelegt, verhinderte der dicke Cuticularüberzug der Blattreste ihre Deformierung.

II. Fraß von Kräutern: Im typischen Bild von mit Krautresten angereicherten Darminhalten dominierten stark mazerierte Zellverbände. Die der Aufschließbarkeit leichter zugängliche Krautstreu gibt Schrauben- und Ringgefäße der Leitbahnen schneller frei. Sie lagen dilatiert und häufig in dichten Knäueln in Darminhalten vor (Abb. 1c). Der epidermale Haarbesatz vieler Kräuter der Buchenwaldflora ist arttypisch. Die Blatt- und Stengelhaare der im Waldgebiet vorherrschenden Kräuter *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum*, *Oxalis acetosella*, *Asarum europaeum* und *Lamium galeobdolon* waren deutlich unterscheidbar und erlaubten Rückschluß auf die jeweils befressene Krautstreu (Abb. 1b).

III. Fraß von Totholz: Totholzreste ließen sich ihrer Herkunft nach grob zwei Kategorien zuordnen: Partikel, die hauptsächlich aus der Rindenzone stammten, und Fragmente, die nach Gestalt, Textur und Zellwanddicke typische Elemente aus holzigen Geweben des inneren Stammbereichs waren. Die Zone des Kambiums ist der Ort der Ablösung der Borke und ein bevorzugter Aufenthaltsort der Assel *O. asellus*. Bei Fraß an inneren Holzgeweben tauchten im Unterschied zu befressenen äußeren Geweben in der Rindenzone hauptsächlich flächige Parenchymfragmente mit typisch webartiger Textur aus Holz- und Markstrahlparenchym in Darminhalten auf (Abb. 1d). Die sich vom Holzkörper ablösende Rinde, bestehend aus dem der Stammpерipherie zugewandten faserigen Bastgewebe, enthält überwiegend charakteristische dickwandige Sklerenchymzellen, die einzeln oder in zusammenhängenden Verbänden in zahlreichen Darminhaltspräparaten der großen Asselarten vorkamen (Abb. 1e).

3. Ergebnisse und Schlußfolgerungen

3.1 Nahrungsspektrum von *Trichoniscus pusillus*

Den nachfolgend zusammengefaßten Ergebnissen liegen Darminhaltsanalysen von 140 adulten Individuen von *T. pusillus* zugrunde, die im Frühjahr, Sommer und Herbst in der Bodenstreu auf Waldflächen gesammelt wurden. In der Zusammenstellung der Darminhalte hatten Bestandteile von Pilzen von März bis November einen nahezu konstanten Anteil von 27% (Abb. 1f, Tab. 1). Im Jahresdurchschnitt hatte etwa jedes zehnte der unter-

suchten Tiere fast ausschließlich Pilzmaterial (70%) gefressen. Im Frühjahr kamen Hyphen und Sporen zu gleichen Teilen in Darminhalten vor, im Sommer und Herbst wurden dagegen Sporen bevorzugt.

Neben der Nahrungsressource 'Pilze' stellten Detritus und mineralische Partikel einen hohen Prozentsatz (50%, Tab. 1). In Frühjahrsmonaten fraß *T. pusillus* offenbar stark zersetzte und mit Hyphen und Sporen angereicherte Substrate in Bodennähe, wobei ein relativ hoher Anteil an mineralischen Partikeln (16%) mit aufgenommen wurde. Im Sommer und Herbst gefangene Tiere wiesen in ihren Darminhalten vermehrt pflanzliche Bestandteile auf (von 4% im Frühjahr Anstieg bis zum Herbst auf 42%). In der Mehrzahl konnten pflanzliche Bestandteile als einzelne Zellen oder kleinere Zellverbände aus Palisaden- und Schwammparenchym identifiziert werden. Die Größe der parenchymatischen Gewebefragmente lag meistens zwischen 40 und 100 µ.

Im Vergleich mit der Bißgröße von *T. pusillus* (180-200 µ) wurden die Pflanzenpartikel vermutlich durch Fraß an Faeces aufgenommen. In Nahrungswahlexperimenten im Labor bevorzugten adulte wie juvenile Tiere angebotenen Faeces von anderen Asselarten und Collembolen deutlich gegenüber gleichzeitig verfütterten Laubstreuresten. Koprophagie spielt in der Ernährungsweise von *T. pusillus* wahrscheinlich eine größere Rolle als bei *Oniscus* und *Ligidium*.

3.2 Nahrungsspektrum von *Ligidium hypnorum*

Im Unterschied zu der mikrohumiphagen und mikrophytophagen Ernährungsweise von *T. pusillus* hatte bei der wesentlich größeren streulebenden Assel *L. hypnorum* Laubstreu von Buchen (40%) den Hauptanteil in der Ernährung (Tab. 1).

Tab. 1: Jahresmittelwerte (%) von Nahrungsbestandteilen in Darminhalten der Asseln *O. asellus*, *L. hypnorum* und *T. pusillus* im Göttinger Kalkbuchenwald. Untersuchte Tiere stammten aus Handfängen (HF), Photoelektoren (E), Baum-Boden-Elektoren (BBE), Baum-Elektoren (BE) und Bodenfallen (BOF)

		Kräuter	Algen u. Flechten	Totholz	Pilzmat.	Laub- streu (Buche)	Tier- leichen	amorph. Mat.	Mineral. Part.	
<i>O. asellus</i>	Totholz (HF)	11	2	47	18	6	1	15	+	n = 130
	Streulflächen (E)	41	-	10	7	2	1	18	1	n = 55
	Stammfuß (BBE)	27	29	7	5	17	6	9	1	n = 99
	Stammregion (BE)	17	40	10	11	7	3	10	1	n = 21
<i>L. hypnorum</i>	Streulflächen (BOF)	23	-	4	8	48	+	14	3	n = 127
	Buchen (BBE)	29	10	3	6	40	+	9	3	n = 41
				Pflanzl. Mat.	Pilzmat.			amorph. Mat.	Mineral. Part.	
<i>T. pusillus</i>	Streulflächen (HF)			23	27			38	12	n = 140

90% der im Jahresgang gefangenen Tiere hatten Buchenlaub gefressen; in 50% aller untersuchten Därme dominierte diese Nahrungskomponente, und jedes dritte Tier hatte bei einem Anteil von 90-100% ausschließlich Laubreste aufgenommen. Im mikroskopischen Präparat lagen Gewebereste meist in einer der Bißgröße von *Ligidium* entsprechenden Größenordnung (300-350 μ) vor.

Neben Bestandesabfall von Buchen gehörten Kräuter zu den von *L. hypnorum* bevorzugten Nahrungsressourcen (Jahresmittel: 25%). Der höchste Anteil von Bestandteilen krautiger Herkunft trat in Darminhalten im Frühjahr auf (29%). Er verringerte sich zum Herbst auf 19%. Im April und Mai hatten 3 von 4 der untersuchten Tiere Kräuter gefressen; jedes vierte Individuum hatte fast ausschließlich Krautstreu aufgenommen, darunter hauptsächlich Nahrungsreste von *Mercurialis*, *Oxalis*, *Asarum* und *Allium*.

Im Jahresdurchschnitt nahmen Kraut- und Buchenstreu zusammen 71% der Ernährung von *L. hypnorum* ein. Im Jahresgang wechselte die Zusammensetzung einzelner Nahrungskomponenten in den Darminhalten nur geringfügig. Darminhalte von in der Stammfußregion von Bäumen gefangenen Asseln wichen in ihrer Zusammensetzung nicht wesentlich von Darminhalten der auf Streuflächen untersuchten Tiere ab. Nahrungsreste von Kräutern stammten im Frühjahr überwiegend von *Allium*, zum Herbst hin wurden hauptsächlich *Mercurialis*, *Oxalis* und *Asarum* gefressen. Ca. 40% der krautigen Bestandteile im Nahrungsspektrum konnten identifiziert werden.

3.3 Nahrungsspektrum von *Oniscus asellus*

Die Ernährungsweise der Assel *O. asellus* variierte im Hinblick auf das Nahrungsangebot an den Fangorten von Tieren. In Darminhalten von an Stubben gesammelten Individuen überwogen Totholzbestandteile und Pilzmaterial (Tab. 1). Beide zusammen stellten im Jahresmittel fast 70% im Nahrungsspektrum. Die Gemeinschaften von *Oniscus* nutzten demnach ihren Aufenthaltsort zwar überwiegend auch als Nahrungssubstrat, doch weisen Bestandteile von Kräutern in solchen Darminhalten darauf hin, daß die Tiere auch außerhalb der von ihnen bevorzugten Tagesverstecke Nahrung aufnehmen.

In deutlichem Kontrast zu den an Totholz gesammelten Tieren hatten am Stammfuß von Buchen gefangene Individuen im Schnitt zu einem Drittel Algen und Flechten an der Rindenperipherie und zu einem weiteren Drittel Krautstreu in der Umgebung der Buchen gefressen. In 2 m Stammhöhe gefangene Asseln hatten zu 40% Algen und Flechten aufgenommen (Tab. 1). Sie nutzten hier also solche Rasen auf der Rinde der Buchenstämme als Nahrung.

An allen Sammelorten bevorzugte *Oniscus* im Jahresgang deutlich Streu von Krautarten gegenüber Fallaub von Bäumen. Regelmäßig und häufig wurden *Mercurialis* und *Oxalis*, *Allium* dagegen hauptsächlich in der Welke- und Absterbephase im Juni verzehrt. Mit Ausnahme von *Lamium* gehörten alle identifizierten Krautarten zu den häufigen und im Fall von *Allium* und *Mercurialis* zu den bestandesbildenden Krautvertretern im Untersuchungsgebiet. Etwa 60% der von *Oniscus* gefressenen Krautstreu entfiel auf die genannten Pflanzenarten.

Im Jahresmittel war der Anteil an Resten krautiger Herkunft in Darminhalten von an Stubben und in der Umgebung von Baumstämmen gefangenen Tieren etwa doppelt so hoch wie der Anteil von Buchenstreu. Asseln, die auf Streuflächen gefangen wurden (Eklektoren), hatten gegenüber Laubstreu von Buchen durchschnittlich die 20fache Menge an Krautmaterial verzehrt. Im Gegensatz zu *L. hypnorum* gehörten bei *Oniscus* häufiger auch Tierleichen und Häutungsprodukte anderer Arthropoden zum Nahrungsspektrum.

3.4 Schlußfolgerungen

Am Beispiel der Assel *Oniscus* wird deutlich, daß die Isopoden im Kalkbuchenwald mit einer Gesamtkonsumptionsleistung von 1-2% (STRÜVE-KUSENBERG 1987) nur zum Teil als Primärzersetzer von Buchenblattstreu wirken. Je nach Aufenthaltsbereich und Tagesversteck von Individuen einzelner Asselarten besteht eine enge Verknüpfung mit jeweils dort vorherrschenden Nahrungssubstraten. Während die Mauerassel in der Auswahl der Nahrung stärker ein Opportunist ist, ernähren sich die streulebenden Ligidien zu etwa 40-50% von Buchenblattstreu, wobei die Qualität des Laubes (frische oder ältere Blätter) augenscheinlich keine wesentliche Rolle spielt. In der Ernährungsweise der kleinen, an der Grenze zwischen Streu und Bodenoberfläche lebenden Assel *T. pusillus* dominierte eindeutig stark zersetztes, mit Mikroflora angereichertes, fein-partikuläres organisches Material, das offenbar zum Teil durch Koprophagie aufgenommen wurde. Im Nahrungsspektrum der kleinen Assel bestehen zahlreiche Parallelen zu dem des Collembolen *Tomoceerus flavescens*, der sich wie *T. pusillus* als Streubewohner hauptsächlich von Pilzbestandteilen, pflanzlichen Geweben und Detritus ernährt (vgl. WOLTERS 1987).

Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- GHABOUR S.J., FERRIERE G., RIZK M.A., 1982: Identification of plant cells in food and egesta of invertebrate soil detritivores. Bull. Zool. Soc. Egypt 32: 87-98.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: Ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.
- SOMA K., SAITO T., 1983: Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles. II. Litter feeding and breakdown by the woodlouse Porcellio scaber. Plant Soil 75: 139-151.
- STRÜVE-KUSENBERG R., 1987: Die Asseln (Isopoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsökologie und Nahrungsbiologie. Diss. Univ. Göttingen.
- WOLTERS V., 1987: Untersuchungen zur Interpretierbarkeit von Darminhaltsanalysen an Collembolen. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 40: 10-16.

Adresse

Dr. R. Strüve-Kusenber
Auf dem Kirchberg 2
D-3404 Adelebsen

Rüsselkäfer und Blattkäfer (*Coleoptera: Curculionidae, Chrysomelidae*) als Phytophage in einem Kalkbuchenwald (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 11)

Brigitte Wagner und Matthias Schaefer

Synopsis

Herbivorous beetles (*Curculionidae* and *Chrysomelidae*) of a beech forest on limestone comprised 46 species, most of which occurred in low density (22 ind of canopy species emerging per m^2 per year; 13 ind of herb species as mean density value for the vegetation period). The biomass of annually emerging canopy beetles was $64 \text{ mg d wt/m}^2 \cdot \text{a}$. The species were evenly distributed in the vegetation layers and consisted of specialist and generalist feeders, with a tendency for canopy species to be more generalist herbivores. Rates of consumption of canopy foliage were low ($1.4 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$) and corresponded to about 0.002% of net primary production of the forest. The concept of resource partitioning does not apply to the guild of herbivorous beetles in the studied forest, because resources obviously were not limiting.

Beech forest, *Chrysomelidae*, *Coleoptera*, consumption, *Curculionidae*, distribution, herbivores, mull soil.

1. Einführung

In einem Kalkbuchenwald bei Göttingen (Göttinger Wald) sind Rüsselkäfer und Blattkäfer neben Lepidopterenraupen und Gastropoden eine wichtige Gruppe der Pflanzenfresser. Haben diese Käfer als Phytophage Anteil an wichtigen Prozessen des Stofftransfers im untersuchten Wald, wie z.B. Umwandlung lebender Biomasse in tote organische Substanz, Kohlenstoff-Flux als Produktion von CO_2 oder Ablauf von Abbauvorgängen im Boden? Ist es denkbar, daß Käfer Einfluß auf die Populationsdynamik von Pflanzen nehmen können? Es zeigt sich, daß Curculioniden und Chrysomeliden trotz ihres Artenreichtums nur geringe Dichten erreichen und auch nur einen Teil möglicher Ressourcen nutzen. Ihre geringe Biomasse und geringen Energiebilanzwerte lassen den Einfluß dieser Phytophagen auf das gesamte Ökosystem als gering erscheinen.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet wird von SCHAEFER (1989) beschrieben. Es wurden mehrere Methoden der Erfassung benutzt: (I) Fang mit Bodenphotoelektoren von 1 m^2 Grundfläche (vgl. ELLENBERG et al. 1986) in einer Gesamtzahl von 24, von denen je 12 zeitversetzt in einem 4- bis 8-Wochenrhythmus auf neue Probestellen umgesetzt wurden. (II) Fang mit Baumphotoelektoren (vgl. ELLENBERG et al. 1986), die am Stamm nach oben laufende Tiere erfassen. (III) Extraktion von Boden- und Streuproben von 21.3 cm Durchmesser, die zu je 18 in vierzehntägigen Abständen entnommen und im Labor nach KEMPSON et al. (1963) - modifiziert nach Schauermann - ausgetrieben wurden. Weitere Erfassungsmethoden waren Flugfallen und Bodenfallen. Die Untersuchungen beziehen sich im wesentlichen auf die Jahre 1981 und 1982.

Die Biomasse wurde an bei 60 °C im Vakuumschrank für 48 h getrockneten Individuen als 'Trockenmasse' (TM) bestimmt. Fraßversuche wurden bei 20 °C mit im Freiland gesammelten Tiere in Plastikgefäßen (10 x 10 x 7 cm) durchgeführt. Es wurde frisches Pflanzenmaterial angeboten und jeweils nach 24 h erneuert. Fraß wurde auf Blattfläche bezogen.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Arten, Abundanz, Biomasse

Unter den insgesamt 34 Curculioniden- und 12 Chrysomeliden-Spezies dominierten 12 Rüsselkäferarten: *Rhynchaenus fagi*, *Phyllobius argentatus*, *Ph. calcaratus*, *Polydrusus pterygomalis*, *P. sericeus*, *Strophosoma melanogrammum*, *Apion pallipes*, *Tropiphorus elevatus*, *Leiosoma deflexum*, *Polydrusus mollis*, *Sciaphilus asperatus* und *Barynotus moerens* (Tab. 1).

Tab. 1: Übersicht über die häufigeren Arten der Chrysomelidae und Curculionidae mit Angabe des in der Imaginalphase bevorzugten Stratum.

	Kraut- Kronen-
	schicht
Chrysomelidae	
<i>Oulema lichenis</i> (Voet)	*
<i>Oulema melanopus</i> (L.)	*
<i>Lilioceris lili</i> (Scopoli)	*
<i>Lilioceris merdigera</i> L.	*
<i>Timarcha metallica</i> (Laicharting)	*
<i>Hermaeophaga mercurialis</i> (F.)	*
<i>Apteropeda globosa</i> (Illiger)	*
<i>Psylliodes napi</i> (F.)	*
Gesamte Artenzahl 12	
 Curculionidae	
<i>Apion pallipes</i> Kirby	*
<i>Phyllobius argentatus</i> (L.)	*
<i>Phyllobius calcaratus</i> (F.)	*
<i>Phyllobius maculicornis</i> Germar	*
<i>Polydrusus mollis</i> (Ström)	*
<i>Polydrusus pterygomalis</i> Boheman	*
<i>Polydrusus sericeus</i> (Schaller)	*
<i>Sciaphilus asperatus</i> (Bonsdorff)	*
<i>Strophosoma melanogrammum</i> (Forster)	*
<i>Barynotus moerens</i> (F.)	*
<i>Tropiphorus elevatus</i> (Herbst)	*
<i>Leiosoma deflexum</i> (Panzer)	*
<i>Acalles camelus</i> (F.)	*
<i>Acalles turbatus</i> Boheman ?	*
<i>Ceutorhynchus quadridens</i> (Panzer)	*
<i>Rhynchaenus fagi</i> (L.)	*
Gesamte Artenzahl 34	

Die Schlüpfabundanz für die als Imagines in der Kronenschicht lebenden Rüsselkäfer betrug etwa $22 \text{ Ind./m}^2 \cdot \text{a}$, die Biomasse der pro Jahr schlüpfenden Käfer etwa $64 \text{ mg TM/m}^2 \cdot \text{a}$. Die mittlere Siedlungsdichte der Arten der Krautschicht belief sich auf etwa 13 Ind./m^2 . Hierzu gehören auch die biomassestarken Spezies *B. moerens* und *T. elevatus* (Tab. 2).

In anderen Buchenwäldern Mitteleuropas ist entweder die Artenzahl der Curculioniden und Chrysomeliden niedriger (Solling: ELLENBERG et al. 1986; Burgholz: KOLBE 1980), oder die Abundanzstaffelung ist extremer ausgeprägt (Hestehaven: NIELSEN 1974, 1975). Der Göttinger Wald ist also durch eine hohe Artendiversität ausgezeichnet. Warum ist diese Diversität so hoch? Gründe dafür könnten sein: (I) zufallsbedingt ungleichmäßige Verteilung der Käfer auf verschiedene Waldhabitate; (II) hohe Intensität der Untersuchungen im Göttinger Wald; (III) ausgeglichenes Ökoklima als günstige Vorbedingung für die Existenz vieler Arten; (IV) Diversität der Flora als mannigfaltige Nahrungsgrundlage; (V) hoher Feinddruck und damit Reduktion dominanter Populationen und Minimierung interspezifischer Konkurrenz. Indizien sprechen für die Hypothesen (II) und (IV).

Die Käfer besiedeln die zwei Strata der Vegetation, Krautschicht und Kronenschicht, in vergleichbarer Dichte. Diese Ausfüllung des Lebensraumes Kalkbuchenwald in vertikaler Richtung könnte mehrere Gründe haben: (I) zufälliges Verteilungsmuster; (II) Einnischung der Arten über interspezifische Konkurrenz und/oder Ausnutzung von Ressourcen, also einem großen Spektrum der Nahrungspflanzen in der Baum- und Krautschicht; (III) Ausdehnung des Nutzerdrucks durch 'grazer' auf viele Arten der Vegetation, bedingt durch Abwehrmechanismen der Pflanzen; (IV) stärkere Homogenität der Verteilung, bedingt durch Feinddruck, als besserer Schutz gegen Räuber und Parasitoide.

Tab. 2: Abundanz und Biomasse der dominanten Curculioniden.
E = Bodenelektoren, BE = Baumelektoren. K = Extraktion von Boden- und Streuproben nach der Kempson-Methode.

Arten der Kronenschicht	Schlüpfdichte der Adulten in E Ind./m ² · a	Biomasse mg TM/m ² · a	Fangzahlen in BE Ind.
<i>Phyllobius argentatus</i>	8.9	20.9	589
<i>Phyllobius calcaratus</i>	0.8	6.8	129
<i>Polydrusus mollis</i>	0.7	7.0	92
<i>Polydrusus pterygomalis</i>	7.4	14.8	125
<i>Polydrusus sericeus</i>	3.3	14.3	271
<i>Rhynchaenus fagi</i>	+	+	+
Summe (+ weitere Arten)	ca. 22	ca. 64	

Arten der Krautschicht	Mittlere Dichte (aus K) Ind./m ²
<i>Apion pallipes</i>	4.4
<i>Sciaphilus asperatus</i>	+
<i>Barynotus moerens</i>	0.5
<i>Tropiphorus elevatus</i>	+
<i>Leiosoma deflexum</i>	8.0
Summe (+ weitere Arten)	13

3.2 Nahrungsbiologie

Hinsichtlich der Spezialisierung auf bestimmte Nahrungspflanzen lassen sich drei Gruppen unterscheiden: Arten, die nur an Kräutern fressen; Arten, die in der Krone der Bäume leben und Arten, die ihre Nahrungspflanzen sowohl in der Krautschicht als auch in der Baumschicht haben (extreme Polyphagie). Viele Arten der Rüssel- und Blattkäfer tendieren zum Generalismus. Unter den dominanten Rüsselkäferpopulationen sind stärker spezialisiert nur *Rhynchaenus fagi* in der Kronenschicht (Nahrungspflanze für die Larve: Buche) und *Leiosoma deflexum* (an *Anemone*) sowie *Apion pallipes* (an *Mercurialis*) in der Krautschicht (Tab. 3).

Warum gibt es unter den phytophagen Käfern die beobachtete Mischung aus Generalisten und Spezialisten? Zwei Hypothesen ließen sich formulieren: (I) Dies ist keine Anpassung an die spezifischen Bedingungen der Waldvegetation. Die Käfergilde ist eine zufällige Stichprobe aus der gesamten Chrysomeliden- und Curculionidenfauna Mitteleuropas. (II) Generalisten sind in dem untersuchten Wald durchweg auch Nutzer von Laub der Kronenschicht, sie sind also an apparente Pflanzen mit quantitativen Verteidigungsmechanismen (sensu FEENY 1976) angepaßt. Dies gestattet 'im Vorübergehen' die Nutzung mancher Krautarten mit 'qualitativer' Verteidigung. Hypothese (I) wäre durch Sichtung der Faunenlisten überprüfbar.

Tab. 3: Nahrungspräferenz der Chrysomeliden und Curculioniden.

Bei den Fraßversuchen wurden den Käfern folgende Nahrungspflanzen angeboten: An = *Anemone nemorosa*; Mp = *Mercurialis perennis*; Au = *Allium ursinum*; Lg = *Lamiaeum ga-leobdolon*; Oa = *Oxalis acetosella*; Pe = *Primula elatior*; Go = *Galium odoratum*; Pv = *Polygonatum verticillatum*; Lm = *Lilium martagon*; Lv = *Lathyrus vernus*; Fs = *Fagus sylvatica*; Fe = *Fraxinus excelsior*; Ug = *Ulmus glabra*; Ap = *Acer pseudoplatanus*. Es bedeuten -- = kein Fraß, pr = Nahrung probierend, -+ = sehr geringer Fraß, ++ = geringer bis mittlerer Fraß, ** = starker Fraß.

Nahrungspflanze	Kräuter										Baumarten					
	An	Mp	Au	Lg	Oa	Pe	Go	Pv	Lm	Lv	Fs	Fe	Ug	Ap		
Käferarten																
<i>Lilioceris meridigera</i>	--	--	**	--	--	--		**	**		--			--		
<i>Timarcha metallica</i>	--	--	--	--		**										
<i>Apteropeda globosa</i>	--	--	--	**	--	--					--					
<i>Apion pallipes</i>	--	**	--	--	--	--	--			--	--					
<i>Phyllobius argentatus</i>	--	pr	pr	--	--						**	++	**	**		
<i>Phyllobius calcaratus</i>		pr	pr	pr	pr		pr				**	pr	**	**		
<i>Polydrusus mollis</i>		pr	--?								++		--?	pr		
<i>Polydrusus pterygomalis</i>		pr	++	--	pr						**	--	**	++		
<i>Polydrusus sericeus</i>		--	++	+	--	++				++	**	--	**	**		
<i>Sciaphilus asperatus</i>	++	**	++	**	**	**	**			**	**	**	**	**		
<i>Strophosoma melanogrammum</i>	+	--	**	**	+	**		--			**	**	**	**		
<i>Barynotus moerens</i>	+	**	**	**	**	**	**	**		+	**	**	**	**		
<i>Tropiphorus elevatus</i>	**	--	**	+	pr	**		pr		pr	**	pr	pr	pr	**	
<i>Leiosoma deflexum</i>	**	--	+	--	--	--	--	--	--	--	+	--	+	--		

3.3 Energiebilanz

Die gesamte Population der kronenbewohnenden Rüsselkäfer konsumiert im Jahr eine Phytomasse mit einem Kohlenstoffgehalt von etwa $1,4 \text{ g C/m}^2$; dies entspricht nur einem äußerst geringen Bruchteil (etwa 0,002%) der gesamten Primärproduktion des Waldes. Die energetische Bedeutung anderer phytophager, an der oberirdischen Vegetation fressender Gruppen, vor allem der *Lepidoptera* (dominant *Chimabacche fagella*; WINTER 1985) mit einer Konsumption von $1,3 \text{ g C/m}^2\text{a}$ und der *Diptera* (dominant *Cheilosia fasciata* an Bärlauch; HÖVEMEYER 1985) mit einer Konsumption von $1 \text{ g C/m}^2\text{a}$, liegt in ähnlich niedriger Größenordnung. Die mit den geringen Fraßmengen einhergehende niedrige Kotproduktion macht eine Wirkung von Faeces-Einträgen in die Streuschicht auf Abbauprozesse unwahrscheinlich.

Warum ist die Konsumtion an lebender Phytomasse durch die phytophagen Käfer so gering? Dies könnte bedingt sein durch (I) die Ungunst abiotischer Faktoren, wodurch die Arten unter der den Ressourcen nach maximal möglichen Dichte bleiben; (II) Abwehrmechanismen der Pflanzen; (III) Feinddruck auf die Phytophagen. Diese heute noch stark in der Diskussion befindlichen Hypothesen sind wenig überprüft.

4. Schlußfolgerungen: Aufteilung der Ressourcen

Für die blattfressenden Käfer, aber auch die anderen funktionellen Gruppen (Gilden) unter den Phytophagen, wie Schmetterlinge (WINTER 1985), Dipteren (HÖVEMEYER 1985) und Rhynchoten (Schaefer in Vorb.), ergibt sich das Phänomen hoher Diversität, niedriger Siedlungsdichten, mannigfacher Muster der Nutzung von Pflanzensubstanz, aber geringer Konsumptionsraten. In der Nutzung der Ressourcen bestehen zwischen den einzelnen Populationen deutliche Unterschiede sowohl innerhalb der phytophagen Käfer wie auch in Relation zu den anderen Phytophagen. Dies spricht für einen starken Grad der Einnischung der der Phytophagen-Gilde angehörenden Arten. Im Hinblick auf die geringe Nutzung der Primärproduktion und Zufallsmuster in der raum-zeitlichen Verteilung der Arten ist das in Mode gekommene Konzept der 'Aufteilung der Ressourcen' (resource partitioning) - über interspezifische Konkurrenz als Evolutionsfaktor oder als aktuell wirksame biotische Einflußgröße - für den untersuchten Wald fragwürdig. Die zentrale Hypothese der 'Aufteilung der Ressourcen' hat als Voraussetzung Limitierung der betrachteten Populationen durch essentielle Ressourcen. Diese Prämisse ist für die Gemeinschaft des untersuchten Waldes unwahrscheinlich, trifft aber auch generell in vielen untersuchten und als 'partitioning' gedeuteten Fällen nicht zu. Dies stellt möglicherweise das gesamte Konzept der 'Aufteilung der Ressourcen' in Frage. In der vorliegenden Untersuchung sind viele Hypothesen formuliert, aber weder schlüssig erhärtet oder eindeutig widerlegt worden. Ist etwa die Schwierigkeit der Falsifizierung oder Verifizierung von Hypothesen ein generelles Problem der Ökologie?

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung: Ergebnisse des Solingprojektes. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
FEENY P., 1976: Plant apparency and chemical defense. Recent Adv. Phytochem. 10: 1-40.
HÖVEMEYER K., 1985: Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. Diss. Univ. Göttingen: 280 S.

- KEMPSON D., LLOYD M., GHELARDI R., 1963: A new extractor for woodland litter. *Pedobiologia* 3: 1-30.
- KOLBE W., 1980: Coleopterologische Ergebnisse aus den Fängen mit Boden-Photoeklektoren im Staatswald Burgholz in Solingen. Beitrag für ein Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse. *Ent. Blätter* 76: 171-177.
- NIELSEN B.O., 1974: The phenology of beech canopy insects in Denmark. *Vid. Medd. Dansk naturh. Foren.* 137: 95-124.
- NIELSEN B.O., 1975: The species composition and community structure of the beech canopy fauna in Denmark. *Vid. Medd. Dansk naturh. Foren.* 138: 137-170.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.
- WINTER K., 1985: Über die Rolle phytophager Insekten in Buchenwäldern. *Forst- Holzwirt* 40: 93-99.

Adresse

Dipl.-Biol. B. Wagner
 Prof. Dr. M. Schaefer
 Abteilung Ökologie
 II. Zoologisches Institut Univ.
 Berliner Str. 28
 D-3400 Göttingen

Aufteilung der Ressourcen innerhalb der Chilopodengemeinschaft eines Kalkbuchenwaldes. (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 12)

Trude Poser

Synopsis

In a beech wood near Göttingen the centipedes are one of the dominant groups of predaceous macroarthropods (mean annual density of 187 ind/m²). *Lithobius mutabilis* (43 ind/m²) and *Geophilus insculptus* (42 ind/m²) are the dominant chilopods among the ten species (7 *Lithobiomorpha* and 3 *Geophilomorpha*) found in the study area. It is shown that families as well as species are ecologically separated by their different use of resources: Separation in space (vertical distribution) and differences in prey preference (prey spectrum and prey size) are the major factors which make coexistence possible.

Beech forest, *Chilopoda*, *Geophilomorpha*, *Lithobiidae*, vertical distribution, prey spectrum, resource partitioning.

1. Einführung

In Wäldern der gemäßigten Breiten setzen sich die meisten Chilopodengemeinschaften aus mehreren Arten der Gattung *Lithobius*, 1 bis 2 Spezies der *Lithobius*-Untergattung *Monotarsobius* und einer oder mehrerer Arten der Ordnung *Geophilomorpha* zusammen. Obwohl die morphologischen Unterschiede vor allem innerhalb der Familie *Lithobiidae* äußerst gering sind, können diese räuberischen Makroarthropoden in den untersuchten Ökosystemen stets in hohen Individuendichten koexistieren. In dem Untersuchungsgebiet im Göttinger Wald (Beschreibung bei SCHAEFER 1989) sind die Chilopoden hinsichtlich Abundanz, Biomasse und Konsumptionsleistung sogar die dominante Prädatorengruppe. In der vorliegenden Untersuchung stand folgende Frage im Vordergrund: In welchen Ressourcendimensionen läßt sich eine ökologische Sonderung der Chilopoden feststellen?

2. Methoden

- Erfassungsmethoden

Bodenproben: von März 1981 bis März 1982 im 2-Wochen-Rhythmus; Kempson-Probenahme bis 6 cm Bodentiefe (Ø des Probenbohrers 21 cm) auf 18 zufallsverteilten Quadraten von 1 m²; modifizierte Hitzeextraktion nach Kempson;
Baumeklektoren an Buchenstämmen in 2 m Höhe zur Erfassung des Artinventars der Stammregion; wöchentliche Leerung von März 1981 bis März 1982.

- Berechnung der 'mean depth' nach USHER (1970) zur Überprüfung der vertikalen Verteilung.

3. Ergebnisse

3.1 Siedlungsdichte und Dominanzstruktur

Verglichen mit anderen Waldökosystemen ist die Chilopodenpopulation des Göttinger Kalkbuchenwaldes mit 10 Arten und einer mittleren jährlichen Abundanz von 187 Ind./m² ausgesprochen arten- und individuenreich. Abundanzmaxima der Population liegen im Frühjahr (April 1981: 374 Ind./m²), die niedrigsten Werte werden im Winter erreicht (Januar 1982: 29 Ind./m²). Dominant sind jeweils eine Art der *Lithobiomorpha* (*Lithobius mutabilis*: 43 Ind./m²) und *Geophilomorpha* (*Geophilus insculptus*: 42 Ind./m²) (Abb. 1).

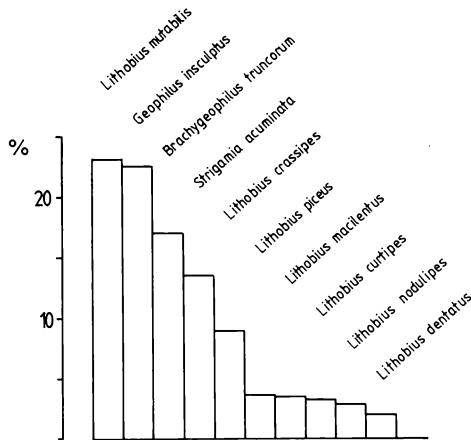


Abb. 1: Dominanzstruktur der Chilopodengemeinschaft.

3.2 Ökologische Separation der Arten unterschiedlicher Familien

Die ökologische Sonderung erfolgt hauptsächlich in den Dimensionen 'Raum' und 'Nahrung' (Abb. 2). Die Arten der beiden Ordnungen *Geophilomorpha* und *Lithobiomorpha*, die sich morphologisch deutlich unterscheiden, nutzen - entsprechend diesen morphologischen Differenzierungen - unterschiedliche Beutegruppen: *Geophilomorpha* bevorzugen

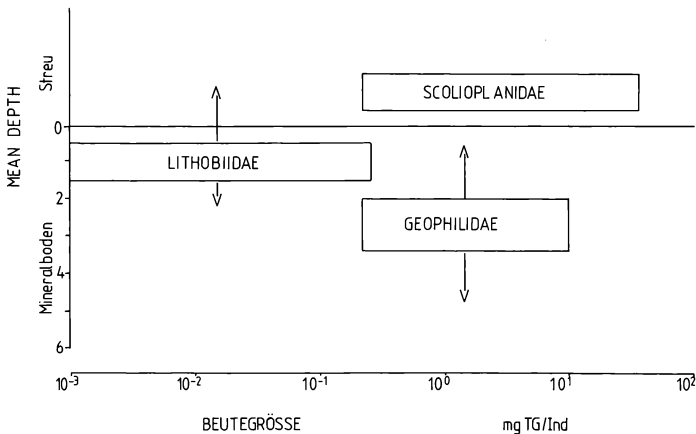


Abb. 2: Ökologische Separation der Familien in den Dimensionen 'Raum' (vertikale Verteilung) und 'Nahrung' (Beutegröße).

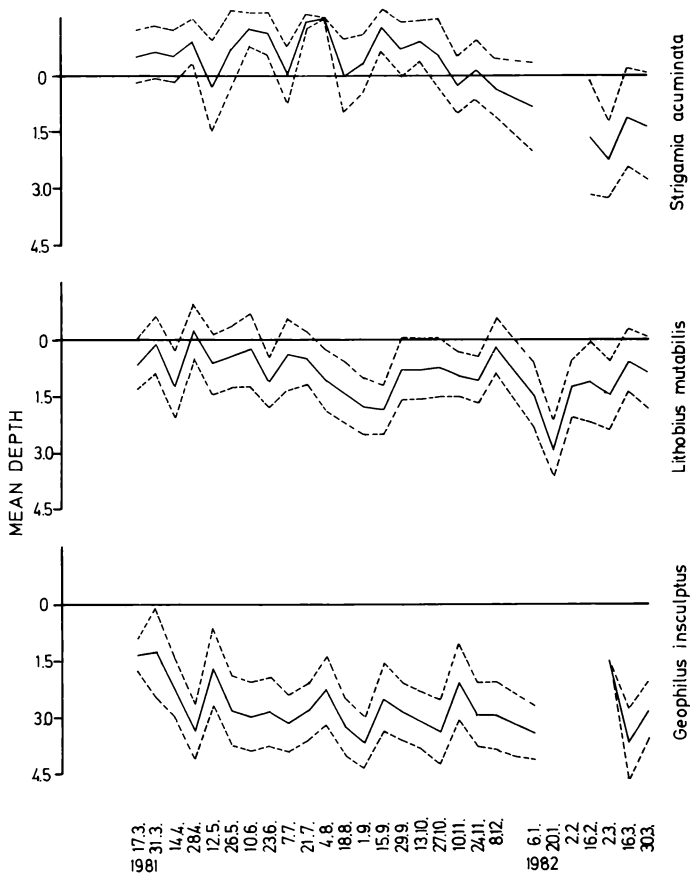


Abb. 3: Vertikalverteilung der dominanten Arten:

Jahresgang der 'mean depth' (ausgezogene Linie) mit 'depth deviation' (unterbrochene Linie) nach USHER (1970).

wenig mobile, aber relativ große Beutetiere (Lumbriciden, julide Diplopoden, Dipterenlarven), *Lithobiomorpha* dagegen kleine, bewegungsaktive Formen (Collembolen, *Diptera*-Imagines) (POSER 1988).

Die Arten der 3 in dem untersuchten Mullbuchenwald vorkommenden Chilopodenfamilien (*Scoliopteridae*, *Geophilidae*, *Lithobiidae*) unterscheiden sich deutlich in ihrer vertikalen Verteilung (Abb. 3): *Strigamia acuminata* - als einziger Scoliopteride - ist deutlich an die organische Auflage gebunden. *Lithobius mutabilis*, der sich in seiner vertikalen Verteilung nicht von den anderen Lithobiiden unterscheidet, bevorzugt Habitate im Mineralboden um die 0-Linie. Geophiliden halten sich überwiegend in den tieferen Schichten des Mineralbodens auf.

3.3 Koexistenz der Lithobiiden

Unterschiedliche Ressourcennutzung ist fast immer mit mehr oder weniger deutlichen morphologischen Differenzierungen zwischen den Arten verbunden. Die 7 Arten der Lithobiidae des Untersuchungsgebietes unterscheiden sich in ihrer Morphologie jedoch nur geringfügig (Poser in Vorber.).

Existieren ökologische Unterschiede zwischen den einzelnen Arten und Altersstadien?

- Die untersuchten Lithobiiden unterscheiden sich weder in ihrer vertikalen Verteilung noch im Beutespektrum (Ergebnis von Analysen des Darminhaltes, POSER 1988).
- Ökologische Unterschiede zwischen den Arten, die von anderen Autoren für die Separation innerhalb von Lithobiidengemeinschaften verantwortlich gemacht werden (Bevorzugung von Totholz und Stubben durch einzelne Spezies, nach LEE 1980 u. FRÜND 1984; unterschiedliches saisonales Migrationsverhalten, nach AUERBACH 1951, ROBERTS 1957, LLOYD 1963) konnten im Göttinger Untersuchungsgebiet nicht festgestellt werden.
- Unterschiede in der Körpergröße des Räubers bedeuten auch fast immer Unterschiede in der Größe der Beute (HESPENHEIDE 1973). Für die Lithobiiden des Untersuchungsgebietes konnte in Fütterungsversuchen nachgewiesen werden, daß die Größe der gerade noch überwältigten Beute mit der Körpergröße des Räubers zunimmt (POSER 1988). Diese Unterschiede in der bevorzugten Beutegröße existieren sowohl zwischen den einzelnen Arten als auch zwischen den einzelnen Altersstadien innerhalb einer Spezies.
- Durch die Grabetätigkeit der Regenwürmer und den hohen Anteil an Kalksteinen ist im Subsystem Boden-Streu des Untersuchungsgebietes ein strukturell reichhaltiges und kleinräumig sehr heterogenes Lückensystem entstanden. Unterschiedlich große Tiere sollten in der Lage sein, verschieden große Spalten und Lücken im Mineralboden und in der organischen Auflage zu nutzen.
- Adulte Tiere von *Lithobius crassipes* und *Lithobius piceus* wurden häufig in Baumelektronen an Buchenstämmen gefangen. Analysen des Darminhaltes ergaben, daß die kleine Spezies *L. crassipes* dort hauptsächlich in Kolonien der Buchenwollschildlaus *Cryptococcus fagisuga* jagt, während der große Steinläufer *L. piceus* dort vor allem Imagines von Curculioniden erbeutet (POSER 1988).

Aus Abb. 4, die die Abundanz einzelner Altersstadien an den jeweiligen Probestermi-
nen getrennt für Streu und obersten Bodenhorizont zeigt, wird deutlich, daß an einem Probe-
termin nie mehr als 15 Lithobiiden einer Größenklasse - das entspricht ca. 10% der maxi-
mal erreichten Individuendichte - gleichzeitig vorkommen. Ein jedes Individuum wird also
mit geringerer Wahrscheinlichkeit einem Lithobiiden gleicher Größenklasse begegnen als
einem größeren oder kleineren Tier. Unter der Voraussetzung, daß die zu unterschiedli-
chen Größenklassen gehörenden Individuen sich in ihren ökologischen Ansprüchen unter-
scheiden, deutet diese Verteilung darauf hin, daß die differenzierte Altersstruktur der Po-
pulation als entscheidender Faktor angesehen werden muß, der die Koexistenz dieser Ar-
ten in hohen Individuendichten ermöglicht.

4. Schlußfolgerung

Es konnte gezeigt werden, daß sowohl Familien als auch Arten durch unterschiedliche
Ressourcennutzung ökologisch gesondert sind und somit koexistieren können. Die ökolo-
gische Separation verläuft hauptsächlich in 2 Nischendimensionen: Raum (vertikale Zo-
nierung) und Nahrung (Beutequalität und Beutegröße). Beide Ressourcen sind als gleich-
rangig für die Einnischung der Chilopoden anzusehen. Eine solche ökologische Isolierung
muß immer in Zusammenhang mit Konkurrenz gesehen werden. Auch hier läßt sich natür-
lich auf der Basis von 'Beobachtungsdaten' nicht entscheiden, ob

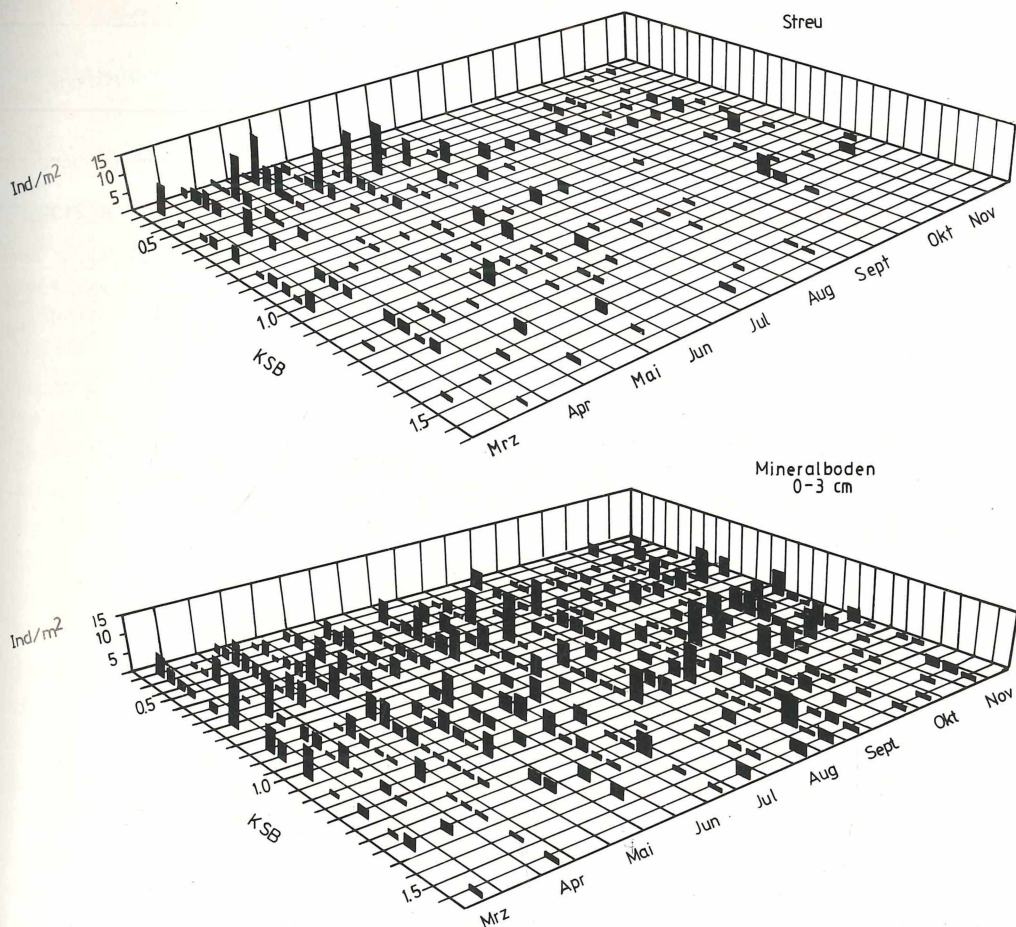


Abb. 4: *Lithobiidae*: Verteilung der Größenklassen nach Kopfschildbreite (KSB in mm) von März bis November 1981 in Streu (a) und Mineralboden von 0-3 cm Bodentiefe (b).

- die interspezifische Konkurrenz aktuell wirkt.
- die Unterschiede in der Ressourcennutzung auf evolutionsbedingte Merkmalsdivergenz zurückgehen.
- die Arten nie in Konkurrenz zueinander gestanden haben, sondern sich im Laufe der Evolution die jeweils spezifischen Merkmale durch Wirkung anderer Selektionsfaktoren herausgebildet haben (BEGON et al. 1986).

Hinweise auf aktuell wirkende Konkurrenz liegen jedoch aus einer Freilanduntersuchung mit experimentell veränderter Streumenge vor: auf Flächen, von denen der herbstliche Laubfall abgefangen wurde, sank die Dichte von Lithobiiden und *Strigamia acuminata* sehr rasch. Die gegenüber Kontrollflächen gleichzeitig erhöhte Abundanz der Geophiliden, die beispielsweise nicht mit einem erhöhten Angebot an Beute korreliert war, kann im Sinne einer 'competitive release' gedeutet werden (POSER 1989).

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Literatur

- AUERBACH S.I., 1951: The centipedes of the Chicago area with special reference to their ecology. Ecol. Monogr. 21: 97-124.
- BEGON M., HARPER J.L., TOWNSEND C.R., 1986: Ecology. Oxford (Blackwell).
- FRÜND H.-C., 1983: Untersuchungen zur Koexistenz verschiedener Chilopodenarten im Waldboden. Diss. Univ. Würzburg.
- HESPENHEIDE H., 1973: Ecological inferences from morphological data. Rev. Syst. Ecol. 4: 213-229.
- LEE R.E.Jr., 1980: Summer microhabitat distribution of some centipedes in a deciduous and coniferous community of Central Ohio (Chilopoda). Ent. News 91: 1-6.
- LLOYD M., 1963: Numerical observations on the movements of animals between beech litter and fallen branches. J. Anim. Ecol. 32: 157-163.
- POSER T., 1988: Chilopoden als Prädatoren in einem Laubwald. Pedobiologia:
- POSER T., 1989: The influence of litter manipulation on the centipedes of a beech wood. In: (Ed. MINELLI A.): Proc. 7th Int. Congr. Myriapodology. Leiden (Brill): 235-245.
- ROBERTS H., 1957: An ecological survey of the arthropods of a mixed beech-oak woodland with particular reference to the Lithobiidae. PhD Thesis. Southampton.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.
- USHER M.B., 1970: Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Collembola. Pedobiologia 10: 224-236.

Adresse

Dipl.-Biol. T. Poser
Abteilung Ökologie
II. Zoologisches Institut Univ.
Berliner Str. 28

D-3400 Göttingen

Abundanzdynamik der *Gamasina* und *Uropodina* (Acari: Mesostigmata) eines Kalkbuchenwaldes (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 13)

Eckhard Schulz

Synopsis

Abundance dynamics of the *Gamasina* and *Uropodina* fauna of a beech forest on limestone near Göttingen were studied during 12 months (December 1979 to November 1980). Soil cores (partly reaching 12 cm depth) were extracted with a modified "high gradient-canister" apparatus based on MacFADYEN (1961, 1962).

Thirty-nine species of *Gamasina* and 7 species of *Uropodina* could be detected. Dominant species were *Pergamasus lapponicus*, *Veigaia nemorensis*, *Trachytes aegrota* and *Trachytes pauperior*. Mean annual population density was 2618 ind./m² of *Gamasina* and 3393 ind./m² of *Uropodina*. Highest population densities were found to occur in autumn and spring. *Pergamasus lapponicus* and *Veigaia nemorensis* were classified as univoltine and *Trachytes aegrota* as bivoltine. *Trachytes pauperior* had 3 generations a year.

Abundance, beech forest, *Gamasina*, life cycle, *Mesostigmata*, *Uropodina*.

1. Einführung

Milben gehören in Böden der temperierten Klimazone mit durchschnittlich 70000 Ind./m² und maximal 400000 Ind./m² zu den häufigsten Arthropoden (DUNGER 1983). Unter ihnen dominieren meist die Hornmilben (PETERSON, LUXTON 1982); sie waren, im Gegensatz zu den Raub- und besonders den Schildkrötmilben, schon früh Gegenstand ökologischer Untersuchungen. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, grundlegende Daten zu Artenspektrum, Siedlungsdichte, Populationsdynamik und Phänologie der *Mesostigmata* des Göttinger Kalkbuchenwaldes aufzuzeigen.

2. Methode und Untersuchungsgebiet

Die Proben entstammen einer 2500 m² großen Fläche (BG 5) des Göttinger Kalkbuchenwaldes (vgl. SCHAEFER 1989), auf der die beiden sonst häufigen Frühjahrsgeophyten *Mercurialis perennis* L. und *Allium ursinum* L. fehlten. Die Probenahme fand in etwa vierwöchigen Abständen statt (Dez. 1979 bis Nov. 1980); Zahl der Parallelen: 6, davon je 3 bis 6 cm und 3 bis 12 cm Tiefe; Auftrennung in Streuauflage und Bodenkerne von je 3 cm Dicke (Durchmesser des Probenbohrers: 5.5 cm). Extraktion mit einer Weiterentwicklung des "High-gradient canister"-Prinzips nach MacFADYEN (1961, 1962; vgl. SCHAUERMANN 1982).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Artenspektrum

Im Untersuchungsgebiet konnten für den etwa einjährigen Untersuchungszeitraum 39 Arten der *Gamasina* und 7 Arten der *Uropodina* nachgewiesen werden. Dominante Raubmilben waren *Veigaia nemorensis* (durchschnittlich 728 Ind./m²) und *Pergamasus lapponicus*

Tab. 1: Übersicht über die nachgewiesenen Arten der *Gamasina* und *Uropodina* des Göttinger Kalkbuchenwaldes im Untersuchungszeitraum Dez. 1979 bis Nov. 1980 (Probefläche BG 5).

Ind./m²: Mittelwert der Individuendichte der einzelnen Arten aus 13 Probenahmeterminen.
 %: Relativer Anteil der Individuen an der mittleren Gesamtdichte; W/M: Geschlechterverhältnis (Weibchen/ Männchen), p: keine Männchen nachgewiesen, (): Angaben beruhen auf geringen Individuenzahlen, ?: keine Aussage möglich.

Gamasina	Ind./m ²	%	W/M
<i>Veigaia nemorensis</i> C.L. KOCH, 1839	728	28.0	p
<i>V. exigua</i> BERLESE, 1917	86	3.3	p
<i>V. kochi</i> TRÄGARDH, 1901	43	2.0	p
<i>V. cerva</i> KRAMER, 1876	27	5.0	p
<i>V. transisalae</i> (OUDEMANS, 1902)	5	≤1.0	(p)
<i>Parasitus kraepelini</i> BERLESE, 1905	54	2.0	?
<i>Pergamasus lapponicus</i> TRÄGARDH, 1910	502	19.0	2.3
<i>P. suecicus</i> TRÄGARDH, 1936	103	4.0	1.3
<i>P. cuneatus</i> KARG, 1968	54	2.0	(1.0)
<i>P. wasmanni</i> OUDEMANS, 1902	43	2.0	(1.7)
<i>P. germanicus</i> BERLESE, 1906	22	≤1.0	?
<i>P. celticus</i> BHATTACHARYYA, 1963	16	≤1.0	?
<i>P. crassipes</i> (LINNE, 1758)	11	≤1.0	?
<i>P. crucifer</i> KARG, 1968	11	≤1.0	?
<i>P. truncus</i> SCHWEIZER, 1961	11	≤1.0	?
<i>P. cf. cornutus</i> SCHWEIZER, 1961	5	≤1.0	?
<i>P. conus</i> KARG, 1971	5	≤1.0	?
<i>Rhodacarellus kreuzi</i> KARG, 1965	86	3.3	p
<i>Eviphis ostrinus</i> KOCH, 1836	16	≤1.0	(p)
<i>Geholaspis mandibularis</i> BERLESE, 1904	135	5.0	p
<i>G. longispinosus</i> KRAMER, 1876	65	2.5	p
<i>Macrocheles dentatus</i> EVANS, BROWNING, 1956	16	≤1.0	(p)
<i>M. multisetosus</i> KRAUB, 1970	11	≤1.0	(p)
<i>Pachyseius angustus</i> HYATT, 1956	16	≤1.0	(p)
<i>P. humeralis</i> BERLESE, 1910	16	≤1.0	(p)
<i>Pachylaelaps longisetis</i> HALBERT, 1915	227	9.0	p
<i>P. regularis</i> BERLESE, 1920	11	≤1.0	(p)
<i>P. magnus</i> HALBERT, 1915	5	≤1.0	?
<i>Prozercon fimbriatus</i> C.L. KOCH, 1843	92	3.5	(0.6)
<i>P. sellnicki</i> HALASKOVA, 1963	11	≤1.0	(p)
<i>Zercon vagabundus</i> KARG, 1971	5	≤1.0	?
<i>Leioseius bicolor</i> (BERLESE, 1918)	5	≤1.0	?
<i>Leitneria granulata</i> HALBERT, 1923	32	1.0	(p)
<i>Epicrius canestrinii</i> HALLER, 1881	81	3.1	(2.3)
<i>Blattisocius tarsalis</i> (BERLESE, 1918)	5	≤1.0	?
<i>Amblyseius cf. reticulatus</i> (OUDEMANS, 1930)	5	≤1.0	?
<i>Paraseiulus soleiger</i> (RIBAGA, 1902)	22	≤1.0	?
<i>Aceoseius muricatus</i> (C.L. KOCH, 1839)	11	≤1.0	?
<i>Hypoaspis aculeifer</i> (CANESTRINI, 1883)	5	≤1.0	?

Uropodina

<i>Trachytes aegrota</i> C.L. KOCH, 1841	960	28.0	p
<i>T. pauperior</i> (BERLESE, 1914)	907	27.0	p
<i>Polyaspinus cylindricus</i> BERLESE, 1916	253	8.0	p
<i>Cilliba cassidea</i> OUDEMANS, 1916	658	19.0	1.1
<i>C. athiasae</i> HIRSCHMANN, ZIRNGIEBL-NICOL, 1969	27	≤1.0	(p)
<i>Olodiscus minimus</i> BERLESE, 1910	507	15.0	p
<i>Dinychus perforatus</i> KRAMER, 1882	81	2.4	(6.0)

(502 Ind./m²) (Tab.1), zwei nah verwandte Arten mit etwa den gleichen Nahrungs- und Raumannsprüchen. Unter den Schildkrötmilben dominierten *Trachytes aegrota* (960 Ind./m²) und *T. pauperior* (907 Ind./m²).

V. nemorensis ist eine ausgesprochen euryöke Art (KARG 1968). Sie ist sowohl weitverbreitet, als auch meist sehr häufig (z.B. GIFFORD 1963, USHER 1971, HUHTA et al. 1979). Auch *P. lapponicus* gehörte in vielen Habitaten zu den Raubmilben mit der höchsten Abundanz (vgl. WOOD 1967a,b; USHER 1971; PERSSON, LOHM 1977; ATHIAS-HENRIOT 1978). *T. aegrota* ist stark an die Streuauflage gebunden und kann als euryöke Art in Wäldern angesehen werden (PECINA 1970, USHER 1971, HUTU 1982, ATHIAS-BINCHE 1982b). Hohe Dichten erreichte die Art vor allem in Nadelwäldern, wobei sich ihr Vorkommen weitgehend mit dem von *T. pauperior* deckte (ELBADRY 1973, HUTU 1982). Die Individuendichte von *C. cassidea* war zwar deutlich geringer als die der beiden *Trachytes*-Arten (vgl. Tab. 1), die Art dominierte jedoch, auf Grund ihrer Größe (ca. 1000 µm), mit etwa 50% der Gesamtbiomasse der *Uropodina* (SCHULZ 1986).

3.2 Abundanz der Populationen

Gamasina: Die Abundanz der Gesamtpopulation war im Januar mit 1682 Ind./m² am geringsten und erreichte im August mit 4139 Ind./m² ihr Maximum. Werte über der mittleren Dichte von 2618 Ind./m² fanden sich im Februar, Juli, August und September (Abb. 1.1). Die *Eugamasoidea* stellten annähernd 70% der durchschnittlichen Gesamtdichte.

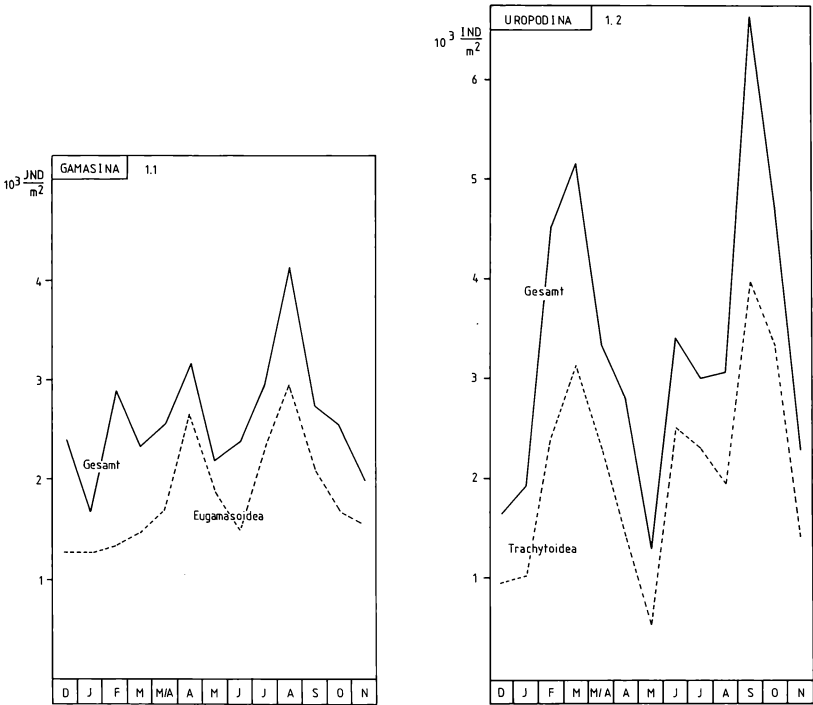


Abb. 1: Dichte der *Gamasina*- und *Uropodina*-Population des Göttinger Waldes im Jahreslauf (Ind./m²).
 1.1 *Gamasina* 1.2 *Uropodina*

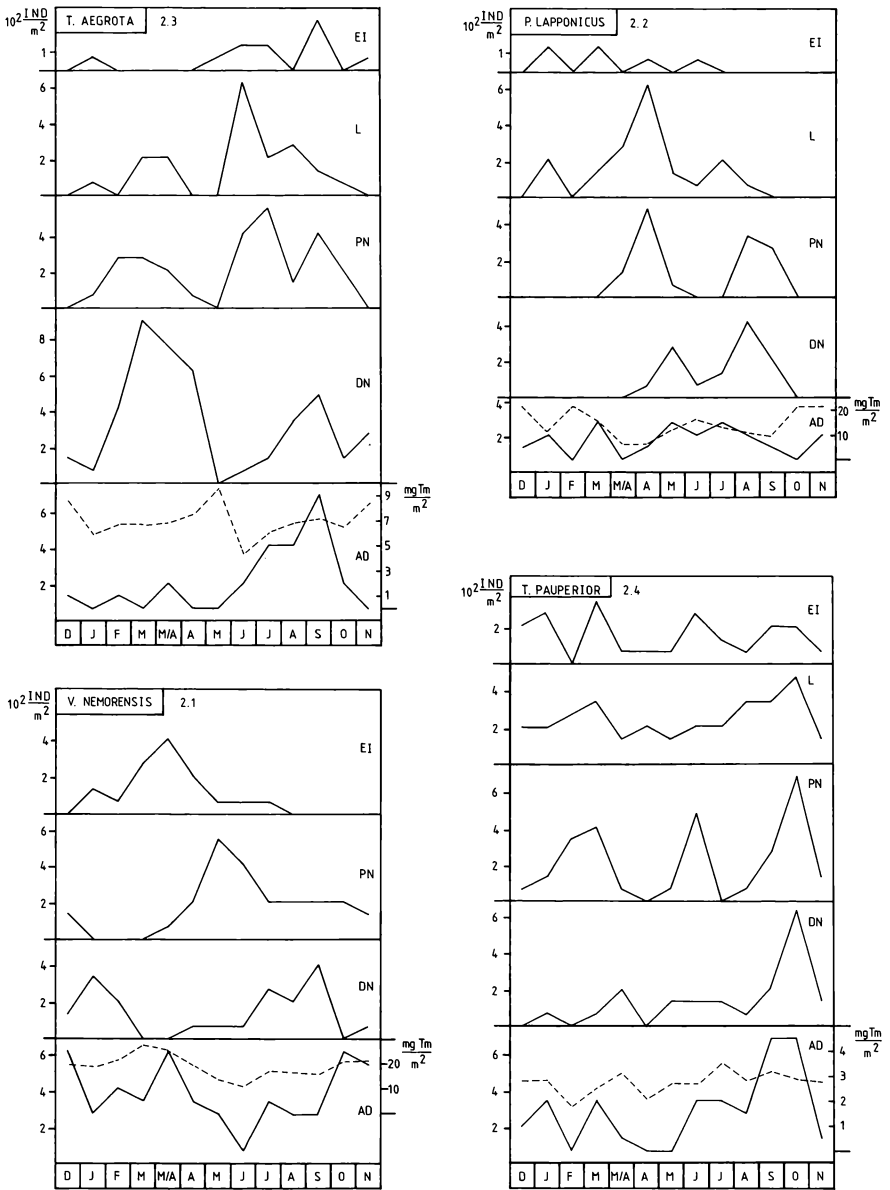


Abb. 2: Dichte der verschiedenen Entwicklungsstadien der dominanten *Mesostigmata* des Göttinger Waldes im Jahreslauf (Ind./m²)

Ei: Eitragende Weibchen, L: Larve, PN: Protonymphen, DN: Deutonymphen, AD: Adulti. Unterbrochene Linie: Entwicklung der mittleren monatlichen Biomasse (Trockenmasse: Tm) der jeweiligen Art (in mg Tm/m²).

2.1 *V. nemorensis* 2.2 *P. lapponicus* 2.3 *T. aegrota* 2.4 *T. pauperior*

Uropodina: Die Dichte der Gesamtpopulation bewegte sich zwischen 1332 Ind./m² im Mai und 6665 Ind./m² im September (Abb. 1.2); es lagen ausgeprägte Frühjahrs- und Herbstmaxima vor. Die Werte im Februar, März, Juni, September und Oktober lagen über dem Jahresmittel von 3393 Ind./m². Der Anteil der *Trachytoidea* an der durchschnittlichen Gesamtdichte betrug über 60%.

Frühjahrs- und Herbstmaxima der Abundanzen sowie Minima im Sommer wurden schon oft nachgewiesen (z.B. DRIFT 1951, HAARLOV 1960, BLOCK 1966, USHER 1971). MacFADYEN (1952), STÖCKLI (1957) und KARG (1961) fanden auch Sommer- und Wintermaxima, während FORSSLUND (1943) sowie DHILLON u. GIBSON (1962) keine mit jahreszeitlichen Änderungen korrelierten Dichteschwankungen nachweisen konnten. In Laubwäldern wurden mittlere Dichten zwischen etwa 3000-7000 Ind./m² für *Gamasina* und 600-9000 Ind./m² für *Uropodina* gefunden (LEBRUN 1971; USHER 1971; ATHIAS-HENRIOT, FONSECA 1976; LUXTON 1982; ATHIAS-BINCHE 1982a). Mit 160000 Raubmilben pro m² wies KARG (1983) eine außergewöhnlich hohe Dichte für einen Buchenwaldboden nach.

3.3 Phänologie der dominanten Arten

Um Aufschluß über die Phänologie der dominanten Arten zu erhalten, wurde nach den Entwicklungsstadien aufgeschlüsselt, der jeweilige Monatsmittelwert der Dichte aufgetragen und die mittlere monatliche Biomasse (mmB) nach der Formel $mmB = b_i/N_i$ errechnet (b_i : Biomasse in g Trockenmasse zur Zeit i , N_i : Anzahl der Individuen zur Zeit i ; vgl. ATHIAS-BINCHE 1985). Die maximale mmB ist gleich der eines adulten Tieres, die minimale entspricht der einer Larve.

Veigaia nemorensis: Das Fehlen der Larven von *V. nemorensis* in Abb. 2.1 liegt in der Biologie der Art begründet. Sie besitzt im Larvalstadium lediglich sehr rudimentär entwickelte Cheliceren, die sicherlich nicht zum Nahrungserwerb geeignet sind. Es ist daher wahrscheinlich, daß sich die Larven dieser Art sehr rasch (innerhalb weniger Stunden?) zu den Protonymphen häuten (SCHULZ 1986). Die vor allem im März und April produzierten Eier dieser parthenogenetisch sich fortpflanzenden Art (HURLBUTT 1979) entwickelten sich bis etwa Oktober zu adulten Tieren (vgl. Abb. 2.1). Auch der Verlauf der Kurve der mmB zeigt, daß *V. nemorensis* im Untersuchungszeitraum eine Generation durchlief und daß vorwiegend adulte Tiere überwinterten.

Pergamasus lapponicus: Die mmB lag um den April im Minimum und stieg im weiteren Jahresverlauf stetig an (Abb. 2.2). Dies und der Kurvenverlauf für die einzelnen Stadien lassen darauf schließen, daß über den Untersuchungszeitraum ebenfalls nur eine Generation durchlaufen wurde und daß vor allem adulte Tiere überwinterten.

T. aegrota war mit durchschnittlich 960 Ind./m² die häufigste mesostigmate Milbe des Untersuchungszeitraumes. Der Verlauf der mmB deutet auf die Entwicklung zweier Generationen im Jahresverlauf hin (Abb. 2.3). Allerdings konnten sich nur wenige Deutonymphen der Frühjahrsgeneration zu adulten Tieren entwickeln. Die Larven der Folgegeneration schlüpfen im Juni und entwickelten sich bis September zu den Adulti. *T. aegrota* scheint vorwiegend als Deutonymphe zu überwintern.

T. pauperior: Wird der Beginn einer Generation auf Dezember/Januar festgelegt (Abb. 2.4), hatten sich die dort geschlüpften Larven bis Mitte April zu adulten Tieren entwickelt (1. Maximum der mmB). Die nächste Generation begann Ende April (2. Maximum der mmB) und dauerte bis Ende Juli (2. Maximum der mmB). Danach wurde von August bis November noch eine dritte Generation durchlaufen. Da es sich bei *T. pauperior* um eine sehr kleine Art handelt (ca. 470 m), die auch in tiefere Bodenschichten vordringt (SCHULZ 1986), steht dies im Einklang mit KARG (1961), der annahm, daß sich Tiefenformen das ganze Jahr über fortpflanzen können, während ausgesprochene Oberflächenbewohner (wie z.B. *T. aegrota*) meist uni- oder bivoltine Arten darstellen.

Da sich die Untersuchung lediglich über ein Jahr erstreckte, kann nur mit Vorsicht auf regelmäßig wiederkehrende Zyklen, Artenzusammensetzung und Dominanzverhältnisse der *Mesostigmata* des Göttinger Kalkbuchenwaldes geschlossen werden. Weitere Untersuchungen, über den genannten Zeitraum hinaus, bestätigten aber für das Untersuchungsgebiet im wesentlichen die genannten Ergebnisse (SCHULZ 1986).

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgesellschaft.

Literatur

- ATHIAS-BINCHE F., 1982a: Écologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondances et biomasses des microarthropodes du sol; facteurs du milieu, abondances et distributions spatiales des Uropodides. *Vie Milieu* 32: 47-60.
- ATHIAS-BINCHE F., 1982b: Écologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 4. Abondance, biomasse, distribution verticale, steno- et eurytopie. *Vie Milieu* 32: 159-170.
- ATHIAS-BINCHE F., 1985: Analyses démographiques des populations d'Uropodides (Arachnides: Anactinotriches) de la hêtraie de la Massane, France. *Pedobiologia* 28: 225-253.
- ATHIAS-HENRIOT C., FONSECA J.P. CANCELA DA, 1976: Microarthropods édaphiques de la Tillaie. Composition et distribution spatiotemporelle d'un peuplement en placette à litière de hêtraie pur (Acariens et Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 13: 315-329.
- ATHIAS-HENRIOT C., 1978: Le peuplement de pédogamnus (Arachnides: Parasitiformes) d'une chênaie de la région parisienne. *Pedobiologia* 18: 235-248.
- BLOCK W., 1966: Seasonal fluctuations and distribution of mite populations in moorland soils, with a note on biomass. *J. Anim. Ecol.* 35: 487-503.
- DHILLON B.S., GIBSON N.H.E., 1962: A study of the Acarina and Collembola of agricultural soils. 1. Number and distribution in undisturbed grassland. *Pedobiologia* 1: 189-209.
- DRIFT J. van der, 1951: Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.* 94: 1-186.
- DUNGER W., 1983: Tiere im Boden. Wittenberg (Ziemsen): 280 S.
- ELBADRY E.A., 1973: A comparative ecological analysis of the soil Mesostigmata (Acarina) associated with some coniferous Bavarian forests. *Z. angew. Ent.* 71: 296-303.
- FORSSLUND K.H., 1943: Studien über die Tierwelt des Nordschwedischen Waldbodens. *Medd. Stat. Skogsforskningsinst.* 34: 265-280.
- GIFFORD D.R., 1963: Studies on soil microarthropod populations in Scottish forests. *Forestry Comm. Rep. Forest Res.*: 164-172.
- HAARLOV N., 1960: Microarthropods from Danish soils: ecology, phenology. *Oikos Suppl.* 3: 176 p.
- HUHTA V.E., IKONEN E., VILKAMAA P., 1979: Succession of invertebrate populations in artificial soil of sewage sludge and crushed bark. *Ann. Zool. Fenn.* 16: 223-270.
- HURLBUTT H.W., 1979: Distribution of unisexual and bisexual forms in mesostigmatid mites. In: (Ed. RODRIGUEZ J.G.): *Rec. adv. acarology* 2: 455-460.
- HUTU M., 1982: Strukturelle Eigenschaften von Uropodiden-Zönosen in der Streuschicht verschiedener Waldtypen längs eines Höhengradienten. *Pedobiologia* 23: 68-89.
- KARG W., 1961: Ökologische Untersuchungen von edaphischen Gamasiden (Acarina: Parasitiformes) I u. II. *Pedobiologia* 1: 53-98.
- KARG W., 1968: Bodenbiologische Untersuchungen über die Eignung von Milben, insbesondere von parasitiformen Raubmilben, als Indikatoren. *Pedobiologia* 8: 30-39.
- KARG W., 1983: Verbreitung und Bedeutung von Raubmilben des Cohors Gamasina als Antagonisten von Nematoden. *Pedobiologia* 25: 419-432.
- LEBRUN P., 1971: Écologie et biocénétique de quelques peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mem. Inst. Roy. Sci. nat. Belg.* 163: 203 p.
- LUXTON, M. 1982: The biology of mites from beech woodland soil. *Pedobiologia* 23: 1-8.
- MacFADYEN A., 1952: The small arthropods of a Molinia-fen at Cothill. *J. Anim. Ecol.* 21: 87-117.
- MacFADYEN A., 1961: Improved funnel-type extractors for soil arthropods. *J. Anim. Ecol.* 30: 171-184.
- MacFADYEN A., 1962: Control of humidity in three funnel-type extractors for soil arthropods. In: (Ed. MURPHY P.W.): *Progr. soil zool.* (Butterworths) London: 158-168.

- PECINA P., 1970: Contribution to the knowledge of Uropodidae (BERLESE 1892 HIRSCHMANN, ZIRNGIEBL-NICOL, 1964, of the environments of Prague (Acari: Mesostigmata). Acta Univ. Carol. Biol. (1968): 417-434.
- PERSSON T., U. LOHM, 1977: Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. Ecol. Bull. Swed. nat. Sci. Res. Counc. 23: 1-211.
- PETERSON H., M. LUXTON, 1982: A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition process. Oikos 39: 288-388.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: Ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.
- SCHAUERMANN J., 1982: Verbesserte Extraktion der terrestrischen Bodenfauna im Vielfachgerät modifiziert nach Kempson und MacFadyen. Kurzmitt. SFB 135 (Ökosysteme auf Kalkgestein) 1: 47-50.
- SCHULZ E., 1986: Zur Ökologie von bodenlebenden Milben (Mesostigmata: Gamasina und Uropodina) in einem Laubwaldboden. Diplomarb. Univ. Göttingen: 147 S.
- STÖCKLI A., 1957: Die Metazoenfauna von Wiesen- und Ackerböden aus der Umgebung von Zürich. Landw. Jahrb. Schweiz 6: 571-595.
- USHER M.B., 1971: Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Mesostigmata. Pedobiologia 11: 27-39.
- WOOD T.G., 1967a: Acari and collembola of moorland soils from Yorkshire, England. 1. Description of the sites and their populations. Oikos 18: 102-117.
- WOOD T.G., 1967b: Acari and collembola of moorland soils from Yorkshire, England. 2. Vertical distribution in four grassland soils. Oikos 18: 137-140.

Adresse

Dipl.-Biol. E. Schulz
 Abt. Ökologie
 II. Zoologisches Institut
 Berliner Str. 28
 D-3400 Göttingen

Die Bedeutung von natürlichen und künstlichen Strukturelementen für die Besiedelung des Waldbodens durch Spinnen (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 14)

Gabriele Stippich

Synopsis

The importance of structural elements of the forest floor to the community of epigeic spiders was evaluated during a 4-year study (1982-1985) in a beech forest (*Melico-Fagetum*) near Göttingen. Sampling plots (10 x 10 m) were established where leaf litter input was increased (5x); in others beech litter was excluded since 1981. In 1983 and 1984 several smaller plots (50 x 50 cm) were provided with artificial structures: PVC tubes ($\varnothing = 21$ mm, 5 cm long) and wooden sticks (40 cm long) pierced into the ground. Mean spider densities were high on plots with increased litter input (478 ind/m²) compared to natural conditions (309 ind/m²). Under no-litter conditions the abundance of spiders was strongly reduced (129 ind/m²). The PVC-tubes proved to be attractive to spiders, particularly *Agelenidae*. The dominance structure of the spider community was markedly influenced by adding artificial structural components to the forest floor.

Artificial structures, beech forest, epigeic spiders, litter structure.

1. Einführung

Die strukturelle Vielfalt eines Lebensraumes ist für die Besiedelung durch Arthropoden, so zum Beispiel auch für die in der Mehrzahl netzbauenden Spinnen des Waldbodens, von großer Bedeutung. Während der Jahre 1982-1985 wurden daher verschiedene (natürliche und künstliche) Strukturelemente im Hinblick auf ihre Attraktivität für die Spinnen eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen untersucht (Beschreibung der Versuchsflächen in SCHAEFER 1989).

2. Methoden

Die Einrichtung von Probeflächen mit experimentell verminderter und vermehrter Streumenge ermöglichte es, die Reaktion epigäischer Spinnen auf diese Veränderung ihrer natürlichen Umgebung zu verfolgen. Im September 1981, vor Beginn des Laubfalls, wurden dazu acht 10 x 10 m große Flächen mit feinmaschiger Kunststoffgaze bedeckt. Im November des gleichen Jahres konnte die so gewonnene Baumkronenstreu auf zwei 100 m² große, bisher nicht behandelte, umzäunte Flächen verteilt werden, so daß diese nun jeweils mit dem Fünffachen der 1981 gefallenen Laubstreumenge bedeckt waren. Dieser Eingriff wurde im Herbst 1982 auf den gleichen Flächen wiederholt. In den Jahren 1983, 1984 und 1985 wurde lediglich das Laub von den streufrei gehaltenen Flächen abgefangen, eine Vermehrung jedoch nicht wieder durchgeführt. So entstanden die Versuchs-Varianten 'streufrei' (Symbol: 0) und 'Streuvermehrung' (Symbol: 5x), die ab April 1982 in vierteljährlichen Abständen beprobt wurden. Umliegende nicht veränderte 10 x 10 m-Quadrate dienten als Kontrollflächen (Symbol: K). Die Spinnen wurden mit Hilfe eines Kempson-Apparates aus Bodenproben (organische Auflage und 3 cm Mineralboden) extrahiert.

Da sich durch die Verminderung bzw. Vermehrung der Laubstreumenge gleichzeitig die Nahrungsgrundlage der saprophagen Beutetiere der Spinnen und damit die Beutedichte änderten, wurden in den Jahren 1983 und 1984 auch Probeflächen mit künstlichen Strukturelementen eingerichtet, um zu untersuchen, ob diese einen Einfluß auf die Siedlungsdichte und die Zusammensetzung der Spin-

nengemeinschaft haben würden. Im März 1983 wurden je 55 dunkelgraue Plastikrohrabschnitte (5 cm Länge, 21 mm Innendurchmesser und 2 mm Wandstärke) auf sechs Flächen von je 50 x 50 cm verteilt, und auf sechs weiteren Probequadraten wurden 40 cm lange, 3 mm starke Buchenholzstäbe im Abstand von 10 cm nebeneinander ca. 5 cm tief senkrecht in den Waldboden gesteckt. Die Anzahl der Parallelen wurde 1984 auf je 12 erhöht. Von diesen Versuchsflächen sowie von angrenzenden Kontrollparzellen wurden im Juni und September der Jahre 1983 und 1984 Kempson-Proben entnommen, die aber nur die organische Auflage umfaßten.

3. Ergebnisse

Auf den Streuausschlußflächen befand sich im Jahr 1982 noch ein Restvorrat alter Laubstreu, spätestens ab Herbst 1984 aber war hier, hinsichtlich Struktur und Mikroklima, ein Extremlebensraum entstanden. Die fehlende Streuschicht bedingte stärkere Schwankungen der Tagestemperaturen, winterliche Frostperioden konnten direkt auf die Bodenfauna einwirken und es bestand die Gefahr der Austrocknung des Bodens in warmen, niederschlagsarmen Sommern. Dagegen bot die dicke Laubauflage der Streuvermehrungsflächen gleichmäßigere Feuchtebedingungen, die Schwankungen der Temperaturen waren wesentlich geringer und das umfangreiche Lückensystem stellte ein diverses Strukturangebot dar.

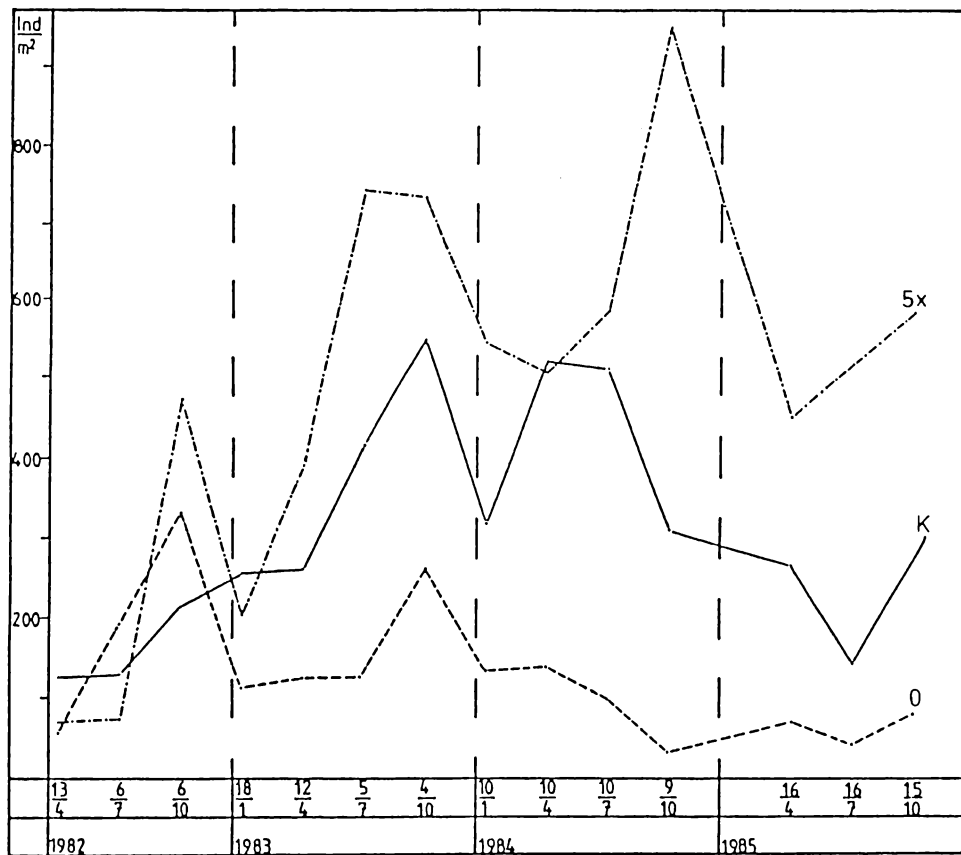


Abb. 1: Siedlungsdichten von Spinnen auf Experimentalflächen mit unterschiedlicher Streuauflage.
0 = Streuausschlußflächen, 5x = Streuvermehrungsflächen, K = Kontrollflächen.

Einen Überblick über den Jahresgang der Spinnenabundanzen auf den drei Varianten des Streuversuchs gibt Abb. 1. Wenn auch für das Jahr 1982 noch keine eindeutigen Unterschiede zu erkennen sind, so verlief die Entwicklung der Spinnen-Populationen auf den Versuchspartellen in den folgenden drei Jahren doch recht unterschiedlich. Eine Mittelstellung nimmt der Kurvenverlauf für die Kontrollflächen ein, die Streuvermehrungsflächen haben fast ausnahmslos die höchsten Spinnendichten, während die Werte der Streuausschlußflächen ab 1983 deutlich unter denen der beiden anderen Varianten liegen.

Bei der Entwicklung der Spinnenbiomasse zeigen sich entsprechende Relationen erst ab Juli 1984. Das ist wesentlich darauf zurückzuführen, daß erst ab Sommer 1984 die relativ schweren juvenilen Ageleniden etwas häufiger auf den Streuvermehrungsflächen anzutreffen waren. Auch das vermehrte Auftreten der Gattung *Robertus* (s. auch Tab. 2: *Theridiidae*) trägt zu diesem Anstieg bei.

Tab. 1: Siedlungsdichte- und Biomassewerte der Spinnen auf Flächen mit unterschiedlicher Streuauflage im Durchschnitt der Jahre 1982-1985.

0 = Streuausschlußflächen; 5 x = Streuvermehrungsflächen; K = Kontrollflächen.

	0	5 x	K
Ind./m ²	129	478	309
mg Tm/m ²	23	208	116

Tab. 2: Mittlere Dominanzwerte der Spinnenfamilien (Juvenile und Adulte) auf den Flächen des Streuexperimentes (nach Kempson-Extraktionen 1982-1985; Angaben in %).

	0	5 x	K
Dysderidae	3.1	2.9	5.3
Theridiidae	4.5	14.5	7.7
Linyphiidae	4.3	20.0	21.1
Micryphantidae	79.8	51.8	55.0
Agelenidae	3.7	4.2	4.6
Hahniidae	5.3	4.8	4.3
Clubionidae	-	0.4	0.6
Salticidae	-	0.1	-
Amaurobiidae	-	1.5	2.2

Die durchschnittlichen Abundanz- und Biomassewerte auf den Experimentalflächen aus 14 Terminen sind in Tab. 1, die mittleren Dominanzwerte für die einzelnen Familien während des Versuchszeitraumes in Tab. 2 zusammengestellt. Es ergibt sich für die *Linyphiidae* auf Streuausschlußflächen ein äußerst niedriger Wert (4.3%). Auffallend ist der gegenüber den Kontrollflächen fast verdoppelte Anteil der Gattung *Robertus* (*Theridiidae*) auf den Streuvermehrungsflächen. Die *Micryphantidae* sind, wenngleich auch ihre Abundanzen auf den Streuausschlußflächen stark abnahmen, die einzige Familie, die sich in diesem strukturarmen Lebensraum gut behaupten konnte, denn die wenigen auf diesen Flächen verbliebenen Kleinstrukturen, z.B. Fruchtkapseln der Buchecker und Bruchstücke von Zweigen, bieten nur noch sehr kleinen Spinnen Entfaltungsmöglichkeiten. Tatsächlich ist es auch die winzige Art *Saloca diceros*, die hier mit ca. 66% der Individuen den 'Löwenanteil' ausmacht.

Die Abundanzen der Spinnenpopulationen auf den Versuchsflächen mit PVC-Rohrabschnitten und in den Waldboden gesteckten Buchenholzstäben sind in Abb. 2 dargestellt. Es sei darauf hingewiesen, daß die Individuendichten aus diesem Versuch nicht mit den üblichen Bodenproben vergleichbar sind, da nur die organische Auflage entnommen wurde. Die Abundanzen aller Spinnen auf Feldern mit Plastikrohrabschnitten waren stets signifikant ($p \leq 0.05$) höher als auf Kontrollflächen, lagen aber auch über denen der 'Stäbchenfelder' (Abb. 2 A). Auch war die Anzahl der Arten auf den Versuchsparzellen mit den

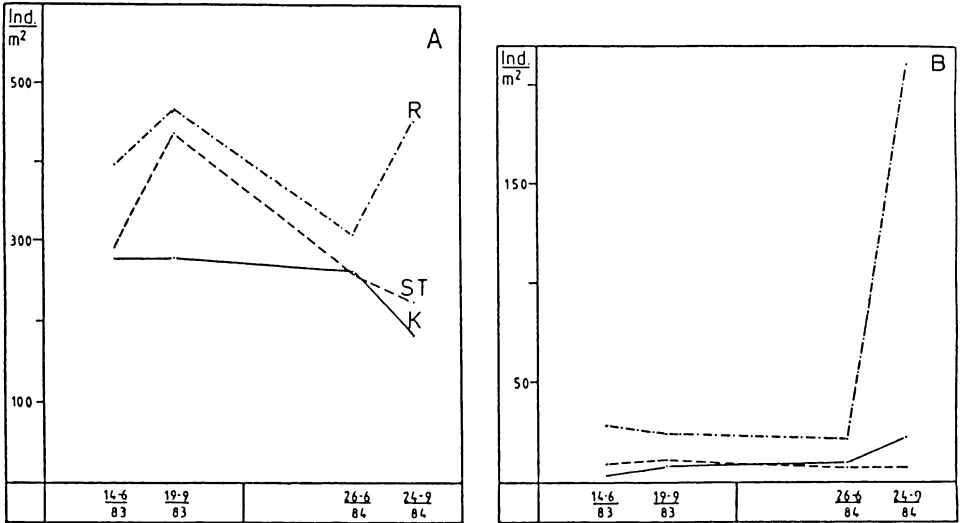


Abb. 2: Siedlungsdichten der Spinnen insgesamt (A) und von *Histopona torpida* (B) auf Flächen mit künstlichen Strukturelementen.
R = Flächen mit PVC-Röhrchen, ST = Flächen mit Buchenholzstäben, K = Kontrollflächen.

Tab. 3: Relative Anteile der Familien am Gesamtfang auf Flächen mit künstlichen Strukturelementen (Mittel aus vier Terminen).
R = Flächen mit PVC-Röhrchen; ST = Flächen mit Buchenholzstäben; K = Kontrollflächen.

	R	ST	K
<i>Dysderidae</i>	8.1	14.3	11.5
<i>Theridiidae</i>	1.4	0.8	0.5
<i>Linyphiidae</i>	32.8	42.4	44.7
<i>Micryphantidae</i>	34.7	34.4	33.6
<i>Araneidae</i>	-	1.4	0.1
<i>Tetragnathidae</i>	0.1	0.3	0.2
<i>Agelenidae</i>	20.5	3.7	5.8
<i>Hahniidae</i>	0.2	0.5	0.3
<i>Clubionidae</i>	0.9	1.3	1.0
<i>Thomisidae</i>	0.1	0.2	-
<i>Salticidae</i>	0.6	0.3	0.8
<i>Amaurobiidae</i>	0.9	0.4	0.2

Röhrchen am höchsten. Für die *Micryphantidae* ergibt sich ein ähnliches Bild wie für die Gesamtspinnenpopulation, wenn auch die Unterschiede zwischen den Varianten nicht so deutlich waren. Eine Veränderung der Linyphiidendichte ist nicht erkennbar. Es läßt sich aber feststellen, daß in dieser Familie der relative Anteil von größeren Bewohnern der Krautschicht, wie Vertretern der Gattungen *Linyphia* und *Helophora*, auf 'Stäbchenflächen' erhöht war. Die fördernde Wirkung der Stäbchen auf die Linyphiidendichten insgesamt wurde aber z.B. durch die deutliche Bevorzugung der 'Röhrchenflächen' durch *Lepthyphantes pallidus* kompensiert. Da die Art als hygro- und ombrophil eingestuft wird (TRETZEL 1952; MILLER, OBTEL 1975), erscheint diese Präferenz nicht verwunderlich. Die *Agelenidae* wurden durch die PVC-Röhrchen so stark begünstigt, daß ihr Anteil an der Gesamtspinnendichte auf den entsprechenden Versuchsfeldern durchschnittlich 20,5% betrug (Tab.3). In allen vorangegangenen Jahren waren Dominanzwerte von 4 - 6% niemals überschritten worden. Mit besonders großem Erfolg hatte *Histoipona torpida* (Abb. 2 B) die Plastikröhrchen besiedelt.

4. Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen die positiven Einflüsse einer vermehrten Buchenstreu auf die Siedlungsdichten bodenlebender Spinnen. Auch ALBERT (1982) konnte in der mächtigen Streuauflage eines Sauerhumus-Buchenwaldes im Solling sehr viel höhere Spinnenabundanzen nachweisen, als sie in der nicht veränderten Laubstreu des Göttinger Waldes üblich sind. Noch deutlicher werden die negativen Auswirkungen einer fehlenden Streudecke für die Spinnengemeinschaft. Die hohen Schlüpfdichten einiger Dipterenfamilien (HÖVEMEYER 1985) sowie die offenbar nicht wesentlich veränderten Abundanzen von Collembolen auf den streufreien Flächen (WOLTERS 1985) legen den Schluß nahe, daß hier nicht das Nahrungsangebot, sondern strukturelle Faktoren (wahrscheinlich verbunden mit Änderungen des Mikroklimas) ausschlaggebend für die geringen Siedlungsdichten der Spinnen waren.

Die Bedeutung eines vielfältigen Strukturangebotes für die Spinnen des Waldbodens ergaben sich auch aus den Versuchen von BULTMAN u. UETZ (1982), die zeigen konnten, daß z.B. gerollte oder gebogene Streubestandteile in stärkerem Maße von Spinnen besiedelt wurden als ebene Blätter. So weisen auch die Ergebnisse der Versuche mit künstlich eingebrachten Strukturen, die nicht - wie die vermehrte Laubstreu - als Nahrungsgrundlage für potentielle Beuteorganismen von Spinnen dienen können, darauf hin, daß die verfügbaren Mikrohabitate, und damit die Möglichkeiten zum Anheften von Fangnetzen, begrenzende Faktoren für viele Spinnen des Kalkbuchenwaldes sind.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- ALBERT R., 1982: Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Spinnengesellschaften verschiedener Vegetationstypen im Hochsolling. Hochschulsig. Naturwiss. Biol. 16: 1-147.
BULTMAN T.L., UETZ G.W., 1982: Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. Oecologia 55: 34-41.
HÖVEMEYER K., 1985: Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. Diss. Univ. Göttingen.
MILLER F., OBTEL R., 1975: Soil surface spiders in a lowland forest. Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohem. 9: 1-40.
SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. Verh. Ges. Ökol. 17: 203-212.

- TRETZEL E., 1952: Zur Ökologie der Spinnen (Araneae). Autökologie der Arten im Raum Erlangen. Sitzungsber. Phys.- med. Soz. Erlangen 75: 36-131.
- WOLTERS V., 1985: Untersuchung zur Habitatbindung und Nahrungsbiologie der Springschwänze (Collembola) eines Laubwaldes unter besonderer Berücksichtigung ihrer Funktion in der Zersetzerkette. Diss. Univ. Göttingen.

Adresse

Dr. G. Stippich
Abteilung Ökologie
II. Zoologisches Institut
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

**Parasitoidgilden des Göttinger Waldes:
Zahl der Arten, Populationsschwankungen und Aggregation
(Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 15)**

Werner Ulrich

Synopsis

During 1981 - 1986 the parasitic *Hymenoptera* of a beech forest on limestone near Göttingen (West Germany) were studied using ground-photo-electrodes. The parasitoids were classified into eight guilds: parasitoids of miners, gall-makers, ectophytophages, sap-suckers, myceto- or saprophages, predators, egg parasitoids and obligatory hyperparasitoids. Although nearly 600 species could be identified, the collectors' (species accumulation) curves of this parasitoid guilds are linear. Probably there is no fixed upper limit in the number of species because local extinctions and immigrations cause fluctuations in the composition of the parasitoid fauna. The parasitoids of gall-makers and sap-suckers underwent pronounced density fluctuations. Species in the other guilds had a more constant abundance. The parasitoids of gall-makers, eggs and myceto- or saprophages showed a tendency towards aggregated distributions. This tendency could not be detected for the other guilds. A comparison of density fluctuation and aggregation supported the theoretical expectation that aggregated distributions tend to stabilize populations.

Aggregation, beech forest, collectors curves, density fluctuations, guilds, *Hymenoptera*, parasitoids.

1. Einführung

Seit 1980 läuft in einen Buchenwald auf Kalkgestein bei Göttingen ein Forschungsprogramm zur Ökosystemanalyse. Innerhalb dieses Projektes werden alle wichtigen Tiergruppen quantitativ erfaßt (SCHAEFER 1982, 1989). Die Bearbeitung der parasitoiden Hymenopteren konzentrierte sich dabei zunächst auf die Bestandsaufnahme sowie die Wirtsbeziehungen (ULRICH 1987 a,b). Nachfolgend sollen drei weitere wichtige Parameter zur Beschreibung der Schlupfwespenfauna diskutiert werden: die Zahl der Arten, die Populationsschwankungen und das Aggregationsverhalten der Wespen.

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Bei dem untersuchten Wald handelt es sich um einen submontanen fast reinen Bestand von Rotbuchen (*Fagus sylvatica*). Er liegt auf einem Kalksteinplateau (ca. 420 m ü.d.M.) in der Nähe Göttingens (vgl. SCHAEFER 1989). Pflanzensoziologisch ist der Wald als *Melico-Fagetum* Subassoziationsgruppe *Lathyrus vernus* ausgewiesen (DIERSCHKE, SONG 1982).

Zur Ermittlung von Artenzahlen und Populationsdichten der geflügelten Insekten werden seit 1981 Bodenphotoelektroden eingesetzt (nähere Angaben in ULRICH 1987a, 1988). Die taxonomische Bearbeitung der Schlupfwespen erfolgte generell auf Artniveau, allerdings war nur bei etwa der Hälfte der Arten eine genaue Determination möglich. Eine vorläufige Artenliste findet sich bei ULRICH (1987a). Die Populationsschwankungen wurden als Quotienten der maximalen und der minimalen Schlupfdichte errechnet. Fehlte eine Art in einem Jahr, wurde die untere Erfassungsgrenze als Dich-

te angenommen. Dieses Rechenverfahren führt bei einer Reihe von Arten zu einer Unterschätzung der tatsächlichen Fluktuation.

Die Aggregation wurde mit Hilfe des Lloyd-Index berechnet:

$$I = 1 + (s^2/\bar{x}^2) - 1/\bar{x}^2$$

mit $I < 1$: regelmäßige Verteilung, $I \approx 1$: zufällige Verteilung und $I > 1$: aggregierte Verteilung.

Die Berechnung erfolgte nur, wenn pro Jahr mehr als 10 Tiere einer Art gefangen wurden. Die Abb. 4 und 5 beruhen auf Durchschnittswerten der Jahre 1981 bis 1986.

3. Ergebnisse und Diskussion

Die parasitoiden Hautflügler befallen eine Vielzahl verschiedener Insekten- und Arachnidengruppen. Jedoch ist nicht nur das taxonomische Spektrum der Wirte sehr weit, auch in ökologischer Hinsicht werden (mit wenigen, allerdings wichtigen Ausnahmen) alle Nischen genutzt. Diese Diversität erschwert allgemeine ökologische Aussagen, etwa über die Ursachen von Populationsschwankungen oder bestimmten Parasitierungsraten. Daher ist es sinnvoll, die Parasitoide in kleinere biologisch einheitlichere Einheiten, sog. Gilden, zu unterteilen. Eine solche Klassifizierung erlaubt auch Vergleiche der Gilden untereinander und läßt weitergehende Analysen ihrer Strukturen und evolutiver Vorgänge zu. Die entomophagen Hautflügler des Göttinger Waldes wurden an Hand von Literatúrauswertungen und Zuchten folgenden Gilden zugeordnet:

- 1) Parasitoide von Minierern
(überwiegend Lepidopteren, Tenthrediniden und Curculioniden).
- 2) Parasitoide von Gallbildnern (Cecidomyiinae und Cynipidae).
- 3) Parasitoide von Ektophytophagen
(überwiegend Chrysomeliden, Lepidopteren und Symphyten).
- 4) Parasitoide von Pflanzensaftsaugern (Thysanopteren, Miriden, Homopteren).
- 5) Parasitoide von Myceto- oder Saprophagen
(fast ausschließlich boden-, pilz- oder totholzlebende Dipteren).
- 6) Parasitoide von Räubern (Miriden und Staphyliniden).
- 7) Parasitoide von Eiern (Spinnen- und Insekteneier).
- 8) Obligatorische Sekundärparasitoide.

3.1 Zahl der Arten

Insgesamt fanden sich bis 1986 etwa 600 Parasitoidarten in den Schlupffallen. Davon konnten ungefähr 500 Spezies einer der 8 Gilden zugeordnet werden. Da über die obligatorischen Hyperparasitoide wenig bekannt ist und alle Arten sehr selten sind (ihre Gesamtschlupfdichte beträgt im Durchschnitt weniger als 1 Tier/m² · a) wurde die Gilde in den nachfolgenden Analysen nicht berücksichtigt.

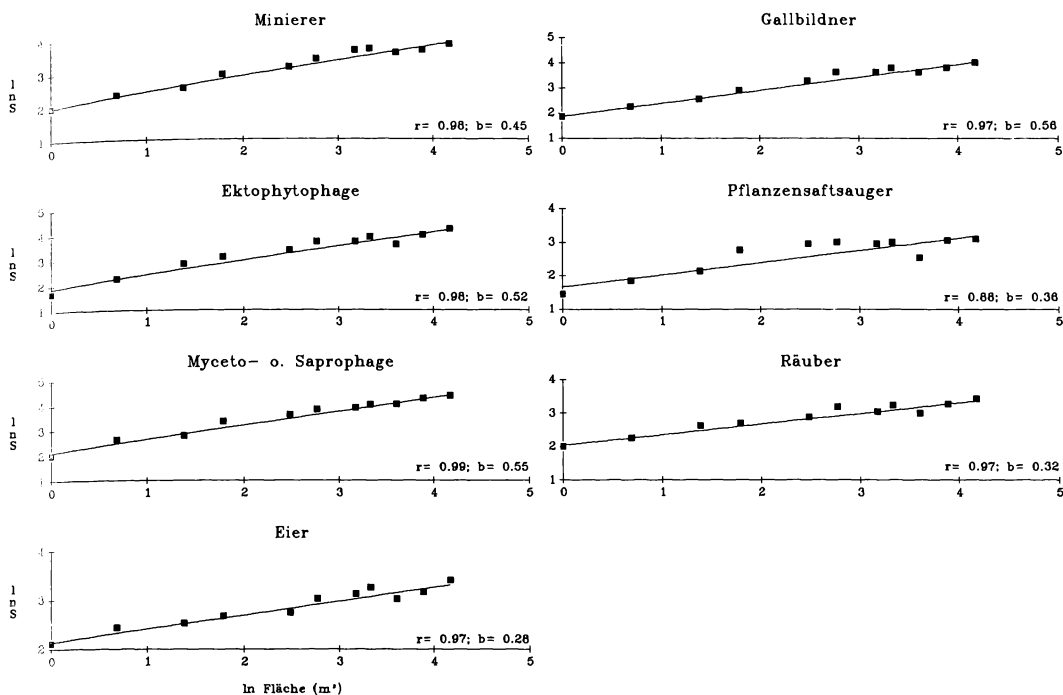


Abb. 1: Kollektorkurven der Parasitoidspezies des Göttinger Waldes (unterteilt nach der Wirtsgilde).

b : Steigung der Gerade, r : Produkt-Moment-Korrelationskoeffizient.

Zur Berechnung der Diversität und anderer ökologischer Parameter sollte die Gesamtzahl der Arten bekannt sein. Eklektorfänge erbringen jedoch in der Regel keine vollständige faunistische Erfassung eines Biotops. Deshalb werden häufig Schätzverfahren eingesetzt. Eine Methode ist die Erstellung von Kollektorkurven (vgl. PIELOU 1977). Die Funktion Artenzahl = f (abgefangener Fläche) sollte sich asymptotisch einem Maximalwert, der Gesamtzahl der Arten, nähern. Abb. 1 zeigt solche Kollektorkurven für 7 Parasitoidgilden des Göttinger Waldes. Bis 1986 wurden auf den Flächen zur Bestandserhebung insgesamt 65 m^2 abgefangen. Die Zahl der Arten, die auf dieser Fläche pro Gilde nachgewiesen wurde, schwankt zwischen 21 (Parasitoide von Pflanzensaftsaugern) und 75 (Parasitoide myceto- oder saprophager Dipteren). Bei den Kollektorkurven handelt es sich ausnahmslos um Exponentialfunktionen, deren Exponenten zwischen 0.28 und 0.56 liegen. Dabei fällt die positive Korrelation zwischen den Exponenten und der Zahl der Parasitoidarten pro Gilde auf. Die artenarmen Gilden (Eiparasitoide und solche, die Räuber oder Säftesauger befallen) zeigen wesentlich geringere Steigungen als die artenreichen (Parasitoide von Myceto- o. Saprophagen und Gallbildnern).

Diese unterschiedlichen Koeffizienten bedingen, daß auch nach 6 Jahren intensiver Fänge sich kein asymptotisches Verhalten der Funktionen erkennen läßt. Alle Datenpunkte liegen in sehr guter Näherung auf einer Geraden. Die Gesamtzahl der Spezies wurde daher bei keiner Gilde auch nur annähernd erfaßt. Kollektorkurven lassen auch Aussagen über die mittleren Abundanzen zu: Arten, die erst ab 50 m^2 abgefangener Fläche erfaßt werden, erreichen im Durchschnitt nur Dichten von $1/50 \text{ Tiere/m}^2 \cdot \text{a}$. Die Kurven zeigen, daß es eine Vielzahl solch seltener Arten in diesem Wald gibt. Mehr als 15% der Spezies gehören dieser Kategorie an. Geringe Dichten führen zu einer verstärkten Anfälligkeit für lokale Auslöschungen. Da 40% der Arten nur in einem Jahr gefangen wurden, scheinen

Fluktuationen im Bestand nicht selten und bei niedrigabundanten Spezies vielleicht sogar die Regel zu sein. Auf der anderen Seite erlaubt das lokale Aussterben einzelner Arten Einwanderungen anderer Arten aus benachbarten Biotopen. Es ist daher zu vermuten, daß die anhaltenden Steigungen der Funktionen nicht Ausdruck einer sehr hohen Zahl von Arten sind, die den Wald ständig bevölkern. Vielmehr dürften sie das Ergebnis von Schwankungen im Artenbestand selbst sein. Der Wald entspricht wahrscheinlich eher einem offenen System, in dem ständig Wechsel im Artenbestand vorkommen.

Diese Interpretation läßt es fraglich erscheinen, ob man innerhalb eines komplexeren Biotops wie einen Wald überhaupt von einer Gesamtzahl an Arten sprechen kann. Zumindest bei Gruppen wie den Hautflüglern, bei denen eine große Zahl seltener Arten vorkommen, erscheint es angemessener, stattdessen ein Konzept der 'durchschnittlichen jährlichen Artenzahl' zu entwickeln. Dazu müßten allerdings auch über andere Tiergruppen ähnliche Daten vorliegen.

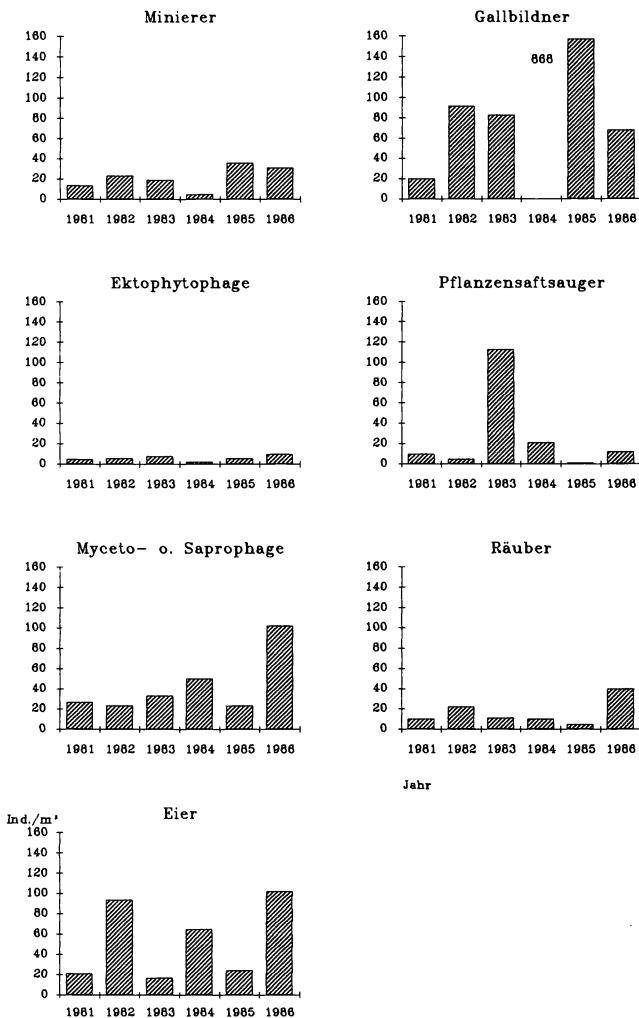


Abb. 2: Schlupfdichten (Ind./m²·a) für 7 Parasitoidgilden des Göttinger Waldes 1981 bis 1986.

3.2 Abundanzschwankungen

Abb. 2 zeigt die jährlichen Populationsdichten der 7 betrachteten Parasitoidgilden. Stärkere Populationsschwankungen kennzeichnen die Parasitoide der Gallbildner und Pflanzen-saftsauger. Ihre Dichten fluktuieren innerhalb des analysierten Zeitraumes um mehr als den Faktor 40. Die Populationsdichten der übrigen Gilden waren dagegen relativ konstant. Solche Gesamtbetrachtungen sagen wenig über die Dichteschwankungen der einzelnen Arten aus. Abb. 3 bringt daher eine prozentuale Auflistung der Spezies geordnet nach ihrer maximalen Fluktuation. Danach unterscheiden sich die Gilden deutlich. Während über 20% der Parasitoide von Gallbildnern um mehr als den Faktor 10 schwankten, zeichneten sich insbesondere die Ektophytophagen- und Saprothagengilden durch eine hohe Stabilität aus. Leider liegen nur für die wenigsten Wirte entsprechende Daten vor. Zumindest bei den Wespen, die Gallbildner befallen, decken sich die hohen Fluktuationen nur z.T. mit denen ihrer potentiellen Wirte (HÖVEMEYER 1985). Offenbar sind noch weitere Faktoren, insbesondere klimatische, ausschlaggebend.

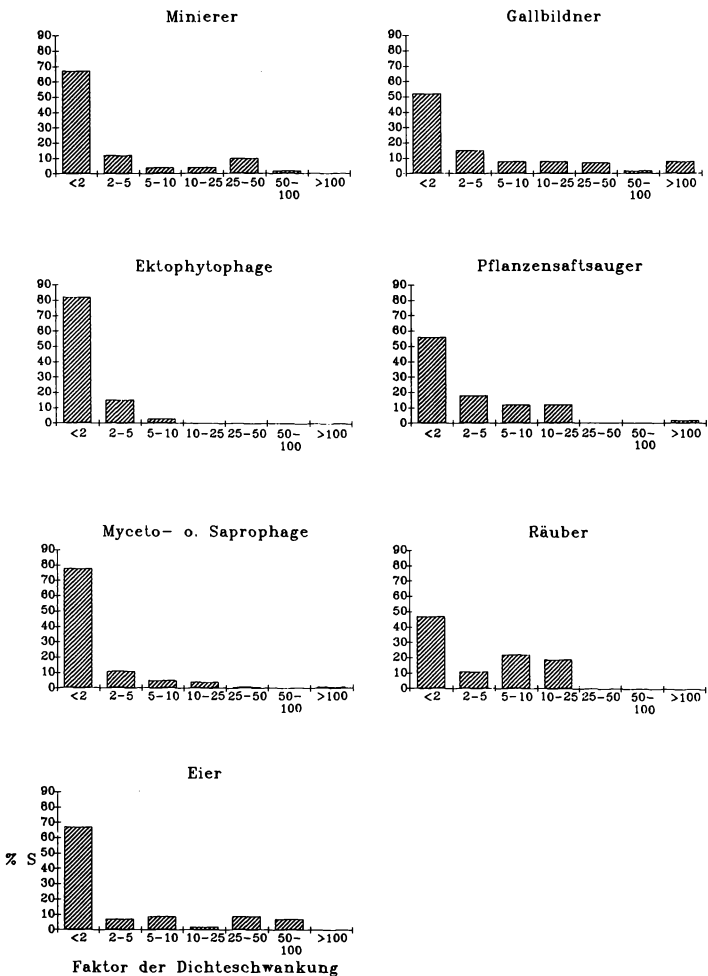


Abb. 3: Prozentuale Auflistung der maximalen Dichteschwankungen (1981 bis 1986) der Parasitoidarten des Göttinger Waldes (unterteilt nach der Wirtsgilde).

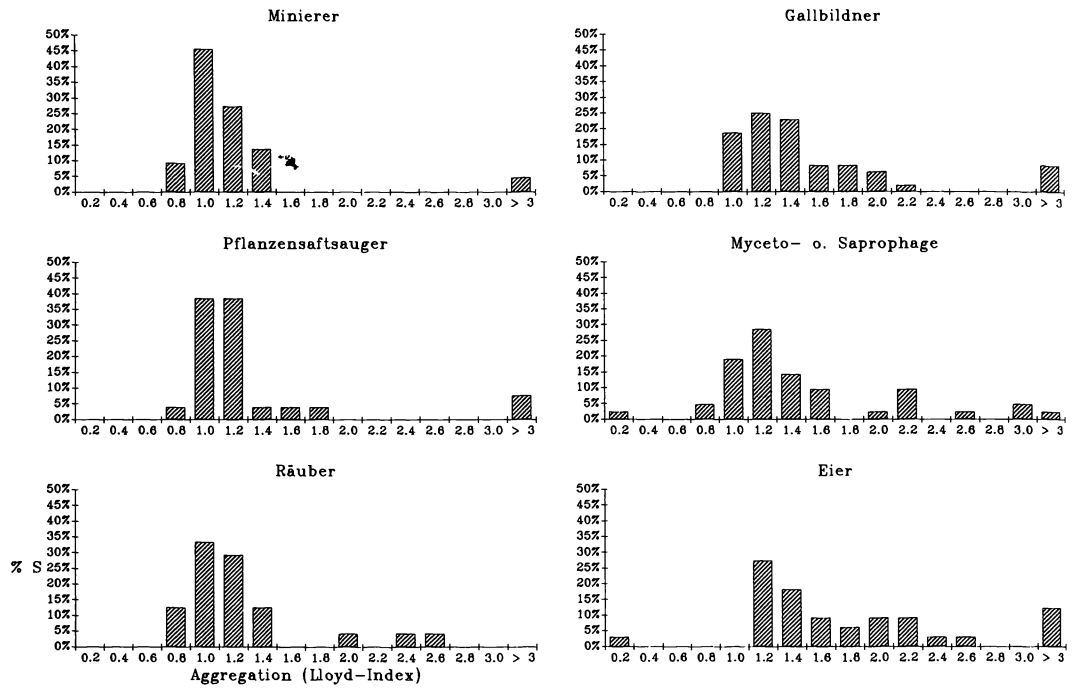


Abb. 4: Prozentuale Auflistung der Parasitoidarten des Göttinger Waldes (unterteilt nach der Wirtsgilde) an Hand der durchschnittlichen Aggregation (Mittelwert des Lloyd-Index von 1981 bis 1986).

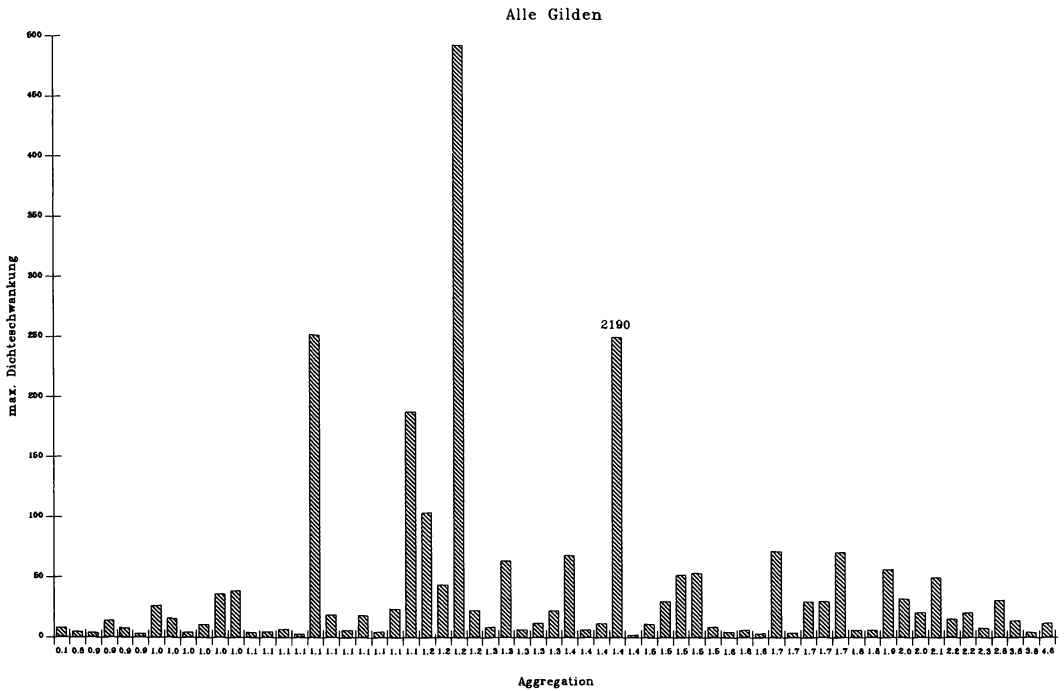


Abb. 5: Maximale Dichteschwankung und Aggregation. Zusammenfassung der Arten der 7 behandelten Parasitoidgilden des Göttinger Waldes.

3.3 Aggregation

Ein wichtiger ökologischer Parameter ist der Grad der Aggregation einer Art. Er hat bei räuberischen oder parasitoiden Insekten unter anderem Einfluß auf Suchstrategien, Ressourcenausnutzung, Populationsschwankungen und Geschlechterverhältnisse (HAMILTON 1967; HASSELL, MAY 1974; TAYLOR 1984; STEPHENS, KREBS 1986). Die betrachteten Parasitoidgilden lassen sich in bezug auf ihr Aggregationsverhalten in 2 Gruppen einteilen (Abb. 4). (Die Parasitoide der Ektophytophagen fehlen in der Abbildung, da ihre Seltenheit nur bei 4 Arten die Berechnung des Lloyd-Index zuließ). Die Entomophagen von Minierern, Pflanzensaftsaugern und Räubern haben nur eine geringe Tendenz zur Aggregation. Der größte Teil der Arten ist zufällig verteilt (Lloyd-Index 1). Bei den Schlupfwespen der Minerer ist dies eine Folge des Überwinterungsverhaltens: Die meisten Arten überwintern als Larve oder Puppe in der Wirtsmine und gelangen mit dem Blattfall auf den Boden. Die beobachtete Zufallsverteilung läßt daher nicht auf eine entsprechende Verteilung der Wirte schließen.

Die Arten der drei anderen Gilden zeigen eine deutliche Tendenz zur Aggregation. Bei den Parasitoiden der myceto- oder saprophagen Dipteren und der Eiparasitoide ist dies sicherlich eine Folge der gehäuften Verteilungen ihrer Wirte. Warum dagegen die Schlupfwespen der Gallbildner sich so deutlich von denen der anderen Endophytophagengilde (den Minierern) unterscheiden, mag an der Tatsache liegen, daß es unter den Gallbildnern mehr Krautschichtbewohner als unter den Minierern gibt. Der nivellierende Einfluß des herbstlichen Laubfalls wäre daher weniger ausgeprägt und die ungleiche Verteilung der Kräuter würde sich deutlicher auswirken.

In welcher Beziehung stehen die Parameter Aggregation und Populationsschwankung? Theoretische Überlegungen ergaben meist, daß aggregiert vorkommende Beute die Populationen von Räuber und Beute stabilisiert (TAYLOR 1984; CHESSON, MURDOCH 1986). Abb. 5 zeigt die Verhältnisse des Göttinger Waldes. Aufgetragen sind die maximalen Dichteschwankungen aller Arten zwischen 1981 und 1986, für die der Lloyd-Index berechnet werden konnte (Bedingung: es wurden mehr als 10 Tiere pro Jahr gefunden). Sehr hohe Fluktuationen hatten nur Arten mit mittleren Aggregationen (zwischen 1.1 und 1.6). 15% dieser Arten schwankten um mehr als den Faktor 100 und fast 30% fluktuierten um mehr als den Faktor 50. Dagegen kommen Schwankungen um mehr als den Faktor 100 bei den hochaggregierten Arten überhaupt nicht vor und solche über Faktor 50 nur bei 11%. Die Ergebnisse unterstützen somit die theoretischen Erwartungen.

Die Herrn Prof. K. Horstmann, R. Hinz und E. Diller haben freundlicherweise die Ichneumoniden des Göttinger Waldes determiniert. Herr H. Hilpert hat die Serphiden und einen Großteil der Diapriiden nachbestimmt.

Mit Unterstützung der Friedrich-Ebert-Stiftung und der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- CHESSON P.L., MURDOCH W.W., 1986: Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.* 127: 696-715.
- DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Die Vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihrer Umgebung im Göttinger Wald. *Kurzmitt. (SFB 135)* 1: 3-8.
- HAMILTON W.D., 1967: Extraordinary sex-ratios. *Science* 156: 477-488.
- HASSELL M.P., MAY R.M., 1974: Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 43: 567-594.
- HÖVEMEYER K., 1985: Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. Diss. Univ. Göttingen.

- PIELOU E.C., 1977: Mathematical Ecology. New York (Wiley).
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. *Drosera* '82: 75-84.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.
- STEPHENS D.W., KREBS J.R., 1986: Foraging Theory. Princeton (Princeton Univ. Press).
- TAYLOR R.J., 1984: Predation. New York (Chapman & Hall).
- ULRICH W., 1987a: Wirtsbeziehungen der parasitoiden Hautflügler in einem Kalkbuchenwald (Hymenoptera). *Zool. Jahrb. Syst.* 114: 303-342.
- ULRICH W., 1987b: Parasitoide und ihre Wirte in einem Kalkbuchenwald: Vergleiche zwischen den Artenzahlen. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Ang. Entomol.* 5: 36-39.
- ULRICH W., 1988: Welche Faktoren beeinflussen die Populationen und die Strukturen der Gemeinschaften von bodenlebenden parasitoiden Hymenopteren in einem Kalkbuchenwald. Diss. Univ. Göttingen.

Adresse

Dr. W. Ulrich
 Abteilung Ökologie
 II. Zool. Inst. Univ.
 Berliner Str. 28
 D-3400 Göttingen

Zur Nahrungsbiologie der Kleinsäuger im Kalkbuchenwald (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 16)

Michael Sayer

Synopsis

On a 1-ha plot of a *Lathyro-Fagetum* in the 'Göttinger Wald' small mammal populations were live-trapped during nine sampling periods between October 1982 and June 1984. *Apodemus flavicollis* (770 catches of 268 individuals) and *Clethrionomys glareolus* (408 of 129) made up 98% of total captures. Estimated population densities ranged from 15 (Oct. 1982) to > 130 (Nov. 1983) for *A. flavicollis* and from 2 (Oct. 1982) to 57 (Aug. 1983) for *C. glareolus*. In 1983, a year of medium beechmast, litter fall was recorded on the trapping grid. Mean beech seed density was 361 (217-574)/m², about 216 kcal/m² of endosperm being available to rodents. From different litter traps 29 (0-108) seeds/m² resp. 18.5 kcal/m² were obtained in 1982. The large surplus of beechnuts in 1983 caused high numbers of *A. flavicollis* in autumn 1983 and spring 1984. No increase in the *C. glareolus* population was found, though both species favorize beech seeds as food. Estimations of animal numbers - feeding on beechnuts only - suggest that both rodent species may take most of the seeds produced in non-mast years.

Apodemus, beech forest, *Clethrionomys*, seed predation, small mammals.

1. Einführung

Kleinsäuger spielen im Stoff- und Energiehaushalt der Waldökosysteme der gemäßigten Breiten eine untergeordnete Rolle (GOLLEY et al. 1975). Eine funktionelle Bedeutung könnte ihnen als Nutzer der Ressource 'Baumsamen' im Buchenwald zukommen, zumal nur wenige andere Arten diese qualitativ hochwertige, aber im Angebot stark schwankende Nahrungsquelle erschlossen haben.

2. Kleinsäugerfänge

2.1 Methoden

Zwischen Oktober 1982 und Juni 1984 wurden zu neun Terminen zwei- bis sechstägige Kleinsäugerfänge in einem 115jährigen *Lathyro-Fagetum* östlich von Göttingen durchgeführt. Eine Beschreibung des Untersuchungsgebietes gibt SCHAEFER (1989). Auf einem 1 ha großen Areal kamen wechselnde Anzahlen (36-150) von 'Longworth'-Lebendfallen an immer gleichen Stellen eines 10 x 10 m-Gitters zum Einsatz; nähere Angaben zu den Terminen sind in Tab. 1 aufgeführt. Zu Beginn jeder Fangperiode standen die Fallen 3-5 Tage lang aufgesperrt ('Anködern'); danach wurden sie abends geöffnet und frühmorgens verschlossen und kontrolliert. Zusätzlich erfolgte jeweils mindestens ein Fang tagsüber. Neu gefangene Tiere wurden markiert ('toe-clipping') und am Fangort wieder freigelassen. Als einfaches Schätzverfahren für die Größe der befangenen Population, das die Kalkulation

eines Standardfehlers ermöglicht, ist das gewichtete Mittel aufeinanderfolgender 'Petersen'-Schätzwerte (nach BEGON 1979) gewählt

$$N = \frac{\sum M_i \cdot n_i}{(\sum m_i) + 1}$$

wobei n_i = Anzahl gefangener Tiere, m_i = Anzahl gefangener Tiere mit Markierung;
 M_i = Summe vergebener Markierungen; N = geschätzte Populationsgröße
am jeweiligen (i) Fangtag bedeuten.

Tab. 1: Ergebnisse der Kleinsäugerzählungen mittels Lebendfang auf dem 1 ha großen Areal.

Jahr	1982	1983						1984
Fangperiode:	Okt	Mai	Jun	Aug	Sep	Nov	Mar	Jun
erster Tag:	25.	25.	26.	26.	28.	29.	30.	6.
(1)Anzahl Tage:	6	5	3	3	5	2	2	4
Anzahl Fallen:	136	100	72	100	100	36	100	100
(2)Anordnung:	G	G	Q	G	G	Q	G	G

<i>C. glareolus</i> :								
(3) $\sum M_i$	2	28	27	55	11	3	22	32
(4) $N \approx$	*	26	28	57	11	*	30	33
(5) $\pm SE$	*	3	6	7	4	*	*	5

<i>A. flavicollis</i> :								
(3) $\sum M_i$	19	42	26	37	46	48	43	93
(4) $N \approx$	16	41	24	36	55	134	49	93
(5) $\pm SE$	3	4	5	6	9	*	*	9

(1) Nur nächtliche Fänge.
(2) G = 10x10-m-Gitter; Q = 4 Fallenreihen.
(3) Summe markierter Individuen
(4) geschätzte Populationsgröße nach Wiederfängen.
(5) Standardfehler für Schätzung, soweit Berechnung möglich.
Vom 2.11.-6.11.1982 wurde die Umgebung des Areals gefangen; hier nicht aufgeführt.

2.2 Ergebnisse

In 3800 Fallennächten bzw. -tagen waren 1201 Kleinsäugerfänge zu verzeichnen. 19 *Sorex araneus* L., 1758 konnten nur tot aus den Fallen geborgen werden, *Microtus subterraneus* (DE SÉLYS LONGCHAMPS, 1836) trat in nur drei Exemplaren (4 Fänge) erstmalig im Juni 1984 auf der Fläche auf. 770 Fänge entfielen auf 268 *Apodemus flavicollis* MELCHIOR, 1834, 408 Fänge auf 129 *Clethrionomys glareolus* SCHREBER, 1780.

Tab. 1 ist zu entnehmen, daß im Herbst 1983 und im Frühjahr 1984 eine bedeutend höhere Zahl von *A. flavicollis* auf der Fangfläche vorhanden war als zu den entsprechenden Vorjahreszeiträumen. Dagegen läßt sich für *C. glareolus* kein Unterschied zwischen Oktober 1982 und September/November 1983 bzw. Mai/Juni 1983 und Juni 1984 erkennen.

Für beide Arten sind starke saisonale Schwankungen mit dem Auftreten der Jungtiere in zwei bis drei Kohorten üblich; diese könnten einen Vergleich zwischen den Jahren verzerren. Die Altersstruktur der Populationen ist aber zu den genannten Fangperioden vergleichbar (SAYER 1984). Auch andere Maße verdeutlichen die unterschiedliche Situation zwischen den genannten Terminen, so der relative Fangenerfolg (Abb.1), im Winter gefangene Jungtiere und das Ausmaß registrierter Winteraktivität (unpubl. Daten).

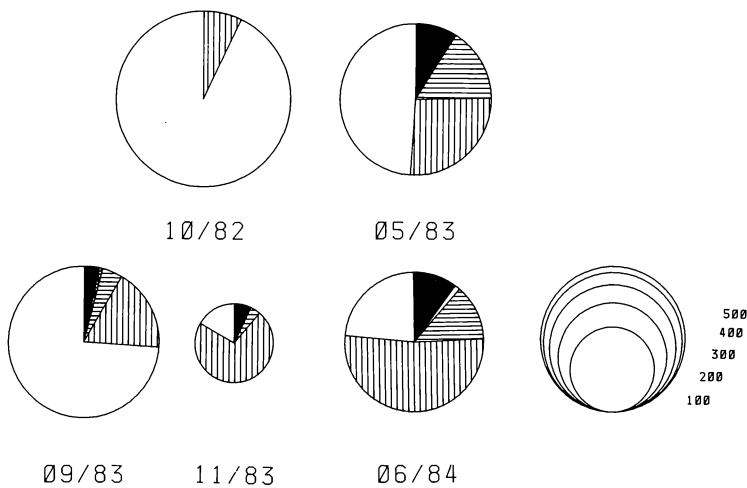


Abb. 1: Relativer Fangenerfolg für Herbst- und Frühjahrstermine: Fänge als %-Anteil der Fanggelegenhkeiten.
A. flavicollis (senkrechte), *C. glareolus* (waagrechte Schraffur). Schwarz: Ausfälle durch Schnecken.

3. Baumsamen

3.1 Methoden

In der Zeit von Juli 1983 bis zum Februar 1984 waren auf der Fangfläche zwanzig runde Auffangbehälter von 1 m² Grundfläche installiert, um den Bucheckernfall im sich ankündigenden 'Mastjahr' 1983 zu erfassen. Die aufgefangene Streu wurde zu drei Terminen entnommen, luftgetrocknet, handverlesen und gewogen bzw. gezählt. 10 dieser zufällig über die Fläche verteilten Parzellen erhielten die gesamte Streu zurück. Zum Vergleich mit den Vorjahren konnten Streufänge (Fraktion 'Früchte') und Trockengewichtsangaben aus Streufängen des Instituts für Forsteinrichtung und Ertragskunde der Universität Göttingen benutzt werden; diese Daten stammen aus 28 0.25-m²-großen Behältern, die in vier Reihen (Teilflächen A-D) neben der Kleinsäugerfangfläche postiert waren.

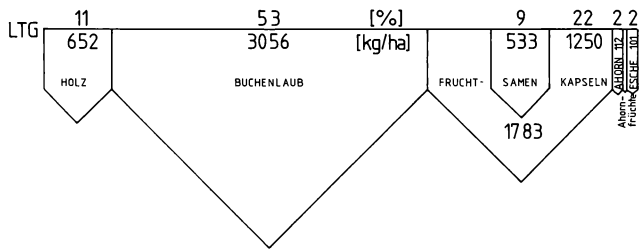


Abb. 2: Qualität und Quantität des Streufalls 1983.
 Streuauffang vom 28.7.83 bis 3.2.84 mittels 20 Behältern von 1 m² Grundfläche auf der Fangfläche. (LTG = Lufttrockengewicht, \triangle ungefähr TG + 5-8%).

3.2 Ergebnisse

Die Zusammensetzung des herbstlichen Streufalls 1983 ist Abb.2 zu entnehmen. Deutlich wird zum einen der große Gewichtsanteil der Fruchtkapseln gegenüber den Buchensamen; zum anderen zeigt sich, daß die übrigen Baumarten auf der Fangfläche nur von untergeordneter Bedeutung sind. Einen Vergleich über die Jahre 1981 - 1983 ermöglichen die Streufalldaten aus der Nachbarschaft der Fangfläche (Abb. 3). Bei insgesamt etwa gleichbleibendem Anteil 'Buche' (1981: 76%; 1982 und 1983: 79 %) an der aufgefangenen Streu ist 1983 der Buchenfruchtfall stark erhöht. Diese Vermehrung geht deutlich zu Lasten der Laubmenge. Machten 1981 Buchenfrüchte 0.65% des Streufalls aus, so waren es 1983 mehr als 23%. Das Verhältnis von Laubgewicht:Fruchtgewicht war mit 53:31% (vgl.Abb. 2) auf der Fangfläche eher noch enger. Beide Abbildungen veranschaulichen den Aufwand, den die Buchen zur Produktion nur vereinzelter Jungwuchses benötigen.

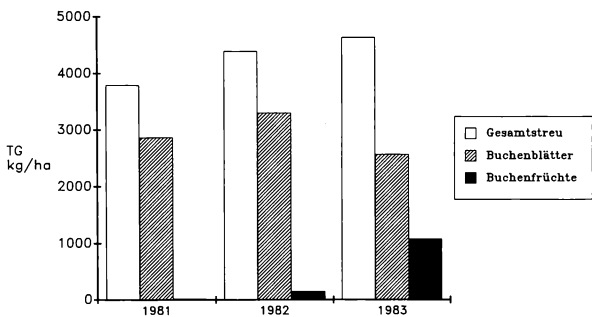


Abb. 3: Buchenstreuanteile von 1981-1983.
Streuauffang mittels 28 Behältern von 0.25 m² Grundfläche nahe der Fangfläche.

Zwischen 115 und 243 g/m² ($\bar{x} = 178.8$) Buchenfrüchte wurden 1983 aufgefangen, die Anzahlen Bucheckern lagen zwischen 217 und 574/m² ($\bar{x} = 361/m^2$). Für 1982 wurden Werte zwischen 0 und 108 Bucheckern/m² ($\bar{x} = 29/m^2$) bestimmt. Ähnliche Verhältnisse wie 1982 und 1983 zugrundegelegt (eine durchschnittliche 'gute' Buchecker wog 166 bzw. 159 mg), ergeben sich bei einem Gewichtsanteil der Fruchtkapseln von 70% 7.4 kg Bucheckern/ha bzw. 4.6 Bucheckern/m² für 1981. Tab.2 zeigt, daß die räumlichen Unterschiede in der Verteilung der Baumsamen bei verringertem Streufall größer werden, entsprechend der Beobachtung, daß in Nichtmastjahren nur einzelne Bäume fruchten.

Tab. 2: Räumliche und zeitliche Variabilität des Samenangebotes (Bucheckern/m²).

Jahr	Teilfläche A	Teilfläche D
1981	13.3	0.9
1982	44.6	8.1
1983	289	142

4. Diskussion

Über den betrachteten Zeitraum haben sich in der Streu starke Veränderungen des Samenangebotes ergeben: eine vorsichtige Kalkulation zeigt, daß 1983 und 1982 78fache bzw. 6fache Bucheckernanzahlen gegenüber 1981 vorlagen. Bucheckern stellen die winterliche Hauptnahrungsquelle für beide Nagerarten dar (NIETHAMMER 1978; VIRO, NIETHAMMER 1982).

4.1 Einfluß der Buche auf die Kleinsäuger

Im untersuchten System zog die als überwiegend granivor einzustufende (NIETHAMMER 1978) *A. flavicollis* Nutzen aus dem großen Bucheckernangebot im Herbst 1983: ihr Bestand war im darauffolgenden Frühjahr deutlich erhöht. Der Mechanismus dieser Reaktion lag in einer verlängerten und dann wieder früher einsetzenden Reproduktionsphase. Eine höhere Mortalität im strengeren Winter 1983/84 wurde durch die herbstlichen Zahlen mehr als kompensiert.

Aus den Fängen läßt sich für *C. glareolus* keine besondere Reaktion auf das gesteigerte Nahrungsangebot ersehen; vielmehr fällt ein krasser Rückgang in den Fängen von August zum September gerade in die Zeit des stärksten Fruchtfalls (80% der Bucheckern waren bis Anfang Oktober gefallen). Denkbar ist aber ein positiver Effekt auf die 1984er Population durch die Nutzung der noch zahlreich vorhandenen Baumsamen: Im Gelände konnten Rötelmäuse, insbesondere im Frühjahr 1984 auf der Fangfläche bei Fraß, Transport und Einlagerung der zahlreich vorhandenen Samen beobachtet werden. Dies zeigt, daß Buchensamen keineswegs nur Winternahrung mangels Alternativen darstellen, sondern ganzjährig eine attraktive Kost sind.

Für beide Arten sind positive Auswirkungen nach Mastjahren oftmals beschrieben worden; hervorgehoben sei hier eine zehnjährige Untersuchung von JENSEN (1982), der für einen dänischen Buchenwald das umgekehrte Bild beschreibt: *C. glareolus* reagierte jeweils positiv auf drei Jahre mit verstärktem Buchenfruchtfall, *A. flavicollis* dagegen nicht.

4.2 Einfluß der Kleinsäuger auf die Buche

Unter der Annahme, die Mäuse könnten alle Bucheckern auffinden und ernährten sich ausschließlich von diesen, ergeben sich die in Tab.3 dargestellten 'carrying capacities' für samenfressende Kleinsäuger. Berücksichtigt man die räumliche Variabilität (vgl. Tab.2), müssen bereits im Jahr 1982 'buckeckernfreie' Bereiche angenommen werden.

Tab. 3: Bucheckervorrat (BE) und Anzahl möglicher Nutzer in drei Jahren.

Vorrat:	1981	1982	1983
BE [kg/ha]	4.31	26.6	309.6
BE [kcal/m ²]	3006	18556	215977

'Kapazität' [Ind./ha · 180d]:

<i>A. flavicollis</i> (0.387 kcal/g · d)*	Körpergewicht (g)			
	<u>20</u>	22	133	1550
	<u>30</u>	14	89	1033
	<u>40</u>	11	67	775
<i>C. glareolus</i> (0.432 kcal/g · d)*	<u>10</u>	39	239	2777
	<u>20</u>	19	119	1388
	<u>30</u>	13	80	925

Oben: Streufalldaten nach GRODZINSKI u. SAWICKA-KAPUSTA (1970) in Energieangebot umgerechnet (BE: 6976 kcal/g).

Unten: Anzahl der Tiere, die in 180 Tagen (z.B. Nov.-April) alle Bucheckern verbrauchen würde.

* Artspezifischer Bedarf nach DROZDZ (1968).

In die Kalkulation sind 1983 ermittelte (SAYER 1984) 20-30% taube Bucheckern (Selbstbestäubung) oder durch andere Nutzer bereits vor dem Fall befallene Samen eingegangen. Deren Anteil war aber 1982 gegenüber 1983 eher erhöht: 24% (n=203) gegenüber 12% (n=7200) der Bucheckern entfielen auf den Tortriciden *Laspeyresia fagiglandana* Zell., ein nicht identifiziertes weiteres Fraßbild, sowie Vögel und arboreale Säuger. Daraus folgt, daß 1982 möglicherweise nur bis zu 50% der Bucheckern zur Verfügung standen, und der hypothetische 'Kapazitätswert' weiter zu verringern ist.

Die modellhafte Rechnung in Tab.3 zeigt auf, daß realistische Kleinsäugerbestände von 10-20 Individuen/ha in normalen Jahren als Samenräuber eine Reproduktion der Buche sehr stark einschränken können. Durch die Tatsache, daß in normalen Jahren nicht alle Buchen wenige, sondern nur wenige Bäume überhaupt Bucheckern produzieren (vgl. Tab.2), wird das Auffinden der Samen noch erleichtert: Geruchssinn, Orientierungsvermögen und Aktionsradius der Nager ermöglichen gerade die Nutzung fleckenhaft verteilter Ressourcen.

Reproduktion von Waldbäumen durch unregelmäßige Masten gilt als Defensivstrategie zur Abwehr von Samenräubern (SILVERTOWN 1980). Für Buchenmastjahre sind Anteile von < 10% (JENSEN 1982; NILSSON, WÄSTLJUNG 1987) angegeben, die von Vertebraten direkt genutzt werden. Dem stehen Werte von 30-100% (JENSEN 1982) für normale Jahre gegenüber.

Allerdings sind von 3303 ausgebrachten Buchensamen (auf 10 je 1 m² große Parzellen, s.o.) nur 7 als Keimlinge beobachtet worden, und von diesen haben nur 4 den Juni 1984 erlebt. Neben Wirbellosen üben zumindest die Rötelmäuse auch auf dieses Stadium einen Einfluß aus; sie waren im Frühjahr 1984 beim Fraß an Kotyledonen und Eintragen von ganzen Keimlingen zu beobachten. Die 'Sättigung' der Samenräuber durch das Überangebot bringt mit sich, daß die drastisch verringerte Anzahl von Jungbuchen der Nutzung durch eine vielköpfige Nagerpopulation ausgesetzt ist.

Beide Nagerarten legen Vorräte an, indem Bucheckern und anderes Material in Bauten und 'Verstecke' eingetragen werden. Möglicherweise sind unterschiedliche Strategien ("larder hoarding" bzw. "scatter hoarding" nach SMITH, REICHMAN 1984) eine Ursache für die beobachtete Entwicklung. Im Gegensatz zu JENSEN (1985) wurden im Göttinger Wald mehrfach große Lager bei *A. flavicollis* gefunden. Diese könnten bei strengeren winterlichen Bedingungen Vorteile gegenüber den bei *C. glareolus* festgestellten zahlreichen kleineren Ansammlungen bieten.

Gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

- BEGON M., 1979: Investigating animal abundance. London (Arnold).
DROZDZ A., 1968: Digestibility and assimilation of natural foods in small rodents. Acta Theriol. 11: 367-389.
GOLLEY F.B., PETRUSEWICZ K., RYSZKOWSKI L., 1975: Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge (Cambridge Univ. Press).
GRODZINSKI W., SAWICKA-KAPUSTA K., 1970: Energy values of tree seeds eaten by small mammals. Oikos 21: 52-58.
JENSEN T.S., 1982: Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. Oecologia 54: 184-192.
JENSEN T.S., 1985: Seed-seed predator interactions of european beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. Oikos 44: 149-156.

- NIETHAMMER J., 1978: *Apodemus flavicollis*. In: NIETHAMMER J., KRAPP F.: Handbuch der Säugetiere Europas Bd.1. Wiesbaden (Akademische Verlagsges.).
- NILSSON S.G., WÄSTLJUNG U., 1987: Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68: 260-265.
- SAYER M., 1984: Zur Populationsökologie und Nahrungsbiologie von Kleinsäugetern eines Laubwaldes. Diplomarb. Univ. Göttingen.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.
- SILVERTOWN J.W., 1980: The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linn. Soc.* 14: 235-250.
- SMITH C.C., REICHMAN O.J., 1984: The evolution of food caching by birds and mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 329-351.
- VIRO P., NIETHAMMER J., 1982: *Clethrionomys glareolus*. In: NIETHAMMER J., KRAPP F.: Handbuch der Säugetiere Europas Bd.2.I. Wiesbaden (Akad. Verlagsges.).

Adresse

Dipl.-Biol. M. Sayer
 Abteilung Ökologie
 II. Zoologisches Institut Univ.
 Berliner Str. 28
 D-3400 Göttingen

**Untersuchungen zur Ökologie semiaquatischer Evertebraten (*Turbellaria*,
Rotatoria, *Tardigrada*, *Harpacticoidea*)
in einem Kalkbuchenwald
(Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 17)**

Volker Büttner

Synopsis

The seasonal variation in the abundance of *Turbellaria*, *Rotatoria*, *Tardigrada* and *Harpacticoidea* was described using a modified O'Connor extraction technique (HEITKAMP, SCHAUERMANN 1982). The study site was a beech-wood soil on limestone in the vicinity of Göttingen (West Germany). The annual mean abundances were similar in the years 1981/82 and 1982/83 (*Rotatoria* 4900 ind/m², *Tardigrada* 4200 ind/m², *Harpacticoidea* 3900 ind/m², *Turbellaria* 860 ind/m²). The annual mean biomass in those years was 9 mg/m² for *Harpacticoidea*, 15 mg/m² for *Tardigrada*, 24 mg/m² for *Rotatoria* and 48 mg/m² for *Turbellaria*. Populations were influenced by temperature and soil moisture. The horizontal distribution was clustered and vertical distributions were mostly epedaphic. All groups inhabited the strata from the litter layer to a depth of 20 cm. However, *Harpacticoidea* and *Rotatoria* could perhaps survive in deeper soil layers.

Abundance, beech forest, biomass, *Harpacticoidea*, *Rotatoria*, soil fauna, vertical distribution, *Tardigrada*, *Turbellaria*.

1. Einführung

Im Rahmen des Forschungsprogramms 'Struktur und Funktion der semiaquatischen Bodenfauna im Göttinger Kalkbuchenwald' sollten erstmals über einen längeren Zeitraum hinweg (3 Jahre) Artenzusammensetzung, Lebenszyklen, Abundanzdynamik und populationsbestimmende Faktoren der freilebenden *Plathelminthes*, *Rotatoria*, *Tardigrada* und *Harpacticoidea* untersucht werden. Neben der Durchführung von Freilandexperimenten hatte dabei die Auswertung des umfangreichen biotischen und abiotischen Datenmaterials eine große Bedeutung.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich östlich von Göttingen an der Mackenröder Spitze auf einem Muschelkalkplateau in 417 m ü.d.M. Nähere Beschreibungen erfolgten bei MEIWES et al. (1981) sowie DIERSCHKE u. SONG (1982).

3. Methode

Die Probenahme bis mindestens 12 cm Tiefe wurde mit Stechzylindern von 5.5 cm Durchmesser vorgenommen. Der Bohrkern wurde am Ort einschließlich der Laubauflage in 3-cm-Abschnitte unterteilt. Es wurde eine modifizierte O'Connor-Naßextraktionsmethode angewendet (HEITKAMP, SCHAUERMANN 1982).

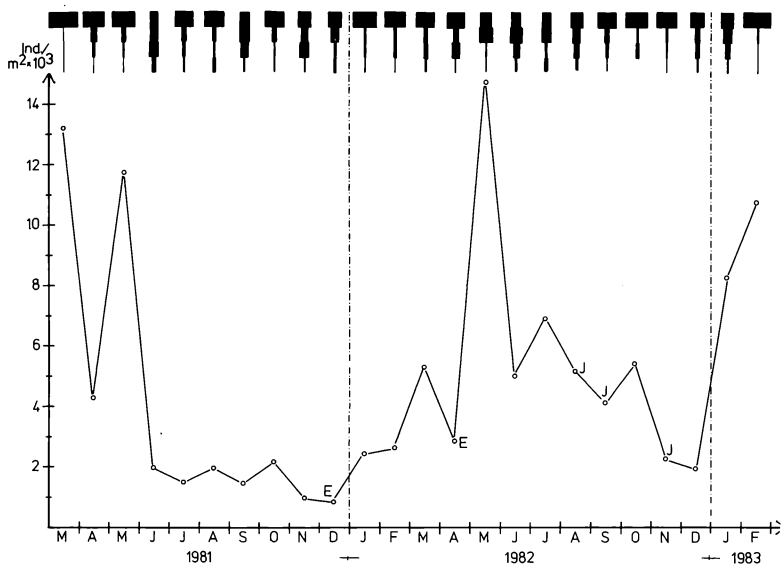


Abb. 2: Abundanzen und Tiefenverteilung der Rotatorien im Jahresgang (E = Eier, J = Juvenilstadien).

dominanten, nach Austrocknungsversuchen zur Enzystierung befähigten *Macrotrachela*-Gesellschaft geprägt wird (durchschnittlich 3000 Ind./m²). Bei den übrigen häufigeren *Bdelloidea* gibt es Minima am Jahresende und Maxima am Jahresanfang. Korrelationen mit der Bodentemperatur bei der nach *Macrotrachela intuda* häufigsten Spezies *Adineta barbata* deuten darauf hin, daß die Zunahme der Temperatur die Fortpflanzung induziert, was auch von DONNER (1952) vermutet wurde. Die *Monogononta* traten nur sporadisch auf: Selbst die häufigste Art *Encentrum tobyhannensis* erreicht nur eine maximale Dichte von 140 Ind./m². Bei Staunässe waren jedoch Dichten um 6000 Ind./m² möglich.

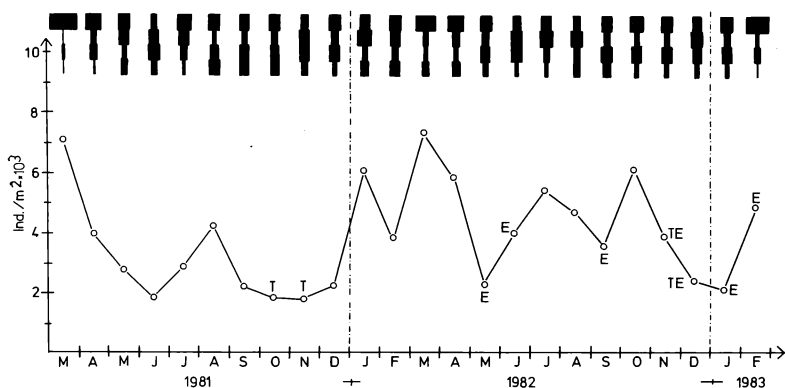


Abb. 3: Abundanzen und Tiefenverteilung der Tardigraden im Jahresgang (E = Eier, T = trüchtige Tiere).

4.3 Tardigrada

Artenliste: *Macrobiotus hufelandii*, *M. harmsworthi*, *Hypsibius tuberculatus*, *H. scoticus*.

Beim Abundanzverlauf (Abb. 3) konnte in beiden Jahresgängen eine gewisse Periodik festgestellt werden. Auf eine stetige Abnahme der Dichten im Frühjahr bis ca. 2000 Ind./m² folgt im Sommer ein Maximum und ein weiteres am Jahresbeginn mit 4000-7000 Ind./m². Bei einer durchschnittlichen Abundanz von 4200 Ind./m² beträgt die Biomasse etwa 15 mg/m². Bei den im Göttinger Kalkbuchenwald vertretenen Tardigraden scheint es sich um besonders adaptierte Formen zu handeln, denn zum einen ist Artenarmut kennzeichnend für Kalkböden (DASTYCH 1980), zum anderen sind nur wenige Spezies (überwiegend Macrobiotiden) bekannt, die über die Streu hinaus den Boden besiedeln (MIHELČIĆ 1967). Im Untersuchungsgebiet liegt die untere Verbreitungsgrenze bei 20 cm Tiefe. Das Vorkommen ist stark von der Struktur des Substrats (insbesondere bei Verschlammung oder Austrocknung) geprägt, was dadurch deutlich wird, daß Tardigraden als einzige Tiergruppe einen bestimmten Bodentyp (Terra fusca-Rendzina) bevorzugen. Entsprechend ihrer Tendenz zur euedaphischen Lebensweise scheint sich eine weitgehende Unempfindlichkeit gegenüber abiotischen Faktoren herausgebildet zu haben. Allerdings zeigt sich, daß langanhaltende Regenfälle, welche den Gasaustausch in den Bodenhohlräumen beeinflussen (MIHELČIĆ 1963), ebenso einen negativen Effekt auf die Population ausüben wie eine hohe Laubauflage und das Fehlen von Pflanzen, deren Wurzeln den Boden auflockern und damit zu einer besseren Sauerstoffversorgung führen. Negative Korrelationen mit der Temperatur deuten auf die bekannte Temperaturtoleranz der Tardigraden (s. BUCHSBAUM, MILNÉ 1960) sowie eine ausgeprägte Migration in höhergelegene Erdschichten in den Wintermonaten hin. Zumindest bei den Hypsibien erfolgt zu dieser Zeit die Eiablage.

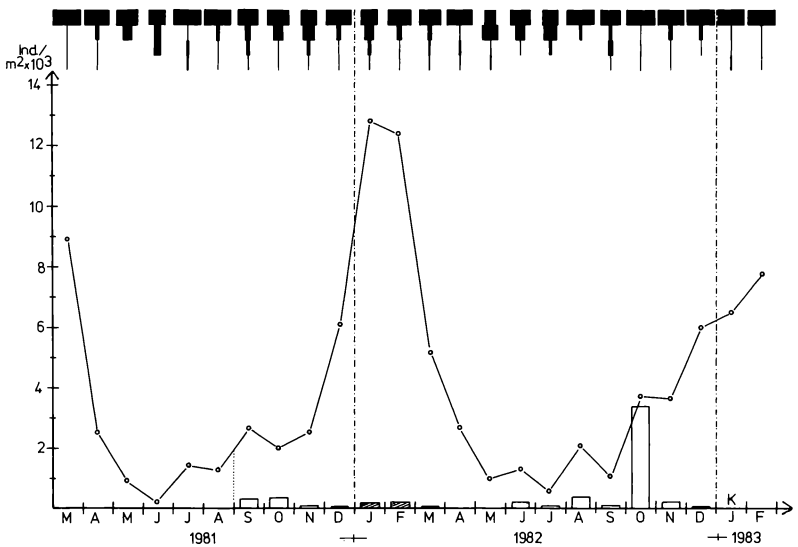


Abb. 4: Abundanzen und Tiefenverteilung der Harpacticiden im Jahresgang (□ = Anteile von Nauplii und Copepodidstadien, ▨ = Kopulae, Bearbeitung ab September 1981).

4.4 Harpacticoidea

Artenliste: *Maraenobiotus vej dovskyi*, *Epactophanes richardi*.

Die Abundanz der Harpacticiden (Abb. 4) war in den Wintermonaten am höchsten und erreichte im feuchten Jahr 1981/82 Werte von annähernd 20 000 Ind./m²; im trockenen Jahr 1982/83 wurden nur 6000-8000 Ind./m² gezählt. Die Individuenzahl sinkt etwa im Mai auf sehr niedrige Werte (um 1000 Ind./m² und z.T. erheblich darunter) zurück, was zu einer mittleren jährlichen Dichte von 3900 Ind./m² führt. Hohe Laubauflagen begünstigen allerdings auch im Sommer Dichten von über 40 000 Ind./m². Im Herbst (September/Okttober) ist die Zunahme der Dichte auf eine Reproduktionsperiode zurückzuführen. Zu dieser Zeit werden hohe Anteile von Nauplien und Copepodidstadien beobachtet, deren Abundanzen aber bald zurückgehen. Die deutliche Periodik, welche in ähnlicher Form auch von HEINIS (1910) und Kitazawa (unpubl.) nachgewiesen wurde, sowie signifikante Abhängigkeiten von Bodentemperatur und Wassergehalt lassen auf ein migratives Verhalten schließen. Dafür spricht auch, daß Harpacticiden relativ häufig unterhalb von 20 cm Tiefe angetroffen wurden. Die Biomasse ist auf Grund sehr niedriger Individualgewichte mit 9 mg/m² gering.

4.5 Tiefenverteilung

In Tab. 1 ist die Tiefenverteilung der untersuchten Tiergruppen dargestellt. Danach ist eine deutliche Abnahme der Dichte in tieferen Bodenstraten festzustellen. Da dieser Gradient bei den Tardigraden weniger stark ausgeprägt ist, können sie als euedaphisch eingestuft werden.

Tab. 1: Tiefenverteilung der semiaquatischen Fauna (Jahresdurchschnittswerte in %).

Tiefen in cm	0-3	3-6	6-9	9-12
<i>Harpacticoidea</i>	74	19	5	3
<i>Rotatoria</i>	58	21	15	7
<i>Turbellaria</i>	50	28	18	5
<i>Tardigrada</i>	38	24	23	16

Literatur

BUCHSBAUM R., MILNÉ L., 1960: Tardigrada. Knaurs Tierreich in Farben, Niedere Tiere. Droemersch Verlagsanst.: 183-184.
DASTYCH H., 1980: Tardigrades from the Tatra National Park. Polska Akad. Nauk Zakland Zool. Syst. I Dóswiadc. Monogr. Fauny Polski 9: 1-227.
DIERSCHKE H., SONG Y., 1982: Die Vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihrer Umgebung. Kurzzmitt. SFB 135 1: 3-8.
DONNER J., 1952: Bodenrotatorien im Winter. Mikrokosmos 42: 29-33.
HEINIS F., 1910: Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden, Rotatorien und Tardigraden. Arch. Hydrobiol. 5: 136-166.
HEITKAMP U., SCHAUERMANN J., 1982: Modifikationen zur Substratextraktion der Enchytraeidae mit einer Wassertauchmethode. Kurzzmitt. SFB 135 1: 33-38.
LUTHER A., 1960: Die Turbellarien Ostfennoskandiens. Fauna Fenn. 7: 1-155.

- MEIWES K.J., BEESE F., PRENZEL J., 1981: Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. Mitt. Dt. bodenk. Ges. 32: 609-622.
- MIHELČIČ F., 1963: Können Tardigraden im Boden leben? Pedobiologia 2: 96-101.
- MIHELČIČ F., 1967: Der Boden als Wohnraum für Tardigraden. An. Edafol. Agrobiol. 26: 145-157.
- SCHULTE H., 1954: Beiträge zur Ökologie und Systematik der Bodenrotatorien. Zool Jb. (Syst.) 6: 497-617.

Adresse

Dr. V. Büttner
2. Zoologisches Institut
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

Ökologie der Enchytraeiden, Aeolosomatiden und Tubificiden (*Annelida, Oligochaeta*) des Göttinger Kalkbuchenwaldes (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 18)

Andreas Mellin

Synopsis

Enchytraeid, Aeolosomatid and Tubificid populations were studied in a beech forest on limestone from March 1981 to March 1982. The mean annual population density of Enchytraeids, Aeolosomatids and Tubificids in the litter and upper 12 cm of soil was 20200 ind/m², 1050 ind/m² and 353 ind/m². The mean biomass was estimated to be 0.7 g, 0.7 mg and 9.43 mg dry weight per m² respectively. Total numbers revealed a general picture of high values in late autumn to winter, which gradually decreased through summer because of decreasing moisture and increasing temperature. The detailed evaluation of results is based on the dominant species *Stercutus niveus* and *Cernosvitoviella atrata*.

Abundance, *Aeolosomatidae*, beech forest, biomass, *Enchytraeidae*, *Tubificidae*, vertical distribution

1. Einführung

Ungefähr seit Mitte des 19. Jahrhunderts sind Enchytraeiden als Taxon des Edaphons bekannt (HENLE 1837, VEJDOVSKY 1877). Die in verschiedenen Lebensräumen ermittelten Dichten der Enchytraeiden liegen zwischen 5700 und 290000 Ind./m² (PEACHEY 1963, KAIRESALO 1978). Der Biomasseanteil des Taxons an der edaphischen Fauna beträgt 1 bis 5% (MÖLLER 1969, ABRAHAMSEN 1973).

Die Erforschung der Aeolosomatiden begann im Jahre 1831 mit der Entdeckung und Beschreibung mehrerer *Aeolosoma*-Arten durch EHRENBERG, gefolgt von Untersuchungen über Morphologie (DITLEVSEN 1904), Systematik (HÄMMERLING 1924) und Fortpflanzungsbiologie (MICHAELSEN 1929). Mit Ausnahme einiger Angaben in den morphologisch-systematischen Arbeiten von BRINKHURST (1962) und BUNKE (1967) existieren keine ökologischen Daten über das Taxon.

Bei dem im Göttinger Kalkbuchenwald nachgewiesenen Tubificiden *Rhyacodrilus falciformis* handelt es sich um eine Art, die bisher nur aus limnischen bzw. marinen Biotopen bekannt war (BRINKHURST 1963, 1984). Für die Spezies ist ein terrestrisches Vorkommen noch nicht belegt.

2. Methode

Zwischen März 1981 und März 1982 wurden im Göttinger Kalkbuchenwald (vgl. SCHAEFER 1989) in zweiwöchentlichem Rhythmus mit einem Stechzylinder (Ø 5.5 cm) je 12 Bodenmonolithe entnommen. Die in 3-cm-Abschnitte zerlegten Monolithe wurden nach dem Naßextraktionsverfahren von O'CONNOR (1962, modifiziert von HEITKAMP u. SCHAUERMANN 1982) ausgetrieben. Die Bestimmung der Taxa erfolgte nach den Determinationskriterien von NIELSEN u. CHRISTENSEN (1959), BRINKHURST (1963) sowie BUNKE (1967).

3. Ergebnisse

3.1 Abundanzdynamik

Für die Enchytraeiden wurde im Untersuchungszeitraum eine mittlere Abundanz von 20200 Ind./m² festgestellt (MELLIN 1982). Der Abundanzverlauf wies eine deutliche Abhängigkeit von Niederschlägen und Temperaturen (A₀-Horizont) im Jahresgang auf (Abb. 1). Zu den im Untersuchungszeitraum zwischen 5.4 und 6.4 schwankenden pH-Werten

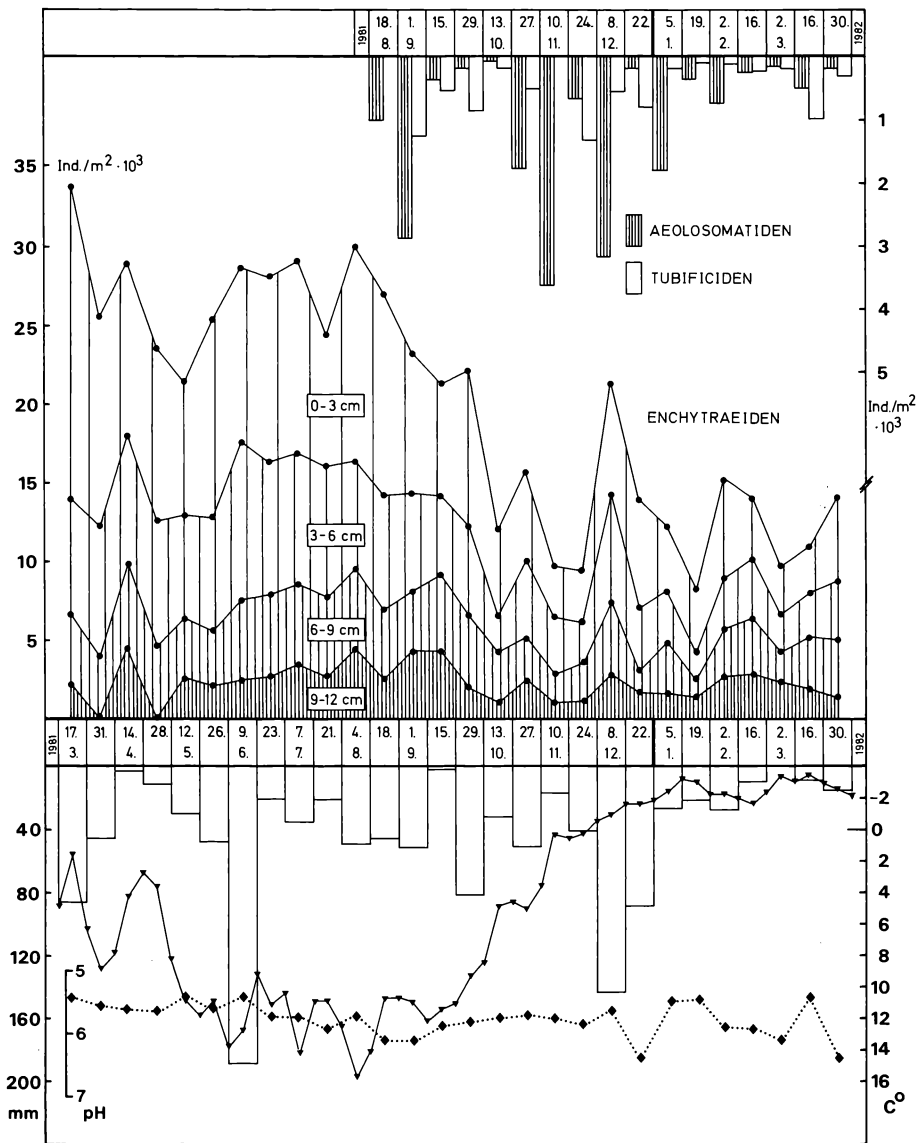


Abb. 1: Abundanzdynamik der Enchytraeiden (Mitte), Aeolosomatiden und Tubificiden (oben) im Göttinger Kalkbuchenwald von März 1981 bis März 1982 in Gegenüberstellung zum Verlauf von Niederschlag (Balken), Temperatur (Dreiecke) und pH-Wert (Rauten).

war der Dichteverlauf der Enchytraeiden hoch signifikant negativ korreliert. Ähnliche Ergebnisse ermittelte O'CONNOR (1967).

Nahezu 68% aller Enchytraeiden konzentrierten sich auf die obersten 6 cm des Bodens. Tiefenproben bis 30 cm zeigten, daß sich maximal 10% der Enchytraeiden im Horizont von 12 bis 30 cm aufhielten. Bei abnehmender Feuchte und steigender Temperatur war eine ausgeprägte, abwärts gerichtete Migration zu beobachten. Deutlich kam die Vertikalbewegung in den relativ trockenen Monaten April, Juli und September zum Ausdruck (Abb. 1). Entsprechende Vertikalwanderungen wurden auch von PEACHEY (1963) und SPRINGETT (1970) nachgewiesen. Bei gefrorenem Oberboden, zwischen Dezember und März, erfolgte eine Zunahme der Enchytraeiden in den unteren Straten. Für die Maxima im obersten Bodenhorizont (0-3 cm) während dieses Zeitraums war vor allem *Stercutus niveus* verantwortlich.

Die Aeolosomatiden erreichten in der Zeit von August 1981 bis März 1982 eine mittlere Abundanz von 1050 Ind./m² mit einem Maximum von 3674 Ind./m² (Abb. 1). Eine signifikante Korrelation der Abundanzen mit abiotischen Faktoren war nicht nachweisbar.

Der Tubificide *Rhyacodrilus falciformis* erreichte im Untersuchungszeitraum eine mittlere Individuendichte von 353 Tieren pro m², mit einem Maximum von 1200 Ind./m² im November 1981 (Abb. 1). Eine eindeutige Abhängigkeit der Abundanzen von abiotischen Faktoren konnte nicht nachgewiesen werden.

3.2 Biomasse

Die Biomassekurven der untersuchten Taxa folgten im wesentlichen den Abundanzverläufen. Im Vergleich zu den Enchytraeiden mit einer durchschnittlichen Biomasse von 0.7 g TG/m² (MELLIN 1982) erreichten die Aeolosomatiden im Jahresmittel 0.7 mg TG/m² und der Tubificide 9.43 mg TG/m². Ähnliche Biomassen für Enchytraeiden bei vergleichbaren Abundanzen (21840 Ind./m²) wurden von O'Connor (unpubl.) mit 0.513 g TG/m² ermittelt. Vergleichbare Werte aus terrestrischen Ökosystemen für Aeolosomatiden und Tubificiden fehlen.

3.3 Phänologie der dominanten Arten

Im Untersuchungszeitraum setzten sich die Taxa aus 37 Enchytraeidenpezies, drei Aeolosomatidenarten (mit der dominanten Art *A. niveum*) und dem Tubificiden *Rhyacodrilus falciformis* zusammen. Höchste Abundanzanteile hatten die Arten des Genus *Achaeta* mit über 42%, die Spezies der Gattung *Fridericia* mit 15%, *Stercutus niveus* mit mehr als 13% sowie *Cernosvitoviella atrata* mit 7.5%.

In seiner Untersuchung über die Ökologie von Enchytraeiden ermittelte O'CONNOR (1957), daß *Achaeta*-Arten organisch reiche Böden bevorzugen. Hieraus erklärt sich die Dominanz des Genus *Achaeta* im Kalkbuchenwald. Nach den Präferenda ist *Cernosvitoviella atrata* eine euryöke Art. Die relative Unabhängigkeit von Witterungseinflüssen und Bodenfaktoren kommt in nicht signifikanten Korrelationen mit Temperatur, Niederschlag, pH-Wertverlauf und Wassergehalt zum Ausdruck.

Im Kalkbuchenwald sind Bodenfeuchte bzw. Feuchtegradienten ein teilweise begrenzender Faktor für *C. atrata*. Das Optimum liegt offensichtlich im euedaphischen Bereich, wenngleich Anfang Februar nahezu 70% aller Individuen im A₀-Horizont anzutreffen wa-

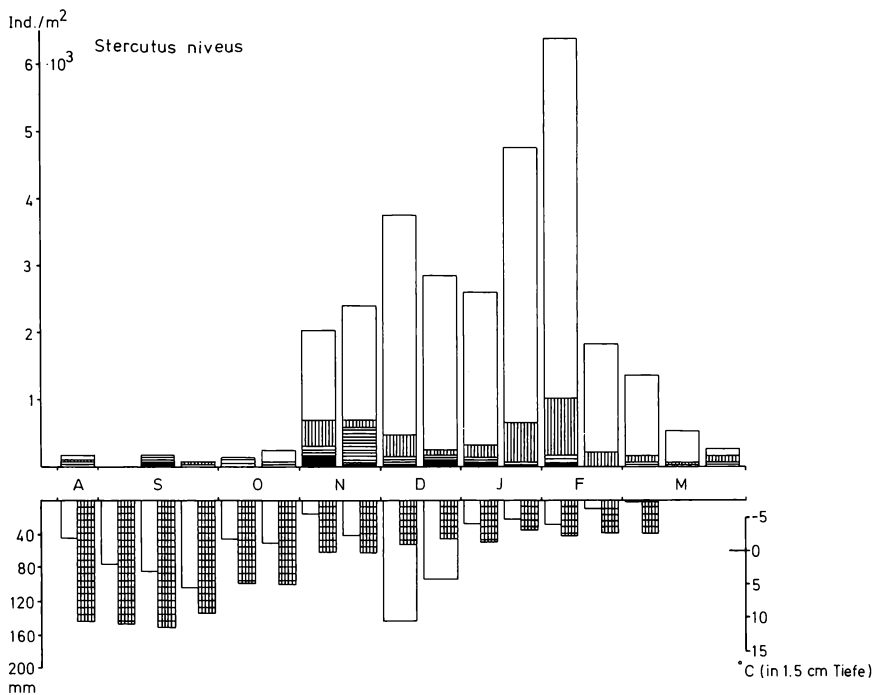


Abb. 2: Vertikalverteilung von *Stercutus niveus* im Jahresverlauf in Abhängigkeit von Niederschlag (Balken) und Temperatur (kariert) (0-3 cm: weiß, 3-6 cm: senkrecht schraffiert, 6-9 cm: waagrecht schraffiert, 9-12 cm: schwarz).

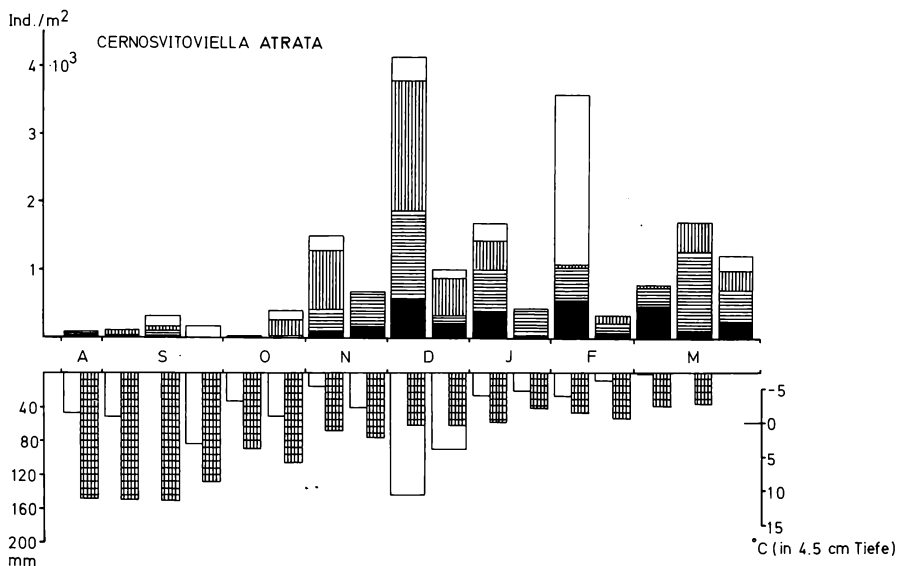


Abb. 3: Vertikalverteilung von *Cernovitoviella atrata* in Abhängigkeit von Niederschlag und Temperatur. Weitere Erläuterungen s. Abb. 2.

ren (Abb. 2). Geschlechtsreife Individuen traten während des gesamten Untersuchungszeitraumes auf. Danach ist die Art polyvoltin.

Wie aus Abb. 3 zu entnehmen ist, kann *Stercutus niveus* Mich. als epedaphischer Enchytraeide bezeichnet werden, da ca. 80% aller Individuen im obersten Stratum auftraten. Das Präferendum ist damit eindeutig auf die nährstoffreichste Schicht konzentriert. Nach dem Auftreten im durchfrorenen Boden von Dezember bis Februar handelt es sich bei *S. niveus* um eine kälteresistente Spezies (DOSZA-FARKAS 1973). Bestätigt wird dies durch eine negativ korrelierte Abhängigkeit von der Temperatur. Die Abhängigkeit zwischen den Abundanzen der Art und dem Niederschlag war nicht signifikant. Dies bedeutet, daß die Spezies erst dann mit Dichteänderungen reagiert, wenn sich ein stabiler Feuchtgradient ausgebildet hat; die positiv signifikante Korrelation zum Wassergehalt verdeutlicht diese Aussage. Geschlechtsreife Individuen waren nur zwischen August und September 1981 zu beobachten. Demnach ist *Stercutus niveus* eine univoltine, euryhygrische und eurytherme Art, die ihr Präferendum im Epedaphon hat.

Literatur

- ABRAHAMSEN G., 1973: Biomass and body-surface area of populations of Enchytraeidae and Lumbricidae. *Pedobiologia* 13: 28-39.
- BRINKHURST R.O., 1962: A check-list of British-Oligochaeta. *Proc. Zool. Soc. London* 138: 317-330.
- BRINKHURST R.O., 1963: Taxonomical studies on the Tubificidae (Annelida, Oligochaeta). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 48: 7-89.
- BRINKHURST R.O., 1984: A revision of the Tubificidae and Lycoridae (Annelida, Oligochaeta) known from Lake Baikal. *Can. J. Zool.* 62: 494-509.
- BUNKE D., 1967: Zur Morphologie und Systematik der Aeolosomatidae BEDDARD 1885 und Potamodrilidae n. fam. (Oligochaeta). *Zool. Jb. Syst.* 94: 187-368.
- DITLEVSEN A., 1904: Studien an Oligochaeten. *Z. Wiss. Zool.* 77 398-480.
- DOSZA-FARKAS K., 1973: Communications Breves. Some preliminary data on the frost tolerance of Enchytraeidae. *Opusc. Zool. Budapest* 12: 95-97.
- EHRENBERG G., 1831: *Symbolae physicae*. Berolini: 1828-1831.
- HÄMMERLING I., 1924: Die ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration bei *Aeolosoma hemprichi*. *Zool. Jb. Physiol.* 41: 581-656.
- HEITKAMP U., SCHAUERMANN J., 1982: Modifikation zur Substratextraktion der Enchytraeidae mit einer Wassertauchmethode. *Kurzmitt. SFB 135* 1: 33-38.
- HENLE H., 1837: Über Enchytraeus, eine neue Annelidengattung. *Arch. Anat. Physiol.* 74: 3-27.
- KAIRESALO P., 1978: Ecology of Enchytraeids in meadow forest soil in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 15: 210-220.
- MELLIN A., 1982: Untersuchungen zur Ökologie von Enchytraeiden und Aeolosomatiden des Göttinger Kalkbuchenwaldes. *Kurzmitt. SFB 135* 1: 39-45.
- MICHAELSEN W., 1929: Zur Stammesgeschichte der Oligochaeten. *Z. Wiss. Zool.* 134: 697-716.
- MÖLLER F., 1969: Ökologische Untersuchungen an terricolen Enchytraeiden Populationen. *Pedobiologia* 9: 114-119.
- NIELSEN C.O., CHRISTENSEN B., 1959: Studies on Enchytraeidae. 7. Critical revision and taxonomy of European species. *Nat. Jutlandica* 8-9: 1-160.
- O'CONNOR F.B., 1957: An ecological study of the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos* 8: 161-199.
- O'CONNOR F.B., 1962: The extraction of Enchytraeidae from soil. *Progr. Soil Zool.*: 279-285.
- O'CONNOR F.B., 1967: The Enchytraeidae: 213-257. In: (Ed. BURGESS A., RAW F.): *Soil Biology*, London (Academic Press).
- PEACHEY J.E., 1963: Studies on the Enchytraeidae of moorland soil. *Pedobiologia* 2: 81-95.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.
- SPRINGETT J.A., 1970: Vertical movement of Enchytraeidae in moorland soils. *Oikos* 21: 16-21.
- VEJDOVSKY F., 1877: Zur Anatomik und Systematik der Enchytraeiden. *Sitzb. K. Böhm. Ges. Prag* 1: 53-68.

Adresse

Dipl.-Biol. A. Mellin
II. Zoologisches Institut und Museum Univ.
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

**Modelling of energy flow in forest decomposer communities
(Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 19)**

David H. Wise

Synopsis

Ein vorläufiges Modell für den Energiefluß in der Zersetzer-Gemeinschaft eines Waldbodens wird durch Simulationen auf Schlüssigkeit geprüft. Das Modell besteht aus drei Steuergrößen ('driving variables'; Laubstreufall der Buche, Laubstreufall anderer Baumarten, Temperatur der Streuschicht und des Bodens) sowie neun dynamischen Zustandsvariablen ('dynamic state variables'; Laubstreu, Saprophage und Zoophage). Raten der Veränderung der Zustandsvariablen werden durch nichtlineare Differentialgleichungen beschrieben. Werte für maximale Konsumptionsraten, Assimilationseffizienz, Respirationsraten und Korrekturfaktoren für Temperaturabhängigkeit wurden der Literatur entnommen. Als Lösung in seiner ursprünglichen Konfiguration ergab das Modell für die Zustandsvariablen Vorhersagen der Dichte, die nahe an den Durchschnittswerten für einen Kalkbuchenwald bei Göttingen lagen. Das Modell war jedoch sehr empfindlich gegenüber geringfügigen Änderungen in Parametern des Energieflusses, eine Eigenschaft, die die Anwendung des Modells in seiner jetzigen Form einschränkt. Diese Sensitivität wird diskutiert im Hinblick auf den verwendeten Modellansatz und auf die Entwicklung eines realistischeren Modells für den Energiefluß in der Zersetzerkette von Wäldern.

Computer simulation, energy flow, forest decomposer communities, mathematical modelling, sensitivity analysis.

1. Introduction

Ecologists increasingly have advocated mathematical modelling as a tool to summarize, examine and develop hypotheses about complex ecological systems. WIEGERT (1979), for example, has proposed that mathematical modelling of population processes can improve our understanding of ecosystem phenomena such as energy flow and nutrient cycling. Two major types of systems models are used in ecological research:

- Multiple regression models. Their primary goal is prediction of a particular system's future state from empirically confirmed past patterns. Regression models do not necessarily incorporate explicit hypotheses about the processes underlying the correlations between variables that comprise the model.
- Functional models. The motivation behind their development is uncovering unforeseen implications, or consequences, of carefully specified ecological hypotheses. Understanding the relationships between basic processes, rather than generating accurate site-specific predictions, is the primary objective. As with regression models, comparing the behaviour of real systems with the model's predictions constitutes the main avenue of validation.

Functional modelling is the focus of the research addressed in this paper. This approach to modelling complex ecological systems is relatively recent and has not been done frequently with litter-soil communities. However, a few ecologists have attempted to model such decomposer systems. GIST and CROSSLEY (1975) constructed a linear, ten-compartment model to describe the flow of calcium and potassium through the invertebrate food web of a leaf-litter community. Radiotracer studies provided estimates of rates of exchange between some compartments. Data on feeding habits and the influence of temperature on activity and reproduction were taken from the scientific literature. Simulation studies with the model revealed that, in terms of their influence on rates of flux of these two nutrients, collembolans and cryptostigmatid mites were the most important saprovores, and spiders and mesostigmatid mites were the major predators in this litter community.

Gist and Crossley's model consists of linear differential equations - the simplest ones to handle mathematically. O'NEILL (1971) and WIEGERT (1975) argue that non-linear equations more realistically represent the biological processes in decomposer systems. An example of this approach is the sub-model describing the decomposers in the terrestrial ecological energy model (TEEM) of the eastern deciduous forest biome section of the US IBP (SHUGART et al. 1974). This model describes energy transfers within a *Liriodendron* forest. In the decomposition sub-model the fauna account directly for only about 5% of the loss of energy from the forest floor. However, computer simulations with the model suggest that removing the fauna from the system would produce a 20% increase in the amount of standing litter. Generation of such non-intuitive predictions is one of mathematical modelling's strengths as a research tool. Shugart and his co-authors point out that behavior of the TEEM decomposition sub-model agrees with the outcome of a field manipulation by WITKAMP and CROSSLEY (1966), in which destruction of much of the fauna with naphthalene produced a 25% increase in the amount of litter.

KOWAL (1971) modelled the interactions within the food web on the floor of a pine forest with a set of non-linear differential equations that incorporated reciprocal effects of predators and prey upon changes in population size. The driving (input) variables were air temperature, net precipitation and the rate of input of pine litter. The dynamic state variables i.e., the variables that define the state of the system and whose rates of change with respect to time are described by differential equations, were litter moisture, amount of litter and biomass of nine faunal groups: spiders, ants, centipedes, three categories of mites and three categories of collembolans. Kowal made a preliminary examination of some of the model's properties, but he did not compare its solution with the behavior of an actual decomposer food web.

I have used Kowal's basic approach as the starting point for my modelling effort, but have substantially modified the non-linear differential equations in order to incorporate more detailed aspects of predator-prey interactions.

2. Overview of the model

The model is a preliminary version that is being developed into a more complete model of energy flow through decomposer communities inhabiting beech forests on limestone, such as the extensively studied Göttinger Wald. Available data on faunal densities, rates of litter fall and soil/litter temperatures from this forest served as the focus for model development (SCHAEFER 1982, 1989 and unpublished data from several researchers). Nevertheless, the goal of the first phase of the modelling project is not to model this particular decomposer community. Rather, I wish to examine the properties of a simple model in order to determine whether a modelling approach that relies primarily upon simple hypotheses about energy flow can explain patterns of change in the abundance of major categories of or-

ganisms in such a system. The conclusions obtained so far relate to properties of the model itself. The equations are not yet sufficiently refined to make inferences from the model's behavior about the importance of particular paths of energy flow in the Göttinger Wald or similar forests.

Tab. 1: Model Variables.

Driving (Input) Variables:

D(1)	---	Daily rate of input of beech leaves
D(2)	---	Daily rate of input of non-beech canopy leaves and herbaceous vegetation
D(3)	---	Daily temperature of soil-litter interface

State Variables:

Primary Resources:

X(1)	Fresh beech litter and associated microflora
X(2)	Edible litter (non-beech and aged beech litter) and associated microflora

Saprovores:

X(7)	Lumbricids
X(9)	Sciariid <i>Diptera</i>
X(10)	Diplopods and isopods
X(11)	<i>Collembola</i>

Predators:

X(21)	Predaceous <i>Coleoptera</i>
X(22)	Chilopods
X(24)	Spiders

This preliminary model consists of three driving variables and nine dynamic state variables (Tab. 1). The non-consecutive numbering of the variables highlights the model's flexibility for future research, in that the FORTRAN program coded for the model allows up to 26 variables to be incorporated. In this preliminary version some major groups have been omitted, primarily for logistical reasons associated with initial simulation studies. Four saprovore categories consume one category of litter [X(2)] and three categories of predator consume either two, three or four saprovores (Fig. 1). The only exception to this pattern is

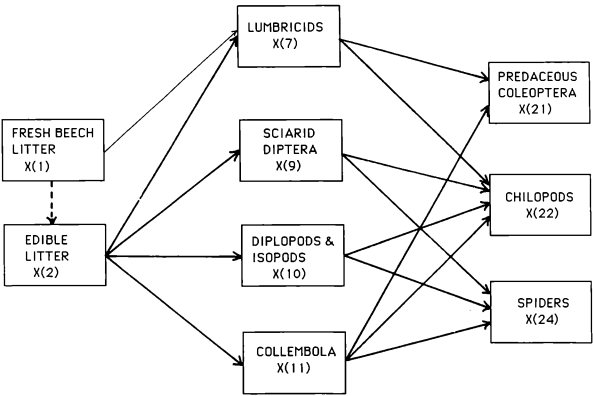


Fig. 1: Pattern of energy flow in the model.

Tab. 2: Model parameters

EXTCR	Extinction criterion: % of initial value of state variable below which the value is set = 0 for the remainder of the simulation
WTHFR	Fraction of beech litter converted to edible litter category each September
S _{ij}	Prey selectivity factor: relative intensity of feeding upon resource <i>i</i> by consumer <i>j</i>
C _j	Maximum consumption rate (kJ/kJ/d) of consumer <i>j</i>
H _j	Density of resources at which consumption rate = .5C _j
SW _{ij}	Predator-switching criterion: % of resource <i>i</i> in diet of consumer <i>j</i> below which <i>j</i> does not feed on <i>i</i>
AS _{ij}	Assimilation efficiency of <i>j</i> feeding on resource <i>i</i>
R _j	Respiration rate (kJ/kJ/d) of state variable <i>j</i>
TC _j , TR _j	Temperatures at which C _j and R _j were measured
TS _j	Temperature sensitivity of C _j and R _j
DIM _j	Density-independent mortality of consumer <i>j</i>

that in one of the simulations of the model's behavior, a small amount of energy flows directly from fresh beech litter [X(1)] to the lumbricids [X(7)] (indicated by a fainter line connecting these two state variables in Fig. 1).

The parameters of the model appear in Tab. 2. Maximum consumption rate (C_j) and H_j, the density at which the actual consumption rate equals .5C_j, define the functional response (Fig. 2). The general equation describing the rate of change in consumer state variable *j* that utilizes resource *i* and is eaten by state variable *k* is:

$$\begin{aligned}
 dX(j)/dt = & \sum_i ATT_{ij} C_j (1 - e^{-K_j \sum_m X(m)}) (e^{TS_j (D(3) - TC_j)}) AS_{ij} X(j) \\
 & - R_j (e^{TS_j (D(3) - TR_j)}) X(j) \\
 & - \sum_i ATT_{jk} C_k (1 - e^{-K_k \sum_n X(n)}) (e^{TS_k (D(3) - TC_k)}) X(k) \\
 & - DIM_j
 \end{aligned}$$

$$ATT_{ij} = f(SW_{ij}, S_{ij}, X_i / \sum_m X(m))$$

The attack function, ATT_{ij}, determines the relative proportion of resource *i* in the diet as a function of the switching criterion, the prey selectivity factor, and the proportion of *i* in the potential resource

spectrum of consumer j . The differential equations describing the growth of the two primary resources, fresh beech litter $[X(1)]$ and edible litter $[X(2)]$, differ from this general equation in the first term. For $X(1)$ this term is $D(1)$, and for $X(2)$ it is $\{D(2) + WTHFR[X(1)]\}$. The remainder of both equations is the same as that for the consumers, except that for $X(1)$ the additional amount $WTHFR[X(1)]$ is subtracted each September.

The initial value of each state variable was set equal to its average in the Göttinger Wald for the period April 1981 - March 1982. Daily rates of input of beech litter, $D(1)$, were based upon rates for the Göttinger Wald from June 1981 through December 1983. Changes in the second driving variable, $D(2)$, reflected the production of non-beech canopy litter from October 1981 through December 1983, and the annual pattern of production of herbaceous litter in the Göttinger Wald. Temperature input, $(D3)$, was based upon the daily average at the soil/litter interface from April 1981 through January 1986. Available data for the driving variables do not span periods of time long enough for useful solutions of the model. Therefore, the above data were used to calculate an average value for each day of the year; these average yearly patterns for the three driving variables were then used as repeated input in order to simulate the behavior of the model for up to 25 years.

Each solution to the set of differential equations for a particular set of parameter values is an integral curve obtained by the Euler approximation with a time increment of .5 day. In the examples that follow, each solution for a particular state variable is plotted along with the average value of that variable in the Göttinger Wald (the horizontal dashed line in the figures).

3. Development of the standard solution

For the standard solution and all subsequent modifications of the model parameters, $EXTCR = .01$, $WTHFR = 1$, $SW_{ij} = .01$ and $DIM_j = 0$. In the standard solution $S_{ij} = 1$ for all energy pathways and it is assumed that lumbricids do not feed upon freshly fallen beech litter (i.e. $S_{17} = 0$). Saprovores and predators have different functional responses in the model, reflecting different hypotheses about the extent of food limitation of each. Values of H_j for saprovores were set so that the actual consumption rate of each = $.99C_j$ at a resource density equal to .1 of the sum of the initial values of all the resources consumed by that saprovore state variable. Unlike saprovores, the predators in the model display a pronounced Type II functional response (Fig. 2); H_j equals the sum of the initial values of all resources consumed by j .

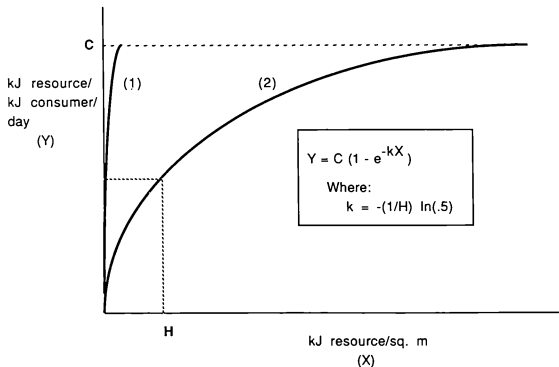


Fig. 2: Form of the functional response in the model.
 (1) resource density does not affect feeding rate at most resource densities -- characteristic of saprovores in this model.
 (2) typical type II functional response curve -- characteristic of predators in this model.

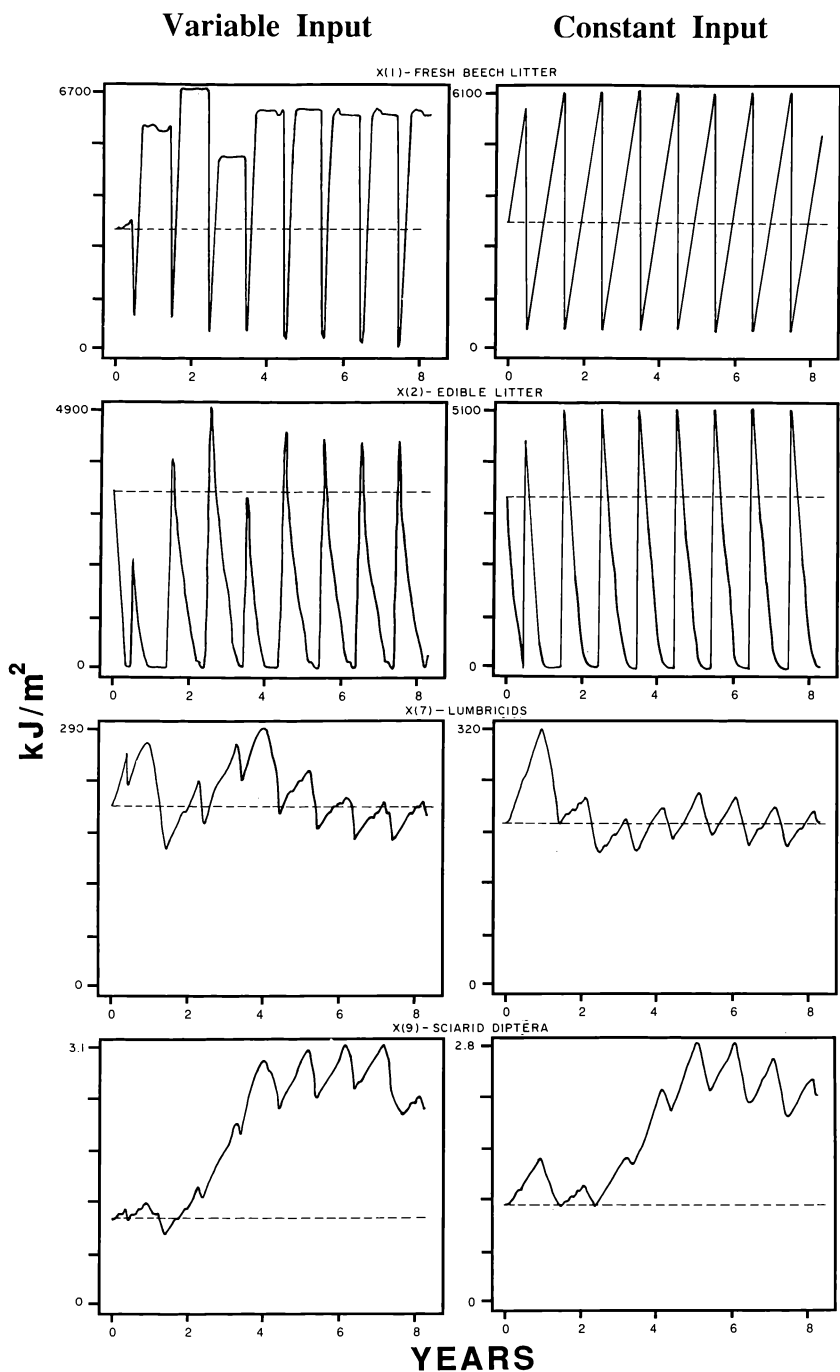
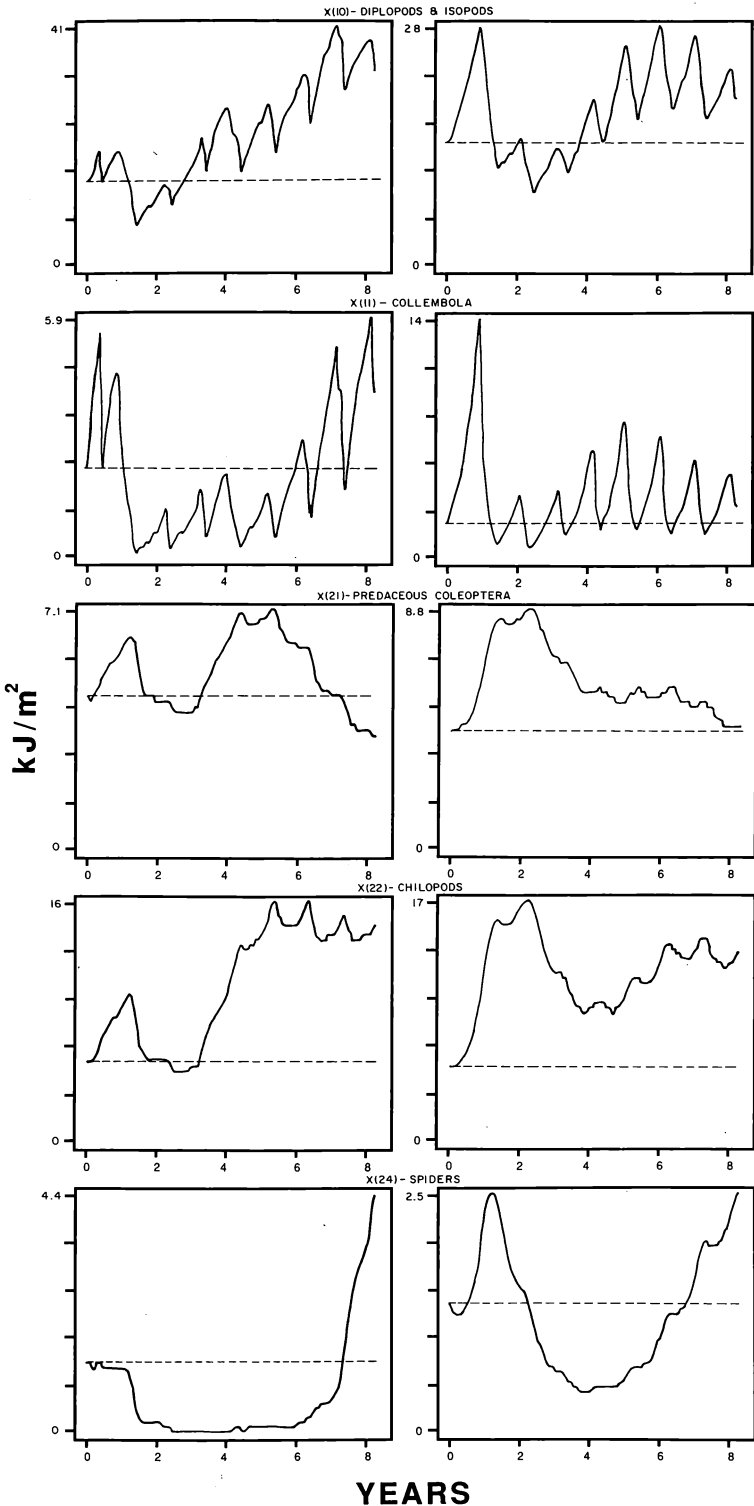


Fig. 3: Model solutions, over 8.3-year interval, using standard parameters (Tab. 3) and two types of inputs.

Variable input: variation in driving variables reflects daily variation in Göttinger Wald.
 Constant input: constant values of driving variables, equal to yearly averages.

Variable Input

Constant Input



YEARS

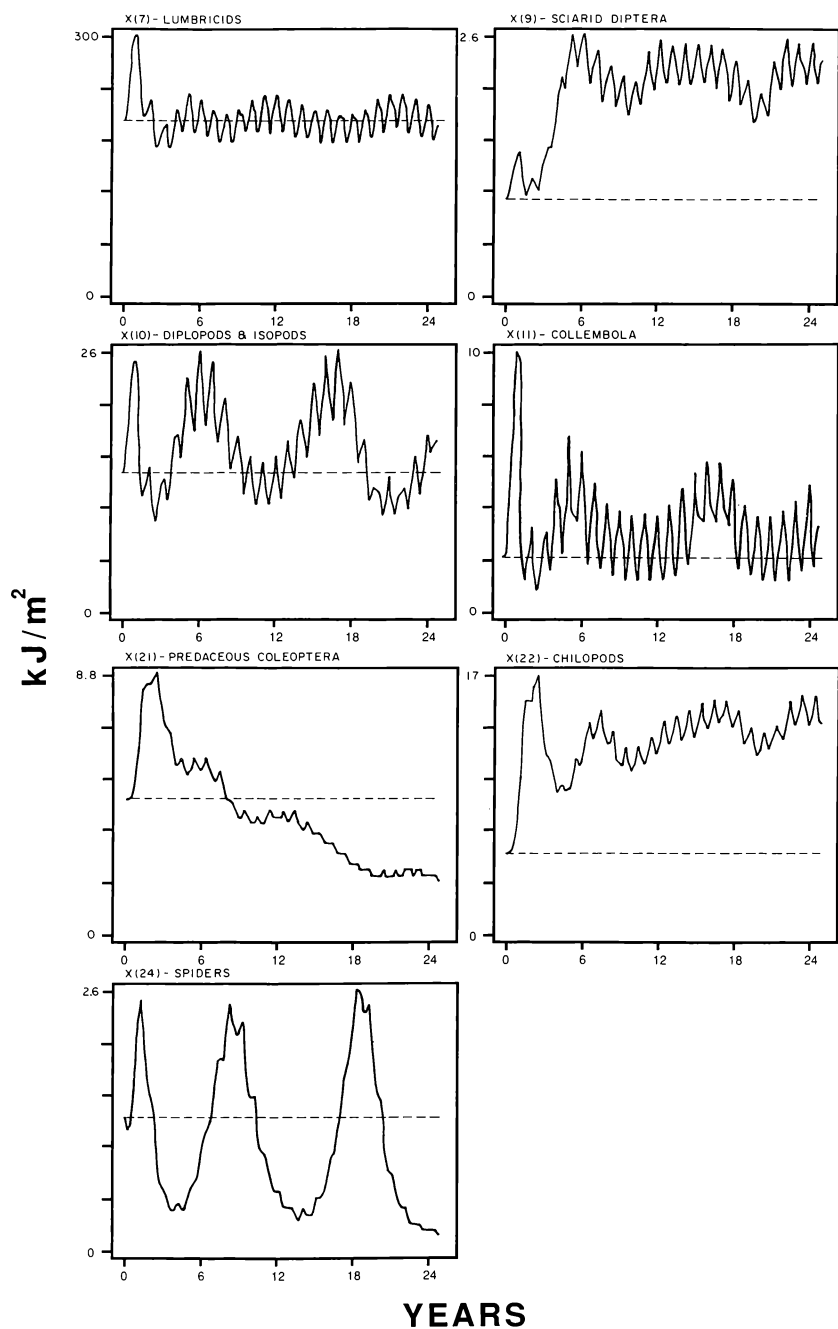


Fig. 4: The standard solution for saprovores and predator state variables. $X(1)$ and $X(2)$ are omitted from this and following figures because their patterns of fluctuation do not change substantially over longer time intervals nor with the parameter perturbations reported here.

Values of C_j , AS_{ij} , R_j , TC_j , TR_j and TS_j were taken, whenever possible, from the published literature (DOEKSEN, DRIFT 1963; ANDERSON 1970; KOWAL, CROSSLEY 1971; McBRAYER, REICHLER 1971; RUNGE 1973; HEAL, MACLEAN 1975; PERSSON, LOHM 1977; REICHLER 1977; HUMPHREYS 1979; ALBERT 1983; SATCHELL 1983). In many cases several values were available, but for some parameters an educated guess was necessary. Some of the values originally selected were adjusted so that each saprovore doubled in size after a year in the absence of predators and other saprovores, and with a superabundance of $X(2)$. In addition to giving the predators a pronounced functional response to changes in resource abundance, food limitation was modelled further by adjusting R_j of the predators so that the actual rate of consumption = R_j/AS_{ij} when resource densities equalled the average values for the Göttinger Wald.

Respiration rates of the litter/microflora complex were chosen so that in model simulations with no saprovores, the rate of disappearance of $X(1)$ and $X(2)$ mimicked the observed rate of disappearance of leaves from fine-mesh litter bags placed in the Göttinger Wald for a year (unpubl. data). R_1 and R_2 were the only parameters that were based upon the observed behavior of state variables in the Göttinger Wald; all other parameter values came from the literature or reflected particular hypotheses about interactions within decomposer communities. The values of the basic parameters of energy flow for all the state variables are listed in Tab. 3.

This combination of parameters yielded a solution of the model over an interval of 8 years that agreed satisfactorily with the average value of each state variable in the Göttinger Wald. This solution resulted from input that reflected daily variation of the driving variables in the Göttinger Wald (actual values during the first few years, followed by the average yearly pattern repeated for the remaining number of years). An initial goal, however, was to study the model's behavior in the absence of environmental fluctuations, in order to reveal its structural properties. In particular, I wanted to investigate the consequences of the strong species interactions that are a key point of this model. Therefore, the model was solved over the same time interval using constant input; each driving variable equalled its yearly average [$D(1) = 17.3$, $D(2) = 2.5$, $D(3) = 6.0$]. The solution with constant driving variables is remarkably similar to that based upon the variable input that reflects natural environmental fluctuations (Fig. 3).

Because of this close agreement, subsequent simulations were done with constant driving variables and the solution interval was expanded to 25 years. The behavior of the model under these conditions, with parameter values equal to those described above, is termed the standard solution (Fig. 4). The standard solution was judged to mimic adequately the

Tab. 3: Values of parameters in the standard solution.
 Parameter symbols are explained in Tab. 2. Absent from this table are parameter values given in the text: SW, S and DIM.

Parameter	State Variable								
	X(1)	X(2)	X(7)	X(9)	X(10)	X(11)	X(21)	X(22)	X(24)
C	---	---	.11	.06	.04	.09	.03	.05	.05
H	---	---	50	50	50	50	212	223	22
TC	---	---	10	10	10	10	10	10	10
R	.00014	.00379	.0025	.0015	.005	.022	.012	.02	.015
TR	6	6	10	10	10	10	10	10	10
TS	.069	.069	.09	.069	.10	.09	.09	.11	.14
AS	---	---	.05	.07	.25	.36	.80	.80	.60

behavior of a real decomposer community because the integral curve of each state variable is close to its average value in the Göttinger Wald: differences between predicted and average values are well within variations in empirical values due to actual fluctuations and sampling error. The marked annual oscillations in densities of the saprovores reflect seasonal variation in the availability of edible leaf litter, $X(2)$, due to changes in litterfall $D(2)$ and the movement of non-edible fresh beech litter $[X(1)]$ into the edible-litter category each September. The oscillations with longer periods likely reflect the destabilizing effects of the predator-prey interactions in the model.

4. Some preliminary simulation experiments

A major goal of constructing functional mathematical models is to examine consequences of the hypotheses that compose the model. Results of research on the model can point to potentially fruitful areas of empirical research. Two examples of such simulation experiments are described next.

4.1 Feeding of lumbricids on fresh beech litter

Lumbricids most likely do not restrict their feeding to non-beech litter and beech litter that has aged a year or more, as occurs in the standard solution. What are the consequences for the entire system if lumbricids feed on fresh beech litter, $X(1)$, in addition to $X(2)$? The answer, based upon the behavior of the model, is quite surprising. Allowing lumbricids to feed upon freshly fallen beech leaves at 1% of the intensity with which they feed upon the preferred resource ($S_{17} = .01$, $S_{27} = 1$) causes the diplopods and isopods $[X(10)]$ to grow

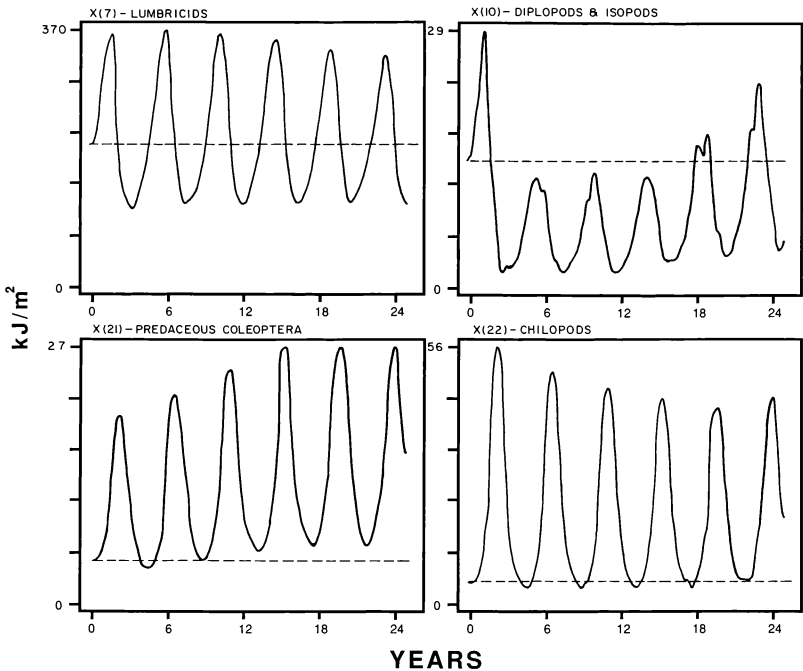


Fig. 5: Solution of model with $S_{17} = .10$ ($S_{17} = 0$ in standard solution). Representative patterns for four state variables are shown. Compare with standard solution in Fig. 4.

exponentially and drives the spiders to extinction within 7 years. Even more dramatic effects result from increasing S_{17} to 10%. The spiders are still the only organisms to go extinct, but the growth patterns of the other state variables change to pronounced cycles with amplitudes and periods quite different from any appearing in the standard solution (Fig. 5).

These dramatic changes in the behavior of the model are non-obvious, non-intuitive consequences of altering a simple hypothesis about feeding relationships. The outcome of this simple simulation demonstrates the potential power of modelling as a tool for investigating hypotheses about complex ecological systems. If the model accurately represents natural processes, these simulation results would suggest that it is critical to our understanding of the functioning of the entire community to know the fraction of freshly fallen beech litter in the lumbricid diet.

4.2 Removal of predators

Predators among the macrofauna might affect primary decomposition indirectly if they significantly limit densities of their saprovores prey. Whether saprovores densities are significantly depressed by predators is unknown, primarily because predator-removal experiments in natural decomposer communities are difficult to perform. One preliminary approach to answering this question is to examine the behavior of models of decomposer communities from which predators have been removed. Excluding all three predator state variables from the standard model suggests that $X(7)$ and $X(9)$ are predator-limited, and that predation ameliorates the competitive effects of these saprovores upon $X(10)$ and $X(11)$ (Fig. 6).

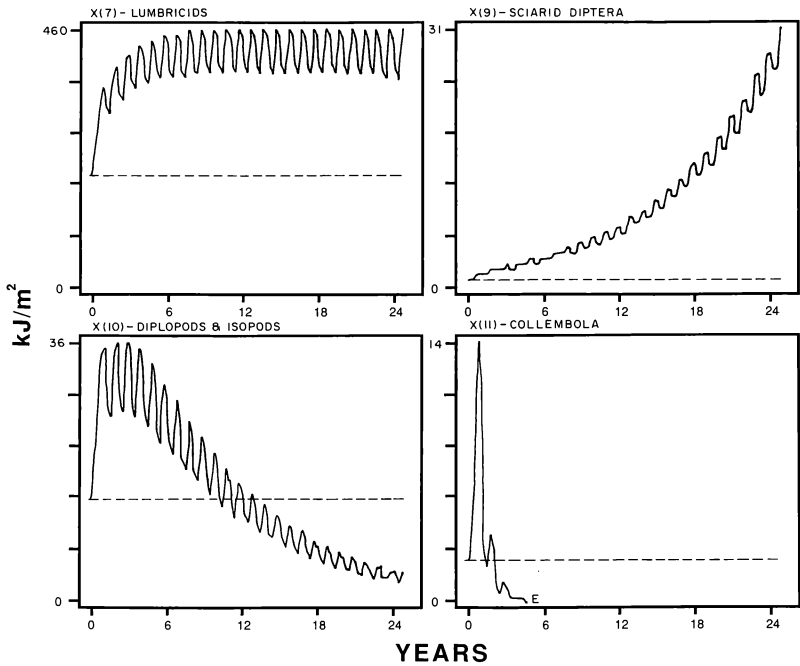


Fig. 6: Solution of model for the saprovores when all the predators have been excluded. Compare with standard solution in Fig. 4.

Because this model is a preliminary version, these two simulation experiments are presented as examples, not as conclusions or predictions about processes occurring within any natural decomposer community. Before planning empirical studies to test further a model's validity, one must scrutinize the model to determine if unreasonable assumptions lie hidden within its structure. A first approach is to examine the model's sensitivity to some basic parameters, which for this model are those directly associated with energy flow i.e. assimilation efficiency, maximum consumption rate and respiration rate.

5. Sensitivity of the model to changes in some basic parameters

Results of sensitivity analyses of these three parameters are summarized below. In each perturbation the parameters for all consumer state variables [all state variables except X(1) and X(2)] have been displaced the same percentage from the value in the standard solution. Only one parameter is changed at a time i.e. values are set equal to those that generated the standard solution before the next perturbation is performed.

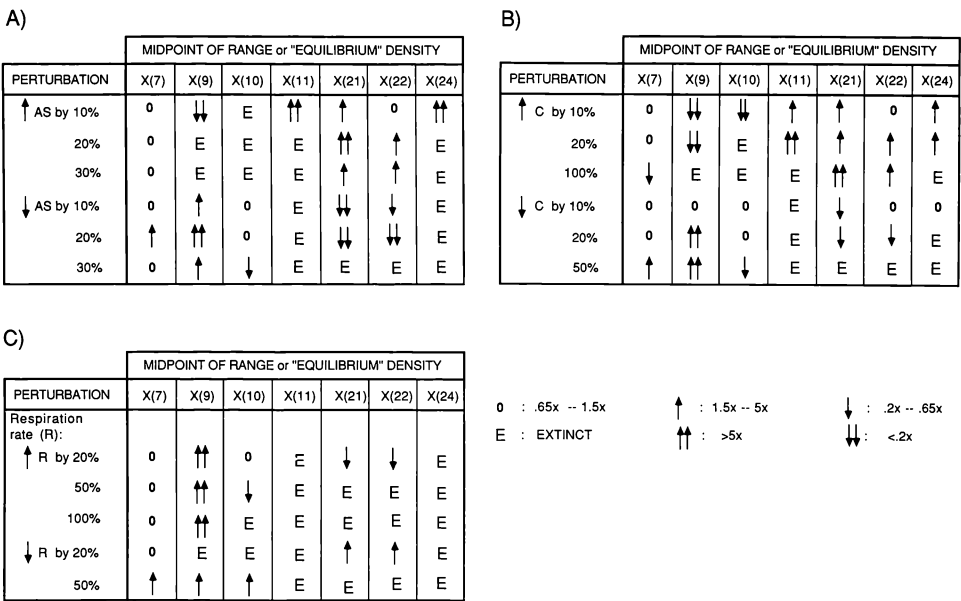


Fig. 7: Sensitivity of the model solution to changes in some basic parameters of energy flow.
(A) assimilation efficiency.
(B) maximum consumption rate.
(C) respiration rate.

Increasing the AS_{ij} by only 10% causes the average density of the *Diptera* to decrease by 90%, the average density of the *Collembola* to increase over 8-fold, and the diplopods and isopods to go extinct. Decreasing AS_{ij} by 10% causes the *Collembola* and the spiders to go extinct. Changing AS_{ij} by only 30% causes even more dramatic changes in the average densities of the state variables (Fig. 7A).

Changing C_{ij} produces patterns similar to those when AS_{ij} is perturbed (Fig. 7B). Somewhat surprisingly, the model appears to be less sensitive to changes in C_{ij} than AS_{ij} .

increasing R_{ij} by only 20% causes the average value of one saprovore to increase over 8-fold, the mean density of two predators to decline by 50%, and two state variables to go extinct. Decreasing R_{ij} by only 20% produces four extinctions. Altering R_{ij} clearly modifies the model's behavior, and in addition, the patterns of the often dramatic changes are not always predictable (Fig. 7C).

6. Conclusions and discussion

Clearly the reasonably good behavior of the standard solution is misleading, because the model is excessively sensitive to minor changes in several basic parameters of energy flow. It is unlikely that the model as now formulated accurately represents the control of energy flow through a forest decomposer community. If the representation were valid, we would have to postulate that actual respiration rates, assimilation efficiencies, and maximum consumption rates are so finely tuned, so carefully in balance, that any small shift would result in collapse of the system. To make such an assumption would be unreasonable. In nature rates change during growth and development of the organism, differ between species within a state-variable category, and change in response to variation in physical variables. Furthermore, we cannot measure average rates with the degree of precision that would be required to set correct parameter values for an empirical test of this model in a natural community.

Such instability in a model is unreasonable and severely limits its utility. The extreme sensitivity to changes in respiration rates, assimilation efficiencies and consumption rates seriously calls into question the advisability of modelling energy flow in decomposer communities with an approach that relies primarily upon using the energy-budget equation of an individual organism to describe the dynamics of pooled species populations. Even though differences in developmental stages have been ignored and species populations have been pooled, it is still possible that the basic approach utilized so far may be overly reductionist. It might be more fruitful to reduce the number of parameters that affect population growth and write simpler differential equations, adjusting the relatively few constants to agree with the results of field perturbation experiments that could be conducted with components of the decomposer community. Unfortunately, such field experiments are not always easily performed, and very few have been done to date.

Despite the misgivings engendered by the sensitivity of the model's parameters, it would be premature to reject completely the basic approach to modelling energy flow that has been used up to now. Possibly the sensitivity of the model can be reduced substantially by modifying its structure in one or more ways: (I) by incorporating a soil organic matter compartment, a distinguishing feature of the food web of decomposer communities that may greatly affect community dynamics; (II) by changing the pattern of weathering of beech litter; (III) by adding state variables, both consumers and a greater variety of primary resources; (IV) by incorporating additional driving variables, such as moisture content of the litter and soil; (V) by altering the pattern of feeding linkages; (VI) by modifying the resource switching criteria and the functional responses exhibited by all consumers; (VII) by incorporating density-independent mortality.

Mathematical models are, at best, caricatures of nature. They are valuable if they uncover counter-intuitive, non-obvious consequences of hypotheses, and if they aid in planning empirical studies. From this perspective mathematical models are never the end products of research, but are potentially powerful tools. So far their potential often appears to be more promise than reality, but certainly it is worthwhile to continue investigating their usefulness for guiding research on complex systems.

Initial development of this model was made possible by a stipend from the Alexander von Humboldt-Stiftung to support collaborative research with Prof. Dr. M. Schaefer, Division of Ecology of the II. Zoological Institute of the University of Göttingen. M. Schaefer provided invaluable assistance in formulation of the model. I wish also to acknowledge the assistance, in providing ideas, data and literature references, of Dr. J. Schauermann and students in the Division of Ecology: M. Judas, S. Scheu, M. Corsmann, G. Stippich, E. Schulz, R. Strüve-Kusenber, T. Poser, T. Sprengel, V. Wolters, W. Ulrich, K. Hövemeyer and M. Sayer. P. Pellinen, W. Schmidt and A. Eggert provided needed unpublished data on rates of leaf fall and herbaceous litter production in the Göttinger Wald. Initial computer work was supported by the Gesellschaft für wissenschaftliche Datenverarbeitung Göttingen. Subsequent research on the model has been supported by the University of Maryland Computer Science Center.

Literature

- ALBERT A.M., 1983: Estimation of oxygen consumption of lithobiid field populations from laboratory measurements. *Oecologia* 56: 280-291.
- ANDERSON J., 1970: Metabolic rates of spiders. *Comp. Biochem. Physiol* 33: 51-72.
- DOEKSEN J., DRIFT J. van der (ed.), 1963: Soil organisms. Amsterdam (North Holland Publ.).
- GIST C.S., CROSSLEY D.A., 1975: A model of mineral cycling for an arthropod foodweb in a southeastern hardwood forest litter community. In: (Ed. HOWELL G.G., SMITH M.H.): Mineral cycling in southeastern ecosystems. ERDA Symposium Series (CONF 740513): 84-106.
- HEAL O.W., MACLEAN S.F., 1975: Comparative productivity in ecosystems - secondary productivity. In: (Ed. DOBBEN W.H. van, LOWE-McCONNELL R.H.): Unifying concepts in ecology. The Hague (Junk): 89-108.
- HUMPHREYS W.F., 1979: Production and respiration in animal populations. *J. Anim. Ecol.* 48: 427-453.
- KOWAL N.E., 1971: A rationale for modelling dynamic ecological systems. In: (Ed. PATTEN B.C.): Systems analysis and simulation in ecology. Vol. 1. New York (Academic Press): 123-194.
- KOWAL N.E., CROSSLEY D.A., 1971: The ingestion rates of micro-arthropods in pine mor, estimated with radioactive calcium. *Ecology* 52: 444-452.
- McBRAYER J.F., REICHLÉ D.E., 1971: Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos* 22: 381-388.
- O'NEILL R.V., 1971: Systems approaches to the study of forest floor arthropods. In: (Ed. PATTEN B.C.): Systems analysis and simulation in ecology. Vol. 1. New York (Academic Press): 441-477.
- PERSSON T., LOHM U., 1977: Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. *Ecol. Bull.* 23: 1-211.
- REICHLÉ D.E., 1977: The role of soil invertebrates in nutrient cycling. *Ecol. Bull.* 25: 145-156.
- RUNGE M., 1973: Energieumsätze in den Biozöosen terrestrischer Ökosysteme. *Scripta Geobot.* 4: 1-66.
- SATCHELL J.E. (ed.), 1983: Earthworm ecology. London (Chapman & Hall).
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. *Drosera* '82: 75-84.
- SCHAEFER M., 1989: Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 203-212.
- SHUGART H.H., GOLDSTEIN R.A., O'NEILL R.V., MANKIN J.B., 1974: TEEM: A terrestrial ecosystem energy model for forests. *Oecol. Pl.* 9: 231-264.
- WIEGERT R.G., 1975: Simulation models of ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 311-338.
- WIEGERT R.G., 1979: Population models: experimental tools for analysis of ecosystems. In: (Ed. HORN D.J., STARR G.R., MITCHELL R.D.): Analysis of ecological systems. Columbus (OhioState Univ. Press): 233-279.
- WITKAMP M., CROSSLEY D.A., 1966: The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter. *Pedobiologia* 6: 293-303.

Address Prof. Dr. D. Wise
Department of Biological Sciences
University of Maryland
Baltimore, MD 21228
USA

Dauerquadratuntersuchungen über vier Vegetationsperioden auf einer Kalkbuchenwagschlagfläche im Strundetal (Bergisch Gladbach)

Dietrich J. Werner, Michael Draths, Christoph Wallossek, Axel Würz

Synopsis

In a south-facing artificial clearing within a beech forest (*Melico-Fagetum*), twelve 25 m² permanent plots were established in summer 1984. During the following years the dynamics of the vegetation in these plots have been observed. In order to protect the planted young beeches against competition, first cultivation management took place in autumn 1985. The seasonal and successional changing of shrub and herb layer is demonstrated by two series of diagrams. In the first series the cover degrees of the different layers are used and in the second series the sums of the mean cover values of plant species belonging to certain syntaxonomical groups are diagrammed. Though the herb layer species of the former forest remain or have been increasing till now, in nearly all plots various stages of communities of the *Atropion* can be distinguished. Some remarks about cultivation management and further methodical treatment of the relevés conclude the paper.

Atropion, beech forest, clearing, cultivation management, herb layer, permanent plots, plantation, succession.

1. Einführung

Auf einer im Frühjahr 1984 angelegten Schlagfläche von ca. 1 ha Größe an einem südexpozierten Hang in der Bergisch Gladbacher Kalkmulde sind im Sommer des gleichen Jahres zwölf Dauerquadrate von je 25 m² eingerichtet worden. Der vorherige Waldbestand, der angrenzend an die Schlagfläche beiderseitig noch vorhanden ist, kann als *Melico-Fagetum* in verschiedenen Ausbildungen angesehen werden (TRAUTMANN 1973). Bei den Böden handelt es sich vornehmlich um eutrophe Braunerden, die teilweise zu Parabraunerden überleiten. Das Substrat der Bodenbildung ist eine unterschiedlich mächtige allochthone Lößdecke, die mehr oder minder mit Kalkhangschutt vermengt dem mitteldeutschen 'Unteren Plattenkalk' (JUX 1964) aufliegt.

Die Anlage der Schlagfläche war notwendig geworden, weil zahlreiche Altbuchen durch Sturmeinfluß umgefallen waren und die restlichen Stämme die bewohnte und unter Denkmalschutz stehende ehemalige Igelr Mühle bedrohten. Die Räumungsarbeiten des im Mittel 25° geneigten Hangabschnitts zwischen 135 und 175 m ü.d.M. erfolgten im Frühjahr 1984 mit anschließender Neuanpflanzung von Jungbuchen.

2. Problemstellung und Methoden

Da abzusehen war, daß weitere der überalterten Buchenbestände im Strundetal den Stürmen zum Opfer fallen würden (wie inzwischen geschehen), kann die Anlage von Dauerbeobachtungsflächen Hinweise für die Wiederbesiedlung bzw. Neuanpflanzung an derartigen Standorten sowie auf ihre Pflege geben. Für die Auswahl der Dauerquadratplätze auf der Schlagfläche wurden folgende Kriterien herangezogen:

- relativ gleichmäßige Verteilung der Standorte über den Hang,
- Standorte mit weitgehend ungestört erhalten gebliebener Krautschicht des ehemaligen Buchenwaldes (Quadrat 1, 5, 6 und 7),
- Flächen mit ehemals sehr geringer Krautschichtdeckung oder weitgehend zerstörter Krautschicht (Qu. 3, 4, 8 und 11),
- Areale mit früherer Störung oder Auflichtung, in die bereits waldfremde Arten eingewandert waren (Qu. 2, 6, 9, 10 und 12),
- Schlagflächenrandlage mit noch geringer Beschattung (Qu. 1),
- Flächen ohne Neuanpflanzung, auf denen auch spätere Pflegemaßnahmen unterbleiben würden (Qu. 1, 2 und 4).

Die Dauerquadrate 1, 3, 5, 6, 9 und 11 existieren seit dem 14. Juni 1984 und wurden in der letzten August-Woche des gleichen Jahres zum zweiten Male pflanzensoziologisch aufgenommen. Zwischen dem 7. und 13. September 1984 erfolgte dann die Festlegung und Aufnahme der restlichen sechs Flächen als Erweiterung der Stichprobenzahl. Im Jahr 1985 fanden die Untersuchungen an allen Flächen viermal in Abständen von etwa fünf bis acht Wochen statt. Hierdurch sollte einmal die saisonale Entwicklung in den Dauerflächen und zum anderen ein möglichst optimaler Zeitpunkt für die Bearbeitung abgeschätzt werden können. Die Aufnahmen im Jahr 1986 wurden nur in zwei Zeitabschnitten durchgeführt, da bereits Anfang August im gesamten Neuanpflanzungsbereich Pflegemaßnahmen wie auch im August 1987 (nach nur einmaliger Kontrolle) sich als notwendig erwiesen (s. Abb. 1 u. 2). Nach vierjähriger Beobachtung der Dauerquadrate stehen folgende Probleme im Vordergrund:

- Wie haben die Waldarten der Krautschicht des ehemaligen Kalkbuchenwaldes den Eingriff verkraftet?
- Welche Stadien eines Beginns der Sukzession können bisher abgeleitet werden?
- Können saisonale Aspektunterschiede oder jährlich differierende Witterungsabläufe die beginnende Sukzession verschleiern?
- Was ist durch erste Pflegemaßnahmen erreicht worden?

Diese Fragen können durch Aufbereitung und graphische Umsetzung der pflanzensoziologischen Aufnahmen aller Dauerflächen und Aufnahmezeitpunkte eine erste Antwort finden. Das Vorgehen war ähnlich wie bei WERNER u. HERWEG (1988): Änderungen im Deckungsgrad von Strauch- und Krautschicht (Abb. 1) sowie in der Krautschicht-Zusammensetzung der Dauerflächen (Abb. 2) werden durch Symbole unterschiedlicher Form und Größe für die Aufnahmezeitpunkte vorgestellt; während im ersten Fall die abgeschätzten Deckungsprozente die Grundlage bilden, sind es im zweiten die Summen der mittleren Artmächtigkeiten mehrerer Artengruppen.

3. Ergebnisse

3.1 Waldarten der Krautschicht

Die insgesamt 35 Waldarten der Krautschicht (Abb. 2), voran *Mercurialis perennis*, *Viola reichenbachiana*, *Hedera helix*, *Melica uniflora*, *Polygonatum multiflorum* u.a., konnten sich besonders in den Dauerflächen 1 und 5, untergeordnet auch in den Quadraten 6, 7 und 9 gut behaupten. In den Flächen 2, 8, 10 und 12 war von Fluktuationen abgesehen eine signifikante Zunahme bis hin zur wieder dominanten Artengruppe im Juni 1987 zu beobachten. Auch in den Quadraten 3 und 4 wurde diese Zunahme, wenn auch in gerin-

gerem Maße, deutlich. Einzig in Fläche 11 blieben die Waldarten bislang zurück. Die angepflanzten Jungbuchen wurden hierbei nicht berücksichtigt. Als mögliche Gründe für die Konstanz bzw. die Zunahme der Waldarten in der Krautschicht können gelten:

- tiefgründige und nährstoffreiche Böden, die trotz Südexposition nicht so schnell austrocknen,
- Jahresniederschlag von etwa 1000 mm,
- ausreichende Beschattung durch zahlreiche schnell bis in die Strauchschicht durchwachsende Eschen.

3.2 Strukturänderungen der Krautschicht

Klammert man das noch gering durch Altholz beschattete Quadrat 1 und die angesprochenen Waldarten aus, so läßt sich, von saisonalen wie von pflegegebundenen Schwankungen abgesehen, auch eine Zunahme von Schlagflurarten, Pionierbaumarten und schlagbegünstigten Begleitern in der Krautschicht feststellen (Abb. 2). Bei den Schlagflurarten stehen *Rubus fruticosus* agg., *Epilobium angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Calamagrostis epigeios* und *Atropa bella-donna* neben vier anderen Arten im Vordergrund. Von den zehn Pionierbaumarten konnten sich besonders *Fraxinus excelsior*, *Sambucus nigra*, *Salix caprea*, *Sarothamnus scoparius* und *Betula pendula* durchsetzen, von denen *Fraxinus* und *Sarothamnus* bis in die Strauchschicht durchgewachsen waren (Abb. 1). Bei den 38 schlagbegünstigten Begleitern (OBERDORFER 1978) handelt es sich in erster Linie um *Cirsium arvense*, *Epilobium montanum*, *Mycelis muralis*, *Eupatorium cannabinum* und *Cirsium vulgare*.

Trotz der weitgehenden Behauptung bzw. des Wiederaufkommens der Waldarten ließen sich durch die unterschiedliche Dominanz der anderen drei Artengruppen der Krautschicht bestimmte Stadien und Ausbildungen von Gesellschaften des *Atropion*-Verbandes ableiten, auf die hier jedoch nicht näher eingegangen werden kann.

3.3 Saisonale Änderungen

Saisonale Aspektunterschiede wurden besonders in der durch vier Zeitabschnitte belegten Vegetationsperiode 1985 deutlich. Die Waldarten der Krautschicht zeigten ihr Maximum im Mai bis Juni und nahmen danach meist ab. Die Schlagflurarten, Pionierholzarten und schlagbegünstigten Begleiter nahmen in jeweils unterschiedlichen Anteilen im Verlauf der Vegetationsperiode meist regelhaft in der Bedeckung zu und erreichten ihr Optimum im August bis September (Abb. 2).

Interessant ist auch der Vergleich der Jahre 1985, 1986 und 1987. Durch das kühle und nasse Frühjahr setzte die Vegetationsentwicklung 1986 später ein als 1985. Der abnorm warme und trockene April 1987 dagegen konnte, da in dem tiefgründigen Boden noch ausreichend Feuchtigkeit vorhanden war, die üppige Entwicklung der Waldarten in diesem Jahr bewirkt haben.

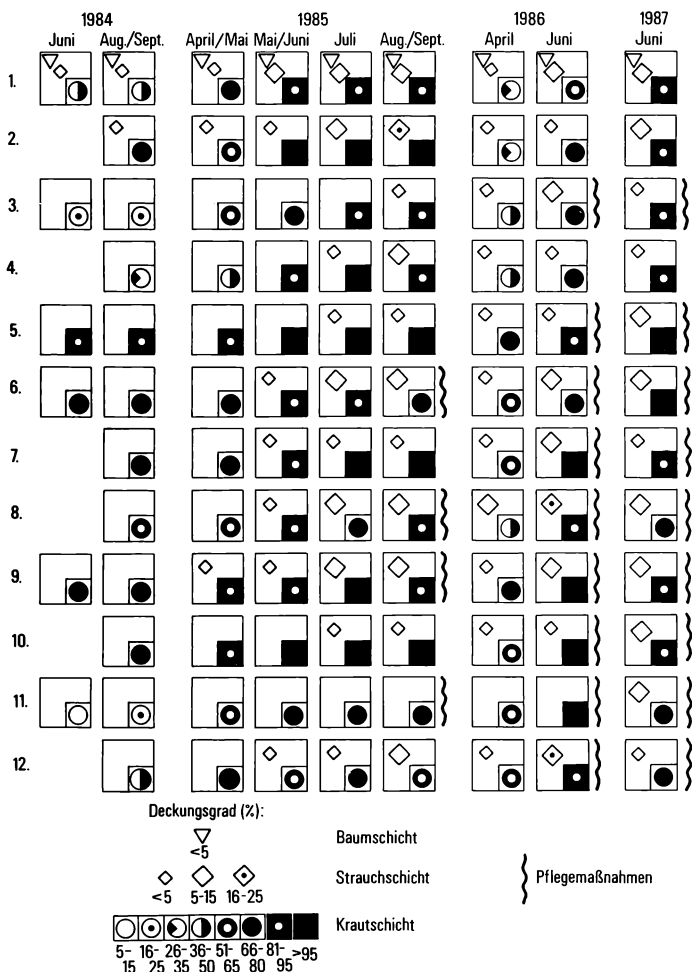


Abb. 1: Änderungen der Deckungsgrade von Baum-, Strauch- und Krautschicht der 12 Dauerquadrate (je 25 m²) einer Kalkbuchenwaldschlagfläche im Strundetal (Bergisch-Gladbach).

3.4 Pflegemaßnahmen

Während im September 1985 die ersten gemäßigten Pflegemaßnahmen mit der Sense nur in den Quadraten 6, 8, 9 und 11 stattfanden, wurden jeweils im August 1986 und 1987 mit Ausnahme der Flächen 1, 2 und 4 überall Auflichtungen, teilweise zusätzlich mit der Motorsäge, durchgeführt. Von dieser zweiten und dritten Maßnahme waren neben den Stauden vor allem *Fraxinus*, *Sambucus* und *Sarothamnus* betroffen, die ca. 10 cm über dem Boden geschnitten wurden. Abschnittsweise blieben einzelne durchgewachsene *Fraxinus*-Exemplare, die heute bereits etwa 3 m Höhe erreicht haben, als Schirm stehen. Die Stümpfe der 1986 abgeschnittenen Eschen zeigten aber 1987 durchweg wieder einen guten Neuaustrieb. *Fraxinus*, nun schon in vier Jahrgängen reichlich vorhanden, kann in fast allen Quadraten als die beherrschende Pionierholzart angesehen werden.

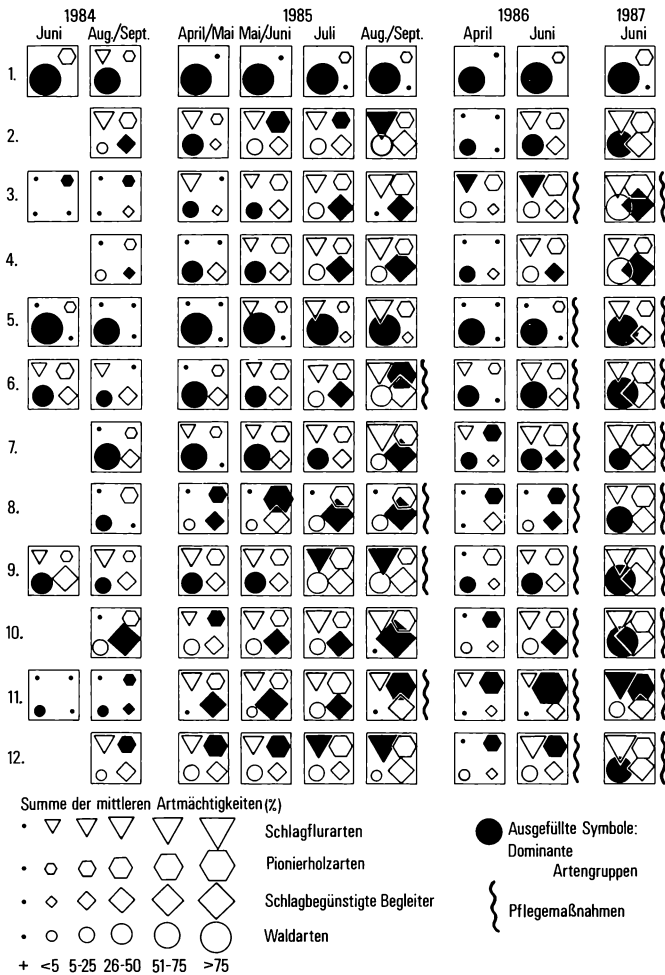


Abb. 2: Strukturänderungen der Krautschicht von 12 Dauerquadraten (je 25 m²) einer Kalkbuchenwaldschlagfläche im Strundetal (Bergisch-Gladbach).

Die liegenbleibenden Reste aller anderen durch die Pflegemaßnahmen zur Freistellung der angepflanzten Buchen abgeschnittenen Arten zersetzten sich bislang gut; die schwerer verrottbaren Reste von *Sarothamnus* bildeten dagegen stellenweise als Streu eine Deckschicht, unter der sich im Jahr darauf die Krautschicht nur spärlich entwickelte. Eine endgültige Abschätzung der Wirkung von Pflegemaßnahmen wird sich erst in einigen Jahren im Vergleich der unterschiedlich gepflegten Dauerflächen durchführen lassen. Es ist aber augenfällig, daß der Eschenschirm schon jetzt teilweise eine günstige Wirkung auf den Bestand der Waldarten in der Krautschicht ausübt (Beschattungseffekt).

4. Schlußbemerkung

Im Rahmen dieser ersten Ergebnisse müssen natürlich eine Vielzahl von weiteren methodischen und inhaltlichen Fragen unbeantwortet bleiben. So geben z.B. zahlreiche säurezeigende Arten Hinweise auf eine mancherorts stärkere Versauerung des Oberbodens; weitere Auswertungen mit Hilfe von ökologischen Artengruppen entsprechend den Reaktionszahlen (ELLENBERG 1979) sollen genauere Angaben liefern. Auch bei anderen ökologischen Zeigerwerten wie Lichtzahl, Feuchtezahl und Stickstoffzahl erscheinen solche Aufbereitungen wie in der Form der Abb. 2 sinnvoll.

Literatur

- ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.
- JUX U., 1964: Zur stratigraphischen Gliederung des Devonprofils von Bergisch Gladbach (Rheinisches Schiefergebirge). Decheniana 117: 159-174.
- OBERDORFER E., 1978: Süddeutsche Pflanzengesellschaften II. 2. Aufl. Stuttgart/New York (Fischer): 355 S.
- TRAUTMANN W., 1973: Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1 : 200 000 - Potentielle natürliche Vegetation - Blatt CC 5502 Köln. Schriftenr. Vegetationsk. 6: 172 S.
- WERNER D.J., HERWEG U., 1988: Abhängigkeiten der Krautschicht in einem Vorwald der Vulkaneifel. In: (Ed. BARKMAN J.J., SYKORA K.V.): Dependent plant communities. The Hague (SPB Acad. Publ.): 59-77.

Adresse

Prof. Dr. D.J. Werner
M. Draths
Dipl.-Geogr. C. Wallossek
Dipl.-Geogr. A. Würz
Geographisches Institut Univ.
Albertus-Magnus-Platz
D-5000 Köln 41

Untersuchungen zur Bewurzelung von *Milium effusum* in Flattergras-Buchenwäldern der Westfälischen Bucht

Jürgen Meyercordt, Willy Werner und Rüdiger Wittig

Synopsis

Investigations of the root system of *Milium effusum* in two stands of millet grass beech forests (Loess beech woods) of the Westphalian Bight show good correlations between root development and chemical properties of the A_h-horizon.

- Maximum root depth is positively correlated with pH, Ca-saturation, Ca-H-ratio and negatively correlated with Fe-, Al-, and H-saturation.
- The root system penetrating the mineral soil horizons decreases under acid soil conditions.
- The ratio of root length to above ground biomass (defined as root demand) increases with rising attributes of soil acidification.

With increasing acid soil conditions *Milium effusum* establishes more roots, whereas the space for the root system is reduced to the humus layer. According to this result interference between species in the herb and tree layer is changing and may effect species composition.

Base saturation, *Milium effusum*, root distribution, root/shoot ratio, soil acidification.

1. Zielsetzung

In zwei Beständen des Flattergras-Buchenwaldes der Westfälischen Bucht wurde die Ausbildung des Wurzelsystems von *Milium effusum*, der bezeichnenden Art dieser Waldgesellschaft, untersucht. Zwei Ziele wurden dabei verfolgt:

- I) Dokumentation des gegenwärtigen Bewurzelungszustandes im Hinblick auf mögliche Veränderungen (z. B. durch zunehmende Bodenversauerung). Zur Beurteilung des Bewurzelungszustandes wurden z.B. die horizontale und vertikale Ausdehnung der Wurzelsysteme, Verhältnisse zwischen Wurzel- und Sproßentwicklung, sowie weitere Parameter (vgl. Abb. 1) erfaßt.
- II) Erkennen möglicher Zusammenhänge zwischen der Wurzelausbildung und chemischen Eigenschaften des durchwurzelter Bodenraumes (z. B. pH-Werte, Ionenkonzentrationen und Ionenrelationen).

Die vorliegende Arbeit lenkt den Blick bewußt auf die Vorgänge im Wurzelraum der Krautschicht, während es bislang meist die Bäume, als die dominanten und wirtschaftlich wichtigen Bestandteile der Waldvegetation waren, die im Mittelpunkt derartiger Untersuchungen standen.

2. Untersuchungsflächen

Die Untersuchungen erfolgten an zwei Standorten des Flattergras-Buchenwaldes, dem Gerstholz bei Lippstadt (98 m ü.d.M.; Nr. 59/60 bei WITTIG, WERNER 1986) und dem zwischen Münster und Coesfeld in den Baumbergen gelegenen Hoheberg (ca. 175 m ü.d.M.; Nr. 47 bei WITTIG, WERNER 1986). Auf beiden Flächen wurden tiefgründige, skelettfreie Lößböden mit hohen Schluffanteilen an-

getroffen. Die Böden unterscheiden sich durch das Auftreten eines ausgeprägten Tonanreicherungs-horizontes in 70 cm Tiefe auf der Fläche Hoheberg, der der Fläche Gerstholz fehlt, sowie durch unterschiedliche Humusformen. Tab. 1 gibt einen Überblick über wichtige Bodendaten der beiden Un-ter-suchungsflächen.

Tab. 1: Wichtige bodenchemische Daten.

Untersuchungsfläche		Gerstholz	Hoheberg
Bodentyp		Pseudogley-Braunerde	Pseudogley-Parabraunerde
Humusform		F-Mull	(mullartiger) Moder
pH (H ₂ O)	O _F	4.34	3.95
	A _h	4.06	3.68
pH (CaCl ₂)	O _F	3.78	3.21
	A _h	3.37	3.09
Pufferbereich (n. MEIWES et al. 1984)	A _h	Aluminium	Aluminium-Eisen
Ca-Sättigung (%)	O _F	86.3	73.4
	A _h	27.9	18.0
Al-Sättigung (%)	O _F	1.6	11.5
	A _h	58.2	65.2
Ca-Al-Verhältnis (mol/mol)	O _F	10.2	5.5
	A _h	1.4	1.7
Ca-H-Verhältnis (mol/mol)	O _F	35.3	2.1
	A _h	1.9	0.7

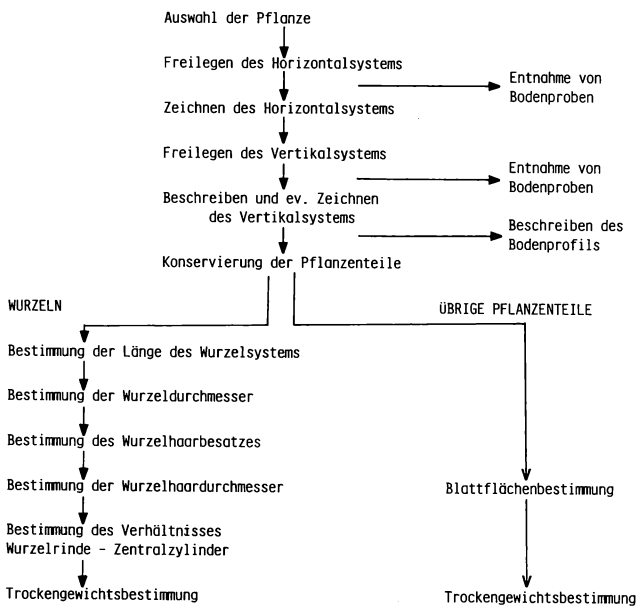


Abb. 1: Arbeitsgang der Wurzeluntersuchungen.

3. Arbeitsmethoden

Der Arbeitsgang der Wurzeluntersuchungen ist in Abb. 1 dargestellt. Die Durchführung der Bodenuntersuchungen erfolgte in Anlehnung an MEIWES et al. (1984): Bestimmung des pH-Wertes, Herstellung von NH_4Cl -Auszügen und von wässrigen Auszügen im Verhältnis 1 : 2 (lufttrockener Boden : Wasser). Angaben zur Austauschersättigung von Kationen beziehen sich auf die Summe der Äquivalentgewichte an austauschbarem Ca, Mg, Al, Fe und H. Die Bestimmung der Kationengehalte erfolgte am Flammen-Atom-Absorptionsspektrophotometer.

4. Ergebnisse

4.1 Beziehungen zwischen bodenchemischen Parametern und Bewurzelung

Wichtige Parameter des Bewurzelungszustandes zeigen statistische Beziehungen zu den gemessenen bodenchemischen Daten:

- Mit steigenden H^+ -Ionenkonzentrationen, zunehmender Al- und Fe-Sättigung sowie abnehmender Ca-Sättigung der Austauscherplätze im A_h -Horizont nimmt die maximale Wurzeltiefe ab (s. Abb. 5 und 6 in WITTIG et al. 1987).
- Der Anteil der in den Mineralboden reichenden Wurzeln am Gesamtwurzelsystem nimmt ebenso wie der Feinwurzelanteil (Wurzeln mit einem Durchmesser $< 0.2 \text{ mm}$) mit

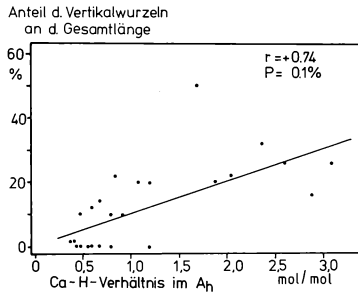


Abb. 2: Korrelation zwischen Ca-H-Verhältnis im A_h -Horizont und Anteil der in den Mineralboden eindringenden Vertikalwurzeln an der Gesamtlänge des Wurzelsystems von *Miliun effusum*.

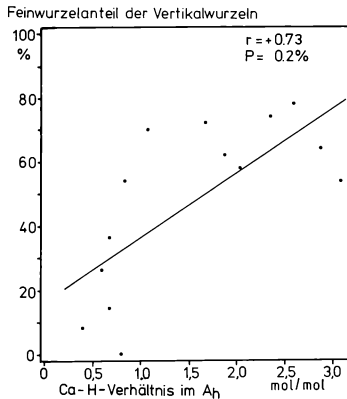


Abb. 3: Korrelation zwischen Ca-H-Verhältnis im A_h -Horizont und Feinwurzelanteil der in den Mineralboden eindringenden Wurzeln von *Miliun effusum*.

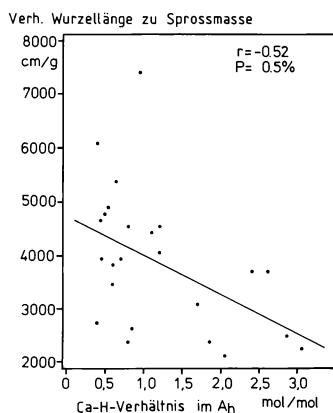


Abb. 4: Korrelation zwischen dem Ca-H-Verhältnis im A_h -Horizont und dem Quotienten aus Wurzellänge und Sproßtrockenmasse von *Milium effusum*.

steigender H^+ -Ionen-Konzentration, sinkender Ca-Sättigung und engerem Ca-H-Verhältnis ab (Abb. 2 und 3).

- Unter zunehmend sauren Bodenbedingungen verändert sich das Verhältnis von oberirdischer Biomasse und Gesamtwurzellänge zugunsten der letzteren. Gleichzeitig nimmt das in den Mineralboden eindringende vertikale Wurzelsystem ab im Vergleich zum horizontalen Wurzelsystem, das sich in der Humusaufgabe erstreckt (Abb. 4, Tab. 2).

Tab. 2: Beziehungen zwischen der Wurzelbildung von *Milium effusum* und dem Ionenmilieu des Bodens (A_h -Horizont), ausgedrückt als Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient r_s .
(P = Irrtumswahrscheinlichkeit des Korrelationskoeffizienten in %).

max. Wurzeltiefe in cm			Anteil des Vertikalsystems am Gesamtwurzelsystem in %		Verhältnis Wurzellänge zu Sproßmasse in cm/g TS	
r_s	P		r_s	P	r_s	P
pH-Werte						
pH (H_2O)	+0.858	0.1	+0.706	0.1	-0.629	0.1
pH ($CaCl_2$)	+0.881	0.1	+0.743	0.1	-0.661	0.1
Kationenaustauschersättigung						
% Ca	+0.697	0.3	+0.647	0.1	-0.520	0.5
% Al	-0.480	0.9	-0.465	1.1	+0.464	1.1
% H	-0.751	0.1	-0.716	0.1	+0.538	0.3
Konzentrationen im wässrigen Bodenextrakt (mg/kg TB)						
Ca	+0.469	1.0	+0.400	0.1	+0.320	6.4
Al	-0.047	41.3	-0.034	43.7	-0.111	30.3
Ionenrelationen im wässrigen Bodenextrakt (mol/mol)						
Ca-Al	+0.389	3.0	+0.328	5.9	+0.261	10.9
Ca-H	+0.826	0.1	+0.743	0.1	+0.618	0.1

4.2 Wurzelverdickungen

An den Wurzeln von *Milium effusum* wurden gelegentlich mehr oder weniger auffällige Verdickungen festgestellt, insbesondere an Wurzeln, die aus dem Mineralboden stammen. Es zeigte sich, daß die Verdickungen in erster Linie aus einer starken Zunahme des Rindengewebes resultieren, d. h. die Querschnittsflächen-Relation zwischen Rindengewebe und Zentralzylinder ist bei verdickten Wurzeln zugunsten der Wurzelrinde verschoben. Als Erklärung dieser Veränderungen kommt sicher eine Vielzahl unterschiedlicher Einflüsse in Betracht. Jedoch sollten diesbezügliche Untersuchungen unseres Erachtens die Wirkung eines Ca-Mangels bei gleichzeitig hoher Konzentration an Wasserstoff-Ionen als mögliche Ursache besonders in Betracht ziehen (vgl. SOLBERG 1935, CORMACK 1962).

5. Diskussion

Die Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß *Milium effusum* zwei Strategien anwendet, um zunehmend sauren Bodenbedingungen zu begegnen:

- Erhöhung der Gesamtwurzellänge in Relation zur oberirdischen Biomasse (erhöhter 'Wurzelbedarf') und
- Verringerung derjenigen Anteile des Wurzelsystems, die in den Mineralboden eindringen.

Hierdurch wird bei zunehmender Versauerung des Mineralbodens der durchwurzelbare Raum immer mehr auf die Humusaufgabe eingeengt. Durch die Beschränkung der Wurzeln auf die stark humosen oberen Bodenschichten (O_h - und O_f -Lagen) weicht das Flattergras vermutlich einer zunehmenden Al-Toxizität im Mineralboden aus (RUNGE 1984). Da das Al in der Humusaufgabe vermutlich überwiegend in Form gering oder nicht phytotoxischer Organo-Komplexe vorliegt (RUNGE 1983), zeigt das Ca-H-Verhältnis der Bodenlösung eine bessere Beziehung zur Verteilung und Ausbildung von Wurzeln im Bodenprofil als das Ca-Al-Verhältnis.

Die Umverteilung von Wurzeln im Bodenprofil unter zunehmender Bodenazidität bedingt eine veränderte Konkurrenzsituation innerhalb des Pflanzenbestandes. Durch die Konzentration der Wurzeln aller Konkurrenzpartner aus der Kraut- und Baumschicht auf einen immer engeren Bodenabschnitt, verstärkt sich die Interferenz zwischen den Pflanzen, so daß einige konkurrenzschwache Arten, die z. B. ihr Optimum auf besser basenversorgten Böden haben, ausfallen können. Dazu kommt, daß eine oberflächennahe Konzentration der Wurzeln in der Humusaufgabe einen veränderten Schutz der Pflanzen gegenüber der Wirkung von Extrembedingungen (z.B. Trockenheit, Frost, mechanische Belastung) zur Folge hat, was zum Absterben oder zur nachhaltigen Schädigung einzelner Individuen führen kann.

Die Beziehungen zwischen Wurzellänge, Wurzelverteilung und Bodenchemismus legen die Vermutung nahe, daß die von WITTIG et al. (1985) nachgewiesenen Veränderungen in der Krautschicht des Flattergras-Buchenwaldes der Westfälischen Bucht möglicherweise unter dem Aspekt von Veränderungen im Wurzelbereich zu interpretieren sind.

Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse und Überlegungen ist zu erwarten, daß in der Krautschicht von Buchenwäldern empfindlichere Zeiger für Versauerungserscheinungen zu finden sind als in der Baumschicht. Denn im Gegensatz zur Buche, die in weiten Bereichen unempfindlich auf Bodenazidität reagiert, gibt es in der Krautschicht viele Arten, die

ein feindifferenziertes Muster von unterschiedlichen Ernährungsbedingungen und Säuregraden im Boden anzeigen. Mehr als die Betrachtung einzelner Zeigerpflanzen führt die Berücksichtigung der Gesamtheit der floristischen Zusammensetzung zu einem aussagekräftigen Bild, welches eine größere Anzahl von Einflußfaktoren einschließlich deren kleinräumiger Streuung wiedergibt.

Die vorliegende Arbeit entstand in der Abteilung Geobotanik des Institutes für Ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.

Literatur

CORMACK R.G.H., 1962: The development of root hairs in angiosperms. Bot. Rev. 28: 446-464.
MEIWES K.-J., KÖNIG N., KHANNA P.K., PRENZEL J., ULRICH B., 1984: Chemische Untersuchungsverfahren für Mineralboden, Auflagehumus und Wurzeln zur Charakterisierung und Bewertung der Versauerung in Waldböden. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme/Waldsterben 7: 1-67.
RUNGE M., 1983: Zum Einfluß des Aluminiums auf die floristische Zusammensetzung von Waldgesellschaften des Münsterlandes. Verh. Ges. Ökol. 11: 339-350.
RUNGE M., 1984: Bedeutung und Wirkung von Aluminium als Standortfaktor. Düsseld. Geobot. Koll. 1: 3-10.
SOLBERG P., 1935: Pflanzenphysiologische Versuche über die Wechselwirkung zwischen den Nährsalzen und der Konzentration freier Wasserstoffionen. Meld. Norges Landbrukshojk. 15: 225-462.
WITTIG R., BALLACH H.J., BRANDT C.J., 1985: Increase of number of acid indicators in the herb layer of the Millet-Grass-Beech-Forest of the Westphalian Bight. Angew. Bot. 59: 219-232.
WITTIG R., WERNER W., 1986: Beitrag zur Belastungssituation des Flattergras-Buchenwaldes der Westfälischen Bucht - Eine Zwischenbilanz. Düsseld. Geobot. Koll. 3: 33-70.
WITTIG R., NEITE H., MEYERCORDT J., 1987: Begünstigung säureliebender Arten in mitteleuropäischen Buchenwäldern. Kongreß- u. Tagungsber. Martin-Luther-Universität Halle- Wittenberg (Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen): 58-69.

Adresse

J. Meyercordt	Dr. W. Werner	Prof. Dr. R. Wittig
GKSS Forschungszentrum	Geobotanik FB III Univ.	Bot. Inst. Univ. (Geobotanik)
Postfach 1160	Postfach 3825	Siesmayerstr. 70
D-2054 Geesthacht	D-5500 Trier	D-6000 Frankfurt

Untersuchungen zur potentiellen Stickstoffnettomineralisation in nordhessischen und südniedersächsischen Buchenwäldern

Heiner Schäfer

Synopsis

Potential rates of N-mineralization and CO₂-production in forest floor O_F layers and topsoils (A_h horizon) of 9 mature beech stands were studied by aerobic laboratory incubations under controlled conditions. Emphasis was put on the evaluation of the degree of influence of selected chemical properties on both processes. Net nitrogen accumulation rates were not predictable by the examined site factors, whereas nitrification was positively correlated with pH and concentrations of basic cations in cases where NH₄⁺ availability was not rate limiting. CO₂-release showed highest linear correlation coefficients with different variables. In multiple regression analysis the parameters considered explained 50 % of the variance in respiration for the O_F horizon and up to 99 % for topsoil. Reasons for the poor ability of the chemical factors studied to explain the pattern of net N-mineralization are discussed.

Ammonification, beech forest, C/N ratio, carbon dioxide evolution, mineralization, nitrification, nitrogen, soil heterogeneity.

1. Einführung:

Der Stickstoff nimmt unter den Pflanzennährstoffen eine herausragende Stellung ein, da

- er quantitativ (nach C, O, H) die übrigen essentiellen Elemente dominiert,
- er in einer Vielzahl von Oxidationsstufen und Verbindungen sowohl in miteinander gekoppelte biologische als auch in atmosphärische, geopedo- und hydrologische Kreisläufe eingeschlossen ist (und dort in überhöhten Konzentrationen u.U. zur Umweltkontaminante werden kann),
- seine Transformationen mit der Produktion oder Konsumtion von Protonen verbunden sind,
- er vorwiegend in organisch gebundener Form vorliegt, also erst nach seiner Mineralisation pflanzenverfügbar ist.³

In ungedüngten Waldökosystemen stellt der Stickstoff sehr häufig den produktionsbegrenzenden Minimumfaktor dar (NADELHOFFER et al. 1984, WARING, SCHLESINGER 1985; AGREN 1986; CARLYLE 1986). Die Freisetzung pflanzenaufnehmbarer Stickstoffionen im Zuge der mikrobiellen Zersetzung des Detritus ist somit ein elementarer Schlüsselprozeß, der nicht nur den Transfer des Stickstoffs, sondern auch die Entwicklungs- und Wachstumsdynamik des gesamten Ökosystems wesentlich bestimmt. Genauere Kenntnisse darüber sind daher sowohl von wissenschaftlichem als auch von forstpraktischem Interesse (Artenwahl, -kombination).

Die Ammonifikation und die sich eventuell anschließende NH_4^+ -Oxidation durch autotrophe Nitrifikanten sowie die heterotrophe Nitratbildung unterliegen im Freiland vor allem der Steuerung durch die jeweils herrschenden Temperatur- und Feuchtebedingungen (MATHES et al. 1985, BEESE 1986, LANG 1986, TOSCA, LABROUE 1986) und führen zu charakteristischen Jahresverläufen der Stickstoffnettomineralisierung (z.B. NADEL-HOFFER et al. 1984, PASTOR et al. 1984, LANG 1986 sowie Literaturbelege in SCHÄFER 1988).

Die Effekte der übrigen Einflußgrößen werden dabei oft überlagert, obwohl diese entscheidend die absolute Höhe der N-Nachlieferung determinieren. Insbesondere der Komplex bodenchemischer Faktoren - der nicht bzw. nicht so stark von der Witterung abhängig ist wie die Bodenfauna, die ebenfalls eine bedeutende Rolle bei der N-Mobilisation spielt (INGHAM et al. 1985, 1986, SCHEU 1987, ANDERSON 1989 u.a.) - wurde von verschiedenen Autoren eingehend analysiert (z.B. KRIEBITZSCH 1978, ROBERTSON 1982, VI-TOUSEK et al. 1982, PASTOR et al. 1984, LANG 1986, MLADENOFF 1987).

Die vorliegende Untersuchung ergänzt diese Arbeiten dergestalt, daß der pH- und Nährstoffgradient erweitert sowie die Anzahl der Ausgangssubstrate und der Proben erhöht bzw. das Probenkollektiv auf eine Baum-/Streuart eingeschränkt und eine standardisierte Methodik verwendet wurde. Wie in den genannten Publikationen wird auch in den folgenden Ausführungen nicht differenziert zwischen den chemischen Variablen, die vorwiegend dem Standort zuzurechnen sind (pH, Aluminiumkonzentration etc.), und jenen, die als Parameter der Ressourcenqualität (Komposition der Streu, C/N-Quotient, Ligninanteil etc.) gelten, da das aus dem Gelände und dem jeweiligen Horizont gewonnene Material auf Grund zuvor abgelaufener interaktiver Dekompositionsprozesse eine solche - zur Kausalanalyse wünschenswerte - Trennung nicht mehr gestattet. Um die Ergebnisse zur N-Dynamik besser interpretieren zu können, wurde auch die CO_2 -Produktion der Bodenproben mit in die Untersuchung einbezogen.

2. Standorte und Probenahme

Als Probeflächen dienten acht Altbuchenbestände aus der Umgebung Kassels und ein vergleichbarer Bestand in Kroatien. Geologisches Ausgangssubstrat ist bei den Flächen 1-3 Buntsandstein (*Luzulo-Fagetum*), Fl. 4 und 5 Basalt (*Luzulo-Fagetum milietosum* / *Melico-Fagetum*), Fl. 6 Löß über Kalk (*Melico-Fagetum*), Fl. 7 Senon-Kalkstein (*Fagetum montanum*) und bei Fl. 8 und 9 Muschelkalk (*Lathyro-/Carici-Fagetum*). Die Humusformen reichen dementsprechend vom typischen Moder bis zum Mull. Weitere Standortsangaben finden sich in SCHÄFER (1988).

Die Probenahme erfolgte in augenscheinlich homogen strukturierten Flächenausschnitten von 0,5 - 2 ha Größe (Kronenschluß stets > 90 %) aus der Fermentationslage (O_t) und dem humosen Oberboden (A_h). An je zehn Stellen pro Fläche wurden in einem Umkreis von ca. 8 m je 6 - 10 Einzelproben pro Horizont entnommen und diese jeweils zu einer Mischprobe vereint.

3. Methoden

- Potentielle N-Nettomineralisation: Das gewonnene Material wurde unter Verwerfung des Siebrückstandes (Siebweite: O_t : 4 mm, A_h : 3.125 mm) homogenisiert und nach der Einstellung der Feuchte auf 2/3 der maximalen Wasserkapazität (MWK-Bestimmung individuell für jede Einzelprobe) bei $20 \pm 1^\circ\text{C}$ in Polyäthylenbeuteln 12 Wochen lang inkubiert. Die Analyse von NH_4^+ und NO_3^- geschah mit ionenselektiven Elektroden (Orion) im $\text{KAl}(\text{SO}_4)_2$ -Extrakt (1 %).
- CO_2 -Abgabe: Weckglas-Methode. Gesiebter Boden, 2/3 MWK, $20 - 21^\circ\text{C}$.

- pH: Messung mit Einstab-Glaselektrode in der Suspension (Boden : Wasser = 1 : 5)
- Gesamt-C: Nasse Veraschung
- Gesamt-N: Kjeldahl-Foerster-Methode
- Ca, Mg, K: 2N HCl-Auszug, Flammen-AAS
- Statistische Auswertung: Programmpaket SPSS/PC auf IBM PC+AT (nähere Angaben: SCHÄFER 1988)

4. Ergebnisse und Diskussion

In Tab. 1 sind diejenigen Parameter aufgeführt, die zur Charakterisierung des chemischen Bodenzustandes dienen und von denen ein Einfluß auf die Mikroorganismen- und Mikro-/Mesofaunaaktivität und damit auf die Mineralisierung der Proben vermutet wird. Wie aus den mitgeteilten Daten ersichtlich, bestehen nicht nur zwischen den einzelnen Standorten z.T. erhebliche Unterschiede, sondern auch innerhalb einer Fläche streuen die Werte beträchtlich. Diese kleinräumige Variation von Bodeneigenschaften bzw. Elementkonzentrationen in Waldböden geht z.B. auch aus den Untersuchungen von GRIMME (1977); SCHÄFER (1980, 1988); QUESNEL, LAVKULICH (1980, 1981); RIHA et al. (1986) und RABEN, ULRICH (1987) hervor.

Tab. 1: Chemische Kenndaten der untersuchten Teilkollektive.
Mittelwerte aus je zehn Mischproben pro Fläche und Horizont und zugehörige Standardabweichungen.

Fläche	Horizont	pH(KCl)	Calcium (mg/kg)		Magnesium (mg/kg)		Kalium (mg/kg)		Gesamt-C (%)	Gesamt-N (%)
1	Or	3.69 ± 0.25	3391 ±	543	341 ±	43	593 ±	82	40.2 ± 2.0	1.86 ± 0.14
	An	3.01 ± 0.03	13 ±	3	72 ±	5	94 ±	12	7.3 ± 1.0	0.33 ± 0.05
2	Or	3.47 ± 0.15	2158 ±	587	178 ±	18	467 ±	107	42.2 ± 4.3	1.69 ± 0.14
	An	3.14 ± 0.07	33 ±	11	51 ±	10	95 ±	23	9.2 ± 1.3	0.48 ± 0.09
3	Or	4.14 ± 0.38	2976 ±	1216	455 ±	196	641 ±	225	30.1 ± 5.0	1.16 ± 0.17
	An	3.53 ± 0.30	160 ±	228	143 ±	75	145 ±	17	8.6 ± 1.2	0.32 ± 0.08
4	Or	3.95 ± 0.13	3478 ±	551	437 ±	47	485 ±	65	47.3 ± 3.1	1.96 ± 0.13
	An	3.46 ± 0.19	42 ±	46	386 ±	155	137 ±	29	13.6 ± 2.2	0.56 ± 0.14
5	Or	3.83 ± 0.18	3868 ±	569	683 ±	78	483 ±	100	31.5 ± 3.2	1.38 ± 0.12
	An	3.65 ± 0.12	54 ±	28	258 ±	37	233 ±	130	5.6 ± 0.5	0.34 ± 0.03
6	Or	4.85 ± 0.30	3990 ±	919	450 ±	89	334 ±	89	35.3 ± 7.0	1.38 ± 0.14
	An	4.28 ± 0.31	653 ±	534	271 ±	115	181 ±	28	4.9 ± 1.3	0.23 ± 0.06
7	Or	5.17 ± 0.13	16518 ±	1437	662 ±	44	489 ±	79	42.8 ± 3.0	1.79 ± 0.10
	An	4.58 ± 0.30	3570 ±	1581	364 ±	33	149 ±	14	11.6 ± 2.3	0.76 ± 0.10
8	Or	6.27 ± 0.16	28027 ±	4403	950 ±	91	684 ±	156	39.0 ± 2.5	1.53 ± 0.11
	An	6.84 ± 0.78	43116 ±	24078	771 ±	266	375 ±	53	12.2 ± 1.9	0.83 ± 0.16
9	Or	6.24 ± 0.51	53340 ±	34610	1019 ±	511	657 ±	209	32.7 ± 3.1	1.61 ± 0.11
	An	6.99 ± 0.19	22741 ±	9765	1686 ±	864	410 ±	112	11.0 ± 1.3	0.78 ± 0.10

Noch größere Heterogenität weisen auf die Kenngrößen der Stickstofffreisetzung (absolute N-Nettomineralisation MIN, N-(Netto-) Umsatz MIN %, Nitrifikation NIT und Nitrifikationsgrad NIGR - nähere Erläuterungen in SCHÄFER 1988), bei denen nicht selten Variationskoeffizienten von über 100 % auftreten (vgl. Tab. 2 sowie POWERS 1980). Ähnlich hohe Streuungen auf kleinstem Raum fand SCHÄFER (1980) bei der Phosphormineralisation. Obgleich dort auch andere Faktoren als differenzierend hinzutreten, setzen sich offensichtlich die auf Grund der inhomogenen Verteilung von Enzymen und insbesondere der Mikroflora und -fauna im Boden (die sich durch kolonienartige Anhäufungen in Mikrokompartimenten als Reaktion auf unterschiedliche physikalisch-chemische Milieubedingungen und variierendes Ressourcenangebot sowie als Folge der selektiven Fraß- und Dispersierungstätigkeit der Bodenfauna und vielfältiger Konkurrenzmechanismen und sti-

Tab. 2: Parameter zur Charakterisierung der Stickstoffumsetzungen und der biologischen Gesamtaktivität.
(arithmetische Mittel \pm Streuung. n = 10)

Fläche	Horizont	Mineralisation (%N/12 Wochen)	Nitrifikationsgrad (%)	CO ₂ -Prod. (%C/100 Tage)
1	O _f	6.6 \pm 2.0	30.2 \pm 30.5	8.2 \pm 3.0
	A _h	1.9 \pm 0.4	26.7 \pm 12.8	3.5 \pm 0.8
2	O _f	1.6 \pm 2.0	28.4 \pm 39.0	5.1 \pm 1.6
	A _h	2.6 \pm 0.5	30.1 \pm 5.3	2.1 \pm 1.0
3	O _f	7.6 \pm 6.4	37.8 \pm 45.8	7.9 \pm 3.6
	A _h	6.6 \pm 3.3	50.4 \pm 28.2	3.0 \pm 0.8
4	O _f	3.6 \pm 1.8	73.2 \pm 32.0	5.1 \pm 1.1
	A _h	2.3 \pm 0.6	76.8 \pm 17.5	1.6 \pm 0.4
5	O _f	2.6 \pm 3.1	100.0 \pm 0	*
	A _h	4.1 \pm 1.0	91.6 \pm 9.6	*
6	O _f	6.0 \pm 2.4	99.8 \pm 0.7	10.0 \pm 6.6
	A _h	3.1 \pm 2.0	99.6 \pm 0.9	3.3 \pm 0.3
7	O _f	4.7 \pm 2.6	99.2 \pm 2.6	17.1 \pm 2.6
	A _h	3.5 \pm 0.5	100.0 \pm 0	4.3 \pm 0.3
8	O _f	1.2 \pm 1.0	100.0 \pm 0	*
	A _h	1.0 \pm 0.7	100.0 \pm 0	*
9	O _f	2.2 \pm 1.3	99.9 \pm 0.4	14.2 \pm 3.5
	A _h	1.0 \pm 0.7	91.5 \pm 21.6	5.8 \pm 1.0

* Da die Bestimmung der CO₂-Produktion bei den Flächen 5 und 8 nur an naturfeuchten Proben mit variierenden Temperaturen erfolgte, wird wegen mangelnder Vergleichbarkeit auf die Angabe von Werten verzichtet.

mulierender/antagonistischer Effekte und Interaktionen auszeichnet (DOMMERGUES et al. 1978; MOLINA et al. 1979; SWIFT et al. 1979; CAMPBELL 1981; COLEMAN 1985; GRANT, LONG 1985)) sich ergebenden mosaikförmigen Aktivitätsunterschiede im Millimeter-Bereich auf makroskopischer Ebene fort. Die zum Vergleich von Nitrifikation bzw. Ammonifikation mit der biologischen Gesamtaktivität der Proben herangezogene Kohlendioxid-Exhalation (absolut = CO₂, Gesamt-C-bezogene Umsatzrate = CO₂ %) zeigt dagegen eine etwas geringere Variabilität. Bei Betrachtung der Flächenmittelwerte lassen die Respirationsraten und insbesondere die Nitrifikationsgrade einen Zusammenhang mit dem pH-Wert bzw. Basenversorgungszustand der untersuchten Standorte erkennen, während sich für die N-Nettomineralisation - abgesehen von den erheblichen Unterschieden zwischen den einzelnen Flächen - kein Trend ableiten läßt. Dies, und noch deutlicher die Tatsache, daß die unerwartet niedrigen N-Umsatzraten der Fl. 8 und 9 mit den höchsten CO₂-Abgaben der Gesamtkollektive einhergehen, zeigt, daß von der N-Nettonachlieferung nicht auf die N-Bruttolmineralisation, die mit der CO₂-Entbindung hoch korreliert sein sollte (vgl. ZÖTTL 1958, ADAMS, CORNFORTH 1973), geschlossen werden kann; vielmehr ist in diesem Fall (neben Denitrifikations-Verlusten) von beträchtlicher Immobilisation des zuvor ammonifizierten Stickstoffs (temporäre Fixierung in der mikrobiellen Biomasse, längerfristige Festlegung im Zuge der Humifizierung) auszugehen.

Tab. 3: Matrix linearer Korrelationen zwischen den abhängigen Kenngrößen der Stickstoff- und Kohlenstoffdynamik und den bodenchemischen Variablen sowie zwischen den N-Umsetzungen und der CO₂-Abgabe aller Proben aus dem O_f-Horizont (oben) und dem A_h-Horizont (unten).
(Erläuterungen der Abkürzungen im Text; Angabe von Koeffizienten nur für p < 0.1; * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001).

O _f	Gesamt-N	Gesamt-C	C/N	N akt.	pH(H ₂ O)	pH(KCl)	Ca	Mg	K	CO ₂	CO ₂ %
MIN	0.202	0.206	-	-	-0.279**	-0.248*	-0.255*	-	-	-	-
MIN%	-	-	-	-	-0.261*	-0.234*	-0.257*	-	-	-	-
NIT	0.247*	-	-	-	-	0.215	-	0.248*	-	0.503***	0.409***
NIGR	-	-	-	-0.282*	0.534***	0.547***	0.312**	0.457***	-	0.313*	0.319*
CO ₂	-	-	-	-	0.474***	0.533***	0.344**	0.406***	-	-	0.933***
CO ₂ %	-	-	-0.257*	-0.290*	0.613***	0.656***	0.477***	0.315**	-	0.933***	-
A _h											
MIN	0.203	0.252*	-	-	-	-	-	-	-0.195	0.242*	-
MIN%	-0.421***	-0.281**	0.398***	-0.310**	-0.379***	-0.430***	-0.354***	-0.396***	-0.310***	-0.224	-0.201
NIT	0.430***	0.298***	-0.314**	0.255*	-	0.223	-	0.266*	-	0.432***	-
NIGR	-	-	-0.373***	-	0.573***	0.630***	0.310**	0.592***	0.415***	0.314**	0.286*
CO ₂	0.787***	0.445***	-0.604***	0.450***	0.763***	0.779***	0.764***	0.602***	0.704***	-	0.849***
CO ₂ %	0.407***	-	-0.582***	-	0.760***	0.709***	0.742***	0.418***	0.720***	0.849***	-

Zur detaillierten Analyse wurden für die Gesamtheiten der Einzelproben beider Horizonte lineare Korrelationen zwischen den abhängigen und den determinierenden Parametern berechnet (s. Tab. 3). Auf Grund der geringen N-Mineralisation der beiden Kalkflächen ergeben sich bei MIN und MIN% z.T. schwache negative Korrelationen mit den pH-Werten und entsprechend auch mit den Gehalten basischer Kationen. Werden die Fl. 8 und 9 aus der Kalkulation ausgeklammert, dann entfallen sowohl diese Beziehungen als auch die in dieser Form ungewöhnlichen Zusammenhänge mit dem C/N-Verhältnis und der CO₂-Produktion bei MIN% im Oberboden. Eine Gegenläufigkeit zwischen aktuellen Anfangskonzentrationen an Mineralstickstoff und der N-Nettomineralisation, wie sie sich bei MIN% im A_h-Horizont andeutet - mit freilich sehr geringem Koeffizienten - wurde auch in den Untersuchungen von RUNGE (1974) und RODENKIRCHEN (1984) festgestellt; SCHÄFER (1980) fand eine äquivalente Beziehung zwischen den Ausgangsgehalten und der Mineralisation von Phosphor.

Die Nitrifikation zeigt eine positive Abhängigkeit vom N-Gehalt und eine - oft beschriebene - negative Korrelation mit dem C/N-Quotienten, letztere allerdings nur im Oberboden. Entgegen den Erwartungen ergibt sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Höhe der Ammoniumoxidation und dem Säurestatus (Abb. 1 Mitte), lediglich mit den Magnesiumkonzentrationen besteht eine gewisse Koinzidenz. Betrachtet man jedoch die Nitrifikation in Kombination mit dem Nitrifikationsgrad, so erkennt man, daß über bei pH (H₂O) 5 (O_f) bzw. bei pH (KCl) > 4.0 (A_h) praktisch sämtlicher Stickstoff in Nitratform nachgeliefert wird (Abb. 1 unten), während bei weiter zunehmender Acidität der Nitrifikationsgrad trotz intensiver Ammonifikation in einem relativ schmalen Übergangsbereich bis fast gegen Null zurückgeht. Damit wird offensichtlich, daß die Nitrifikantentätigkeit bei niedriger Wasserstoffionenkonzentration nicht gehemmt wird, sondern daß die dort scheinbar geringe NO₃⁻-Bildung einzig auf dem eingeschränkten Angebot an Ammonium als Substrat beruht (s. Abb. 1 oben; ähnliche Konstellationen, nämlich verminderte NH₄⁺-Verfügbarkeit für autotrophe Nitrifikanten als Resultat ihrer konkurrenzschwachen Affinität, können u.a. auch im natürlichen Waldökosystem Depressionen der Nitrifikation verursachen, vgl. WOLLUM, DA-VEY 1975; JONES, RICHARDS 1977; ROBERTSON 1984; COOPER 1986). Dies ist ein markantes Beispiel dafür, daß die isolierte Interpretation von einfachen Korrelationen leicht zu Fehleinschätzungen der 'wahren' Kausalzusammenhänge führen kann, und daß

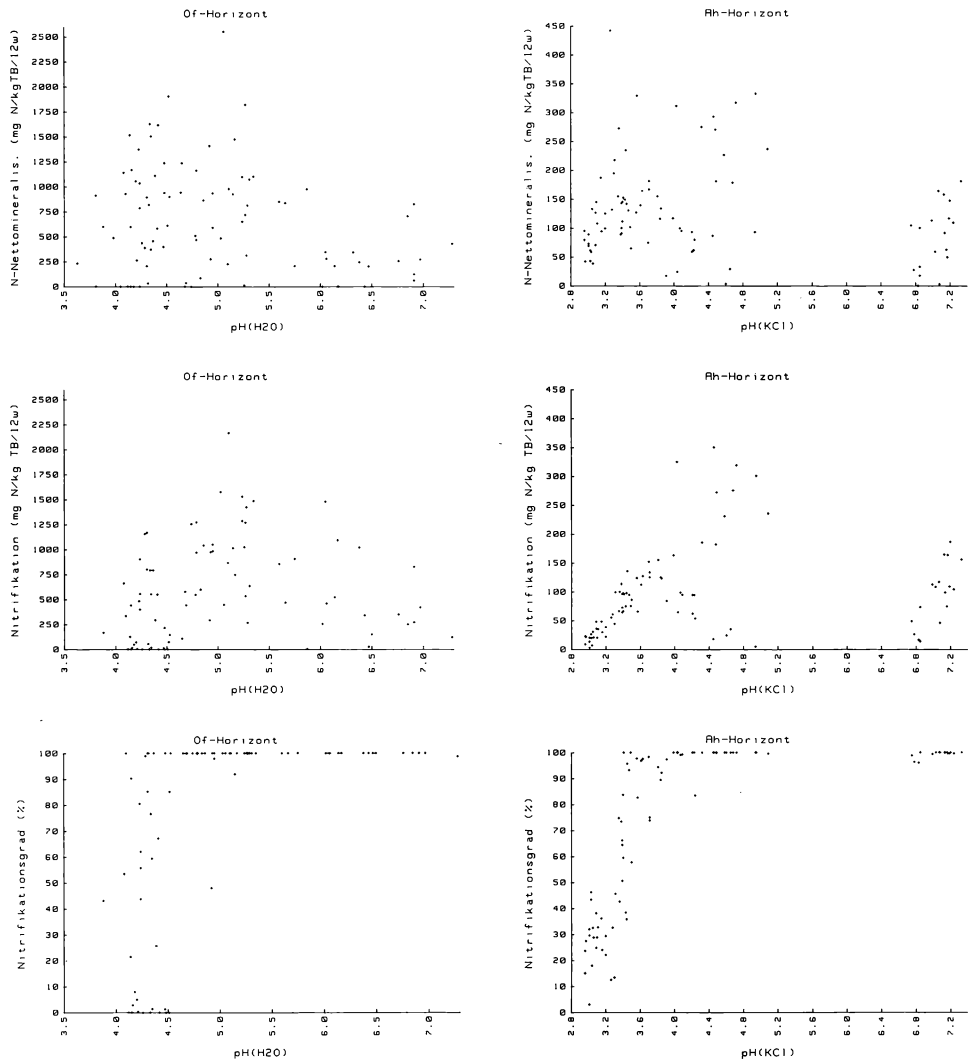


Abb. 1: Darstellung der Zusammenhänge zwischen den Parametern der Stickstoffdynamik und der Acidität.

die Methode der linearen Regression bei der relativen Nitrifikation in verschiedenen pH-Bereichen versagt und streng genommen nicht angewendet werden sollte (Die Angabe von Korrelationskoeffizienten geschieht daher nur zur Orientierung). Bei Nichtberücksichtigung der Flächen 8 und 9 erhält man für die Restkollektive straffe Beziehungen zwischen der Ammoniumoxidation und der Protonenkonzentration. Bemerkenswert ist, daß die nur von wenigen spezialisierten Spezies durchgeführte Nitrifikation (die vorliegenden Ergebnisse sprechen für überwiegend autotrophe, allenfalls im sehr stark sauren Bereich für heterotrophe Nitratbildung) recht klar mit der CO₂-Produktion als hochaggregierter Kenngröße korreliert, was sich ansonsten auch in ähnlichen Verknüpfungen mit beeinflussenden Faktoren und Reaktionen auf solche ausdrückt. So zeitigen abnehmende Bodensäurekonzentrationen ebenso wie zunehmende Ca-, Mg-, und K-Gehalte positive Wirkungen auf die respiratorische Tätigkeit, wohingegen weite C/N-Verhältnisse reduzierte CO₂-Abgaberraten zur Folge haben.

Tab. 4: Höchste multiple Korrelationskoeffizienten R, die nach der Einbeziehung der Unabhängigen C, N, C/N, pH (H₂O) oder pH(KCl), Ca, Mg und K erreicht werden. Die stufenweise Prozedur führt dazu, daß zunächst einbezogene Faktoren z.T. wieder herausgenommen werden, da andere Variablenkombinationen und -folgen auf diesem Niveau höhere Bestimmtheitsmaße bzw. geringere F-Werte ergeben.

O_f-Horizont:

Regressand	Regressorenfolge	R
MIN	pH(H ₂ O), K	0.353
MIN%	pH(H ₂ O), K	0.319
NIT	Mg, N, K, pH(KCl), Ca	0.532
NIGR	pH(KCl), K, Mg	0.723
CO ₂	pH(KCl), N, K, Mg	0.674
CO ₂ %	pH(KCl), K	0.698

A_h-Horizont:

Regressand	Regressorenfolge	R
MIN	C, pH(KCl), C/N	0.581
MIN %	pH(KCl), K, C	0.639
NIT	pH(KCl), C/N, C, K, Ca, Mg	0.867
NIGR	pH(KCl), C, Ca, C/N	0.908
CO ₂	N, K, C, C/N, pH(H ₂ O), Ca, Mg	0.955
CO ₂ %	Ca, C, pH(KCl), N, Mg	0.997

Multikollinearität kann dazu führen, daß Effekte der unabhängigen Variablen auf die Zielgröße falsch beurteilt werden. Um den individuellen Beitrag der Prädikatoren zur Erklärung der Streuung der Abhängigen zu prüfen, wurden multiple Regressionsanalysen durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Tab. 4 zusammengefaßt; aus Platzgründen werden nur summarisch die Faktorenfolgen der stufenweisen Regression und die damit erreichten multiplen Korrelationskoeffizienten wiedergegeben. Die Restschwankungen sind in der Fermentationsschicht wesentlich höher als im Oberboden. Ursache dafür dürfte die größere Heterogenität der Zersetzungsbedingungen sein, die sich in der O_f-Lage auf Grund der strukturellen Diversität und der Exponiertheit gegenüber Witterungseinflüssen (insbesondere Feuchtefluktuationen) einstellt. Auffällig ist die Abstufung der multiplen Bestimmtheitsmaße: Während die Erklärungskraft der Gesamtgleichung bei der N-Nettomineralisation völlig unzureichend und bei der Nitrifikation nur mäßig ist, werden für die CO₂-Freisetzung allein durch die Einbeziehung der ausgewählten chemischen Parameter recht hohe erklärbare Anteile an der Gesamtstreuung erreicht. Deutlich dominiert der pH-Wert als über verschiedene Systemzustände integrierende multifaktorielle Kenngröße in seiner Bedeutung als Einflußvariable. Für Teilkollektive wurden auch die Gehalte löslicher (GBL) und austauschbarer (AKe) Kationen im A_h-Horizont bestimmt, sie trugen jedoch insgesamt wenig zur weiteren Minimierung der Restschwankung bei (Kollinearität mit pH-Wert und HCl-extrahierten Kationen) und wurden daher in diesen Ausführungen nicht weiter berücksichtigt.

5. Schlußfolgerungen

Der Hauptgrund, warum die in die Untersuchung einbezogenen chemischen Faktoren einen so geringen Erklärungswert bezüglich der N-Nettomineralisation besitzen, dürfte sein, daß letztere keinen mikrobiologischen Vorgang, sondern lediglich das Resultat, die Differenz, zweier tatsächlicher Prozesse darstellt, die entgegengerichtet verlaufen: der Bruttomineralisation und der Immobilisation von Stickstoff. Diese unterliegen allerdings in Form der sie durchführenden Organismen der Steuerung durch die chemischen Einflußgrößen, wie man zumindest für die N-Bruttofreisetzung allein schon aus der parallelen CO₂-Produktion schließen kann. Flankierende Reaktionen (Denitrifikation, Luftstickstoffbindung, NH₄⁺-Fixierung in Tonmineralen etc.) spielen als 'Störgrößen' der Messung nur eine untergeordnete Rolle.

Als weitere Ursachen für wenig straffe Beziehungen kommen in Frage:

- 'Unschärfe' der verwendeten Parameter: z.B. C/N: Differenzierung von Teilfraktionen (Zucker, Proteine, Zellulose, Lignin etc.) hinsichtlich ihrer Verwertbarkeit als Energie- und Nährstoffquelle für Mikroorganismen (vgl. z.B. BAUM 1975, STEVENSON 1986) dürfte zu engeren Zusammenhängen führen.
- der biologische Anfangszustand der Proben (Mikroben- und Tierbesatz) unterscheidet sich nicht nur als Folge der erfaßten Kennwerte, sondern auch auf Grund der vorausgegangenen Witterung, unterschiedlicher Ressourcenqualität (Humifizierungsgrad, Mikrosukzessionsstadien usw.) sowie nicht chemisch bedingter Heterogenität
- Fehlen wichtiger Variablen: z.B. wird dem Phosphorgehalt eine maßgebliche Rolle als Regulator der N-Transformationen zugesprochen (KRIEBITZSCH 1978, PASTOR et al. 1984, LANG 1986 u.a.). Nach Untersuchungen von SCHÄFER (1980) ist in Buchenbeständen durchaus mit saisonaler Phosphorimmobilisation zu rechnen, die nicht zuletzt von dem verstärkten Bedarf der ammonifizierenden und nitrifizierenden Mikroorganismen herrührt und Phasen angespannter Phosphorverfügbarkeit wahrscheinlich macht. Außerdem wurden die Wirkungen potentiell inhibitorischer Substanzen (z.B. Tannine und Phenole) nicht berücksichtigt.
- die Vereinigung aller Proben zu einer Grundgesamtheit birgt in sich die Gefahr von Inhomogenitätskorrelationen und kann zu falschen Schlußfolgerungen führen (z.B.: Beziehung NIT/pH, s.o.). Es empfiehlt sich daher, zusätzlich stärker homogene Teilkollektive (Bodengruppen, Pflanzengesellschaften etc.) zu bilden und die damit gefundenen Ergebnisse kritisch mit denen der Gesamtkollektive zu vergleichen. Größere Abweichungen können ein Hinweis darauf sein, daß sich die jeweils standortspezifisch zusammengesetzten Mikroorganismen- und Tierpopulationen in ihren Reaktionen auf Umweltfaktoren unterscheiden (Beispiele dafür und weitere Anmerkungen zu statistischen Randbedingungen in SCHÄFER 1988). Andererseits interessieren in dieser Untersuchung ja gerade die breiten Gradienten der chemischen Parameter, zumal mit nicht manipulierten Proben nur bei größerer Variation der Kenngrößen signifikante Zusammenhänge eruierbar sind.

Die Koinzidenz zwischen der Mineralstickstoffanhäufung in standardisierten Brutversuchen und dem Zuwachsverhalten von Beständen (ZÖTTL 1958; FIEDLER et al. 1973; BIRK, VITOUSEK 1986 u.a.) sowie die Kenntnisse über die Temperatur- und Feuchteabhängigkeit der N-Mineralisation (s.o.) lassen die Übertragbarkeit der erhaltenen Resultate auf Standortsverhältnisse als zulässig erscheinen. Die innerhalb der 12wöchigen Bebrütungsperiode freigesetzten N-Mengen entsprechen dabei größenordnungsmäßig möglichen Jahresraten im Freiland.

Um tiefere Einsicht in die bodeninternen N-'Kreisläufe' und -Transformationen (z.B. den "mineralization-immobilization-turnover" = "MIT", JANSSON, PERSSON 1982) zu bekommen, wird es sich künftig als notwendig erweisen, Inkubationsexperimente mit verschiedenen anderen Methoden zu kombinieren. Beispielhaft seien genannt: Enzymdiagnostik (insbesondere Protease- und Dehydrogenase-Aktivitäten, vgl. BECK 1983, SCHULZ et al. 1985), Tracer-Studien (STEVENSON 1986, BJARNASON 1987), Keimzahl-/Biomasse-Bestimmungen und Kulturversuche (JONES, RICHARDS 1977; LANG 1986) sowie N-Bilanzierungen (BEESE 1986, BRUMME 1986). Als wertvolles Instrument zur Erlangung eines besseren Verständnisses sowohl genereller als auch spezieller Aspekte, zur Integration von Detailwissen und deren Konsistenzüberprüfung sowie zum Testen von Hypothesen haben sich außerdem begleitende Simulationsmodelle bewährt (VEEN et al. 1984, SMITH et al. 1986, DARRAH et al. 1987).

Die Arbeit entstand in der Abt. Pflanzen-, Vegetations- und Landschaftsökologie der GH Kassel (Prof. Dr. Glavač)

Literatur

- ADAMS S.N., CORNFORTH I.S., 1973: Some short-term effects of lime and fertilizers on a Sitka spruce plantation. II. Laboratory studies on litter decomposition and nitrogen mineralization. *Forestry* 46: 39-47.
- AGREN G.I., 1986: A theory of forest ecosystems: an outline. In: (Ed. AGREN G.I.): Predicting consequences of intensive forest harvesting on long-term productivity. Rep. 26 (Swed. Univ. Agric. Sci./Dept. Ecology & Environ. Res.): 141-147.
- ANDERSON J.M., 1989: Woodland soils as short, dry rivers. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 21-32.
- BAUM U., 1975: Stickstoff-Mineralisation und Stickstoff-Fractionen von Humusformen unterschiedlicher Wald-Ökosysteme. *Gött. Bodenk. Ber.* 38: 96 S.
- BECK T., 1983: Die N-Mineralisierung von Böden im Laborbrutversuch. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146: 243-252.
- BEESE F., 1986: Parameter des Stickstoffumsatzes in Ökosystemen mit Böden unterschiedlicher Acidität. *Gött. Bodenk. Ber.* 90: 344 S.
- BIRK E.M., VITOUSEK P.M., 1986: Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in Loblolly pine stands. *Ecology* 67: 69-79.
- BJARNASON S., 1987: Immobilization and remineralization of ammonium and nitrate after addition of different energy sources to soil. *Plant and Soil* 97: 381-389.
- BRUMME R., 1986: Modelluntersuchungen zum Stofftransport und Stoffumsatz in einer Terra fusca-Rendzina auf Muschelkalk. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben*, A 24: 206 S.
- CAMPBELL R., 1981: Mikrobielle Ökologie. Weinheim (VCH): 243 S.
- CARLYLE J.C., 1986: Nitrogen cycling in forested ecosystems. *For. Abstr.* 47: 307-336.
- COLEMAN D.C., 1985: Through a ped darkly: an ecological assessment of root-soil-microbial-faunal interactions. In: (Ed. FITTER A.H.): Ecological interactions in soil. Oxford (Blackwell): 1-21.
- COOPER A.B., 1986: Suppression of nitrate formation within an exotic conifer plantation. *Plant Soil* 93: 383-394.
- DARRAH P.R., WHITE R.E., NYE P.H., 1987: A theoretical consideration of the implications of cell clustering for the prediction of nitrification in soil. *Plant Soil* 99: 387-400.
- DOMMERGUES Y.R., BELSER L.W., SCHMIDT E.L., 1978: Limiting factors for microbial growth and activity in soil. In: (Ed. ALEXANDER M.): Advances in microbial ecology. New York (Plenum): 49-104.
- FIEDLER H.J., NEBE W., HOFFMANN F., 1973: Forstliche Pflanzenernährung und Düngung. Stuttgart (Fischer): 481 S.
- GRANT W.D., LONG P.E., 1985: Environmental microbiology. In: (Ed. HUTZINGER O.): The handbook of environmental chemistry. Berlin/Heidelberg/New York/Tokyo (Springer) I C (The natural environment and the biogeochemical cycles): 125-237.
- GRIMME K., 1977: Wasser- und Nährstoffversorgung von Hangbuchenwäldern. *Scripta Geobot.* 12: 58 S.

- INGHAM R.E., TROFYMOW J.A., INGHAM E.R., COLEMAN D.C., 1985: Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol. Monogr.* 55: 119-140.
- INGHAM E.R., TROFYMOW J.A., AMES R.N., HUNT H.W., MORLEY C.R., MOORE J.C., COLEMAN D.C., 1986: Trophic interactions and nitrogen cycling in a semi-arid grassland soil. *J. Appl. Ecol.* 23: 597-630.
- JANSSON S.L., PERSSON J., 1982: Mineralization and immobilization of soil nitrogen. In: (Ed. STEVENSON F.J.): *Nitrogen in agricultural soils*. Agron. Madison 22: 229-252.
- JONES J.M., RICHARDS B.N., 1977: Effect of reforestation on turnover of ^{15}N -labelled nitrate and ammonium in relation to changes in soil microflora. *Soil Biol. Biochem.* 9: 383-392.
- KRIEBITZSCH W.-U., 1978: Stickstoffnachlieferung in sauren Waldböden Nordwestdeutschlands. *Scripta Geobot.* 14: 66 S.
- LANG E., 1986: Heterotrophe und autotrophe Nitrifikation untersucht an Bodenproben von drei Buchenstandorten. *Gött. Bodenk. Ber.* 89: 199 S.
- MATHES K., SCHÄFER H., ÜBERLA A., 1985: Simulation der Stickstoffmineralisierung im Waldboden. In: (Ed. BOSSEL H., METZLER W., SCHÄFER H.): *Dynamik des Waldsterbens*. Berlin/Heidelberg/New York/Tokyo (Springer): 162-197.
- MLADENOFF D.J., 1987: Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in Hemlock and hardwood treefall gaps. *Ecology* 68: 1171-1180.
- MOLINA J.A.E., GERARD G., MIGNOLET R., 1979: Asynchronous activity of ammonium oxidizer clusters in soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 43: 728-731.
- NADELHOFFER K.J., ABER J.D., MELILLO J.M., 1984: Seasonal patterns of ammonium and nitrate uptake in nine temperate forest ecosystems. *Plant Soil* 80: 321-335.
- PASTOR J., ABER J.D., MC CLAUGHERTY C.A., MELILLO J.M., 1984: Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65: 256-268.
- POWERS F., 1980: Mineralizable soil nitrogen as an index of nitrogen availability to forest trees. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44: 1314-1320.
- QUESNEL H.J., LAVKULICH L.M., 1980: Nutrient variability of forest floors near Port Hardy, British Columbia, Canada. *Can. J. Soil Sci.* 60: 565-573.
- QUESNEL H.J., LAVKULICH L.M., 1981: Comparison of the chemical properties of forest floors, decaying wood and fine roots in three ecosystems on Vancouver Island. *Can. J. For. Res.* 11: 215-217.
- RABEN G.H., ULRICH B., 1987: Raum/zeitliche Entwicklung boden- und wurzelchemischer Kenngrößen in sauren Bodengesellschaften des Hils. *Spez. Ber. Jülich* 413: 269-275.
- RIHA S.J., JAMES B.R., SENESAC G.P., PALLANT E., 1986: Spatial variability of soil pH and organic matter in forest plantation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50: 1347-1352.
- ROBERTSON G.P., 1982: Nitrification in forested ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 296: 445-457.
- ROBERTSON G.P., 1984: Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Oecologia* 61: 99-104.
- RODENKIRCHEN H., 1984: Vorräte und Nachlieferung an Mineralstickstoff im Boden eines Meliorationsexperiments zu Kiefer. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 147: 716-729.
- RUNGE M., 1974: Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. I. Mineralstickstoff-Gehalt und Nettomineralisation. *Oecol. Plant.* 9: 201-218.
- SCHÄFER H., 1980: Vergleichende Untersuchung der aktuellen, pflanzenaufnehmbaren Phosphorgehalte und der Phosphormineralisation in den organischen Auflagehorizonten und im Oberboden einer sauren Braunerde der Waldgesellschaft Luzulo-Fagetum im Kaufunger Wald vor und nach dem Abtrieb des Baumbestandes. *Staatsexamensarb. GH Kassel*: 75 S.
- SCHÄFER H., 1988: Auswirkungen der Deposition von Luftschadstoffen auf die Streuzersetzung in Waldökosystemen - Eine Fallstudie an den durch Stammblaufwasser stark säure- und schwermetallbelasteten Baumfuß-Bodenbereichen alter Buchen. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Univ. Göttingen A* 37: 244 S.
- SCHEU S., 1987: The influence of earthworms (Lumbricidae) on the nitrogen dynamics in the soil litter system of a deciduous forest. *Oecologia* 72: 197-201.
- SCHULZ V.M., VOLLMER G., MATHES K., 1985: Rekultivierung als ökologisches Problem: 10. Zur ökologischen Bedeutung der Protease-Aktivität von Böden. *Verh. Ges. Ökol.* 13: 805-808.

- SMITH J.L., McNEAL B.L., CHENG H.H., CAMPBELL G.S., 1986: Calculation of microbial maintenance rates and net nitrogen mineralization in soil at steady-state. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50: 332-338.
- STEVENSON F.J., 1986: Cycles of soil - carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients. New York (Wiley): 380 p.
- SWIFT M.J., HEAL O.W., ANDERSON J.M., 1979: Decomposition in terrestrial ecosystems. Oxford (Blackwell): 372 p.
- TOSCA C., LABROUE L., 1986: Le cycle de l'azote dans les milieux supra-forestiers des Pyrenées Centrales: minéralisation de l'azote dans les sols des pelouses subalpines. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* 7: 57-73.
- VEEN J.A. van, LADD J.N., FRISSEL M.J., 1984: Modelling C and N turnover through the microbial biomass in soil. *Plant Soil* 76: 257-274.
- VITOUSEK P.M., GOSZ J.R., GRIER C.C., MELILLO J.M., REINERS W.A., 1982: A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecol. Monogr.* 52: 155-177.
- WARING R.H., SCHLESINGER W.H., 1985: Forest ecosystems - concepts and management. Orlando (Academic Press): 340 p.
- WOLLUM A.G., DAVEY C.B., 1975: Nitrogen accumulation, transformation, and transport in forest soils. In: (Ed. BERNIER B., WINGET C.H.): Forest soils and forest land management. Quebec (Pr. Univ. Laval): 67-106.
- ZÖTTL H., 1958: Die Bestimmung der Stickstoffmineralisation im Waldhumus durch den Brutversuch. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 81: 35-49.

Adresse

Dr. H. Schäfer
 Forschungsgruppe Umweltsystemanalyse
 FB 17 GH
 Mönchebergstr. 21A
 D-3500 Kassel

**Das Burgholz-Projekt
ein zoologischer Beitrag
zur Ökosystemforschung in heimischen Wäldern**

Wolfgang Kolbe

Synopsis

Investigations were made with reference to the zoological part of the Solling project to determine the arthropod fauna in the Burgholz State Forest in Solingen (Bergisches Land, FRG). Two biotopes - a beechwood and a spruce forest - were explored with ground photoeclectors, arboreal photoeclectors and a Macfadyen-extractor in the period from 1978 to 1987 to obtain information on the role of arthropods in forest ecosystems. Altogether 734 arthropod species were identified in the beechwood 560 and in the spruce forest 485. They belong to the *Coleoptera*, *Nematocera*, *Brachycera*, *Lepidoptera*, *Thysanoptera*, *Dermaptera*, *Collembola*, *Araneida* and *Opilionida*. The beetle fauna yields more than the half of all known species. Over the 10 years of the study population densities of several species fluctuated substantially. Some beetle species did not fluctuate in density.

Arthropod fauna, beech forest, ecosystem study, spruce forest.

1. Einführung

Das Sollingprojekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft lieferte erste umfassende Informationen über Struktur, Funktion und Leistungen der Tiergemeinschaften in verschiedenen Waldgesellschaften (ELLENBERG et al. 1986). In Anlehnung an das Sollingprojekt wurde ein Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse erarbeitet (FUNKE 1972, GRIMM et al. 1975), das die vergleichbare Erfassung der Arthropoden-Zoozönosen auch in anderen Regionen Mitteleuropas ermöglichte. Dabei erwies sich vor allem der Boden-Photoeklektor von besonderer Bedeutung für die Ermittlung von Artenspektren, Abundanzen, Aktivitätsdynamik und anderen Parametern der Arthropoden-Zoozönosen (FUNKE 1971).

In Anlehnung an den zoologischen Part des Sollingprojektes wurde im Rahmen eines Minimalprogrammes die Arthropoden-Fauna zweier Waldbiotope im Staatswald Burgholz (Bergisches Land, NRW) untersucht. In der vorliegenden Arbeit werden Fragen zur taxonomischen Struktur und Fluktuation der Tiergemeinschaften aus dem Burgholz beantwortet.

2. Untersuchungsgebiete, Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden in 2 benachbarten Waldgebieten im Staatswald Burgholz, einem 90- bis 100jährigen *Luzulo-Fagetum* und einem 42- bis 52jährigen Fichtenbestand mit *Picea abies* (L.) KARSTEN durchgeführt. Einzelheiten zu den Biotopen sind bei KOLBE (1979) zusammengestellt.

Zur Erfassung der Boden-Arthropodenfaunen der beiden Biotope waren 3 Fangautomatentypen im Einsatz: a) Boden-Photoeklektoren nach FUNKE (1971), b) Baum-Photoeklektoren nach FUNKE (1971) und c) ein modifizierter Macfadyen-Extraktor (KOLBE 1979, KOLBE et al. 1984). Der Hauptanteil der Arthropoden - quantitativ und qualitativ - wurde mit Hilfe von Boden-Photoeklektoren gewonnen. Innerhalb der Zeitspanne von 10 Jahren (1978 bis 1987) wurden Abundanzen von 7 Fang-

jahren mit diesem Fangautomatentyp ermittelt (1978/79, 1979/80, 1980/81, 1981/82, 1983/84, 1984/85 und 1986/87). Im Normalfall standen die Eklektoren als Dauersteher für den Untersuchungszeitraum eines Jahres an der gleichen Stelle. In 2 Fällen wurden die Eklektoren allerdings über 2 Jahre an der gleichen Lokalität belassen (01.04.78 bis 31.03.80 und 01.04.80 bis 31.03.82). In diesen Jahren waren pro Biotop 6 Eklektoren à 1 m² im Einsatz. Die ermittelten Fangdaten der Jahre 1983/84, 1984/85 und 1986/87 (14.03.83 bis 12.03.84; 19.03.84 bis 18.03.85 und 10.03.86 bis 15.03.87) entsprechen den Kontrollwerten eines Ökotoxikologie-Programmes. Hier waren 5 Eklektoren à 0.5 m² im Einsatz (s.a. KOLBE et al. 1984).

Als Standorte für die Boden-Photoeektoren wurden Flächen ohne Krautschicht ausgewählt. In den ersten 4 Fangjahren war pro Biotop zusätzlich ein Baum-Photoeektorktor im Einsatz (entsprechend den Boden-Photoeektoren jeweils über 2 Jahre an dem gleichen Stamm). Mit Hilfe des modifizierten Macfadyen-Extraktors wurde die Collembolen-Fauna in den Jahren 1983, 1984 und 1986 erfaßt (SCHLEUTER 1985, 1987).

3. Zur taxonomischen Struktur der Arthropoden-Fauna

Zur Analyse der Funktionen der Arthropoden-Zoozönosen oder ihrer Einzelteile im Ökosystem Buchenwald bzw. Fichtenforst ist die Kenntnis ihrer Strukturen eine Voraussetzung. Ein Schwerpunkt des Burgholz-Projektes lag in der Erfassung der taxonomischen Struktur der beiden Biotope. Insgesamt wurden 17 Arthropodentaxa erfaßt: *Nematocera*, *Brachycera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Lepidoptera*, *Thysanoptera*, *Planipennia*, *Psocoptera*, *Rhynchota*, *Dermaptera*, *Araneida*, *Opilionida*, *Pseudoscorpionida*, *Isopoda*, *Myriopoda* sowie *Collembola* und *Acarina*.

Tab. 1 zeigt eine erste Übersicht der bis April 1987 ermittelten Spezies aus 9 Taxa von den insgesamt 17 festgestellten Arthropodengruppen. Die Bearbeitung der einzelnen Taxa war unterschiedlich umfassend. Immerhin konnten bis zu diesem Zeitpunkt 734 Spezies ermittelt werden. Ihre Verteilung auf die beiden Biotope ergibt 560 für das *Luzulo-Fagetum* und 485 für den Fichtenforst (KOLBE et al. 1987).

Tab. 1: Gesamtartenzahl der bis April 1987 festgestellten Arthropoden aus dem Buden- und Fichtenbestand des Staatswaldes Burgholz (ab 1978 mit Boden- und/oder Baum-Photoeektoren erfaßt).

* = nur *Empididae*. - Die Zahlenangaben sind - mit wenigen Ausnahmen - aus 27 Einzelveröffentlichungen zusammengestellt (s. KOLBE et al. 1987).

	Bearbeiter	Buche	Fichte	Gesamt
<i>Araneida</i>	PLATEN	79	53	87
<i>Brachycera*</i>	DORN	21	18	24
<i>Coleoptera</i>	KOLBE	308	287	422
<i>Collembola</i>	SCHLEUTER			
	KAMPMANN	27	34	45
<i>Dermaptera</i>	JANKE	1	1	1
<i>Lepidoptera</i>	NIPPEL	14	7	18
<i>Nematocera</i>	DORN			
	CASPERS	75	57	97
<i>Opilionida</i>	PLATEN	4	4	7
<i>Thysanoptera</i>	PATRZICH	31	24	33
Summe der Spezies		560	485	734

Die höchste Artenzahl lieferten die Coleopteren mit mehr als der Hälfte aller bisher festgestellten Arthropoden-Spezies. An 2. Stelle stehen die Nematoceren. Hier wurden Vertreter aus 12 Familien ermittelt (12 im Buchen- und 10 im Fichtenwald). Schwerpunktmäßig wurden vor allem die Sciariden bearbeitet, die als Larven Primärersetzer des organischen Bestandsabfalls in beiden Biotopen sind und damit eine zentrale Rolle bei dem Prozeß der Mineralisierung spielen (DORN 1987). Die in Tab. 1 nicht berücksichtigten Spezies der Cecidomyiiden befinden sich noch in Bearbeitung (H. Meyer, Kiel).

Die *Araneida* stehen an 3. Stelle im Artenspektrum. Diese Tiergruppe stellt wichtige Prädatoren der Bodenstreu mit markanten Indikatoreigenschaften unter ökotoxikologischen Aspekten.

Es folgt die bodenbiologisch bedeutende Gruppe der Collembolen, die durch ihre enormen Abundanzen auffällt (SCHLEUTER 1987). Ihr Artenspektrum liegt allerdings merklich unter dem der drei zuerst genannten Taxa. In der Anzahl der Spezies schließen sich die Thysanopteren, Brachyceren, Lepidopteren und Opilioniden an. Aus der Gesamtzahl der Brachyceren konnte allerdings bislang nur die Familie der Empididen (Tanzfliegen) durch Dorn bearbeitet werden. Sie stellen sowohl als Larven als auch als Imagines Prädatoren. Insgesamt wurden Vertreter aus 19 Brachycerenfamilien ermittelt, davon 17 unter Buchen und 13 unter Fichten (DORN 1985). Methodenspezifisch bedingt ist die Anzahl der Lepidopterenarten niedrig; bislang wurde auch nur ein geringer Teil der Gesamtausbeute erfaßt (NIPPEL 1981).

Die *Dermaptera* lieferten nur 1 Spezies, nämlich den pantophagen Waldohrwurm *Chelidurella acanthopygia* (Géné) (V. Janke, pers. Mitt.).

Leider kann das recht umfangreiche Tiermaterial der Hymenopteren hier noch nicht vorgestellt werden. Es befindet sich in Bearbeitung (N. Mohr). Erste Resultate der *Pseudoscorpionida* lassen die Vermutung zu, daß hier - wie bei den *Dermaptera* - nur eine Spezies anzutreffen ist. Dabei handelt es sich um *Neobisium carinoides* (HERMANN) (V. Janke, pers. Mitt.).

4. Die Fluktuationen der Arthropoden-Zönosen

Der Versuch einer Analyse der Bedeutung der einzelnen Tiertaxa im Gesamten der Zoozönose wird durch ihre z.T. starken Fluktuationen erschwert. Die vorliegenden vergleichbaren Ergebnisse aus den Boden-Photoeklektoren von 5 Jahren zeigen überwiegend jene Spezies, die den Boden verlassen. Dabei weisen die Gesamtergebnisse an Arthropoden - Collembolen und Acarinen wurden nicht mitgezählt - in den einzelnen Jahren mehr oder weniger starke Schwankungen der Abundanzen auf (Tab. 2). Sowohl unter Buchen als auch unter Fichten ist bei einem Vergleich der Dominanzwerte von 1978/79 und 1980/81 eine besonders starke Depression im 2. Jahr festzustellen. In den folgenden 3 Fangjahren

Tab. 2: Übersicht der in 5 Fangjahren mit Hilfe von Boden- Photoeklektoren pro m² ermittelten Arthropoden-Abundanzen (ohne *Acarina* und *Collembola*) im Buchen- und Fichtenbestand des Staatswaldes Burgholz.
Literatur in KOLBE et al. (1987).

	78/79	80/81	83/84	84/85	86/87
<i>Fagus</i> -Bestand	17190	1134	2410	2774	2394
<i>Picea</i> -Bestand	35640	2862	3248	1913	1860

stabilisiert sich der Gesamtarthropodenanteil unter Buchen auf einem Niveau, das knapp oberhalb der doppelten Individuenzahl von 1980/81 liegt. Der Fichtenforst liefert 1983/84 einen leicht erhöhten Tieranteil gegenüber 1980/81, der dann in den beiden folgenden Jahren merklich unter das Ergebnis von 1980/81 absinkt (Tab. 2).

Diese Trends aus der Gesamtauszählung der Abundanzen von 15 Arthropoden-Taxa der Boden-Photoeklektoren spiegeln sich auf der Ebene der Ordnungen und Unterordnungen wider, wenn man die Taxa mit hohen Dominanzwerten miteinander vergleicht. Dabei zeigt sich eindeutig, daß die Nematoceren, die Abundanz betreffend, eine dominierende Rolle spielen; dies trifft für alle Fangjahre zu. Im Fichtenforst liegt ihr Anteil noch höher als unter Buchen. Dennoch schwanken auch ihre Dominanzanteile merklich (KOLBE, DORN 1985; DORN, KOLBE 1987).

5. 'Stetige' Coleopterarten

Die Coleopteren mit ihrer großen Artenfülle liefern aus trophischer Sicht überwiegend zoo- und phytophage Vertreter. Bei einer Prüfung der Käfer nach 'stetigen' Arten, die in allen Fangjahren ermittelt wurden, sind nur verhältnismäßig wenige zu nennen. Beispielsweise trifft dies von den 25 überwiegend zoophagen Carabiden der Versuchsflächen ausschließlich für *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) zu. Bei den 32 phytophagen Curculioniden-Spezies der Boden-Photoeklektoren sind 5 unter Buchen - *Phyllobius argentatus* (Linné), *Polydrusus undatus* (Fabricius), *Barypeithes araneiformis* (Schrk.), *Strophosoma melanogrammum* (Forst.) und *Rhynchaenus fagi* (Linné) - und 2 unter Fichten - *Polydrusus impar* Goz. und *Barypeithes araneiformis* - 'stetig' (s.a. ROTH 1986). Diese Spezies waren auch im Fangjahr 1979/80 anzutreffen, in dem die Eklektoren ohne Umsetzung ein 2. Jahr an gleichem Standort im Einsatz waren. Bei den Curculioniden mit rhizophagen Larven muß u.a. davon ausgegangen werden, daß die im Mineralhorizont lebenden Jugendstadien auch durch Horizontalwanderung in die Eklektoren einwandern können (SCHAUERMANN 1973).

Die Baum-Photoeklektoren lieferten 4 Rüsselkäferarten in besonders hoher Individuenzahl. Dabei handelt es sich um *Phyllobius argentatus*, *Polydrusus undatus* und *Strophosoma melanogrammum* an den Buchen- und *Polydrusus impar* an den Fichtenstämmen (KOLBE 1984). Diese Spezies gehören zu den obligatorischen Stratenwechslern. Ihre Larven leben rhizophag, die Imagines ernähren sich von den Blättern bzw. Nadeln der Gehölze.

Hier sei weiterhin auf die bodenbiologisch wichtige pantophage Larve des Elateriden *Athous subfuscus* (Müller) hingewiesen. Diese Spezies lieferte in den ersten 6 Monaten des Jahres 1978/79 im Buchenbestand 6.5 Imagines, 1979/80 im gleichen Zeitraum 20.5 Käfer pro m². Im Fichtenforst war der Unterschied noch eindrucksvoller: 3.5 Käfer von April bis September des 1. und 34.8/m² in der ersten Hälfte des 2. Fangjahres. Die Entwicklungsdauer von *Athous subfuscus* beträgt im Solling 5 bis 7 Jahre (STREY 1972). Hier kann u.a. davon ausgegangen werden, daß die veränderten Mikroklimawerte im Eklektor gegenüber der Freilandsituation dazu beitragen, daß die Individualentwicklung des Käfers beschleunigt wird und so erhöhte Fangzahlen im 2. Jahr an gleicher Stelle auftreten.

Bei dem Rüsselkäfer *Rhynchaenus fagi*, der sowohl als Larve als auch als Imago monophag von den Blättern der Rotbuche lebt, fällt auf, daß er auch regelmäßig im Fichtenbestand angetroffen wurde. Hier bestätigt sich die Beobachtung von GRIMM (1983) aus dem Solling, der für *Rhynchaenus fagi* Massenüberwinterungen in angrenzenden Fichtenforsten feststellte.

Eine Fülle weiterer Erkenntnisse aus ökosystemarer Sicht liegt inzwischen nicht nur für die Coleopteren, sondern auch von den anderen bearbeiteten Arthropoden-Taxa vor. Sie werden zu einem späteren Zeitpunkt vorgestellt.

Literatur

- DORN K., 1985: Dipterenemergenzen in PCP-belasteten Waldböden des Burgholzes - Die Brachyceren-Familien im Buchen- und Fichtenforst. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 38: 127-129.
- DORN K., 1987: Dipterenemergenzen in PCP-belasteten Waldböden des Staatswaldes Burgholz - Die Nematoceren im Buchen- und Fichtenforst, Teil I. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 40: 77-89.
- DORN K., KOLBE W., 1987: Die Arthropodenfauna der Bodenstreu - Ökotoxikologische Untersuchungen mit Hilfe von Boden- und Labor-Photoelektoren. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 40: 62-68.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J. (Ed.), 1986: Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- 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. 1971: 95-106.
- GRIMM R., FUNKE W., SCHAUERMANN J., 1975: Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse: Untersuchungen an Tierpopulationen in Wald-Ökosystemen. Verh. Ges. Ökol. (Erlangen 1974): 77-87.
- GRIMM R., 1983: Die Wanderflüge von *Rhynchaenus fagi* L. - Freilanduntersuchungen zum Rückflug in Buchenwälder. Verh. Ges. Ökol. 10: 51-55.
- KOLBE W., 1979: Anwendung von Arbeitsmethoden aus dem zoologischen Forschungsprogramm des Solling-Projektes im Staatswald Burgholz (MB 4708) und ihre Ergebnisse (Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse): Einführung. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 32: 29-35.
- KOLBE W., 1984: Coleopterenfänge mit Hilfe von Baum-Photoelektoren im Staatswald Burgholz. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 37: 23-34.
- KOLBE W., DORN K., SCHLEUTER M., 1984: Prüfung ausgewählter Insektentaxa aus 2 Forstbiotopen auf ihre Indikatoreignung - ein neuer Aspekt des Burgholz-Projektes. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 37: 91-103.
- KOLBE W., DORN K., 1985: Der Einfluß von Na-PCP auf die Arthropoden-Fauna der Bodenstreu - ein Beitrag zur Ökotoxikologie. Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal 38: 108-117.
- KOLBE W., DORN K., SCHLEUTER M., 1987: Prüfung ausgewählter Insektentaxa aus 2 Forstbiotopen auf ihre Indikatoreignung. Forschungsber. BMFT Wuppertal: 150 S. (Hier findet sich eine Gesamtübersicht aller Publikationen des Burgholz-Projektes bis Februar 1987).
- NIPPEL F., 1981: Lepidopterologische Ergebnisse aus Fängen mit Photoelektoren im Staatswald Burgholz in Solingen. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 34: 64-66.
- ROTH M., 1986: Die Coleopteren im Ökosystem "Fichtenforst" I. Ökologische Untersuchungen. Zool. Beitr. N.F. 29: 227-294.
- SCHLEUTER M., 1985: Der Einfluß von Na-PCP auf die Zusammensetzung der Collembolenfauna heimischer Waldböden. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 38: 130-135.
- SCHLEUTER M., 1987: Auswirkungen des Biozids Na-PCP auf die Collembolenfauna. Jahresb. naturwiss. Ver. Wuppertal 40: 94-100.
- SCHAUERMANN J., 1973: Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. II. Die produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (Curculionidae) mit rhizophagen Larvenstadien. Oecologia 13: 313-350.
- STREY G., 1972: Ökogenetische Untersuchungen an *Athous subfuscus* Müll. und *Athous vittatus* Fbr. (Elateridae, Coleoptera) in Buchenwäldern. Diss. Univ. Göttingen.

Adresse Dr. W. Kolbe
Fuhlrott-Museum
Auer Schulstr. 20
D-5600 Wuppertal 1

Ciliatostasis: Ein neuer Ansatz zum Verständnis terrícolaer Protozoen-Zönosen

Wilhelm Foissner

Synopsis

The term "ciliatostasis" refers to the phenomenon that excystation and growth of ciliates in evolved natural and cultivated soils is much less than might be expected from their behaviour under similar conditions of temperature, moisture, pH, etc. in vitro. In this paper the known facts about ciliatostasis are reviewed and its effects on the soil protozoan community are discussed. Soil ciliatostasis and soil microbiostasis in general may be powerful means of niche separation and of maintaining an equilibrium between the different kinds of soil microorganisms. Ciliatostasis causes, for instance, a rather sharp separation of ciliates and testaceans in spruce forests. The ciliates reach highest numbers in the fresh litter, whereas the testaceans are most abundant in the humus layer. Little is known about the causes of ciliatostasis. It is, however, obvious that certain substances which inhibit the growth of ciliates are enriched in evolved soils. Some experiments show that these substances are probably produced by the activity of microorganisms. A part of this inhibitory material is volatile and water-soluble. The high numbers of active ciliates present in fresh litter suggest that they play an important role in the decomposer cycle and in the earliest stages of soil development.

Ciliophora, ciliatostasis, decomposer cycle, microbiostasis, soil microfauna, *Testacea*.

1. Das Problem

Die Tabelle 1 zeigt einen repräsentativen Auszug aus einem umfangreichen Datenmaterial, das in den letzten Jahren bei verschiedenen ökologischen Untersuchungen angefallen ist. Daraus ist ersichtlich, daß aktive Ciliaten in frischen Acker- und Wiesenböden mit sehr geringer, in der Streu von Laub- und Nadelwäldern dagegen mit relativ hoher Abundanz vorkommen. Nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung der Bodenproben ist in vitro in allen Fällen ein starker Anstieg der Abundanz festzustellen, prozentuell bei den Acker- und Wiesenböden jedoch weitaus stärker als bei der Waldstreu. Diese Verhältnisse sind sehr typisch und können nicht auf herkömmliche abiotische Faktoren (Wassergehalt, pH etc.) zurückgeführt werden. Sie sind deswegen besonders schwer erklärbar, weil es in hoch produktiven Wiesenböden sicher nicht an Nahrung mangelt, was auch dadurch belegt wird, daß sie eine arten- und individuenreiche Testaceenfauna enthalten (MEISTER-FELD 1960, FOISSNER 1987). Dazu kommen die Ergebnisse verschiedener Kulturmethoden, die zeigen, daß auch in den Wiesen- und Ackerböden eine arten- und individuenreiche Ciliatenfauna existiert, allerdings offensichtlich in weitgehend inaktiver (encystierter) Form (FOISSNER 1987, Tab. 1).

Diese sonderbaren Verhältnisse, die der Forschung entgangen waren, weil die Abundanz der aktiven Ciliaten seit Jahrzehnten fast ausschließlich mit indirekten (Kultur-) Methoden erhoben wird, beschreibt das Konzept der Ciliatostasis (FOISSNER 1987). Im vorliegenden Artikel werden die bisherigen Resultate zu dieser Hypothese referiert und über einige neue Experimente berichtet, die Hinweise über einige der (vielen?) Ursachen der Ciliatostasis geben.

Tab. 1: Abundanz (\bar{x}) der aktiven Ciliaten in frischen und in luftgetrockneten Böden sechs Tage nach Wiederbefeuchtung¹⁾.

Biotop ²⁾	Aktive Ciliaten/g TM des Bodens		
	frischer Boden	getrockneter Boden	Anstieg %($\times 10^3$)
Acker (n = 8)	1	379	37.9
Wiese (n = 8)	3	520	17.3
Fichtenwaldstreu 1 (n = 1)	319	11 430	3.6
Fichtenwaldstreu 2 (n = 1)	468	17 390	3.7
Buchenwaldstreu (n = 1)	3 326	104 340	3.1

¹⁾ Methoden siehe FOISSNER (1987) sowie LÜFTENEGGER et al. (1988).

²⁾ Untersuchte Strata: Acker 5-15 cm, Wiese 0-5 cm, Wälder 0-2/3 cm.
TM = Trockenmasse des Bodens.

2. Die Hypothese

Der Terminus "Ciliatostasis" bezeichnet das Phänomen, daß die Excystierung und das Wachstum von Ciliaten in evolvierten natürlichen und kultivierten Böden sehr viel geringer ist, als es von ihrem Verhalten unter ähnlichen abiotischen Bedingungen in vitro zu erwarten wäre.

Mit "Ciliatostasis" wird lediglich das oben beschriebene Phänomen an sich bezeichnet und kein Bezug zur Kausalität hergestellt. Dazu können entsprechende erläuternde Begriffe wie "bakterielle Ciliatostasis", "fungale Ciliatostasis" etc. verwendet werden. Die Ciliatostasis ist in das generelle Konzept der Mikrobiostasis eingebettet. Wie weit die Hypothese auch für andere terricole Protozoen (Flagellaten, Nacktamoeben) zutrifft, ist zur Zeit schwer abzuschätzen, da unsere Kenntnisse über ihre tatsächlichen (aktiven) Abundanzen zu unklar sind. Ziemlich sicher davon auszunehmen sind die Testaceen, die sowohl in der Streu als auch in evolvierten Böden sehr häufig sind.

3. Überprüfung der Hypothese

An drei Beispielen soll im folgenden demonstriert werden, daß die oben angeführte Hypothese experimentell gut verifizierbar ist und einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der terricolen Ciliatenzönosen allgemein und bei anthropogenen Eingriffen im besonderen liefert.

3.1 Evolvierte ('alte') Böden sollten weniger aktive Ciliaten enthalten als wenig oder nicht evolvierte ('junge') Böden

Dazu wurden bereits einleitend entsprechende Befunde vorgestellt (Tab. 1). Noch eindrucksvoller sind die Werte in Tab. 2. Im Wald sind bereits in der nur leicht zersetzten Streu deutlich ($p < 0.05$) weniger aktive Ciliaten vorhanden als in der frischen Streu. Im noch mehr evolvierten Humushorizont fehlen sie schon fast ganz. Dies ist in der Tat erstaunlich, ist doch gerade der Humushorizont von einer Vielzahl verschiedener Tiere besonders reich besiedelt.

Tab. 2: Abundanz (\bar{x}) und Vertikalverteilung der aktiven Ciliaten und Testaceen in einem Nadelwald, einem Laubwald und einer Mähwiese¹⁾.

Biotop ²⁾	Bodentiefe (cm)	Ciliaten pro g TM	Testaceen pro g TM
Fichtenwald	0-1	350	11 138
	1-3	109	31 408
	3-9	14	17 385
Buchenwald	0-2	3 326	-
	2-5	<20	-
Wiese	0-1	0	3 615
	1-3	0	1 436
	3-9	0	587

¹⁾ Nach PETZ u. FOISSNER (1988) sowie eigenen Untersuchungen. In der zitierten Arbeit genaue Angaben zu den Standorten, den abiotischen Faktoren und der Variabilität der Werte.
TM = Trockenmasse des Bodens.

²⁾ Fichtenwald in Oberösterreich (Mühlviertel). Ciliaten: n = 15, Testaceen: n = 4. Buchenwald in Salzburg (Bergheim). n = 1. Wiese in der Stadt Salzburg. n = 3.

3.2 Nach Entfernung des evolvierten humusreichen Oberbodens sollte im frei liegenden humusarmen (Roh)Unterboden die Abundanz der aktiven Ciliaten ansteigen, wenn genügend Nahrung vorhanden ist.

Diese Erwartung wird durch die in Tab. 3 angeführten Daten bestätigt. Der organische Dünger (getrocknetes granuliertes Pilzmycel) führt zu einer viel stärkeren ($p < 0.05$) Erhöhung der Abundanz aktiver Ciliaten als der Mineraldünger. Im ungedüngten Rohboden ist ihre Abundanz sehr gering.

Tab. 3: Abundanz (Individuen/g Trockenmasse des Bodens) der aktiven Ciliaten in ungestörten und gestörten sowie in ungedüngten und gedüngten alpinen Böden und Schipisten oberhalb der Waldgrenze.

Oberboden ungestört ¹⁾		Oberboden entfernt (Schipiste) ²⁾		
Kontrollprobe	NPK-Dünger	ungedüngt	NPK-Dünger	Organischer Dünger
<10	<10	<10	57	322

¹⁾ Aus BERGER et al. (1986). n = 3.
²⁾ Aus LÜFTENEGGER et al. (1986). n = 5.

3.3 Die Ciliatostasis sollte durch Zufuhr energiereicher Stoffe vermindert oder aufgehoben, nach einer gewissen Zeit aber wieder hergestellt werden.

Dieses Experiment wurde nach Befunden geplant, die von der Untersuchung der Fungistasis bekannt waren (LOCKWOOD 1977). Die in Tab. 4 zusammengefaßten Ergebnisse belegen eindrucksvoll die Erwartung. Durch das Trocknen des Bodens wird eine Vielzahl von Stoffen freigesetzt und/oder zerstört (BECK 1968), was offensichtlich die Ciliatostasis stärker reduziert als die Glucose. Dies ist auch bei der Fungistasis der Fall (LOCKWOOD 1977). Innerhalb von 50 Tagen ist in den so behandelten Proben ein starker, kontinuierlicher Rückgang der Abundanz der Ciliaten festzustellen, das heißt ein Anstieg der Ciliatostasis (Tab. 4).

Tab. 4: Verminderung und Restaurierung der Ciliatostasis im Oberboden (0-5 cm; Streu entfernt) einer Mähwiese und eines Fichtenwaldes¹⁾.

		Aktive Ciliaten/g Trockenmasse des Bodens		
Biotop	Tag	frischer Boden mit Wasser gesättigt	luftgetrockneter Boden mit Wasser gesättigt	frischer Boden mit 1% Glucose und mit Wasser gesättigt
Wiese	2	21	5 429	0
	6	43	104	0
	20	36	50	107
	50	0	140	36
Wald	2	53	2 447	728
	6	926	840	1 549
	20	93	202	295
	50	9	23	14

¹⁾ Beschreibung des Versuches bei FOISSNER (1987).

4. Die Ursachen der Ciliatostasis

Die in Tab. 4 angeführten Befunde weisen darauf hin, daß die Ciliatostasis durch die Organismen-tätigkeit hervorgerufen wird. In älteren Böden reichern sich offensichtlich bestimmte Stoffe an, die das Wachstum der Ciliaten beeinträchtigen. Ein Teil dieser Stoffe ist gasförmig oder zumindest in der Bodenluft enthalten, da sich Ciliatencysten, die unter Keimbedingungen der Bodenluft ausgesetzt werden, weniger leicht excystieren als in entsprechenden Kontrollversuchen (Tab. 5). In gewaschenen, wieder im Freiland exponierten Böden ist ein vermehrtes Vorkommen von aktiven Ciliaten festzustellen (Tab. 6). Der Anstieg ist aber weitaus geringer als nach Lufttrocknung, was darauf hinweist, daß nur ein geringer Teil der Hemmstoffe ausgewaschen werden kann. Es ist allerdings zu berücksichtigen, daß die stark angestiegenen Werte nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung unter Laborbedingungen bei 20°C ermittelt wurden, während die Freilandwerte unter den lebensfeindlichen Verhältnissen des Hochgebirges (mittlere Temperatur im Untersuchungszeitraum etwa 1°C) gewonnen wurden. Die dadurch bewirkte Verzerrung dürfte allerdings nicht besonders groß sein, weil analoge Versuche unter gemäßigten klimatischen

Tab. 5: Einfluß von 'Bodendampf' auf die Excystierung des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera*¹⁾.

Behandlung	% Excystierung nach 48 h	Anzahl der Versuche
'Bodendampf'	46	24
Kontrollserie	71	24

¹⁾ Je zwei Cysten wurden in Blockschälchen in das für diese Art geeignete Nährmedium gebracht. Die Blockschälchen wurden dann in mehrere große Petrischalen gestellt, die mit 'ungestörtem' Wiesenboden (0-3 cm) gefüllt waren. Der Deckel der Petrischale war während des Versuches leicht angehoben, um einen relativ ungehinderten Luftzutritt zu ermöglichen. Als Kontrolle dienten gleich angesetzte Versuche, die in Petrischalen gegeben wurden, die mit feuchtem Filterpapier ausgelegt waren.

Bedingungen sehr ähnliche Resultate brachten (Tab. 1, 2). Die Hemmstoffe entstehen offensichtlich schon in den frühesten Phasen der Bodenbildung. Dies ist daraus zu folgern, daß auch in der Streu (= ganz junger Boden) eine deutliche Steigerung der Abundanz nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung eintritt (Tab. 1). Auch hier dürfte es sich nicht um ein Laborartefakt (z.B. erhöhte Feuchte) handeln, da in Freilandexperimenten (Boden nicht luftgetrocknet) keine Steigerung der Abundanz nach Beregnung erzielt werden konnte (PETZ, FOISSNER 1989). Wie bereits einleitend ausgeführt worden ist, sind in jungen Böden weitaus weniger Hemmstoffe vorhanden als in alten, da der prozentuelle Anstieg der Abundanz nach Lufttrocknung und Wiederbefeuchtung in alten Böden weitaus größer ist als in jungen (Tab. 1).

Tab. 6: Abundanz (\bar{x}) der aktiven Ciliaten in frischen und in gewaschenen sowie in luftgetrockneten und sechs Tage lang wiederbefeuchteten Bodenproben¹⁾.

Biotop	Boden- tiefe (cm)	Aktive Ciliaten/g TM des Bodens		
		frischer Boden	gewaschener Boden ²⁾	getrockneter Boden ³⁾
Alpine Renssina (n = 8)	0- 5	11	30 ^{*4)}	1 570
Alpiner Rasen (n = 10)	0-10	2	49 ^{**}	134

¹⁾ Nach PETZ, FOISSNER (1988).
²⁾ 0.2 g Boden wurden in einem Glasröhrchen, das mit einem Millipore-Filter (0.25 µm Maschenweite) verschlossen war, mehrmals mit einigen ml Wasser gewaschen und dann in diesem Röhrchen etwa 14 Tage lang im Freiland an der Entnahmestelle exponiert. Danach wurde gezählt und die Abundanz mit jener verglichen, die sich zum gleichen Zeitpunkt im unmittelbar angrenzenden, frisch entnommenen Boden fand.
³⁾ Kulturmethode nach BUITKAMP (1979).
⁴⁾ Verschieden bei 0.1 < p < 0.2 (*) und p < 0.005 (**) vom frischen Boden und bei p < 0.01 (**) vom luftgetrockneten Boden (U-Test nach Mann-Whitney). TM = Trockenmasse des Bodens.

Die Befunde an luftgetrockneten und an gedüngten Böden deuten darauf hin, daß für das vermehrte Auftreten von aktiven Ciliaten die Nahrung ein entscheidender Faktor sein könnte. Dies wird auch bei der Fungistasis angenommen (LOCKWOOD 1977). Im richtigen Licht betrachtet sprechen die vorliegenden Daten aber dafür, daß der Nahrungsfaktor den Hemmstoffen lediglich überlagert ist. Denn wie sollte man sonst erklären, warum in der an Nahrung und Organismen so reichen Humusschicht bereits keine oder nur mehr sehr wenige aktive Ciliaten vorkommen?

5. Die Bedeutung der Ciliatostasis für das Verständnis terricoler Protozoen-Zönosen

Aus den oben angeführten Befunden geht hervor, daß aktive Ciliaten vorwiegend in ganz jungen Böden, besonders in der frischen Streu vorkommen. Hier erreichen sie manchmal hohe Abundanzen und sind daher - zumindest indirekt - am Abbau der Streu sicher wesentlich beteiligt. Die Testaceen besiedeln dagegen vorwiegend die Humusschicht (FOISSNER 1987). Es kommt daher zu einer relativ scharfen räumlichen Trennung dieser beiden Taxozönosen (Tab. 2), wodurch u.a. die Nahrungskonkurrenz vermindert wird (PETZ, FOISSNER 1988).

6. Ausblick

Die hier vorgestellten Befunde sind durch die Anwendung einer direkten Zählmethode gewonnen worden, die - wie systematische Untersuchungen zeigten - sehr verlässliche Ergebnisse liefert (LÜFTENEGGER et al. 1988). Die seit Jahrzehnten in der Bodenprotozoologie gebrauchte indirekte Zählmethode von SINGH (1946) kann aus verschiedenen Gründen nur ein sehr verzerrtes Bild der tatsächlichen Verhältnisse liefern (FOISSNER 1987). Ihre beinahe ausschließliche Verwendung hat bisher größere Fortschritte in der Bodenprotozoologie verhindert, mit Ausnahme der Testaceen, die meist direkt gezählt werden.

Für die Entwicklung des Konzepts der Ciliatostasis gab mir die Arbeit von LOCKWOOD (1977) den Anstoß. Diese Hypothese kann nun als gut fundiert gelten, bedarf im Detail aber sicher noch der Überprüfung und Verbesserung. Besonders die Ursachenforschung und die Auswirkungen auf andere Mitglieder des Mikroedaphons versprechen interessante Resultate.

Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekte Nr. 5226 und Nr. 5889.

Literatur

- BECK T., 1968: Mikrobiologie des Bodens. München/Basel/Wien (BLV): 452 S.
BERGER H., FOISSNER W., ADAM H., 1986: Field experiments on the effects of fertilizers and lime on the soil microfauna of an alpine pasture. *Pedobiologia* 29: 261-272.
BUIKAMP U., 1979: Vergleichende Untersuchungen zur Temperaturadaptation von Bodenciliaten aus klimatisch verschiedenen Regionen. *Pedobiologia* 19: 221-236.
FOISSNER W., 1987: Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progr. Protistol.* 2: 69-212.
LOCKWOOD J.L., 1977: Fungistasis in soils. *Biol. Rev.* 52: 1-43.
LÜFTENEGGER G., FOISSNER W., ADAM H., 1986: Der Einfluß organischer und mineralischer Dünger auf die Bodenfauna einer planierten, begrünenden Schipiste oberhalb der Waldgrenze. *Z. Vegetationst.* 9: 149-153.

- LÜFTENEGGER G., PETZ W., FOISSNER W., ADAM H., 1988: The efficiency of a direct counting method in estimating the numbers of microscopic soil organisms. *Pedobiologia* 31: 95-101
- MEISTERFELD R., 1980: Die Struktur von Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in Böden des Sollings. *Verh. Ges. Ökol.* 8: 435-447.
- PETZ W., FOISSNER W., 1988: Spatial separation of terrestrial ciliates and testaceans (Protozoa): a contribution to soil ciliatostasis. *Acta Protozool.* 27: 249-258.
- PETZ W., FOISSNER W., 1989: Effects of irrigation on the protozoan fauna of a spruce forest. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 397-399.
- SINGH B.N., 1946: A method of estimating the numbers of soil protozoa, especially amoebae, based on their differential feeding on bacteria. *Ann. appl. Biol.* 33: 112-120.

Adresse

Univ.-Prof. Dr. W. Foissner
Inst. f. Zoologie Univ.
Hellbrunner Str. 34
A-5020 Salzburg
Österreich

Zur Mikrofauna von Waldböden: I. *Testacea* (Protozoa: *Rhizopoda*) Auswirkungen anthropogener Einflüsse^{*})

Manfred Wanner und Werner Funke

Synopsis

Investigations were carried out in several spruce stands, two deciduous forests and one old orchard in southern West-Germany. Most species (47) are found in a *Melico-Fagetum*. Species spectra of spruce stands are very uniform. Abundance and biomass vary considerably during the season. Differences in ind/m² between various ecosystems seem to be low, but high with respect to ind/g dry weight of substratum. Diversity of coenoses in spruce stands is far less than in other ecosystems. After liming plus fertilization (with $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{NH}_4\text{NO}_3$), and after additional precipitation or after acidification, abundance decreases. Liming alone increases population density.

Abundance, additional precipitation, bioindicator, biomass, contamination, diversity, fertilization, forests, orchard, *Testacea*.

1. Einführung

Die *Testacea* (beschaltete Amöben) gehören gemeinsam mit anderen Protozoen, mit Nematoden und Rotatorien zu den individuenreichsten Tiergruppen terrestrischer Ökosysteme (DÜNGER 1983). Auf Grund ihrer raschen Generationenfolge und ihrer hohen Sensitivität gegenüber Umwelteinflüssen sind sie wertvolle Indikatoren für Veränderungen der chemisch-physikalischen Eigenschaften ihres Lebensraumes (CHARDEZ et al. 1972; FOISSNER 1985; BERGER et al. 1986; FUNKE 1986; SYMPOSIUM 1986; WANNER et al. 1987; WANNER 1989).

Die vorliegenden Untersuchungen dienen der Analyse der Testaceenzönosen von Wäldern Süddeutschlands. Dabei sollten u.a. der Einfluß von Kalk- und Kalkammonsalpetergaben, von zusätzlichen Beregnungen sowie experimentellen Kontaminationen der Bodenoberfläche mit H_2SO_4 und anderen Substanzen geprüft werden. Die Untersuchungen sind Bestandteil eines Forschungsprojekts (PEF), das vom Land Baden-Württemberg und von der Europäischen Gemeinschaft über das Kernforschungszentrum Karlsruhe finanziert wird (FUNKE 1986).

2. Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen wurden in Fichtenforsten (zwischen Schwarzwald und Fichtelgebirge), in Laubwäldern sowie auf einer Streuobstwiese am Südostrand der Schwäbischen Alb durchgeführt. Bei den Fichtenforsten handelt es sich um Bestände bei Ulm (U1), Ochsenhausen (Ux), am Schneeberg im Fichtelgebirge (rfg), im Welzheimer Wald (Ed, Nähe 'Edelmannshof') und im Südschwarzwald (Ks, Nähe 'Kälbelescheuer'). Die übrigen Flächen sind: ein *Luzulo-Fagetum* mit Vorherrschen von Traubeneiche und Hasel (U2), ein *Melico-Fagetum* (EF) und eine Streuobstwiese (Ow). Im Fichtenforst U1 werden unterschieden: die Normalfläche NF, eine gekalkte und mit Kalkammonsalpeter gedüngte Fläche DF und eine zusätzlich beregnete Fläche FF. In Ux werden unterschieden: die Normalfläche NF und die gekalkte Fläche DF. Ausführliche Beschreibungen der Versuchsflächen finden sich bei

^{*} Herrn Prof. Dr. W. Tischler zum 75. Geburtstag gewidmet.

FUNKE (1986), JANS (1987), WANNER (1989). Die Auswirkungen von Kalk- und Kalkammonsalpetergaben wurden in U1 auch in einem Kurzzeitversuch (s. LEHLE, FUNKE 1989) geprüft. Darüber hinaus wurde 1986/87 in U1 auch der Einfluß der Pflanzenschutzmittel Nexit (stark, mit 80%igem Lindan-Anteil) und Cypermethrin (Ripcord 40), von 20%iger NaCl-Lösung und verdünnter (10%iger) Schwefelsäure untersucht, die im Frühjahr 1985 ausgebracht worden waren (s. FUNKE 1986, SCHMITT 1989). Die Probenahme erfolgte mit einem Stechrohr (\varnothing 5.5 cm), bei kleineren Arealen (in U1 bei den Kurzzeitversuchen und Untersuchungen der Begiftungsflächen) mit einem Spatel. Je 5-10 Stichproben von Streuschicht und Humushorizont wurden zu einer Mischprobe vereint, mit Formol (4%) fixiert und mit Anilinblau gefärbt (SCHÖNBORN 1978). Zur lichtmikroskopischen Auswertung wurden je 25-200 m Substratfeuchtmasse berücksichtigt. Das Tiermaterial wurde nach spezifischen Gehäusemerkmalen i.d.R. bis zur Art bestimmt. Die Biomasse wurde volumetrisch ermittelt bzw. nach Literaturdaten berechnet.

3. Ergebnisse

3.1 Artenspektren

In den Fichtenforsten wurden 41 Spezies erfaßt (Tab. 1). Bei einigen Arten waren, besonders in U1-FF, nur leere Schalen nachzuweisen. Die Artenidentität (Sörensen-Index) zeigt mit 67-88% eine hohe Übereinstimmung der verschiedenen Zönosen an. Auf den Begiftungsflächen wurden weniger Arten als auf der zugehörigen Kontrollfläche nachgewiesen. In NF' waren es 30 Spezies, auf der H_2SO_4 -Fläche dagegen nur 23. In den Laubwäldern und auf der Streuobstwiese wurden 55 Spezies erfaßt (Tab. 1). Bei weiteren Probenahmen dürften noch einige Arten hinzukommen. Die Artenidentität zeigt mit 50-83% eine geringere Übereinstimmung an. Die meisten Arten wurden in der Streuschicht und im Humushorizont festgestellt. In tieferen Bodenschichten traten nur noch wenige Spezies (meist leere Schalen) auf.

3.2 Wohndichte

Fichtenforste: Die Wohndichte (Individuenzahlen aller Arten/g Substrattrockenmasse TM) variiert zwischen ca. 4200 und 27000 (Mittelwerte im Untersuchungszeitraum). Bei Berücksichtigung der unterschiedlichen Höhe der belebten Bodenschichten und der unterschiedlichen Substratgewichte (Foissner pers. Mitt.) ergeben sich auf unbehandelten Arealen Werte von 12 bis $160 \cdot 10^6$ Ind./m². Die meisten Individuen wurden in Ed und Fg beobachtet. Kalk- und Mineraldüngergaben wirkten sich in U1 (DF) ebenso wie zusätzliche Beregnungen (FF) negativ aus. Kalkungen ohne zusätzliche Mineraldüngergaben führten in Ux zu einer Verdoppelung der Individuenzahlen (Abb. 1). Der signifikant positive Effekt von Düngekalk und der nicht signifikante negative Effekt von Kalkammonsalpeter (zweifache Varianzanalyse) wurde auch im o.g. Kurzzeitversuch deutlich (Tab. 2).

Auf den Begiftungsflächen stimmten die Individuenzahlen untereinander und mit der zugehörigen Kontrollfläche NF' weitgehend überein. Lediglich auf der H_2SO_4 -Fläche lag die Wohndichte unter den übrigen Werten (Tab. 2). Die Wohndichte wechselte im Untersuchungszeitraum. Besonders hohe Werte wurden auf fast allen Flächen vor allem im April 1985 (nach der Schneeschmelze) beobachtet (Abb. 1). Die meisten Individuen wurden in Streuschicht und Humushorizont festgestellt.

Laubwälder und Streuobstwiese: Es wurden ca. 1100 bis 4600 Individuen (pro g TM) erfaßt. Die Wohndichte ist hier also wesentlich geringer. Unter Berücksichtigung der Substratgewichte und der Dicke der belebten Bodenschichten (s.o.) ergaben sich aber auch hier Werte um $66 \cdot 10^6$ Ind./m². Der Quotient belebte : unbelebte Schalen (Mittelwerte) beträgt in den Fichtenforsten 0.13 bis 0.62, in Laubwäldern und Streuobstwiese dagegen 0.9 bis 1.45.

Tab. 1: Testacea in Fichtenforsten, Laubwäldern und Streuobstwiese.

* von Bonnet und Chardez bestimmt.
Linke Spalten: belebte und unbelebte Schalen;
rechte Spalten: belebte Schalen.
. = Einzelnachweis; o = dominant mit <5%.

	U1			Ux			Ed	Fg	Ks	U2	EF	Ow
	NF	DF	FF	NF	DF	DF						
<hr/>												
<i>Arcella arenaria</i> GREEFF												
var. <i>compressa</i> CHARDEZ	++	+-	+-	+-	+-	++	+-	++	+-	++	++	
<i>Assulina muscorum</i> GREEFF	+-	+-	+-	+-	++	+-	++	++	++	++	--	--
<i>Assulina seminulum</i> (EHRENBERG)	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
* <i>Centropyxis aerophila</i> DEFLANDRE+												
<i>Centropyxis aerophila</i>												
var. <i>sphagnicola</i> DEFLANDRE	++	++	++	++	++	+-	++	++	++	++	++	++
<i>Centropyxis elongata</i> (PENARD)+												
<i>Centropyxis cassis</i> (WALLICH)	--	--	--	--	--	--	--	--	++	++	++	
<i>Centropyxis orbicularis</i> DEFLANDRE	+-	+-	+-	++	++	--	++	+-	++	.	+-	++
<i>Centropyxis plagiostoma</i>												
var. <i>terricola</i> BONNET & THOMAS	--	--	--	--	--	--	--	--	++	++	++	
<i>Centropyxis sylvatica</i> (DEFLANDRE)	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
<i>Centropyxis</i> sp. 1												
<i>Centropyxis</i> sp. 2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	.	--	--
<i>Corythion dubium</i> TARANEK	++	++	++	++	++	o	o	o	++	++	--	
<i>Corythion pulchellum</i> PENARD	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
<i>Cryptodiffugia compressa</i> PENARD	o	++	++	o	++	++	++	++	++	++	++	--
<i>Cucurbitella</i> sp.	--	--	--	--	--	--	.	.	--	--	--	--
<i>Cyclopyxis ambigua</i> BONNET & THOMAS	++	++	+-	++	++	o	++	--	.	--	--	
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> DEFLANDRE	++	++	+-	++	++	+-	+-	--	--	--	--	
<i>Cyclopyxis kahli</i> (DEFLANDRE)	+-	+-	+-	--	--	--	--	+-	++	++	++	
* <i>Diffugia nana</i> COUTEAUX	--	--	--	--	--	--	--	--	++	o	o	
<i>Diffugia lucida</i> PENARD	--	--	++	--	--	--	+-	++	++	++	++	
* <i>Diffugia penardi</i> (PENARD)	--	--	--	--	--	--	--	--	++	++	++	
* <i>Diffugia penardi</i>												
var. <i>ogiva</i> DEFLANDRE	--	--	--	--	--	--	--	--	o	++	++	
<i>Diffugia</i> sp. 1	--	--	--	--	--	--	--	--	--	++	.	
<i>Diffugia</i> sp. 2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	++	--	
<i>Diffugia</i> sp. 3	--	--	--	--	--	--	--	--	--	.	--	--
<i>Diffugiella oviformis</i> (PENARD)	o	++	++	++	++	++	++	o	++	++	o	
<i>Edaphonobiotus campascoides</i>												
SCHÖNBORN, FOISSNER, MEISTERFELD												
<i>Euglypha ciliata</i> (EHRENBERG)	++	++	+-	++	++	+-	++	++	++	++	--	
<i>Euglypha compressa</i> CARTER	++	++	++	++	++	++	++	++	++	--	.	
<i>Euglypha laevis</i> (EHRENBERG)+												
<i>Euglypha rotunda</i> WAILES & PENARD	++	++	o	++	++	++	++	++	o	o	o	
<i>Euglypha tuberculata</i> DUJARDIN	.	.	--	.	--	.	--	--	--	--	--	
<i>Euglypha</i> sp.	--	--	--	--	--	--	--	--	--	++	--	
<i>Heleopera petricola</i> LEIDY+												
<i>Heleopera sylvatica</i> PENARD	++	++	++	++	++	++	++	+-	++	++	.	--
<i>Heleopera rosea</i> PENARD	--	--	--	--	--	--	--	--	++	++	--	
<i>Hyalosphenia subflava</i> CASH	--	--	--	++	o	o	o	--	--	--	--	
<i>Nebela lageniformis</i> PENARD+												
<i>Nebela walesi</i> DEFLANDRE	--	--	+-	--	--	--	+-	--	++	.	--	
<i>Nebela militaris</i> PENARD	--	--	--	+-	--	++	++	+-	--	--	--	
<i>Nebela parvula</i> CASH+												
<i>Nebela tincta</i> (LEIDY)	++	++	++	++	++	++	++	++	.	--	--	
<i>Phryganella acropodia</i>												
(HERTWIG & LESSER)												
<i>Plagiopyxis callida</i> PENARD	o	o	o	o	o	++	++	++	++	++	++	
<i>Plagiopyxis declivis</i> THOMAS	--	.	--	--	--	--	--	--	++	--	++	
<i>Plagiopyxis minuta</i> BONNET	o	o	o	o	++	++	++	++	++	++	++	
* <i>Plagiopyxis parvoblonga</i> BONNET	--	--	--	--	--	--	--	--	++	++	++	
<i>Plagiopyxis</i> sp.	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
* <i>Planhoogenraadia gracilis</i>												
BONNET & GOMEZ-SANCHEZ												
<i>Schoenbornia humicola</i> (SCHÖNBORN)	o	o	o	o	o	o	o	o	++	++	++	
<i>Schoenbornia viscidula</i> SCHÖNBORN	++	++	++	++	++	++	o	o	o	o	++	
<i>Schwabia</i> sp.	--	--	--	--	--	--	--	--	++	++	.	
<i>Tracheleuglypha acolla</i> BONNET & THOMAS	++	++	+-	+-	++	+-	++	++	++	++	++	
<i>Tracheleuglypha dentata</i> (MONIEZ)	--	--	+-	+-	++	--	++	++	--	.	--	
<i>Trigonopyxis arcula</i> (LEIDY)	++	++	++	++	++	++	++	++	.	--	--	
<i>Trinema complanatum</i> PENARD	o	o	o	o	o	++	++	o	o	++	++	
<i>Trinema enchelys</i> (EHRENBERG)	++	++	o	++	++	++	++	++	++	++	++	
<i>Trinema lineare</i> PENARD	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	
<i>Trinema penardi</i> THOMAS & CHARDEZ	++	++	++	++	++	--	--	+-	--	--	--	
<i>Quadrullella symmetrica</i> (WALLICH)	--	--	--	--	--	--	--	--	--	.	--	
<hr/>												
Taxa	belebte+unbelebte Schalen			29	29	31	31	29	28	32	28	38
	belebte Schalen			26	25	21	24	27	22	28	23	36
												41
												31
												35
												29

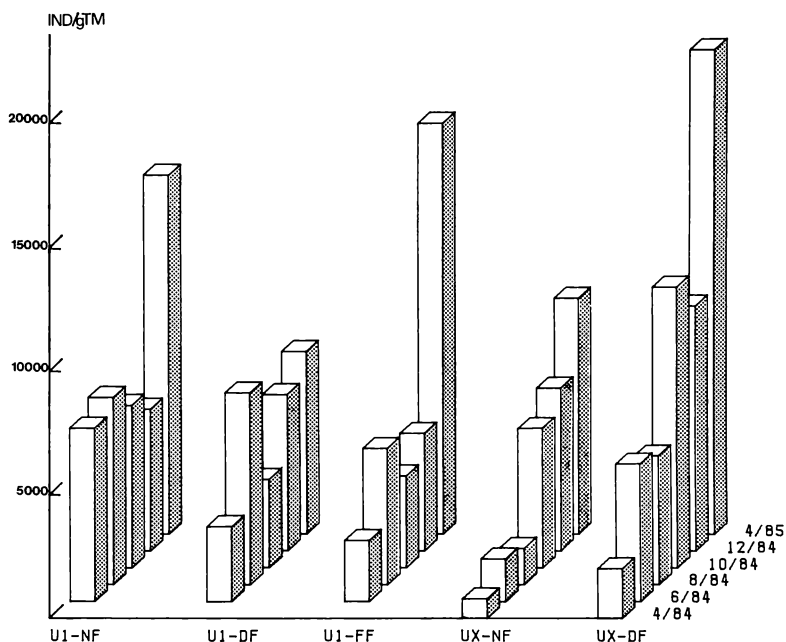


Abb. 1: Testacea - Wohndichte zu verschiedenen Zeiten (1984/85) auf Subarealen der Fichtenforste U1 und Ux.

Tab. 2: Testacea in Fichtenforsten (Subareale und "Begiftungsflächen"), Laubwäldern und Streuobstwiese.

Untersuchungszeitraum, Wohndichte, Biomasse (Ind. bzw. mg/g TM Substrat).

ORT	ZEITRAUM	WOHNDICHTE	BIOMASSE	Q	N	pH (KCl)
U1-NF	6/84-4/85	8211 (43)	0.118 (43)	0.26 (30)	5	3.1 (3.5)
U1-DF	6/84-4/85	5577 (39)	0.065 (41)	0.17 (10)	5	4.7 (4.0)
U1-FF	6/84-4/85	6573 (86)	0.075 (59)	0.21 (37)	5	3.2 (1.7)
Ux-NF	4/84-4/85	4262 (82)	0.057 (62)	0.13 (48)	6	2.9 (7.2)
Ux-DF	4/84-4/85	8880 (70)	0.096 (54)	0.22 (41)	6	3.5 (7.5)
Fg	11/84-9/86	15115 (44)	0.297 (56)	0.28 (41)	12	2.7 (3.9)
Ed	8/84-3/85	11051	0.349	0.19	2	2.7
Ks	5/85	10868	0.118	0.62	2	3.3
U1-NF	4/85-8/85	26187 (32)	0.256 (41)	0.32 (11)	3	-
U1-DF	4/85-8/85	14667 (15)	0.184 (15)	0.34 (3)	3	-
U1-KF	4/85-8/85	26762 (28)	0.265 (48)	0.31 (27)	3	-
U1-NF'	11/86-6/87	13772	0.238	0.27	2	3.5
U1-H ₂ SO ₄	11/86-6/87	5972	0.054	0.37	2	2.9
U1-NACl	11/86-6/87	11216	0.103	0.34	2	3.5
U1-LIN	11/86-6/87	16989	0.176	0.47	2	3.6
U1-RIP	11/86-6/87	12531	0.162	0.38	2	3.5
U2	9/86-6/87	3246 (40)	0.040 (47)	0.90 (27)	3	4.0 (7.6)
EF	9/86-6/87	2423 (9)	0.031 (4)	1.00 (56)	3	4.2 (16)
Ow	9/86-6/87	1633 (31)	0.019 (51)	1.45 (53)	3	5.3 (3.0)

Q = Quotient aus belebten u. unbelebten Schalen;

N = Probenahmeterminne; Variationskoeffizienten in Klammern.

"Lin" = Nexit mit Lindan; "Rip" = Cypermethrin (Ripcord);

U1-NF, DF, KF = Kurzzeitversuch (s. LEHLE, FUNKE, 1989).

3.3 Dominanz und Diversität

In allen Fichtenforsten dominieren i.d.R. die in Tab. 1 mit 'o' gekennzeichneten Spezies, in der Streuschicht besonders auch *C. dubium*. *Hyalosphenia subflava* war in Fg ebenfalls sehr häufig. In U1 und Ks fehlt diese Art völlig. Die Dominanzidentität (nach Renkonen) von ca. 40 bis 85% weist auf große Ähnlichkeiten der Testaceenzönosen in Fichtenforsten (auch bei Berücksichtigung von U1-DF, -FF und Ux-DF) hin. Die begifteten Areale zeigen untereinander und beim Vergleich mit NF' geringere Übereinstimmungen. Das gilt besonders bei Vergleichen mit der H₂SO₄-Fläche. Auch innerhalb von Laubwäldern und Streuobstwiese ist die Dominanzidentität nur gering. Die Diversität der Testaceenzönosen weist in den Fichtenforsten mit Werten von 2.0 (nach Shannon-Weaver) bzw. 0.7 (Simpson) eine hohe Ausgeglichenheit auf; noch höhere Werte zeigen Laubwälder und Streuobstwiese. Wesentlich unausgeglichener ist die H₂SO₄-Fläche in U1.

3.4 Biomasse

Die Biomasse der Testaceen variiert in den Fichtenforsten zwischen 0.06 und 0.35 mg/g TM (Tab. 2). Der niedrigste Wert wurde in U1 (wie bei der Wohndichte) für die H₂SO₄-Fläche berechnet (Tab. 2). Massendominant sind neben den großen Arten (*P. declivis*, *Centropyxis* spp. und *C. ambigua*) auch die Arten, die in hoher Wohndichte auftraten, vor allem *Trinema* spp. und *S. humicola*.

Mit hohen Anteilen von 34-82% an der Gesamtbiomasse dominiert *H. subflava* in Fg. In Laubwäldern und Streuobstwiese lag die Biomasse (bezogen auf g TM) deutlich niedriger als in den meisten Fichtenbeständen. Die Identität der Biomassendominanz ist in den Fichtenforsten (wie bei der Individuendominanz) größer als in den Laubwäldern. Sehr niedrige Werte ergaben sich in U1 auch beim Vergleich der Begiftungsflächen mit der zugehörigen Kontrollfläche.

Herrn Prof. Dr. W. Foissner, Salzburg, danken wir für wissenschaftlichen Rat und taxonomische Hilfen.

Literatur

- BERGER H., FOISSNER W., ADAM H., 1986: Field experiments on the effects of fertilizers and lime on the soil microfauna of an alpine pasture. *Pedobiologia* 29: 261-272.
- CHARDEZ D., DELECOUR F., WEISSEN F., 1972: Evolution des populations thécamoebiennes de sols forestiers sous l'influence de fumures artificielles. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 9: 185-196.
- DUNGER W., 1983: Tiere im Boden. Wittenberg (Ziemsen).
- FOISSNER W., 1985: Protozoologische Untersuchungen an Almböden im Gasteiner Tal (Zentralalpen, Österreich). III. Struktur und Dynamik der Testaceen- und Ciliatentaxozönose. Veröff. Österr. MaB-Progr. 9: 65-95.
- FUNKE W., 1986: Tiergesellschaften im Ökosystem "Fichtenforst" (Protozoa, Metazoa - Invertebrata) - Indikatoren von Veränderungen in Waldökosystemen. Karlsruhe (Kernforschungszentrum) KfK-PEF 9: 150 S.
- JANS W., 1987: Struktur und Dynamik der Carabidenzönosen von Laubwäldern unter besonderer Berücksichtigung der lokomotorischen Aktivität. Diss. Univ. Ulm.
- LEHLE E., FUNKE W., 1989: Zur Mikrofauna von Waldböden. II. Ciliata (Protozoa: Ciliophora) - Auswirkungen anthropogener Einflüsse. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 385-390.
- SCHMITT G., 1989: Über die Auswirkungen von Pflanzenschutzmitteln und substanziellen Veränderungen auf die Arthropodenfauna eines Fichtenforstes. Diss. Univ. Ulm.
- SCHÖNBORN W., 1978: Untersuchungen zur Produktion der Boden-Testaceen. *Pedobiologia* 18: 373-377.

SYMPOSIUM 1986: Protozoa as indicators of Ecosystems. Insect. Sci. Applic. 7: 349-353.
WANNER M., FOISSNER W., FUNKE W., 1987: Die Testaceenzönosen (Protozoa: Rhizopoda) in Fichtenforsten Süddeutschlands. Verh. Dt. Zool. Ges. 80: 201.
WANNER M., 1989: Zur Morphologie und Ökologie von Thekamöben (Protozoa: Rhizopoda) in süddeutschen Wäldern. Diss. Univ. Ulm.

Adresse

Dr. M. Wanner
Prof. Dr. W. Funke
Abteilung Ökologie u. Morphologie der Tiere Univ.
Oberer Eselsberg M 25
D-7900 Ulm

Zur Mikrofauna von Waldböden. II. *Ciliata* (Protozoa: *Ciliophora*) Auswirkungen anthropogener Einflüsse^{*)}

Eugen Lehle und Werner Funke

Synopsis

Investigations were carried out primarily in spruce stands, and to a lesser extent in deciduous forests and in an old orchard. *Ciliata* coenoses of terrestrial ecosystems (as well as of freshwater ecosystems) seem to be very sensitive indicators of soil conditions and of serious alterations. After liming spruce stand soils, species number and abundance increase immediately. Fertilization, using $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{NH}_4\text{NO}_3$, at first yields negative effects, which reverse after a short period of time. Liming plus fertilization seems to stabilize species number and abundance at a considerably high level. *Colpoda inflata* was replaced by *C. cucullus* and *C. fastigata*, the latter being dominant also in the less acid deciduous forests. Active stages of *Ciliata* and other animal groups were studied with respect to planned calculations of energy turnover.

Abundance, additional precipitation, bioindicator, *Ciliata*, diversity, fertilization, forests, liming, orchard.

1. Einführung

Über die Bodenciliaten von Wäldern fehlen eingehende Untersuchungen bis heute nahezu völlig. Dabei zählen sie, gemeinsam mit Flagellaten, Rhizopoden, Nematoden und Rotatorien, zu den individuenreichsten Gruppen der Bodenfauna. Wesentliche Gründe für die Vernachlässigung der Ciliaten bei Ökosystemstudien waren lange Zeit die besonderen Schwierigkeiten von Artbestimmung und genormten Erfassungsmethoden. Diese Situation hat sich erst durch die zahlreichen eingehenden Untersuchungen von Foissner entscheidend geändert.

Ciliaten besitzen, wie andere Protozoen auch, unter günstigen Bedingungen eine rasche Generationenfolge. Aus diesem Grunde dürften sie bei entsprechender Sensitivität, ebenso wie andere Protozoen, auf einschneidende Ereignisse in ihrem Lebensraum mit Veränderungen von Artenspektren, Populationsdichte, Dominanzstruktur, Diversität etc. schnell reagieren. Sie wären dann, ähnlich wie in aquatischen Systemen (BICK, KUNZE 1971), wertvolle Indikatoren chemisch-physikalischer Substrateigenschaften und anthropogen bedingter Belastungen (FOISSNER 1981, 1982; SYMPOSIUM 1986). Die Untersuchungen sind Bestandteil des bei WANNER u. FUNKE (1989) genannten Forschungsprojektes (PEF).

2. Untersuchungsgebiet, Arbeitsmethoden

Die Untersuchungen wurden im Raum Ulm/Ochsenhausen auf verschiedenen Teilarealen von Fichtenforsten (U1 und Ux), im *Luzulo-Fagetum* (U2), im *Melico-Fagetum* (EF) und auf der Streuobstwiese (Ow) durchgeführt (s. WANNER, FUNKE 1989).

^{*)} Herrn Prof. Dr. K.G. Grell zum 75. Geburtstag gewidmet

In den Fichtenforsten wurden 1985/86 i.d.R. alle zwei Monate Proben genommen und nach verschiedenen Verfahren (s.u.) untersucht (= Langzeituntersuchungen). Um den Einfluß von Kalk- und Mineraldüngergaben über einen begrenzten Zeitraum hinweg besonders genau ermitteln zu können, wurden im Frühjahr 1985 vier Areale von je 1.25 m² durch Kunststoffringe abgegrenzt. Ein Areal blieb unbehandelt (NF), ein zweites wurde mit Kalkammonsalpeter gedüngt (DF), ein drittes mit kohlen-saurem Kalkpulver versehen (KF); das vierte Areal (KDF) wurde erst gekalkt und dann gedüngt (Tab. 1). Alle 2-4 Wochen wurden bis Mitte August Proben genommen und im Labor bearbeitet (= Kurzzeit-untersuchungen).

Tab. 1: Versuchsareale der Kurzzeituntersuchung in U1.

	Kalkung kohlen-saures Kalkpulver 200g/m ²	Düngung Kalkammonsalpeter 50g/m ²
NF	-	-
DF	-	15.3.1985
KF	15.3.1985	-
KDF	15.3.1985	23.7.1985

Die Probenahme erfolgte mit einem Stechrohr (Ø 5.5 cm). An jedem Termin wurden zunächst je 10 Parallelproben bei 18.5°C 14 Tage luftgetrocknet. Die Ermittlung des Artenspektrums erfolgte nach der Kulturmethode (FKM) von FOISSNER (1981). Die Bestimmung der Wohndichte (Individuenzahlen aller Arten) wurde nach der Kulturmethode (BKM) von BUITKAMP (1979) durchgeführt. Nähere Einzelheiten s. LEHLE (1989).

Die Erfassung aktiver Bodenciliaten war bisher weitgehend vernachlässigt worden. Im Frühjahr 1985 wurden erstmals eingehende Untersuchungen in Fichtenwäldern durchgeführt. Streu- und Humus-schicht wurden in U1 kleinsträumig mit einem Spatel abgehoben und nach Aufschwemmung in einer Erdbabkochung im Labor sofort weiterverarbeitet (LEHLE 1989, s. auch FUNKE 1986). Rotatorien, Nematoden und nackte Amöben wurden aus demselben Substrat mit ausgezählt. Dieses einfache Verfahren dürfte in Zukunft für alle Untersuchungen an Bodenciliaten eine zunehmende Bedeutung erlangen. Die Bestimmung der Ciliaten erfolgte nach FOISSNER (zahlreiche Arbeiten seit 1978, s. LEHLE 1989). Der Einsatz einer Video-Anlage (JVC-Farbkamera KC 1900 EL 10, JVC-VHS- prof. Rekorder BR 6200) war für die Wiedererkennung vor allem seltener Spezies von großem Wert.

3. Ergebnisse

3.1 Artenspektren

In den Fichtenforsten wurden (mit FKM) 61 Spezies erfaßt, die meisten auf den 1983/84 gekalkten bzw. zusätzlich gedüngten Teilflächen DF (Tab. 2). Im obengenannten Kurzzeit-versuch stiegen die Artenzahlen nach Kalkung innerhalb von 8 Wochen stark an (Tab. 3). In den folgenden 8 Wochen gingen sie geringfügig zurück. Kalkammonsalpetergaben führten zu einer starken Reduktion der Artenzahlen. Nach ca. 12 Wochen war der ur-sprüngliche Zustand wieder erreicht. Düngung nach vorangegangener Kalkung brachte nur für kurze Zeit einen geringfügig negativen Effekt. Die meisten Arten wurden überall im OL_{L+F}-Horizont festgestellt.

3.2 Wohndichte

Die Wohndichte (Ind./g Substrattrockenmasse, TM) ist in Fichtenforsten im Laufe des Jah-res (nach BKM) erheblichen Schwankungen unterworfen (Tab. 2). 1985/86 wurden die

Tab. 2: Artenzahlen und Wohndichte in U1 und Ux auf den Teilflächen NF, DF und FF zu verschiedenen Terminen, ermittelt mit FKM und BKM.

	Wohndichte (Ind/g TM)				Artenzahl			
	NF	DF	KF	KDF	NF	DF	KF	KDF
15.3.	6307	8421	9842	4239	14	15	14	12
3.4.	2518	2280	4557	4177	14	6	16	15
14.4.	4504	4353	9147	6137	14	7	19	17
15.5.	7889	4952	17253	9582	15	9	21	19
19.6.	4947	7947	12454	10242	13	13	18	17
6.8.	4319	6421	11228	7339	12	13	17	15
12.8.	5681	4821	10019	6886	13	13	19	17

meisten Individuen in U1-DF erfaßt. Im Sommer 1987 waren keine signifikanten Unterschiede zwischen U1-DF und U1-NF mehr nachweisbar. Der pH-Wert war im O-Horizont von U1-DF (von 4.8 im April 1984 und 3.3 im Juli 1987) fast auf den Wert von U1-NF (3.1) zurückgegangen. Nach dem 25.3.1986 war die Wohndichte in Ux, nach dem 6.5.1986 in U1 wesentlich geringer als in der vorangegangenen Zeit (Tab. 2). Eine Erklärung für dieses Phänomen ist z.Z. nicht möglich, zumal bei anderen Tiergruppen bisher keine vergleichbaren Effekte zu beobachten waren.

Im obengenannten Kurzzeitversuch wurden ähnliche Effekte deutlich wie bei den Artenzahlen. Störend war hier allerdings der Rückgang der Wohndichte auf allen Arealen am zweiten Probenahmetermin (Tab. 3). Dieser Rückgang war in KF wesentlich geringer als in NF oder DF. Betrachtet man die gesamte Beobachtungsdauer, so wird deutlich, daß auch die Wohndichte durch Kalkung positiv, durch Düngung negativ beeinflußt wird. Düngung nach vorangegangener Kalkung ist kaum negativ zu werten, was auch beim Vergleich aller Teilflächen am 15.3. und am 12.8.1985 zum Ausdruck kommt. - Beim Studium frischer Bodenproben unmittelbar nach der Probenahme ergaben sich folgende Befunde: In U1-DF wurden zu fast allen Zeiten wesentlich mehr Individuen erfaßt als in U1-NF (Abb. 1). Die Oszillationen der Wohndichte sind - zumindest im Frühjahr - abhängig von der Bodentemperatur. Im Juni war die Wohndichte bei hohen Bodentemperaturen jedoch kaum höher als im Frühjahr. Beim Vergleich mit anderen Tiergruppen zeigt sich: Zu fast allen Zeiten überwiegen die Ciliaten. An zweiter Position folgen die Nematoden, an dritter die Rotatorien, die nach den bisher vorliegenden Daten kaum seltener sind als die nackten Amöben. In den Fichtenforsten ist die Wohndichte der Ciliaten (Ind./m²) größer als in den Laubwäldern und auf der Streuobstwiese (Tab. 4).

Tab. 3: Artenzahlen und Wohndichte im Kurzzeitversuch auf den Teilflächen NF, KF, DF, KDF in U1 zu verschiedenen Terminen, ermittelt mit BKM.

	Wohndichte (Ind./g TM)						Artenzahl BKM						Artenzahl FKM					
	U1			Ux			U1			Ux			U1			Ux		
	NF	DF	FF	NF	DF		NF	DF	FF	NF	DF		NF	DF	FF	NF	DF	
15. 4.85	10950	11403	6904	5849	8148		15	15	13	11	9		31	44	27	31	36	
20. 6.85	4948	7419	3983	5249	6752		12	13	10	7	9		29	39	30	30	38	
19. 8.85	4815	4623	5862	5762	6874		12	14	13	10	14		31	46	32	27	35	
21.10.85	1691	2868	3454	4716	4576		11	17	10	9	16		32	42	31	26	30	
25. 3.86	2902	10847	1709	4257	2324		14	18	12	10	12		29	45	28	30	37	
6. 5.86	8802	19318	4613	502	432		12	23	10	5	7		26	43	28	17	25	
7. 7.87	1033	840	1164	394	753		16	17	9	9	14							

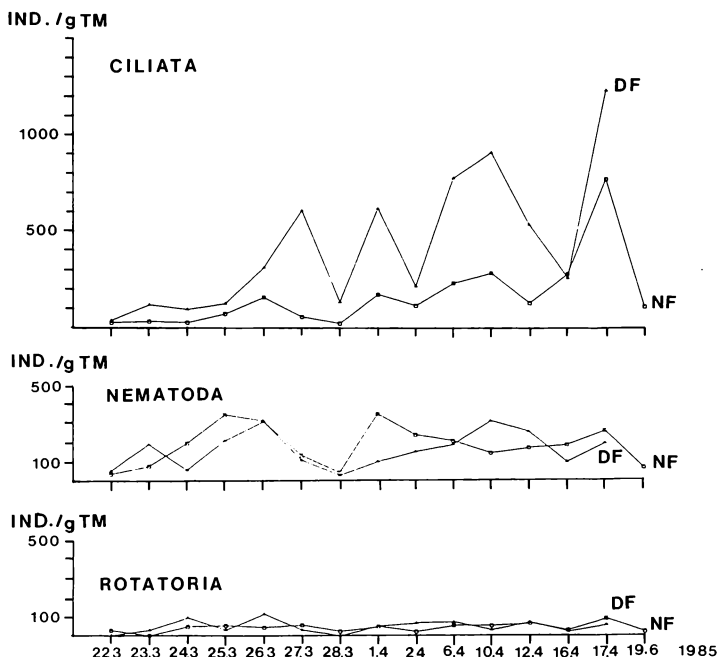


Abb. 1: Oszillationen der Wohndichte der aktiven Ciliaten und - im selben Substrat - von Nematoden und Rotatorien in U1-NF und U1-DF.

Tab. 4: Artenzahlen (n) und Wohndichte der Ciliaten (nach BKM Ind./m² x 10⁶) in Fichtenforsten (am 7.7.87) und in Laubwäldern (am 30.6.1987); Diversität der Zönoson nach Shannon-Weaver (H_s); pH-Werte gelten für OL₊F-Horizont (bis 4 cm Bodentiefe).

	pH	Ind./g TM	Ind./m ²	n	H _s
U1-NF	3.1	1033	8.5	16	2.2753
U1-DF	3.3	840	10.3	17	2.3484
U1-FF	3.3	1164	15.0	9	1.7459
Ux-NF	3.0	394	4.0	9	1.7888
Ux-DF	3.5	753	8.1	14	2.2058
U2	4.0	1403	27.4	14	0.8439
EF	4.9	3245	39.3	14	0.7754
Ow	5.3	827	20.7	15	1.7550

3.3 Dominanz und Diversität

Auf allen Versuchsflächen dominieren die *Colpodidae* (Abb. 2). *P. steinii* war 1985/86 auf allen Arealen der Fichtenforste U1 und Ux eudominant oder dominant. *C. inflata* trat nur in U1-DF in den Hintergrund. Seine Position übernahmen hier *C. cucullus* und *C. fastigata*. Beide Arten gelten als Zeigerorganismen für nährstoffreiche, mäßig saure Böden. 1987 waren die Unterschiede in den Dominanzpositionen der einzelnen Arten in U1-NF und U1-DF nur noch gering (s.o.). Die Auswirkungen von Kalk- und Mineraldüngergaben begannen nachzulassen, was bei anderen Tiergruppen noch nicht zu beobachten war.

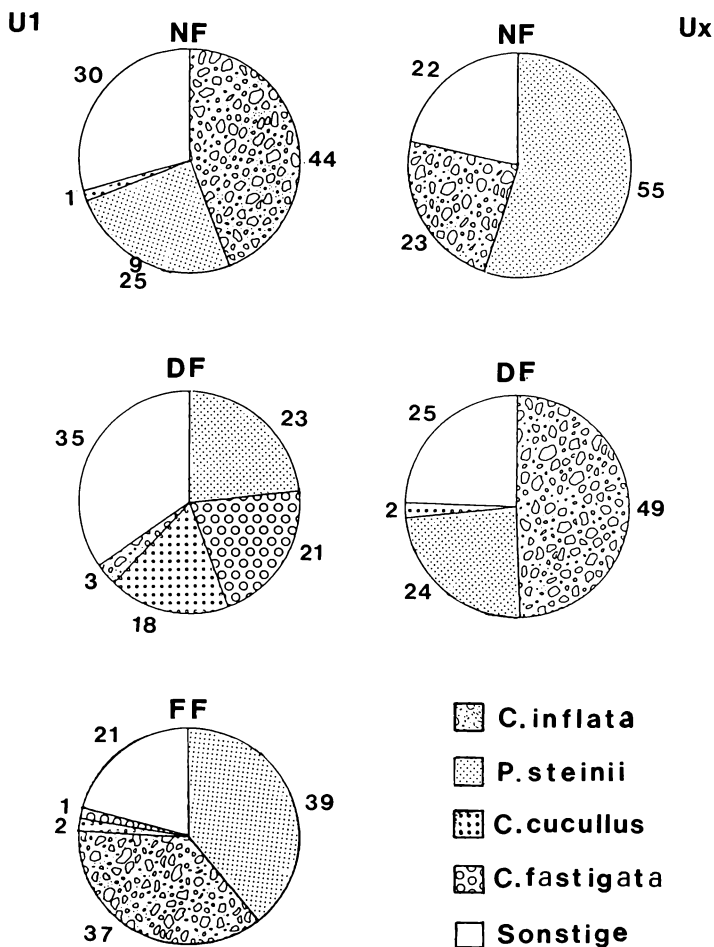


Abb. 2: Dominanzstruktur der Ciliatenzönose (Mittelwerte 1985/86) auf den verschiedenen Teilflächen von U1 und Ux.

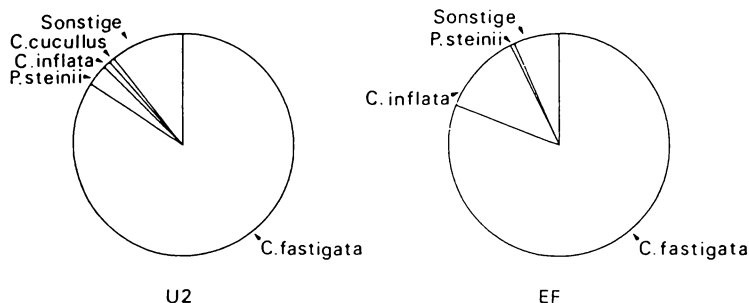


Abb. 3: Dominanzstruktur der Ciliaten in den Laubwäldern U2 und EF am 30.6.1987.

Die meisten Ciliaten ernähren sich vor allem von Bakterien, deren Populationsdichte auf den gekalkten und gedüngten Arealen zugenommen haben dürfte. Daneben sind allerdings auch unmittelbare Einflüsse der H-Ionenkonzentration und der Nährstoffsituation der Bodenlösungen nicht auszuschließen. In den Laubwäldern war allein *C. fastigata* extrem eudominant (Abb. 3). Der pH-Wert (bis 4 cm Bodentiefe) war hier mit 4.9 (EF) bzw. 4.0 (U2) ungefähr so hoch wie in U1-DF zwischen April 1984 und Mai 1986. Damit stimmen offensichtlich wesentliche Existenzbedingungen für *C. fastigata* auf diesen drei Flächen recht gut überein.

Die Mannigfaltigkeit der Ciliatenzönose weist erhebliche Unterschiede auf (Tab. 4). So wurde 1985/86 der höchste Hs-Wert (Shannon-Weaver) für U1-DF berechnet. 1987 waren die Unterschiede zwischen U1-DF und U1-NF nur noch gering (s.o.). Die beiden Laubwälder zeigen auf Grund des extremen Überwiegens von *C. fastigata* eine außerordentlich geringe Diversität.

4. Schlußfolgerungen

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß die Ciliaten wegen ihrer hohen Sensitivität gegenüber Umwelteinflüssen in terrestrischen Ökosystemen ebenso wie in aquatischen Systemen wertvolle Indikatoren chemischer Veränderungen ihres Lebensraumes sein können. Wesentliche Voraussetzung für eindeutige Aussagen wären dabei exakte autökologische Untersuchungen über den Einfluß spezifischer Milieubedingungen. Eine weitere wichtige Voraussetzung wäre außerdem eine möglichst detaillierte Kenntnis der interspezifischen Beziehungen, mit denen die einzelnen Arten untereinander und mit anderen Organismengruppen verknüpft sind.

Literatur

- BICK H., KUNZE S., 1971: Eine Zusammenstellung von autökologischen und saprobiologischen Befunden an Süßwasserciliaten. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 56: 337-384.
- BUITKAMP U., 1979: Vergleichende Untersuchungen zur Temperaturadaptation von Bodenciliaten aus klimatisch verschiedenen Regionen. Pedobiologia 19: 221-236.
- FOISSNER W., 1981: Die Gemeinschaftsstruktur der Ciliatenzönose in alpinen Böden (Hohe Tauern, Österreich) und Grundlagen für eine Synökologie der terricolen Ciliaten. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. 4: 7-52.
- FOISSNER W., 1982: Terrestrische Protozoen als Bioindikatoren im Boden einer planierten Ski-Piste. Pedobiologia 24: 45-56.
- FUNKE W., 1986: Tiergesellschaften im Ökosystem "Fichtenforst" (Protozoa, Metazoa - Invertebrata) - Indikatoren von Veränderungen in Waldökosystemen. Karlsruhe (Kernforschungszentrum) KfK-PEF 9: 150 S.
- LEHLE E., 1989: Zur Ökologie von Bodenciliaten (Protozoa: Ciliophora). Qualitativ-quantitative Untersuchungen in terrestrischen Ökosystemen. Diss. Univ. Ulm.
- SYMPOSIUM 1986: "Protozoa as indicators of ecosystems". Insert Sci. Applic. 7(3): 349-353.
- WANNER M., FUNKE W., 1989: Zur Mikrofauna von Waldböden: I. Testacea (Protozoa: Rhizopoda) - Auswirkungen anthropogener Einflüsse. Verh. Ges. Ökol. 17: 379-384.

Adresse

Dr. E. Lehle
Prof. Dr. W. Funke
Abt. Ökologie u. Morphologie der Tiere Univ.
Oberer Eselsberg M 25
D-7900 Ulm

Die Nematodenfauna eines Fichtenforstes: Auswirkungen anthropogener Einflüsse

Liliane Ratajczak, Werner Funke und Herbert Zell

Synopsis

in a spruce stand near the university of Ulm, 31 taxa of nematode worms have been identified. Most of them, and also most individuals, are observed in the litter layer. Here, population density varied, from October 1986 to June 1987, between 640 and 120 (mean values) ind/g (dry weight of substratum). Liming plus fertilization with $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \times \text{NH}_4(\text{NO}_3)$ in 1984, as well as additional rainfall (since 1979 at vegetation periods) has injured abundance until now. Contaminations of soil surface (in spring 1985) with H_2SO_4 and NaCl caused strong reductions of species numbers (in autumn 1986).

Abundance, additional precipitation, contamination, dominance, fertilization, liming, *Nematoda*, spruce forest.

1. Einführung

Die Nematoden (Fadenwürmer) sind nach den Protozoen die individuenreichste Tiergruppe in Waldökosystemen. Die Arteninventare sind bis heute erst unzureichend bekannt (s. ZELL 1985). Das gleiche gilt auch für die Lebensweise der Nematoden, ihre ökologischen Ansprüche und ganz besonders für ihre Stellung im Nahrungsnetz.

Die vorliegende Studie ist Bestandteil einer umfassenden Analyse von Struktur und Funktion der Tiergesellschaften im Ökosystem 'Fichtenforst' (s. Forschungsvorhaben PEF bei WANNER u. FUNKE 1989). Dabei sollten neben der Ermittlung von Gruppen- und Artenspektren, Wohndichte und Dominanzstruktur - ähnlich wie bei anderen Tiergruppen (FUNKE 1986) - die Reaktionen gegenüber Mineraldüngergaben, zusätzlichen Beregnungen und verschiedenartigen Kontaminationen der Bodenoberfläche geklärt werden.

2. Untersuchungsgebiet, Arbeitsmethoden

Die Untersuchungen wurden im Fichtenforst U1 bei Ulm durchgeführt. Verglichen werden eine unbehandelte Normfläche NF, eine mit Kalk und Kalkammonsalpeter behandelte Düngefläche DF, eine zusätzlich beregnete Feuchtfäche FF sowie verschiedene Areale, die 1985 mit den Pestiziden Nexit (stark, mit 80% Lindan) und Cypermethrin (Ripcord 40), mit 20%iger NaCl-Lösung sowie mit 10%iger H_2SO_4 (pH 0) kontaminiert worden waren. Einzelheiten über die Versuchsfläche und deren 'substantielle' Beeinflussungen bei FUNKE (1986) und SCHMITT (1987). - Auf allen Teilflächen wurden zu verschiedenen Terminen mit einem Stechrohr (\varnothing 3 cm) je 5 Parallelproben bis 6 cm und - zu Beginn der Untersuchungen - je 2 Parallelproben bis 18 cm Bodentiefe genommen. Die Bohrkern wurden im 0-6 cm-Bereich in 2 cm hohe, im 6-18 cm-Bereich in 4 cm hohe Abschnitte unterteilt. Die Nematoden wurden hier, leicht modifiziert nach BAERMANN (1917, in BALOGH 1958), extrahiert. Während der ersten 24 Std. erfolgte die Extraktion bei Raumtemperatur. In den folgenden 6 Std. wurde das Bodensubstrat von oben in 5 Schritten von 20 auf 45°C aufgeheizt (Einzelheiten s. RATAJCZAK 1989). Während dieser Zeit werden auch Anabiosestadien aktiviert. Nach der Extraktion wurden die Tiere in einer Lösung aus 91 Teilen aq. demin., 7 Teilen 37%igem Formaldehyd und 2 Teilen Triethylamin (reinst) bei 60°C fixiert und anschließend bearbeitet. Es wurden ca. 125 000 Individuen erfaßt. Bei den meisten handelte es sich um Jugendstadien (ca. 60%) und reife Weibchen (ca. 30%). Männchen waren selten.

3. Ergebnisse

3.1 Gruppen- und Artenspektren

Bis jetzt wurden 10 Spezies und weitere 21 Genera aus 10 Familien nachgewiesen (Tab. 1). Nach den Untersuchungen von ZELL (1985) in einem *Luzulo-Fagetum* dürften auch in U1 ca. 60 Spezies zu erwarten sein. - In NF und DF wurden je 26, in FF 27 Taxa erfaßt. Alle Ernährungstypen waren vertreten. Dabei dominierten überall die Semisaprophagen, die sich vor allem von Bakterien und Detritus ernähren. Die meisten Taxa wurden in der organischen Auflage (bis ca. 4 cm) nachgewiesen (Tab. 2). Hier siedeln vor allem *Teratocephalus*, *Mononchus* und *Prionchulus*; *Plectus* und *Wilsonema* sind über alle Bodenschichten verbreitet. *Acroboloides* lebt vorwiegend unterhalb von 4 cm. Die Jugendstadien der *Tylenchidae* werden mit zunehmender Bodentiefe (bis 14 cm) immer häufiger.

Auf den Begiftungsflächen wurden z.T. wesentlich weniger Taxa beobachtet als auf der Kontrollfläche NF'. Das war besonders deutlich auf den Teilflächen 'NaCl' und 'H₂SO₄'

Tab. 1: Nematoden-Gruppen- und Artenspektrum auf verschiedenen Teilflächen im Fichtenforst U1.

▲ Auftreten von Männchen.

	NF	DF	FF	NF'	Lin.	Rip.	NaCl	H ₂ SO ₄
0.Rhabditida								
Fam.Rhabditidae								
▲ Rhabditis	•			•	•	•	•	
Mesorhabditis	•							
Protorhabditis oxyuroides SUDHAUS,1974		•			•	•		
Bunonema richtersi JÄGERSKJÖLD,1905	•	•	•	•			•	
Bunonema reticulatum RICHTERS,1905	•	•	•	•	•	•		•
Bunonema ditlevseni MICOLETZKY,1925		•	•	•				
Fam.Cephalobidae								
▲ Eucephalobus	•	•	•	•	•	•	•	•
▲ Panagrobelus	•	•	•	•	•	•	•	•
Acroboloides butschlii (DE MAN,1884)	•	•	•	•	•	•	•	•
Teratocephalus terrestris (BÜTSCHLI,1873)	•	•	•	•	•	•	•	
Teratocephalus stratumus EROSHENKO,1973	•	•	•	•	•	•	•	
Teratocephalus paratenuis EROSHENKO,1973	•	•	•	•	•	•	•	
Metateratocephalus crassidens (DE MAN,1880)	•	•	•	•	•	•	•	
0.Tylenchida								
Fam.Tylenchidae								
Tylenchus	•		•					
▲ Filenchus	•	•	•	•	•	•	•	
▲ Ditylenchus	•	•	•	•	•	•	•	
▲ Malenchus	•	•	•	•	•	•	•	
Fam.Aphelenchoididae								
▲ Aphelenchoides	•	•	•	•	•	•	•	•
0.Chromadorida								
Fam.Plectidae								
Plectus	•	•	•	•	•	•	•	•
Ceratoplectus	•	•	•	•	•	•	•	
Wilsonema schuurmansstekhoveni (DE CONINCK,1931)	•	•	•	•	•	•	•	
Tylocephalus	•	•	•	•	•	•	•	
Fam.Monhysteridae								
Eumonhystera	•	•	•	•	•	•	•	•
Prismatolaimus	•	•	•	•	•	•	•	
0.Enoplida								
Fam.Tripylidae								
Tripyla			•					
Fam.Alaimidae								
Alaimus	•	•	•	•				
Fam.Mononchidae								
Mononchus	•	•	•	•	•	•		
Prionchulus	•	•	•	•				
0.Dorylaimida								
Fam.Dorylaimidae								
▲ Tylencholaimus			•					
▲ Eudorylaimus	•	•	•	•	•	•	•	
Mesodorylaimus		•	•			•		

Tab. 2: Vertikalverteilung von Taxa (n) und Wohndichte (Ind./g TM) auf verschiedenen Teilflächen.
(NF, DF, FF im Oktober, alle anderen Areale im November 1986). Vk - Variationskoeffizient).

Areal	Tiefe(cm)	n	Ind./gTM	Vk
NF	0 - 2	25	641	21.5
	- 4	20	307	62.2
	- 6	13	47	37.5
	-10	4	3	128.0
	-14	9	8	116.2
	-18	4	<1	62.5
DF	0 - 2	14	170	82.8
	- 4	16	104	127.6
	- 6	11	12	111.5
	-10	9	2	108.6
	-14	7	<1	132.0
	-18	4	2	141.4
FF	0 - 2	20	152	99.7
	- 4	12	33	50.9
	- 6	14	3	44.9
	-10	13	2	44.7
	-14	9	1	99.3
	-18	13	<1	10.6
NF'	0 - 2	21	251	20.0
	- 4	12	19	73.4
	- 6	9	2	89.6
Lindan	0 - 2	19	328	79.3
	- 4	12	103	79.1
	- 6	4	14	86.7
Ripcord	0 - 2	19	399	47.8
	- 4	10	92	69.6
	- 6	4	12	174.2
NaCl	0 - 2	11	352	69.8
	- 4	12	197	117.6
	- 6	6	7	61.1
H ₂ SO ₄	0 - 2	6	261	99.6
	- 4	4	122	84.7
	- 6	2	14	159.3

(Tab. 2). Dabei ist zu berücksichtigen, daß in der vorliegenden Studie nur 'Langzeiteffekte' (ca. 18 Monate nach den Substanzgaben) bestimmt wurden. In der Vertikalverteilung ergab sich auf den Begiftungsflächen ein ähnliches Bild wie bei den Teilflächen NF, DF, FF und NF'.

3.2 Wohndichte

Die Nematoden sind im Boden extrem ungleichmäßig verteilt. So wurden z.B. in NF auf einem Areal von ca. 5 m² in der Streuschicht an zwei Stellen Extremwerte von ca. 10 und 800 Ind./g Substrattrockenmasse (TM) festgestellt. Wenn die Unterschiede sonst auch meist wesentlich geringer sind, so müssen die mittleren Werte der Wohndichte in Tab. 3 dennoch mit großer Zurückhaltung interpretiert werden. Lediglich im Oktober 1986 sind die Unterschiede zwischen NF einerseits und DF oder FF andererseits (Ausnahme NF/DF in 2-4 cm) mit 95-99% signifikant (vgl. die z.T. gegensätzlichen Effekte nach Kalk- und Mineraldüngergaben bei BASSUS 1960, LÜFTENEGGER et al. 1986). An allen übrigen Terminen wird nur im April 1987 (bei NF/FF in 0-2 cm) die Signifikanzgrenze erreicht.

Tab. 3: Wohndichte (Ind./g TM) in Streuschicht (OL_{F,H}-Horizont) und Humushorizont (A_h) zwischen Oktober 1986 und August 1987.

Fläche	NF					DF					FF				
	1986		1987			1986		1987			1986		1987		
	10	2	4	6	8	10	2	4	6	8	10	2	4	6	8
0 - 2 cm	641	293	627	125	183	170	247	423	246	222	152	272	99	178	252
- 4 cm	307	61	133	7	35	104	48	47	12	52	33	119	7	40	37
- 6 cm	47	18	5	4	6	12	16	2	2	10	3	25	7	4	13

Tab. 4: Dynamik der Wohndichte auf den Teilflächen NF, DF und FF 1986/1987 in 0-6 cm Bodentiefe bei den häufigsten Taxa.
Anteile in %; 10 x n Ind. in 848.23 cm³ (= Volumen der Stechrohre).

Fläche		NF					n Ind.	DF					n Ind.	FF					n Ind.
Jahr		1986		1987				1986		1987				1986		1987			
Monat		10	2	4	6	10		2	4	6	10	2		4	6				
Acrobeloides butschlii		33.6	7.4	29.5	29.5	122	23.7	21.5	23.7	31.1	135	17.2	5.2	25.9	51.7	116			
Teratocephalus terrestris		-	-	41.2	58.8	17	5.5	-	57.5	37.0	181	9.0	-	43.8	47.2	89			
Teratocephalus stratumus		30.4	15.5	46.9	7.2	207	20.3	9.2	48.8	21.7	207	11.7	30.9	22.8	34.6	772			
Teratocephalus paratenuis		22.3	19.3	50.0	8.4	202	28.7	23.6	33.8	13.9	195	37.0	47.0	12.6	3.4	119			
Metateratocephalus crassidens		34.8	13.7	46.9	4.6	175	25.6	4.3	29.4	40.7	442	14.6	22.2	36.3	26.9	212			
Filenchus sp.		29.4	19.6	27.8	23.2	439	3.3	14.0	33.9	48.8	121	11.6	4.7	40.4	43.3	275			
Aphelenchoides sp.		20.7	24.9	39.0	15.4	285	18.0	16.2	61.5	4.3	117	25.0	27.5	18.3	29.2	120			
Plectus sp.		13.6	31.3	43.0	12.1	323	20.4	38.6	33.3	7.7	246	12.1	27.3	20.2	40.4	99			
Wilsonema schuurmansstekhoveni		38.9	12.8	25.9	22.4	452	14.8	13.0	65.2	7.0	115	-	60.0	-	40.0	10			
Eumonhystera sp.		24.5	32.5	23.7	19.3	114	7.0	9.6	28.5	54.9	416	22.7	38.5	26.9	11.9	335			
Prismatolaimus sp.		48.5	-	30.3	21.2	33	2.7	5.4	81.1	10.8	37	21.0	15.2	21.7	42.1	328			
Prionchulus		27.3	54.5	18.2	-	11	37.1	31.4	22.9	8.6	70	7.6	30.8	30.8	30.8	13			
Eudorylaimus sp.		15.7	24.3	48.6	11.4	70	8.9	28.9	42.2	20.0	45	15.9	32.9	17.1	34.1	82			

Die meisten Individuen (98% im Oktober 1986) leben in den oberen Bodenschichten (bis 6 cm, s. Tab. 2). Die Wohndichte beträgt, bezogen auf einen m², ca. 1.5 - 5.0 x 10⁶ Individuen. Sie liegt damit in der gleichen Größenordnung wie in einem Sauerhumusbuchewald (ZELL 1985), aber deutlich niedriger als in einem Kiefernforst (BASSUS 1960). Die Wohndichte der dominanten Arten stimmt bei den Adulti (Summenwerte aller Termine) auf allen Teilflächen in hohem Maße überein (Tab. 4). Fast alle Arten zeigen erhebliche Oszillationen der Abundanz. - Die meisten Individuen wurden in NF im Oktober und im April beobachtet. Zu diesen Zeiten scheinen manche Arten eine besonders starke Vermehrung zu erfahren (s. auch BASSUS 1964). In DF traten die meisten Tiere im April und im Juni auf, in FF im Februar und im Juni.

Betrachtet man die Abundanzmaxima der einzelnen Arten, so erkennt man beim Vergleich der verschiedenen Flächen gravierende Unterschiede. Diese mögen teilweise auf die extrem disjunkte Dispersion der Nematoden (bei je 5 Parallelproben) zurückzuführen sein. Teilweise dürften sie aber auch mit den unterschiedlichen Bedingungen der drei Teilflächen in Zusammenhang stehen. Auf den Begiftungsflächen war die Wohndichte im Oktober, bei vorsichtiger Wertung der Befunde von Tab. 2, zumindest nicht geringer als auf der Kontrollfläche. Das überrascht vor allem auf den artenarmen Arealen von 'NaCl' und 'H₂SO₄'. Eine kleine Zahl von resistenten Spezies (s. Tab. 1) scheint danach den Ausfall anderer weniger resistenter Arten weitgehend zu kompensieren.

3.3 Dominanz

Eudominant (mit Anteilen von > 30%) und dominant (mit 10-30%) waren in 0-6 cm Tiefe auf den Teilflächen NF, DF und FF maximal 4 Taxa. Besonders häufig waren *Filenchus* und *W. schuurmansstekhoveni* in NF, *M. crassidens* und *Eumonhystera* in DF und *T. stratumus* in FF (Tab. 4).

Auf den Begiftungsflächen und der zugehörigen Kontrollfläche NF' waren 2-7 Taxa eudominant oder dominant. 5 Genera werden in Abb. 1 auf den einzelnen Teilflächen und in den oberen Bodenschichten miteinander verglichen. Die Anteile von *Acrobeloides*

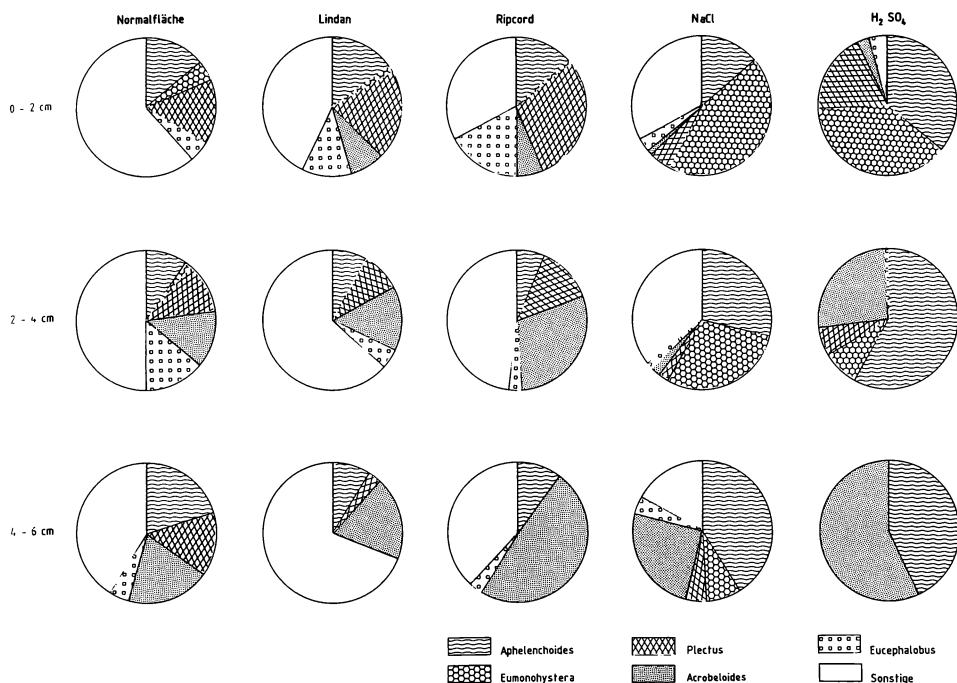


Abb. 1: Einfluß verschiedenartiger Substanzen auf die Dominanz von fünf individuenreichen Genera.

bütschlii nehmen auf fast allen Teilflächen mit zunehmender Tiefe zu, während die übrigen Taxa mit zunehmender Tiefe i.d.R. zurückgehen. In den hohen Anteilen der 'Sonstigen' sind in NF' vor allem *Teratocephalus*, *M. crassidens* und *Eudorylaimus* enthalten, in der 'Lindan'-Fläche *Bunonema reticulatum* und *Filenchus*, in 'Ripcord' *Filenchus*, in der 'NaCl'-Fläche *T. paratenuis*.

Literatur

- BAERMANN 1917:
BALOGH J., 1958: Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest (Akademie-Verlag).
BASSUS W., 1960: Die Nematodenfauna des Fichtenrohhumus unter dem Einfluß der Kalkdüngung. *Nematologica* 5: 86-91.
BASSUS W., 1964: Zur Bodenfauna degradiertier Kiefernbestände. *Pedobiologia* 3: 245-255.
FUNKE W., 1986: Tiergesellschaften im Ökosystem "Fichtenforst" (Protozoa, Metazoa - Invertebrata) - Indikatoren von Veränderungen in Waldökosystemen. Karlsruhe (Kernforschungszentrum) KfK-PEF 9: 150 S.
LÜFTENEGGER G., FOISSNER W., ADAM H., 1986: Der Einfluß organischer und mineralischer Dünger auf die Bodenfauna einer geplanten, begrünten Schipiste oberhalb der Waldgrenze. *Z. Vegetationst.* 9: 149-153.
RATAJCZAK L., 1989: Die Nematodenfauna eines Fichtenforstes. Diplomarb. Univ. Ulm.
SCHMITT G., 1987: Die "Eklektorfauna eines Fichtenforstes. Experimentelle Untersuchungen an Arthropoden (Auswirkungen substantieller und struktureller Veränderungen auf Schlüpfabundanz und Aktivitätsdichte). Diplomarb. Univ. Ulm.
WANNER M., FUNKE W., 1989: Zur Mikrofauna von Waldböden: I. Testacea (Protozoa: Rhizopoda). - Auswirkungen anthropogener Einflüsse. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 379-384.
ZELL H., 1985: Die Nematodenfauna eines Buchenwaldbodens. Diss. Univ. Karlsruhe.

Adresse

Dipl.-Biol. L. Ratajczak
Prof. Dr. W. Funke
Abt. Ökologie u. Morphologie d. Tiere Univ.
Oberer Eselsberg M 25
D-7900 Ulm

Dr. H. Zell
Inst. f. Biologie II RWTH
Kopernikusstr. 16
D-5100 Aachen

Effects of irrigation on the protozoan fauna of a spruce forest

Wolfgang Petz und Wilhelm Foissner

Synopsis

Mit einer direkten Zählmethode wurde im Herbst 1985 die Auswirkung von Bewässerung auf die Mikrofauna eines Fichtenwaldbodens unter Freilandbedingungen untersucht. Die Bewässerung führte in 0-3 cm Bodentiefe zu einer beträchtlichen Abnahme der Abundanz der aktiven Ciliaten. Die Artenzahl stieg jedoch, ebenso wie bei den Testaceen. Deutliche Unterschiede im Artenspektrum waren weder bei den Ciliaten noch bei den Testaceen nachweisbar. Die Abundanz der Testaceen und der Rotatorien erhöhte sich nur geringfügig, während jene der Nematoden stark anstieg ($p < 0.01$). In der Bodentiefe von 3-9 cm unterschied sich der Wassergehalt der Versuchsfläche kaum von dem der Kontrollfläche. Dementsprechend fanden sich auch in der Besiedlung keine wesentlichen Unterschiede. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß der Bodenwassergehalt im Fichtenwald-Ökosystem kein primär limitierender Faktor für die Abundanz der Protozoen und Rotatorien ist. Allerdings treten mit zunehmender Bodenfeuchte mehr Arten von aktiven Ciliaten und belebten Testaceen auf.

Ciliates, irrigation, nematodes, rotatorians, spruce forest soil, testaceans.

1. Introduction

Soil humidity is widely believed to control the abundance and species composition of terrestrial protozoa. Experimental data, however, are weak and conflicting and concern mainly naked amoebas and flagellates (FOISSNER 1987). In addition, most studies have been done with rather unreliable culture techniques. Therefore, we performed an irrigation experiment under field conditions and estimated the microfauna (ciliates, testaceans, nematodes, and rotatorians) with a direct counting method.

2. Material and methods

The two plots investigated, each 15 m² in size, are situated close to each other in a spruce forest (age of the trees about 100 years) near Aigen (Upper Austria), 860 m above sea level. The 0-3 cm layer consists of fresh and slightly decomposed needles (L- and F-layer), the 3-9 cm horizon is raw humus (H-layer). One plot served as untreated control, receiving only natural rain, the second plot was irrigated every 4th day at a rate of about 25 l/m². Spring water (not chlorinated) from a nearby water supply station was used. Whenever it rained the night before watering, an adequate amount of water was subtracted from the subsequent irrigation to get a more constant soil moisture level.

6 hours, 1 day and 3 days after each irrigation, 5 subsamples from 0-3 and 3-9 cm depth of each plot were randomly taken. After mixing each subsample, 0.1 g fresh soil was suspended in a soil extract of a few ml and immediately investigated under the microscope at 40x magnification for active ciliates, nematodes and rotatorians. For testaceans, 0.5 g soil (0.1 g of each of the 5 subsamples) was stained with phenolic anilinblue. After a series of dilutions, 0.005 g soil was examined at 100x magnification. The study was carried out between September and early November 1985. The 3-9 cm layer was investigated only during the first 10 days of the study.

The experimental data were tested for differences with an analysis of variance (ANOVA, type 1) or with the U-test of Mann-Whitney (KÖHLER et al. 1984).

3. Results

The moisture content in the 0-3 cm layer of the irrigated plot was on the average about 9% higher than in the control ($p < 0.05$). Surprisingly, the irrigation led to a considerable decrease of active ciliates in this horizon ($p < 0.1$, Tab. 1). This was already evident after the first irrigation, which was carried out after 5 days of dryness ($p < 0.1$; 422 active ciliates/g dry mass, soil moisture 37.3% compared with 612 individuals, soil moisture 28.8% in the control; $n = 3$). There was, however, no difference at $p < 0.1$ between the single sample dates (H-test of Kruskal-Wallis, KÖHLER et al. 1984) which is probably due to the high standard deviations. Irrigation slightly increased the abundance of testaceans and rotatorians ($p > 0.2$) but a marked effect was evident only on nematode numbers ($p < 0.01$, Tab. 1). The species number of the ciliates ($p < 0.005$) and living testaceans ($p < 0.1$) increased with irrigation (Tab. 1). Cluster analysis of the ciliate and testacean species comprising the irrigated communities showed no distinct differences to the control.

In 3-9 cm soil depth, the moisture content of the irrigated plot and the control were not essentially different ($p > 0.1$). Likewise, there were no conspicuous differences in the microfauna (Tab. 1).

Tab. 1: Summary of data (arithmetic mean \pm standard deviation). Values followed by the same letter affix are not different. Abundances are given as individuals/g dry mass of soil.

Parameters	Soil depth (cm)	Irrigated	Control	n	Test
Soil moisture	0-3	50.0 ^a	41.3 ^b	15	ANOVA ($p < 0.05$)
(% wet mass of air-dried soil)	3-9	+9.9 48.8 ^a +4.3	+12.6 44.7 ^a +5.9	8	ANOVA ($0.2 > p > 0.1$)
Ciliates					
abundance	0-3	311 ^a +141	489 ^b +258	15	U-test ($0.05 < p < 0.1$)
	3-9	10 ^a +10	14 ^a +24	8	U-test ($p > 0.2$)
species number	0-3	12.8 ^a +4.5	8.4 ^b +3.3	15	ANOVA ($p < 0.005$)
	3-9	2.4 ^a +2.1	1.6 ^a +1.9	8	U-test ($p > 0.2$)
Testaceans					
abundance					
living	0-3	22203 ^a +7040	17908 ^a +3175	4	ANOVA ($p > 0.2$)
empty tests	0-3	361720 ^a +17204	319081 ^a +58390	4	ANOVA ($p > 0.2$)
species number					
living	0-3	11.5 ^a +1.3	9.8 ^b +1.0	4	ANOVA ($0.05 < p < 0.1$)
total	0-3	18.0 ^a +0.0	19.8 ^a +2.2	4	U-test ($p > 0.2$)
Nematode abundance	0-3	1197 ^a +349	824 ^b +349	15	ANOVA ($p < 0.01$)
	3-9	308 ^a +80	391 ^a +173	8	ANOVA ($p > 0.2$)
Rotatorian abundance	0-3	227 ^a +88	181 ^a +122	15	ANOVA ($p > 0.2$)
	3-9	38 ^a +25	31 ^a +18	8	U-test ($p > 0.2$)

4. Discussion

The marked decrease in the abundance of the active ciliates in the upper layer of the watered site contrasts laboratory and field experiments of SZABO et al. (1964) and DETCHEVA (1972) who reported increasing ciliate numbers with increasing soil moisture. Despite the high amount of water irrigated, washing out of a greater number of active ciliates into underlying layers is very unlikely because no increase was observed in 3-9 cm depth. The difference to the study of DETCHEVA (1972) could have methodological reasons because a rather unreliable culture method had been used there for abundance estimation.

Testacean abundance showed no marked response to increased humidity in 0-3 cm depth which is probably caused by an insufficient number of samples. This is, however, not too unexpected, if one considers the results of LOUSIER (1974a, b). Generally, he found an increased number of testaceans in a very dry aspen woodland after irrigation, but numbers of total living individuals were different from the control only in about half of the tested areas.

The nematode numbers increased by about 45% ($p < 0.01$) in the 0-3 cm horizon of the watered plot suggesting that they prefer a higher soil humidity.

These results indicate that the soil moisture content in the spruce forest ecosystem is not the main limiting factor for the abundance of protozoa and rotatorians. However, the species number of the active ciliates and living testaceans increased in the irrigated plot suggesting that certain species need a higher soil moisture content which occurs generally only for short periods after rainfall.

This study was supported by the Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, projects P 5226 and P 5886.

References

- DETCHEVA R.B., 1972: Recherches en Bulgarie sur les protozoaires du sol. *Annls. St. biol. Besse-en-Chandesse* 6-7: 273-284.
- FOISSNER W., 1987: Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progr. Protistol.* 2: 69-212.
- KÖHLER W., SCHACHTEL G., VOLESKE P., 1984: *Biometrie*. 1. Aufl. Berlin/Heidelberg/New York/Tokyo (Springer): 255 S.
- LOUSIER J.D., 1974a: Effects of experimental soil moisture fluctuations on turnover rates of testacea. *Soil Biol. Biochem.* 6: 19-26.
- LOUSIER J.D., 1974b: Response of soil testacea to soil moisture fluctuations. *Soil. Biol. Biochem.* 6: 235-239.
- SZABO I., MARTON M., VARGA L., 1964: Untersuchungen über die Hitzeresistenz, Temperatur- und Feuchtigkeitsansprüche der Mikroorganismen eines mullartigen Waldreinsinabodens. *Pedobiologia* 4: 43-64.

Address

Dr. W. Petz
Univ.-Prof. Dr. W. Foissner
Institut für Zoologie Univ.
Hellbrunner Str. 34
A-5020 Salzburg
Österreich

Der Einfluß von *Adela reaumurella* L. (Lepidoptera: Adelidae) auf den Abbau der Laubstreu

Ulrich Irmeler, Thomas Tischler und Berndt Heydemann

Synopsis

The larvae of the long horned moth *Adela reaumurella* L. consume leaf litter of various deciduous tree species. In a beech-oak forest in East Holstein (Schleswig-Holstein, Germany), the population dynamics and ecological efficiencies of this lepidopterous species were determined with the stick frame method and a Kempson-Tullgren-apparatus. The larvae feed on pieces of leaves until pupation. *Adela reaumurella* shows a univoltine generation cycle. The egg larvae hatch in August. The larvae overwinter and pupate in May, the imagines hatch in June and July. The larvae need leaf pieces to prepare a quiver, in addition to needing them for food. The cumulative consumption of the larvae amounts to $6.5 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ and the faeces production to $3.35 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ respectively. Larvae consumption rates (about 3.1% of the yearly leaf litter) and the ecological efficiencies are on a level similar to many other decomposers in forest ecosystems.

Adela, consumption, forest, *Lepidoptera*, litter decomposition, soil fauna.

1. Einführung

Viele Arten der Familie der Langhornmotten (*Adelidae*) sind in mitteleuropäischen Wäldern weit verbreitete Kleinschmetterlinge mit sehr unterschiedlichen Lebensweisen. Der größte Teil miniert als Larve in den Blättern verschiedener Waldpflanzen. Andere Arten entwickeln sich in fortgeschrittenen Larvenstadien auch an der Laubstreu am Boden. Die hier untersuchte Art *Adela reaumurella* lebt während ihres gesamten Larvenlebens am Boden in einem aus zurechtgeschnittenen Blattstückchen verfertigten Köcher und ernährt sich von der Laubstreu. Als Lebensraum werden vorwiegend Eichenwälder angegeben (NOVAK, SEVERA 1980). Bei unseren Untersuchungen in Ostholstein (Schleswig-Holstein) wurde die Art in großer Anzahl in einem Buchen-Eichen-Mischwald auf Parabraunerde gefunden, während sie in einem ebenso untersuchten Eichenwald auf Podsol nur in geringer Anzahl vorkam. Die hohe Larvendichte im Buchen-Eichen-Mischwald war der Anlaß, durch die Bestimmung von Ingestions- und Egestionsraten den Einfluß auf den Streuabbau in diesem Wald näher zu untersuchen.

2. Methodik

Die Bestandsaufnahme der Populationsdichte wurde aus jeweils 9 Parallelproben zu je $1/10 \text{ m}^2$ Fläche gewonnen. Die Stichproben wurden im Labor mit der Hand aussortiert und die Tiere anschließend gewogen. Danach wurden die Proben in einen Kempson-Tullgren-Apparat gegeben, um weitere Tiere auszutreiben.

Die Zuchten wurden in einem Temperaturschrank bei $+16^\circ\text{C}$, im Winter von Dezember bis März bei $+4^\circ\text{C}$, gehalten. Die Fütterung wurde mit ausgestanzten Blattstückchen (254 mm^2) von Buche und Eiche vorgenommen und die Fraßleistung bzw. die Fäzesproduktion nach ca. 7 Tagen gemessen. Die Larve selbst wurde zur Wägung vorsichtig aus dem Köcher herausgenommen und anschließend ebenso vorsichtig wieder eingesetzt. Die Wägung der Blattscheiben und der Fäzes erfolgte als Trockengewicht, diejenige der Larven als Lebendgewicht.

3. Ergebnisse

3.1 Populationsdynamik im Freiland

Die Auswertung der Bestandsaufnahme ergab folgende phänologischen Verhältnisse. Nach der Eiablage im Juni schlüpfen die ersten Larven ab Mitte August (Abb. 1). Das Ausschlüpfen der Eilarven erstreckt sich über einen relativ langen Zeitraum. Erst Mitte bis Ende Oktober ist dieser Vorgang beendet. Anfang Oktober schlüpfen die meisten Larven. Bis Ende Oktober erreichen die Larven ein Gewicht von durchschnittlich 5.5 mg.

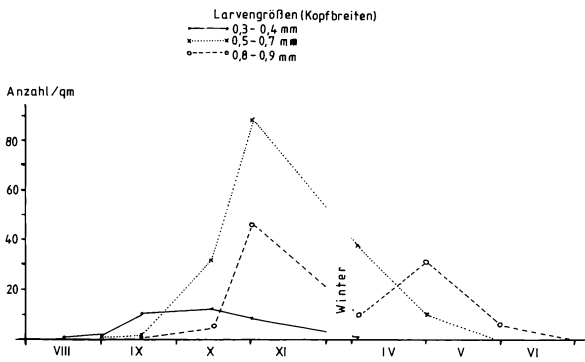


Abb. 1: Populationsdichten dreier Larvengrößen im Verlauf einer Generation.

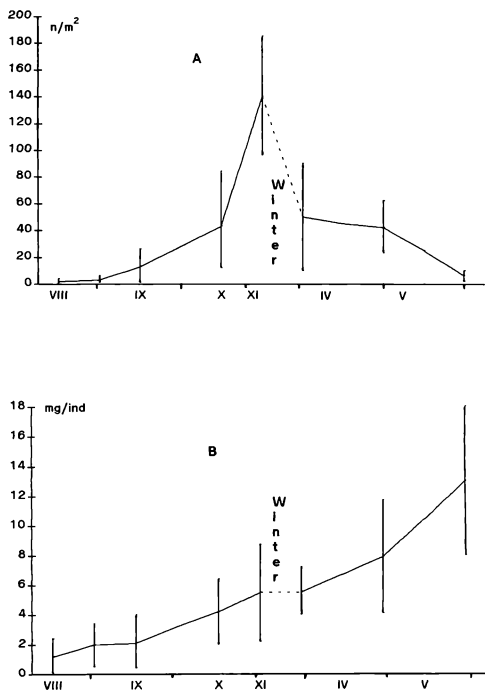


Abb. 2: Entwicklung der Populationsdichte (A) und des durchschnittlichen Wachstums (B) einer Larvengeneration von *Adela reaumurella* in den Jahren 1985/86 in dem untersuchten Eichen-Buchen-Mischwald.

In diesem Stadium überwintern sie. Während des Winters konnte keine Gewichtszunahme registriert werden. Dagegen ist ein starker Rückgang der Populationsdichte festzustellen (Abb. 2). Im Frühjahr ist die Populationsdichte auf unter die Hälfte der herbstlichen Dichte gefallen. Neben den klimatischen Verhältnissen im Winter ist auch eine Dezimierung durch Räuber festzustellen. Ein großer Teil der leeren Köcher wies Löcher auf, durch die Räuber (wahrscheinlich Kurzflügelkäfer, *Staphylinidae*) die Larven verzehren konnten.

Im Frühjahr setzt ein starkes Körperwachstum ein, verbunden mit nur noch geringem Rückgang der Populationsdichte (Abb. 2). Ab Mitte Mai beginnt dann die Verpuppung, der ab Anfang Juni das Schlüpfen zum fertigen Schmetterling folgt.Auf Grund des Wachstums- und Dichteverlaufs der Population läßt sich eine Produktion für das Jahr 1985/86 mit $0.43 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ (ca. $0.14 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ aschefreies Trockengewicht) errechnen (Berechnung mit der Formel $P = \frac{1}{2} (W_o + W_t) (N_o \cdot N_t) + W_t \cdot N_t - W_o \cdot N_o$; W_o = Gewicht zur Zeit T_o , W_t = Gewicht zur Zeit T_t , N_o = Anzahl zur Zeit T_o , N_t = Anzahl zur Zeit T_t).

3.2 Stoffbilanz

Der Einfluß der Larven auf die Zersetzung und Zerkleinerung der Laubstreu geschieht einmal über den Verzehr derselben und ein weiteres Mal über das Ausschneiden von Fal-laubstückchen zum Bau der Köcher. Während das erste Larvenstadium mit einem Ge-wicht von 0.3 - 0.9 mg nur zu Schabefraß befähigt ist, können die älteren Larvenstadien Skelettfraß durchführen, bei dem nur noch die Blattaderung übrig bleibt. In wenigen Fällen wird auch die Blattaderung zum großen Teil mit verzehrt.

Bei einem gleichzeitigen Angebot von Buchen- und Eichenfallaub läßt sich keine eindeuti-ge Bevorzugung einer der beiden Pflanzenarten feststellen (Abb. 3). Lediglich bei der Messung des Flächenverlustes zeigt das Eichenblatt höhere Werte. Dies mag aber damit zusammenhängen, daß in den Versuchen zufällig mehr dünne Schattenblätter der Eiche als der Buche vorgelegt wurden.

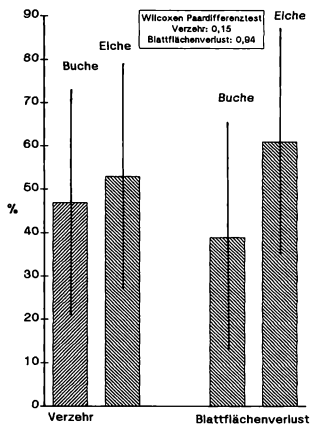


Abb. 3: Vergleich der Verzehrleistung der Larven von *Adela reaumurella* an Buchen- und Eichenblättern.
 Es werden der Gewichts- und der Flächenverlust verglichen.

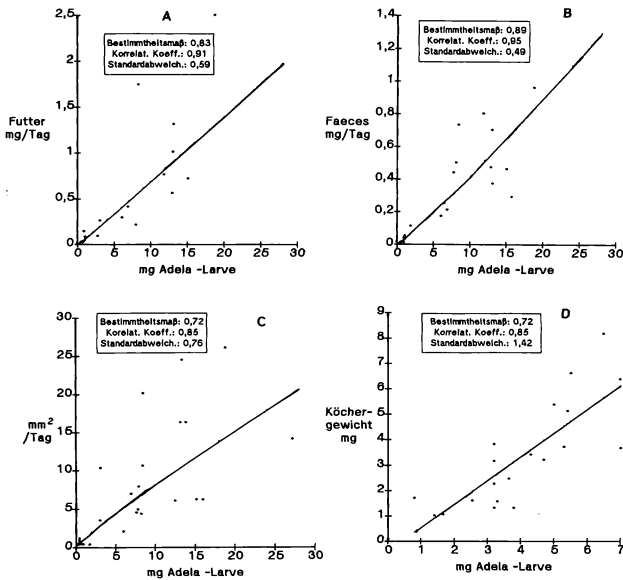


Abb. 4: Verzehleistung (A), Fäzesproduktion (B), Blattflächenverlust durch den Verzehr (C) und Köchergewicht (D) der Larven von *Adela reaumurella* in Abhängigkeit vom Larvengewicht.

Die Ergebnisse der Fütterungsversuche sind aus der Abb. 4 ersichtlich. Die kumulative Konsumtion der Larven ergibt danach $6.5 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ bzw. einen Verzehr an Blattfläche von $170 \text{ cm}^2/\text{m}^2 \cdot \text{a}$ und eine Fäzesproduktion von $3.35 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$. Die nachfolgenden Werte sind reine Gewichtsangaben. Von der jährlichen Konsumtion entfallen demnach $2.72 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ auf die Respiration und $3.16 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ auf die Assimilation. Folgende ökologische Effizienzen ergeben sich aus diesen Werten: $P/C = 2.2\%$, $R/C = 41.9\%$, $A/C = 48.5\%$, $P/A = 4.4\%$, $R/A = 86.3\%$ (die Energiewerte vergleichbarer Tiere bzw. der Buchen- und Eichenblätter sind ähnlich hoch bei 20-25 J/mg aschefreies Trockengewicht, so daß auch bei Umrechnung auf Energiewerte keine großen Veränderungen zu erwarten sind).

4. Diskussion

Der Einfluß der Bodentiere auf den Abbau der Streu in den Wäldern ist schon häufig von Bodenzoologen untersucht worden. Es wurden aber stets nur die klassischen Gruppen der Bodentiere wie Regenwürmer (*Lumbricidae*), Hornmilben (*Oribatei*), Asseln (*Isopoda*), Tausendfüßer (*Diplopoda*), Springschwänze (*Collembola*) und wenige andere Tiergruppen beachtet (z.B. SCHAEFER 1982). Keine Erwähnung fanden bisher die Schmetterlinge, die zumindest in einigen Wäldern durchaus eine Bedeutung im Streuabbau erlangen können.

In dem untersuchten Fall kann die Larve der Langhornmotte (*Adela reaumurella*) $6.5 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ von $212 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ der Laubstreu verzehren, was ca. 3.1% dieser Masse entspricht. Zusätzlich werden durch den Köcherbau nochmals $0.8 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ zerkleinert. Dies ist ein Wert, der dem anderer wichtiger Fallaubersetzer gleicht. THIELE (1968) gibt für *Glomeris* einen Wert von 5-10%. Für die Gesamtheit aller Diplopoden wurden 10-25%, für Asseln 5-10% errechnet. Eine höhere Bedeutung als diese Tiergruppen könnten allein die Regenwürmer erlangen, wenn man von den Daten von ZICSI (1975) ausgeht. Selbst in den Tro-

pen werden von einer Schabenart nur ca. 5% des Fallaubes im Jahr umgesetzt (IRMLER, FURCH 1979).

Auch die ökologischen Effizienzen entsprechen denjenigen der übrigen Fallaubzersetzer. Das P/C-Verhältnis von 2.2% liegt im Bereich von Asseln, Diplopoden, Collembolen und Schaben (KITAZAWA 1967; PHILIPSON 1967; IRMLER, FURCH 1979). Oribatiden mögen eine etwas günstigere Effizienz mit ca. 10% erreichen (THOMAS 1979). Dagegen haben Schmetterlinge, die von der grünen Blattmasse leben, eine Produktionseffizienz zwischen 10 und 20% (WINTER 1972; FISCHER, ANDRZEJEWSKA 1977).

Diese Arbeit ist Teil eines vom Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) geförderten Projektes.

Literatur

- FISCHER Z., ANDRZEJEWSKA L., 1977: Assimilation of main food components and respiration of larvae of *Arctia caja* L. (Lepidoptera). I. Experiments with food of an average nitrogen content. *Ekol. Polska* 25: 455-465.
- IRMLER U., FURCH K., 1979: Production, energy and nutrient turnover of the cockroach *Epilampra irmleri* Rocha e Silva & Aguiar in a Central-Amazonian inundation forest. *Amazoniana* 6: 497-520.
- KITAZAWA Y., 1967: Community metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems of Japan. In: (Ed. PETRUSEWICZ K.): Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa (Panstwowe Wydawnictwo Naukowe) 2: 649-661.
- NOVAK I., SEVERA F., 1972: Der Kosmos-Schmetterlingsführer. 2. Aufl. Stuttgart (W. Keller): 352 S.
- PHILIPSON J., 1967: Secondary productivity in invertebrates reproducing more than once in a life time. In: (Ed. PETRUSEWICZ K.): Secondary productivity in terrestrial ecosystems. Warszawa (Panstwowe Wydawnictwo Naukowe) 2: 459-475.
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: Ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. *Drosera* 82: 75-84.
- THIELE H.U., 1968: Bodentiere und Bodenfruchtbarkeit. *Organ. Landbau* 68: 6-8.
- THOMAS J.O.M., 1979: An energy budget for a woodland population of oribatid mites. *Pedobiologia* 19: 346-378.
- WINTER K., 1972: Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. Untersuchungen an Lepidopterenpopulationen. Diss. Univ. Göttingen.
- ZICSI A., 1975: Zootische Einflüsse auf die Streuzersetzung in Hainbuchen-Eichenwäldern Ungarns. *Pedobiologia* 15: 432-438.

Adresse

Dr. U. Irmeler
Dr. T. Tischler
Prof. Dr. B. Heydemann
Forschungsstelle f. Ökosystemforschung u. Ökotechnik (FSÖ) Univ.
Olshausenstr. 40
D-2300 Kiel

Buchenlaubabbau in Waldtümpeln und die Veränderung der Fauna im Abbauverlauf

Horst Janz

Synopsis

In three forest pools ('D', 'L', 'E') located in the Schönbuch nature park (Tübingen, FRG), the decomposition of red beech leaves (*Fagus sylvatica* L.) contained in net bags, the change in the nitrogen content (Kjeldahl nitrogen) of the leaves, and the animals (mesofauna and macrofauna) involved in the decomposition process were investigated over a period of two years (1982, 1983). Decomposition was fastest in 'L', with a half-life period of 0.6 years, while that in 'D' and 'E' was very slow, with half-life periods of 3.5 and 3.3 years. Oxygen content proved to be the main abiotic factor causing these differences in decomposition. In the course of decomposition, the average nitrogen content value in all three pools rose from 0.64% to a maximum of 1.7%. However, the N-increase in the pools took place at different speeds ('L' > 'E' > 'D'), indicating a quicker processing of the leaves by micro-organisms in 'L'. With regard to the population density (Ind./36 g TS) of all recorded fauna, however, the resulting sequence was 'D' > 'E' > 'L'. Owing to a 'trap effect' observed in the fine mesh bags, the differentiation of mesh size in the net bags (10 mm, 1 mm) proved an unsuitable method for separating mesofauna from macrofauna. Based on changes in the relative abundance of fauna from 1982 to 1983, succession tendencies in all three pools became evident.

Beech forest, beech leaves, decomposition, litter bag, macrofauna, mesofauna, pool, succession.

1. Einführung

Für Waldgewässer stellt der herbstliche Streueintrag ebenso wie für Waldböden meist die wichtigste Quelle organischen Materials dar. Insbesondere für stark beschattete kleine Gewässer muß der Fallaubeintrag als sehr bedeutende Einflußgröße gelten. Während in der Fließgewässerökologie bereits in zahlreichen Untersuchungen die Bedeutung des Streueintrages für die Fauna sowie der Streuabbau behandelt wurden (z.B. KAUSHIK, HYNES 1968, 1971; CUMMINS et al. 1973; IVERSEN 1973, 1975), fand dieser Aspekt bei Kleingewässerstudien bisher nur durch die Arbeiten von DÖLLING (1962), HODKINSON (1975a, b) und BÄRLOCHER et al. (1978) Beachtung. Die vorliegende Untersuchung, die an drei Waldtümpeln des Naturparks Schönbuch (bei Tübingen) durchgeführt wurde, deren Hauptstreukomponente Rotbuchenlaub (*Fagus sylvatica* L.) darstellt, befaßt sich daher mit folgenden grundlegenden Fragen:

- Mit welcher Geschwindigkeit verläuft der Rotbuchenlaubabbau in Waldtümpeln?
- Welche abiotischen Parameter sind dabei entscheidend?
- Wie verändert sich die Fauna im Abbauverlauf?

2. Methoden

Netzbeutel der Größe 15 x 15 cm wurden mit 3 g luftgetrocknetem Rotbuchenlaub, das im Herbst 1981 über den Tümpeln abgefangen worden war, gefüllt und davon jeweils 120 Stück im Dez. 1981 in jeden Tümpel ausgebracht. 1982 und 1983 erfolgte eine ca. monatliche Entnahme von jeweils 4 Beuteln pro Tümpel. Jede Beutelprobe wurde durch Handauslese in eine Laub- und Tierfraktion aufgetrennt. Die Laubfraktion wurde nach dem Trocknen jeweils pulvrig gemahlen. Aus Teilproben wurden dann einerseits durch Veraschung bei 550°C (8 Std.) die aschefreie Trockensubstanz des Laubes ermittelt und andererseits nach nasser Veraschung ($\text{H}_2\text{SO}_4/\text{H}_2\text{O}_2$) der Gehalt an organischem Stickstoff (Kjeldahl-Stickstoff) photometrisch bestimmt. Von der Tierfraktion wurden, mit Ausnahme des Tierstammes *Nemathelminthes* und einiger aufgetretener Einzelexemplare der *Hydrozoa* und *Tardigrada*, alle Tiere der Größenklassen Meso- und Makrofauna erfaßt.

Mit der Absicht, die Abbauleistung von Meso- und Makrofauna zu differenzieren, wurden Netzbeutel mit zwei Maschenweiten, 10 mm und 1 mm, verwendet. Außerdem erfolgte die Exposition jeweils der Hälfte der Beutel in zwei sich hinsichtlich der Streueintragsverhältnisse unterschiedene Areale. In den 'i'-Arealen war ab Herbst 1981 die weitere Streuzufuhr verhindert worden; in den 'a'-Arealen herrschten normale Streueintragsbedingungen. Ab Herbst 1982 lagen damit die Beutel der 'a'-Arealen unter einer neuen Streuschicht, während die der 'i'-Arealen weiterhin unbedeckt blieben.

Die abiotischen Verhältnisse der Tümpel wurden durch die Parameter Temperatur, Pegel, O_2 -Gehalt, pH-Wert, Säurekapazität, Gesamthärte, Leitfähigkeit und Oxidierbarkeit charakterisiert.

3. Untersuchungsgewässer

Tümpel 'D' liegt im Kirnbachtal ca. 380 m ü.d.M. und stellt vermutlich einen Altarm des Kirnbachs dar. Mit diesem verbindet ihn aber nur noch sein Abflußgraben. Er erfährt eine ständige Speisung mit Quellwasser, das über einen sumpfigen Zuflußbereich, der am gleichen Tümpelende, aus dem auch der Abflußgraben entspringt, in das Tümpelbecken mündet. 'D' könnte daher auch als besonderes Habitat dieses Quellsumpfes bezeichnet werden. Der Tümpel ist perennierend, umfaßt eine Fläche von 90 m² und ist sehr stark mit Fallaub und Faulschlamm angefüllt, so daß bei einer max. Tiefe des Tümpelbeckens von 50 cm das freie Wasser nur einen max. Pegel von 8.6 cm erreicht.

Tümpel 'L' liegt ca. 200 m bachaufwärts von 'D' entfernt und ist vermutlich ebenfalls ein Altarm des Kirnbachs. Mit einer Fläche von 72 m² ist er der kleinste der drei Tümpel, mit einem max. Pegel von 27.5 cm aber auch der tiefste. Als sehr wesentlicher Umstand muß seine Speisung sowohl mit Quellwasser, als auch, bei nicht zu niedrigem Wasserstand des Baches, mit Bachwasser gelten, das über einen sumpfigen Bereich zugeführt wird. Da sich Zu- und Abfluß hier an den entgegengesetzten Tümpelenden befinden, ist eine ständige Erneuerung des Wassers in eine Richtung gegeben, die 'L' einen Fließgewässercharakter verleiht, ohne daß eine merkliche Strömung vorhanden ist.

Tümpel 'E' liegt im Waldbezirk Eichenfirst ca. 500 m ü.d.M. Während der Großteil des Tümpels (Gesamtfläche 400 m²), im Unterschied zu 'D' und 'L', weitgehend offen liegt und stark mit Makrophyten bewachsen ist, war der ausgewählte Untersuchungsbereich (77 m²) zu Beginn der Untersuchung ausschließlich durch Rotbuchenlaubeintrag geprägt. Während der Untersuchung breitete sich der Manna-Schwaden (*Glyceria fluitans* (L.)) zunehmend in den Untersuchungsbereich aus. 'E' ist ein reiner Regenwassertümpel mit einem max. Pegel im Untersuchungsbereich von 22.2 cm. Ende Juli 1983 fiel dieser Bereich trocken und war bis zum Jahresende ohne offenes Wasser.

In Tab. 1 sind zur weiteren Charakterisierung der Untersuchungsgewässer die Jahresdurchschnitts- und Extremwerte der erfaßten abiotischen Parameter zusammengestellt.

Tab. 1: Durchschnitts- und Extremwerte der erfaßten physikalischen und chemischen Parameter.

		'D'	'L'	'E'
Temperatur (°C)	1982	7.18	7.34	6.56
	min./max.	-3.8/21.1	-2.0/19.0	-3.8/21.0
	1983	6.89	7.82	6.60
	min./max.	-3.2/22.9	-0.5/22.3	-4.1/23.8
Pegel (cm)	1982	5.4	22.3	11.8
	min./max.	3.9/7.5	14.8/27.3	2.3/20.5
	1983	5.2	18.6	8.8
	min./max.	3.7/8.6	0/27.5	0/22.2
O ₂ -Gehalt (mg O ₂ /l)	1982	2.62	4.54	3.52
	1983	2.02	4.45	2.62 ¹⁾
O ₂ -Sättigung (%)	1982	23.3	39.6	31.7
	1983	18.0	39.4	23.8 ¹⁾
pH-Wert	1982	7.70 ²⁾	7.78 ²⁾	6.31 ²⁾
	1983	7.69	7.80	6.20 ¹⁾
	min./max.	7.4/7.95	7.5/8.3	5.95/6.45
Säurekapazität (ml 0.1n HCl/100 ml)	1982+1983	7.04	4.29	0.55 ¹⁾
	min./max.	3.75/10.8	3.05/6.28	0.23/2.25
Gesamthärte (°dH)	1982	16.4	11.3	1.5
Leitfähigkeit (µS/cm, 25°C)	1982	578	395	76
	1983	583	430	78 ¹⁾
Oxidierbarkeit (mg KMnO ₄ /l)	1982+1983	32	44	113 ¹⁾
	min./max.	22/96	27/66	48/284

¹⁾ Messungen nur bis Ende Mai auf Grund des Pegels möglich.

²⁾ Messungen erst ab Juni.

4. Ergebnisse

4.1 Abbau

Unter Abbau wird hier die Abnahme der aschefreien Trockensubstanz verstanden. Praktisch handelt es sich also dabei um den Vorgang des Verschwindens der organischen Substanz aus den Netzbeuteln.

Abb. 1 zeigt, daß der Abbau in 'L' bedeutend schneller erfolgte als in 'D' und 'E'. Der anfängliche Masseverlust nach einer Expositionszeit von 35 Tagen (erste Probenahme) ist vor allem auf das Herauslösen von Substanzen (leaching) zurückzuführen. Die im weiteren Verlauf z.T. eingetretenen Zunahmen können auf eine Erhöhung der organischen Substanz durch Algenbewuchs und Mikroorganismenbesiedlung auf den Blättern zurück-

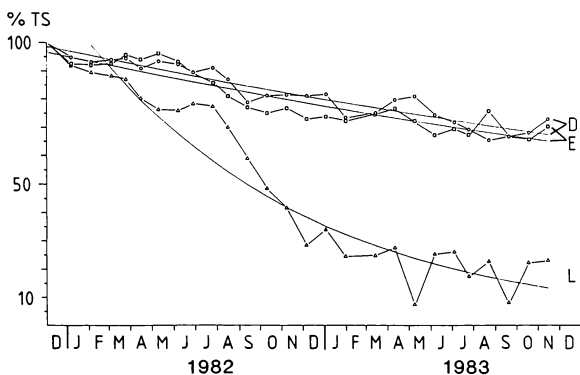


Abb. 1: Abbau des exponierten Buchenlaubs im Tümpelvergleich.
 Aufgetragen sind jeweils die Mittelwerte der pro Entnahmeterrain entnommenen 4 Netzbeutel.
 % TS = Anteil der noch vorhandenen aschefreien Trockensubstanz;
 durchgezogene Linien = Näherungskurven nach dem einfachen Exponentialmodell.

zuführen sein, z.T. aber auch mit der geringen Anzahl parallel entnommener Proben zusammenhängen. Den in Abb. 1 eingezeichneten Näherungskurven (durchgezogene Linien) liegt die folgende Exponentialgleichung zugrunde:

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

W_t = aschefreie TS zum Zeitpunkt t ; W_0 = aschefreie TS der eingewogenen Laubmenge;
 k = Abbaukoeffizient.

Dieses einfache Exponentialmodell stellt zwar nur eine sehr grobe Beschreibungsmöglichkeit dar, es liefert aber anschauliche und vergleichbare Abbauparameter wie die Halbwertszeit ($t_{50\%}$) oder die Abbauparzeit, die für den Abbau von 95% des Ausgangsmaterials benötigt wird. Die errechneten Abbauparameter und Korrelationskoeffizienten sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Als für die Abbaunterschiede entscheidender abiotischer Parameter (Tab. 1) erwies sich der Sauerstoffgehalt, hinsichtlich dessen sich die gleiche Tümpelreihenfolge ergab wie bei der Abbaugeschwindigkeit: 'L' > 'E' > 'D'. Auch die gegenüber 'D' und 'E' gleichförmigeren und im Jahresdurchschnitt höheren Temperaturen in 'L' dürften für den rascheren Abbau mitverantwortlich sein.

Tab. 2: Abbauparameter im Tümpelvergleich.

Tümpel	k (1/Tage)	r	$t_{50\%}$ (a)	$t_{90\%}$ (a)
'D'	-0.000543	-0.95	3.50	15.14
'L'	-0.003069	-0.89	0.62	2.68
'E'	-0.000576	-0.93	3.30	14.27

k = Abbaukoeffizient; r = Korrelationskoeffizient;
 $t_{50\%}$, $t_{95\%}$ = Abbauparzeit für 50% bzw. 95% des Ausgangsmaterials in Jahren.

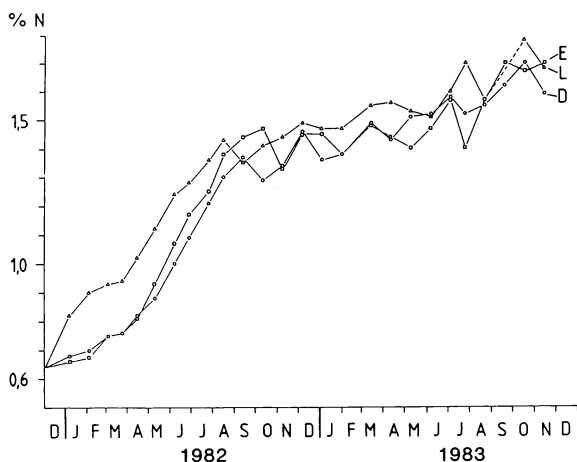


Abb. 2: N-Gehalt (% N der aschefreien Trockensubstanz) des exponierten Buchenlaubs im Tümpelvergleich.

Aufgetragen sind jeweils die Mittelwerte der pro Entnahmeterrain entnommenen 4 Netzbeutel (Ausnahmen bei 'L' in der zweiten Jahreshälfte 1983, wo z.T. nicht mehr genügend Laubmaterial für die N-Gehaltsbestimmung zur Verfügung stand).

4.2 Stickstoffgehalt des Buchenlaubs

Der Ausgangsgehalt an organischem Stickstoff betrug 0.64% der aschefreien Trockensubstanz. In der ersten Jahreshälfte 1982 erfolgte jeweils eine steile N-Zunahme auf ein Niveau von 1.3 - 1.4% (Abb. 2). Obwohl in allen drei Tümpeln im zweiten Jahr ein durchschnittlicher Höchstwert von 1.7% erreicht wurde, erfolgte der Anstieg mit unterschiedlicher Geschwindigkeit. Es ergab sich auch hier die Tümpelreihenfolge: 'L' > 'E' > 'D'. Da die N-Zunahme vor allem auf Mikroorganismenbesiedlung bzw. Mikroorganismenaktivität zurückzuführen ist (MATHEWS, KOWALCZEWSKI 1969; KAUSHIK, HYNES 1971; GODSHALK, WETZEL 1978), fand hiernach in 'L' eine viel raschere Aufbereitung der Blätter durch Mikroorganismen statt als in 'E' und 'D'.

Tab. 3: Wohndichten (Ind./36 g TS) der insgesamt erfaßten Fauna

A) Jahres- und Arealvergleich

	1982		1983	
	'a'	'i'	'a'	'i'
'D'	12747	9766	5367	11329
'L'	2608	2616	3580	5405
'E'	7524	7794	5323	6521

B) Maschenweitenvergleich

	1982		1983	
	'g'	'f'	'g'	'f'
'D'	11649	10864	8516	8180
'L'	2996	2227	4562	4416
'E'	7129	8189	6027	5817

4.3 Fauna

Hinsichtlich der Wohndichten (Ind./36 g TS) der insgesamt im Laufe eines Jahres erfaßten Tiere (Tab. 3) ergab sich dagegen die umgekehrte Tümpelreihenfolge: 'D' > 'E' > 'L'. In 'D' zeigte sich dabei im 'a'-Areal ein starkes Dichtegefälle zwischen den oberliegenden Beuteln 1982 und den nur durch den Streueintrag eines Herbstes überdeckten Beuteln 1983, während im 'i'-Areal die Dichte zunahm (Tab. 3 Jahres- und Arealvergleich). In 'L' nahmen die Dichten in beiden Arealen zu und in 'E' ab, was hier aber mit dem Trockenfallen dieses Tümpels zusammenhängt.

Der Vergleich der Wohndichten der Netzbeutel unterschiedlicher Maschenweite (Tab. 3 Maschenweitenvergleich) zeigt, daß in den feinmaschigen Beuteln ('f') die Dichten nur geringfügig niedriger, in 'E' 1982 sogar höher waren als in den grobmaschigen Beuteln ('g'). Auf Grund der Größe der Tiere, die in den feinmaschigen Beuteln vorhanden waren, wurde deutlich, daß diese eine Fallenwirkung ausüben. Jugendstadien können in diese Beutel einwandern, nach Größenzunahme in ihnen sie aber nicht mehr verlassen. Besonders deutlich zeigte sich dieses Phänomen bei den Gastropoden, von denen sich leere Gehäuse, die größer waren als die Beutelmaschenweite, in den feinmaschigen Beuteln akkumulierten und damit deren Verbleiben bis zum Absterben dokumentieren. Die beabsichtigte Trennung von Meso- und Makrofauna war daher nicht möglich. Die häufig zu diesem Zweck angewandte Methode der Maschenweiten-Differenzierung muß damit für längerfristige Untersuchungen als untauglich gelten.

Die Dominanzverhältnisse der erfaßten Fauna und deren Veränderung vom ersten auf das zweite Abbaujahr sind in den Abb. 3-5 dargestellt. Die sich an Hand dieser Darstellungen zeigenden Sukzessionstendenzen können als Aufenthaltspräferenzen für die frische bzw. ältere Buchenstreu (Abnahme bzw. Zunahme des Dominanzanteils) gewertet werden. Insbesondere die Turbellarien ('D', 'L', 'E'), die Gastropoden *Armiger crista* ('D') und *Radix peregra* ('E') sowie die Cyclopoida ('D', 'L') und die Ostracoden *Cyclocypris ovum* ('E') und *Cypridopsis elongata* ('E') bevorzugten danach den Aufenthalt in der frischen Streuschicht, während sich vor allem *Cypria ophthalmica* ('D', 'E'), *Asellus aquaticus* ('D',

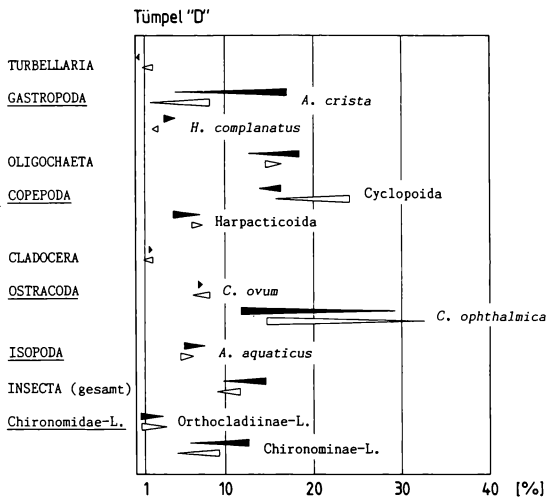


Abb. 3: Veränderung der Dominanzanteile im Jahresvergleich in Tümpel 'D'. Die Basis der Pfeile entspricht dem Dominanzanteil 1982, die Pfeilspitze dem Anteil 1983; dunkle Pfeile stehen für das 'a'-Areal, helle für das 'i'-Areal. Es sind nur Taxa berücksichtigt, die wenigstens in einem der beiden Jahre einen Dominanzanteil von 1% erreichten.

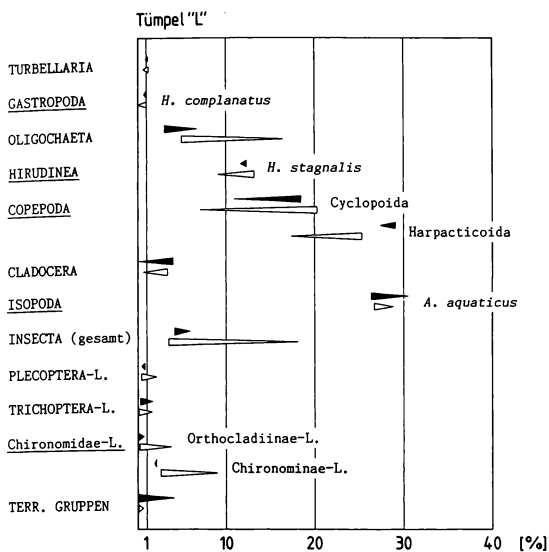


Abb. 4: Veränderung der Dominanzanteile im Jahresvergleich in Tümpel 'L'.
Erläuterung siehe Abb. 3.

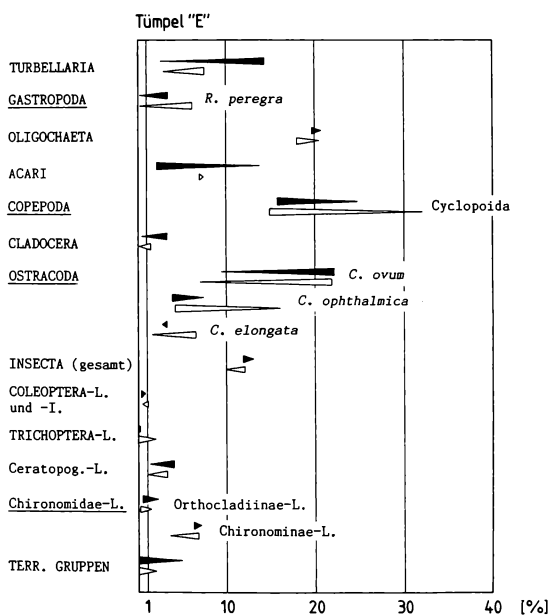


Abb. 5: Veränderung der Dominanzanteile im Jahresvergleich in Tümpel 'E'.
Erläuterung siehe Abb. 3.

'L'), die *Oligochaeta* ('L', 'E') und die *Orthocladinae*-Larven ('D', 'L', 'E') mit höheren Anteilen in der älteren Streu aufhielten.

5. Diskussion

Verglichen mit bisher bekannten Abbaudaten für pflanzliche Substrate in limnischen Habitaten, die von Halbwertszeiten von ca. 14 Tagen für *Hydrocharitaceae* (aus Fig. 1 bei WEBSTER, BENFIELD 1986 berechnet) bis 3.22 Jahre für *Pinus contorta*-Nadeln (HODKINSON 1975a) reichen, erwies sich der Abbau in 'D' ($t_{50\%} = 3.5$ Jahre) und 'E' ($t_{50\%} = 3.3$ Jahre) als sehr langsam, während sich der Wert von 'L' ($t_{50\%} = 0.6$ Jahre) gut in diesen Rahmen einfügt.

Der gemessene Ausgangsstickstoffgehalt des Rotbuchenlaubs entspricht den Angaben von NYKVIST 1962 und IVERSEN 1973, und auch die beschriebene N-Zunahme wurde bei zahlreichen Untersuchungen (z.B. ANDERSON 1973, IVERSEN 1973) beobachtet. Neben der chemischen Ausstattung des Pflanzenmaterials selbst, den inneren Faktoren, auf Grund derer Rotbuchenlaub als schwer abbaubar gilt, wird die Abbaugeschwindigkeit von äußeren Faktoren, den abiotischen und biotischen Bedingungen, bestimmt. 'L' weist auf Grund seines Fließgewässercharakters und seiner Beschattung, der damit verbundenen guten O₂-Versorgung und den gleichförmigeren Temperaturverhältnissen die günstigsten Abbaubedingungen auf. Es findet hier eine raschere Aufbereitung der Blätter durch Mikroorganismen (Geschwindigkeit des N-Anstiegs) sowie auf Grund einer Verfrachtung feinerer Substratpartikel in den Abflubereich des Tümpels eine eher horizontale Auftrennung von Primär- und Sekundärzersetzung statt, während sich in 'D' und 'E' der Abbau vertikal gliedert und die damit verbundene Akkumulation von Detritus sauerstoffzehrende Verhältnisse bewirkt. Hierdurch werden auch die in den Beuteln von 'L' gegenüber 'D' und 'E' viel geringeren Wohndichten plausibel, denn während in 'L' Makrofauna-Gruppen (insbesondere *Asellus aquaticus*) dominieren und die sich bevorzugt in Detritus aufhaltenden Mesofauna-Gruppen (z.B. *Ostracoda*) fehlen, stellen gerade diese Gruppen in 'E' und besonders in 'D' die zahlenmäßig dominanten Taxa dar.

Eine genauere funktionelle Bewertung der in den Abb. 3-5 dargestellten Sukzessionserrscheinungen würde weitere biologische Daten, insbesondere zur Ernährung der erfaßten Tiere erfordern. Die Bedeutung von *Asellus aquaticus* als wichtigem Primärzersetzer ist hierbei gut belegt (DÖLLING 1962; KAUSHIK, HYNES 1971; PRUS 1981). Angaben über die Ernährungsverhältnisse weiterer in dieser Untersuchung hervorgetretener Tümpelorganismen, wie *Armiger crista*, *Cypria ophthalmica* oder der vor allem für die Zunahme der *Orthocladinae* verantwortlichen Larven der Gattungen *Limnophyes*, *Corynoneura* und *Smittia* sind aber derzeit nicht verfügbar. Untersuchungen hierzu könnten einen nächsten Schritt zum Verständnis der Abbauvorgänge in Waldtümpeln darstellen.

Literatur

- ANDERSON J.M., 1973: The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. *Oecologia* 12: 275-288.
- BÄRLOCHER F., MACKAY R.J., WIGGINS G.B., 1978: Detritus processing in a temporary vernal pool in southern Ontario. *Arch. Hydrobiol.* 81: 269-295.
- CUMMINS K.W., PETERSEN R.C., HOWARD F.O., WUYCHECK J.C., HOLT V.I., 1973: The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology* 54: 336-345.
- DÖLLING L., 1962: Der Anteil der Tierwelt an der Bildung von Unterwasserböden. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* 101/102: 50-85.

- GODSHALK G.L., WETZEL R.G., 1978: Decomposition of aquatic angiosperms. II. Particulate components. *Aquatic Bot.* 5: 301-327.
- HODKINSON I.D., 1975a: Dry weight loss and chemical changes in vascular plant litter of terrestrial origin, occurring in a beaver pond ecosystem. *J. Ecol.* 63: 131-142.
- HODKINSON I.D., 1975b: A community analysis of the benthic fauna of an abandoned beaver pond. *J. Anim. Ecol.* 44: 533-551.
- IVERSEN T.M., 1973: Decomposition of autumn-shed beech leaves in a springbrook and its significance for the fauna. *Arch. Hydrobiol.* 72: 305-312.
- IVERSEN T.M., 1975: Disappearance of autumn shed beech leaves placed in bags in small streams. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 1687-1692.
- KAUSHIK N.K., HYNES H.B.N., 1968: Experimental study on the role of autumn shed leaves in aquatic environments. *J. Ecol.* 52: 229-243.
- KAUSHIK N.K., HYNES H.B.N., 1971: The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* 68: 465-515.
- MATHEWS C.P., KOWALCZEWSKI A., 1969: The disappearance of leaf litter and its contribution to production in the River Thames. *J. Ecol.* 57: 543-552.
- NYKVIST N., 1962: Leaching and decomposition of litter. V. Experiments on leaf litter of *Alnus glutinosa*, *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*. *Oikos* 13: 232-248.
- PRUS T., 1981: Decomposition of leaf litter by *Asellus aquaticus* L. (Isopoda, Crustacea). *Verh. Int. Ver. Limnol.* 21: 1584-1588.
- WEBSTER J.R., BENFIELD E.F., 1986: Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-594.

Adresse

Dr. H. Janz
 Staatl. Museum f. Naturkunde
 Rosenstein 1
 D-7000 Stuttgart 1

Mikroklima und Fauna mitteleuropäischer und afrikanischer Baumrinden

Volker Nicolai

Synopsis

The microclimate and arthropod fauna of tree trunks were investigated in central Europe and southern Africa. There occur some similarities. In forests forming closed stands the bark of most tree species is thin and smooth, with low insulation value. On edges of forests where high global radiation reaches the trunks, strong overheating damages the bark and in the long run the trees die. In closed and in more open stands, fissured bark types are formed by different tree species. Insulation of the bark is better and on edges of forests these tree species survive. In mixed stands these tree species have a survival advantage on man-made or naturally occurring edges of forests.

In African savannas most tree species shade their trunks by their own crown. Sunshine reaches the trunks only in the morning and evening. Tree species which do not shade their trunks have a very thick and roughly fissured bark. The arthropod fauna on the bark of tree species having a smooth bark is less diverse than that of tree species having a richly structured bark. This was found on tree species in central Europe and in southern Africa.

Arthropods, bark, Central Europe, forest, insulation, overheating, southern Africa, tree trunk.

1. Einführung

Mikroklima und Arthropodengesellschaften an Rinden verschiedener Baumarten wurden bisher wenig untersucht. Aus den Ergebnissen können jedoch weitreichende Schlußfolgerungen gezogen werden (REMMERT 1985, NICOLAI 1986a, b). Hier sollen mitteleuropäische und afrikanische Baumarten verglichen werden.

2. Material und Methode

Zur Temperaturmessung an Rinden wurden Thermoelemente eingesetzt. Die Globalstrahlung am Stamm wurde mit Sternpyranometern gemessen. Die Fauna der unteren Stammregion wurde durch intensives Absammeln der Oberfläche erfaßt. Eine ausführliche Methodenbeschreibung findet sich bei NICOLAI (1985, 1986a, b).

Die Untersuchungen fanden in Mitteleuropa in typischen Wäldern nahe Marburg statt (NICOLAI 1985, 1987). Mit gleicher Methodik wurde 1986-1987 in Südafrika gearbeitet. Die Untersuchungen erfolgten in einem subtropischen Regenwald bei George: 33°57'S, 22°31'E, 230 m ü.d.M., Jahresniederschlag 912 mm, Maximaltemperatur 25°C, Minimaltemperatur 8°C (1975-1985). Näheres zum Waldaufbau findet sich bei KOEN u. CROWE (1987). Im Savannengebiet wurden die Untersuchungen bei Nylsvlei durchgeführt: 24°30'S, 28°45'E, 1097 m ü.d.M., Niederschlag 651 mm/a, Maximaltemperatur 37.2°C, Minimaltemperatur -3.2°C (1975-1981). Eine ausführlichere Beschreibung findet sich bei HUNTLEY (1982). Die Bestimmung der afrikanischen Baumarten erfolgte nach PALGRAVE (1984).

3. Ergebnisse

3.1 Mikroklima mitteleuropäischer Baumrinden

Ausführliche Darstellungen über das Mikroklima an Rinden mitteleuropäischer Baumarten finden sich bei NICOLAI (1985, 1986a, b).

3.2 Mikroklima afrikanischer Baumrinden

Viele Baumarten im untersuchten subtropischen Regenwald bei George weisen glatte und dünne Rinden auf. Sie sind beschränkt auf stark beschattete Wälder mit dichtem Kronenschluß; nur geringe Strahlungswerte wurden an den Stämmen gemessen. Die Isolations-eigenschaften dieser Baumrinden sind niedrig (Tab. 1). In diesen Wäldern vorkommende Baumarten mit rissigen und abschlifernden Rinden weisen viel bessere Isolationseigen-schaften auf. Durch den Zusammenbruch sehr großer Exemplare von *Podocarpus falca-tus* kann es zu Lichtungen im Wald kommen, an deren Rändern Baumarten mit guten Iso-lationseigenschaften der Rinde Selektionsvorteile besitzen.

Eine Reihe von Baumarten der Savanne bei Nylsvlei hat schlanken Kronenwuchs; in den lockeren Beständen erreicht die Sonnenbestrahlung fast den ganzen Tag den Stamm. Die

Tab. 1: Isolationseigenschaften afrikanischer Baumarten.

Baumart	Isolation pro mm Rinde (°C/Joule/cm ² · min)	Isolation über die gesamte Rinde (°C/Joule/cm ² · min)
<u>Subtropischer immergrüner Wald:</u>		
<i>Podocarpus latifolius</i> R.Br.	9.6	57.6
<i>Ekebergia capensis</i> Sparrm.	7.6	30.4
<i>Olinia ventosa</i> Cufod.	8.0	20.0
<i>Podocarpus falcatus</i> R.Br.	7.8	19.5
<i>Apodytes dimidiata</i> E.Mey.	4.2	16.8
<i>Gonioma kamassi</i> E.Mey.	1.8	15.3
<i>Nuxia floribunda</i> Benth.	0.9	9.9
<i>Ilex mitis</i> Radlk.	0.9	9.0
<i>Pittosporum viridiflorum</i> Sims	2.3	5.7
<i>Cassine peragua</i> L.	0.07	0.6
<i>Scolopia mundii</i> Warb.	0.01	0.1
<u>Savanne:</u>		
<i>Strychnos cocculoides</i> Baker	2.6	56.4
<i>Strychnos pungens</i> Solereder	4.5	40.4
<i>Ochna pulchra</i> Hook.	4.2	37.8
<i>Combretum apiculatum</i> Sonder	1.6	19.2
<i>Faurea saligna</i> Harvey	1.3	13.0
<i>Sclerocarya birrea</i> Hochst.	0.6	12.6
<i>Albizia tanganyicensis</i> Baker	1.4	11.9
<i>Peltophorum africanum</i> Sonder	1.8	11.7
<i>Securidaca longipedunculata</i> Fresen.	2.3	11.5
<i>Burkea africana</i> Hook.	1.9	4.0
<i>Terminalia sericea</i> Burch.	0.6	3.6
<i>Acaia karroo</i> Hayne	0.3	3.3

dicke, tief rissige Borke solcher Baumarten (*Strychnos cocculoides*) weist sehr gute Isolationseigenschaften auf (Tab. 1). Rindenschäden infolge Überhitzung konnten nicht festgestellt werden. Für viele Baumarten ist eine hutförmige Krone typisch. Diese Wuchsform bedeutet, daß Sonnenbestrahlung nur morgens und abends den Stamm erreicht. Zu diesen Tageszeiten ist die Intensität der Bestrahlung jedoch gering. Die Rinden dieser Baumarten sind rissig oder abschilfernd und weisen geringere Isolationseigenschaften auf (Tab. 1).

Als eine Baumart mit weißem, reflektierenden Rindentyp und schlankem Kronenwuchs wurde *Albizia tanganyicensis* untersucht. Auf der Rinde ist zwar fast während des gesamten Tages eine hohe Strahlungsintensität zu messen, es kommt jedoch kaum zu Erhitzungen über Werte der Umgebungstemperatur, ähnlich wie bei mitteleuropäischen Birken.

3.3 Fauna mitteleuropäischer Rinden

Insgesamt wurden an den Rinden der verschiedenen mitteleuropäischen Baumarten etwa 100 Arthropodenarten gefunden, die obligat dort leben. Die Verteilung ist jedoch sehr unterschiedlich: An glatten Buchenstämmen ist innerhalb einer Gruppe meist nur eine Art sehr häufig. Daneben gibt es nur wenige weitere Arten. An rissigen und abschilfernden Rinden leben dagegen mehrere Arten in etwa gleicher Häufigkeit. Die Ergebnisse finden sich ausführlich an anderer Stelle (NICOLAI 1985, 1986, 1987).

3.4 Fauna afrikanischer Rinden

Es bestehen deutliche Unterschiede der Arthropodenfauna an Baumrinden in geschlossenen subtropischen Waldbeständen und offenen Savannen (Abb. 1, n = 8025). Die Baumarten *Apodytes dimidiata* und *Cassine peragua* besitzen glatte Rinden. Hier wurden *Oribatei* zu 87% bzw. 70% gefunden; die nächst häufigste Gruppe stellen *Araneae* mit 4.8 bzw. 10.3% (Abb. 2). Rissige Rinden haben *Olinia ventosa* und *Ocotea bullata*. Hier wurden mehrere Arthropodengruppen gefunden, die in dominanter Anzahl (> 5%) auf der Rinde leben (Abb. 2). Eine reich strukturierte Rinde abschilfernden Typs besitzt *Podocarpus falcatus*; hier wurden viele Gruppen in ähnlichen Dominanzverhältnissen angetroffen (Abb. 2). Viele Rindenbesiedler an *Albizia tanganyicensis* sind depred. Die weiße Rinde

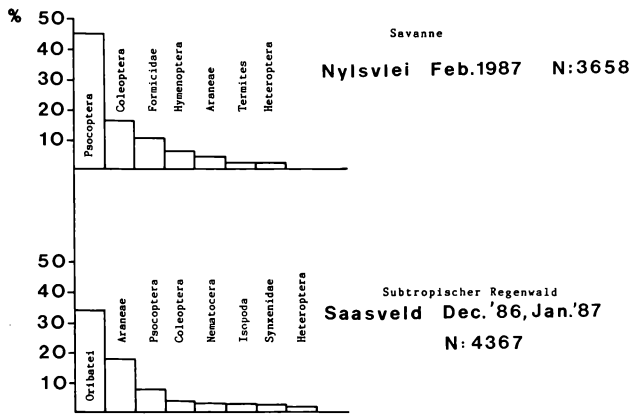


Abb. 1: Arthropoden an Baumrinden der Savanne und des immergrünen subtropischen Waldes.

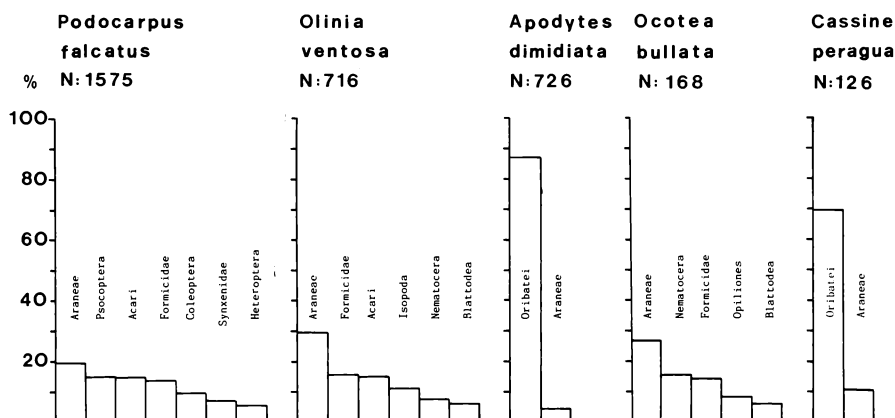


Abb. 2: Arthropoden an Baumrinden des immergrünen subtropischen Waldes.

wird von einer 'Papierborke' umgeben, in dem entstehenden Spalt halten sich Tiere auf. Abb. 3 zeigt die Häufigkeit der Rindenbesiedler an den Baumarten der Savanne.

Einen quantitativen Vergleich der beiden afrikanischen Gebiete zeigt Tab. 2. An den Rinden im geschlossenen subtropischen Wald wurden an *Apodytes dimidiata* 51.9 Tiere/m² gefunden, darunter sehr viele *Oribatei* (Abb. 2); ohne sie reduziert sich der Wert auf 6.9 Tiere/m². Als Nahrungsquelle für Vögel stehen *Oribatei* kaum zur Verfügung. Verglichen mit den anderen Baumarten leben auf der Rinde von *Podocarpus falcatus* sehr viel mehr Tiere (Tab. 2) in annähernd gleichen Verteilungen (Abb. 2). Ähnliches gilt für die Baumarten der Savanne.

Nur in den subtropischen geschlossenen Wäldern konnten Spechte beobachtet werden. *Mesipocos griseocephalus* nutzt die Rindenoberfläche als Nahrungsplatz, sucht aber auch am Boden nach Nahrung. Auf Rinde kam er nur an *Olinia ventosa* (rissige Rinde) vor. Verglichen mit den Baumarten mit glatter Rinde leben dort mehr Tiere/m² und auch mehr verschiedene Gruppen, die als potentielle Beute angesehen werden müssen. Andere *Vertebrata*, die die Stammregion als Wohn-, Schlaf- und Jagdplatz besiedeln, sind *Bradipodion ventrale ventrale* (*Chamaeleonidae*) an *Podocarpus falcatus* und *Phyllodactylus porphyreus* (*Geckonidae*) an *Olinia ventosa*.

Tab. 2: Arthropodenanzahl pro m² Rinde an afrikanischen Baumarten.

Baumart	Borkentyp	Tiere/m ²
<u>Subtropischer immergrüner Wald:</u>		
<i>Podocarpus falcatus</i> R.Br.	abschilfernd	31.0 ± 13.3
<i>Olinia ventosa</i> Cufod.	rissig	10.6 ± 6.6
<i>Ocotea bullata</i> E.Mey.	rissig	9.1 ± 5.5
<i>Apodytes dimidiata</i> E.Mey.	glatt	51.9 ± 4.2
<i>Cassine peragua</i> L.	glatt	13.7 ± 7.9
<u>Savanne:</u>		
<i>Albizia tanganyicensis</i> Baker	weiß	22.2 ± 2.4
<i>Sclerocarya birrea</i> Hochst.	abschilfernd	79.1 ± 15.0
<i>Peltophorum africanum</i> Sonder	rissig	7.5 ± 5.0
<i>Burkea africana</i> Hook.	rissig	28.9 ± 6.1
<i>Acacia karroo</i> Hayne	rissig	43.6 ± 3.3

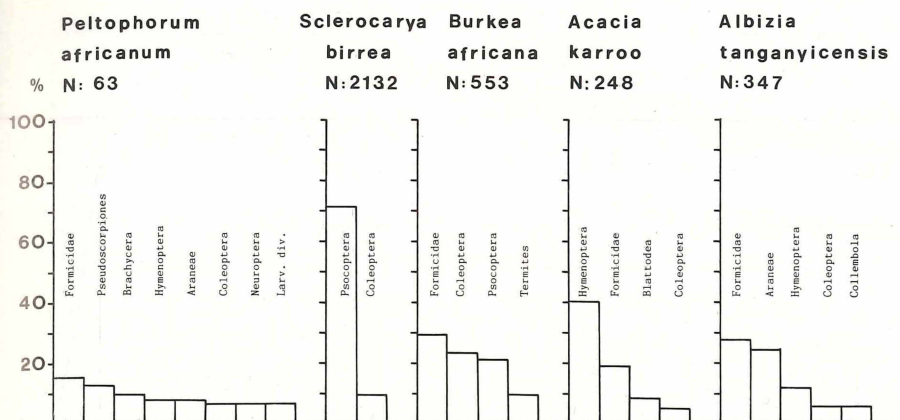


Abb. 3: Arthropoden an Baumrinden der Savanne.



Abb. 4: Freigestellte Buche (*Fagus sylvatica* L.), die starke Hitzeschäden infolge starker Sonnenbestrahlung zeigt.



Abb. 5: Rissige Rinde von *Quercus robur*.



Abb. 6: Weißer Rindentyp
von *Betula pendula* R.

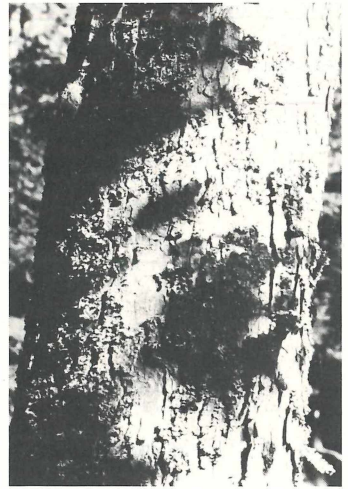


Abb. 7: Abschilfernde Rinde
von *Acer pseudoplatanus* L.



Abb. 8: Glatte und dünne
Rinde von *Rapanea
melanophloeos* Mez.
(Myrsinaceae) im
subtropischen Regenwald.

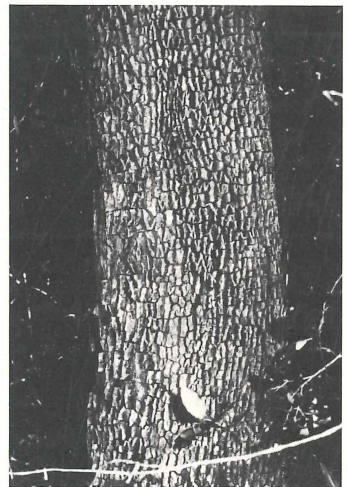


Abb. 9: Rissiger Rindentyp
von *Olinia ventosa* Cufod.
(Oliniaceae).



Abb. 10: Weiße Rinde von *Albizia tanganyicensis* Baker (*Mimosoidae*), eine häufig frei-stehende Baumart der afrikanischen Savanne.

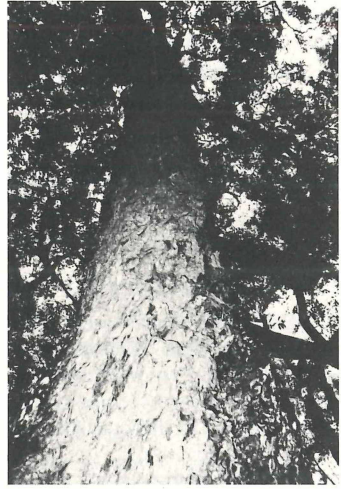


Abb. 11: Grob abschilfernde Rinde von *Podocarpus falcatus* R.Br. (*Podocarpaceae*).

4. Diskussion

Es zeigen sich bemerkenswerte Parallelen zwischen den mitteleuropäischen und den schattenreichen subtropischen Wäldern Afrikas. In beiden Waldökosystemen dominieren Baumarten mit einer dünnen, glatten Rinde, die schlechte Isolationseigenschaften bei Sonnenbestrahlung besitzen. Kommt es in beiden Wäldern durch anthropogene oder natürliche Ursachen zu Bestandeslücken, so erleiden diese Baumarten Hitzeschäden im Rindenbereich und sterben an den primären oder sekundären Schäden. Gleichzeitig gibt es in beiden Waldökosystemen Baumarten mit rissigen Rinden, die deutlich bessere Isolationseigenschaften aufweisen. Solche Baumarten ertragen es besser, aus dem Bestand freigestellt zu werden. Pionierbaumarten, deren Stamm häufiger Sonnenbestrahlung ausgesetzt ist, haben in Mitteleuropa wie in Südafrika weiße oder helle Rinden, die den größten teil der eintreffenden Strahlung reflektieren.

An glatten Buchenrinden findet sich eine artenärmere Arthropodenfauna als an reich strukturierten Rinden (NICOLAI 1986). Auf Familienniveau besteht bisher eine ähnliche Tendenz für die südafrikanischen Rinden. Auffallend sind die unterschiedlichen Spechtdichten (KOEN, CROWE 1987). In den afrikanischen subtropischen Wäldern, die als sehr alt gelten (REICHLE 1973), sind Spechte viel seltener als in Europa. Auch andere Prädatoren wie Geckos und Chamäleons wurden am Stamm gefunden. Auf den Lebensraum Rinde haben sich relativ große *Vertebrata* spezialisiert; da die Vögel den Lebensraum Rinde durch Reptilien besetzt vorfanden, könnte es hier zu einer Nahrungskonkurrenz gekommen sein.

Besonders auffällig sind in den Savannen Südafrikas die unterschiedlichen Wuchsformen der Bäume. Viele Baumarten besitzen eine hutförmige Krone, so daß die Stammregion fast den ganzen Tag im Schatten bleibt. Solche Baumarten haben häufig rissige Rinden mit mäßigen Isolationseigenschaften. Einige andere Baumarten der Savanne haben schlanke Kronen und tiefrissige, dicke Borken mit sehr guten Isolationseigenschaften, wo-

bei Pionierbaumarten auch hier weiße Rindentypen besitzen. Die Arthropodenfauna der Rinden von Baumarten der Savanne unterscheidet sich deutlich von der der Rinden eines geschlossenen subtropischen Waldes.

Für vielfältige Unterstützung danke ich Herrn Prof. Dr. H. Remmert. Herrn Prof. Dr. W.R. Siegfried (University of Cape Town) danke ich für die Einladung und Förderung der Arbeiten in Südafrika.

Literatur

- HUNTLEY B.J., 1982: South african savannas. In: (Ed. HUNTLEY B.J., WALKER B.H.): Ecology of tropical savannas. Ecol. Stud. 42: 101-119.
- KOEN J.H., CROWE T.M., 1987: Animal-habitat relationships in the Knysna forest, South Africa: discrimination between forest types by birds and invertebrates. Oecologia 72: 414-422.
- NICOLAI V., 1985: Die ökologische Bedeutung verschiedener Rindentypen bei Bäumen. Diss. Philipps-Univ. Marburg: 240 S.
- NICOLAI V., 1986a: Selbst Bäume schützen sich vor Sonnenbrand. Forschung-Mitt. DFG 86/1: 4-6.
- NICOLAI V., 1986b: The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. Oecologia 69: 148-160.
- NICOLAI V., 1987: Arthropoden des Stammbereiches: Neufunde und seltene Arten. Decheniana 140: 66-72.
- PALGRAVE K.C., 1984: Trees of southern Africa. 4. Aufl. Cape Town (C. Struik Publ.): 959 p.
- REICHLE D.E. (ed.), 1973: Analysis of temperate forest ecosystems. Ecol. Stud. 1: 304 p.
- REMMERT H., 1985: Was geschieht im Klimax-Stadium? Naturwiss. 72: 505-512.

Adresse

Dr. V. Nicolai
FB Biologie Univ.
D-3550 Marburg

Eutrophierungsveränderungen der Waldvegetation: Folgen für und Rückwirkungen durch Rehwildverbiß

Hermann Ellenberg¹⁾

Synopsis

In earlier publications floristic changes in Central Europe due to eutrophication have been shown to occur. These changes are significantly triggered by aerial nutrient depositions. A vegetation analysis after 27 years of the herbaceous layer on 33 plots in deciduous woodland in northernmost Germany (by Hering and Roepke, pers. comm.) demonstrated this eutrophication shift by examining the frequency of occurrence of 155 different vascular plant species, stratified according to their nutrient indicator values (ELLENBERG HEINZ, 1979). Unexpectedly, the degree of cover of a species developed opposite to its frequency trend: there was less cover in 1985 compared to 1958. The effect appeared to be the more pronounced the higher the species' nutrient indicator value was. This discrepancy is shown to most probably be a browsing effect of ungulate game, mainly roe deer (*Capreolus capreolus*). Roe deer appear to have profited from eutrophication in recent decades. - Browsing effects similar to eutrophication-triggered floristic change could be detected for independently published data. An approach for estimating browsing pressure from (published) vegetation-analysis-data is proposed. Browsing of deer is influencing regeneration of many plant, mainly tree, species. This effect apparently has become more pronounced in recent years. Implications for deer and forest management should be noticed. As a matter of fact, vegetation analysis work is defining categories using mainly names of species that are little or even unpalatable to roe deer.

Browsing pressure, *Capreolus capreolus*, eutrophication, forest, Germany, herb layer, permanent plots, vegetation analysis, vegetation change.

1. Einführung und Entwicklung der Fragestellung

Bei der Beschäftigung mit Roten Listen und Fragen nach den möglichen übergeordneten Ursachen des fortschreitenden Artenschwundes in Mitteleuropa wurde 1983 der wesentliche Einfluß nährstoffwirksamer Immissionen für die Veränderung der Gefäßpflanzenflora erkannt (ELLENBERG 1983). Diese Einsicht wurde in späteren Arbeiten vertieft. Wenn sich die Pflanzendecke verändert, hat dies Folgen für Tierwelt, Landschaftsökologie, Nutzungsmöglichkeiten und damit auch für Menschen. Stoffeinträge aus der Luft in Ökosysteme setzen auch den erfolgversprechenden Strategien des Naturschutzes enge Grenzen (ELLENBERG 1985, 1986, 1987; KAULE, ELLENBERG 1986).

Die in den genannten Arbeiten skizzierten Trends und ihre Hintergründe wurden von Artenlisten und Gefährdungsgraden für relativ große Räume als 'Schreibtischergebnisse' abgeleitet. Es galt nun, die Befunde in regional enger abgegrenzten Gebieten zu überprüfen und möglichst auch Veränderungen auf konkreten Probeflächen im Lauf der Zeit zu belegen. In Zusammenarbeit mit Giselher Kaule wurde die Regionalisierung am Beispiel des Saarlandes eingeleitet; Nino Kuhn wurde im Frühsommer 1983 angeregt, alte vegetationskundliche Aufnahmen in der Nordschweiz zu überprüfen. Beide Ansätze sind inzwischen publiziert (KAULE, ELLENBERG 1986; KUHN, AMIET, HUFSCHMID 1987).

¹⁾ unter Verwendung der Daten von H. Hering und H. Roepke (1985, pers. Mitt.)

Parallel dazu wurden beide Ansätze in einer Diplomarbeit am Beispiel Schleswig-Holsteins verfolgt (HERING 1987). DIERSEN (1983) stellte vollständige Artenlisten von Pflanzengesellschaften für Schleswig-Holstein in Manuskriptform zur Verfügung. Die Rote Liste für Schleswig-Holstein war bereits publiziert (LANDESAMT 1982). Die aus diesem Ansatz abgeleiteten Ergebnisse zur Eutrophierung sind noch deutlicher als von ELLENBERG 1985 (Abb. 6 u. 8) für die Bundesrepublik Deutschland beschrieben, vor allem weil in Schleswig-Holstein die vielen Arten der Steinfluren und alpinen Rasen mit ihren trotz niedriger Stickstoffzeigerwerte geringen Gefährdungsgraden fehlen. So wird die Diskrepanz in der Verteilung der gefährdeten gegenüber den nicht für gefährdet gehaltenen Arten über den Gradienten der Stickstoffzeigerwerte verstärkt. Es gibt sehr wenige nicht für gefährdet gehaltene Gefäßpflanzenarten mit geringen Stickstoffzeigerwerten in Schleswig-Holstein, während sich etwa 75 Prozent der Rote-Liste-Arten im Bereich der N-Zeigerwerte von 1 bis 4 (ELLENBERG HEINZ 1979) drängen. Da Schleswig-Holstein als am stärksten ausgeprägtes Agrarland der Bundesrepublik gilt, ist dieser Befund naheliegend. Ein unbekannter Anteil des aktiven N-Eintrags durch Düngung (mehr als 200 kg N pro Hektar und Jahr), wird durch Wind und Witterung seitlich verdriftet. BLUME et al. (1985) haben die feuchte NO_x -Deposition in Schleswig-Holstein messend zu erfassen versucht: Sie betrug größenordnungsmäßig 20 kg N/ha · a. Die trockene Deposition ist schwieriger und weniger sicher zu erfassen. Sie erhöht den Eintrag erfahrungsgemäß (B. Ulrich, pers. Mitt.) um weitere 50 bis 150% der feuchten. Ammoniak- und Ammoniumeinträge können, gerade in Gebieten mit intensiver Viehwirtschaft, die Stickstoffbelastung weiter erhöhen. Auf Geesthügeln südlich von Cuxhaven wurden in der Kronentraufe von Fichten mehr als 70 kg N/ha · a als Stickstoffeintrag aus der Luft gemessen (Büttner, Lamersdorf, pers. Mitt.). In den Niederlanden liegen die luftbürtigen N-Einträge großflächig oberhalb von 100 kg N/ha · a (ASMAN, DIEDEREN 1987). Man übertreibt kaum, wenn man den heutigen passiven Stickstoffeintrag aus der Luft mengenmäßig mit dem einer aktiven landwirtschaftlichen Volldüngung in den dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts gleichsetzt.

Lange zurückliegende, verlässliche vegetationskundliche Aufnahmen im Wald in größerer Zahl wurden in Schleswig-Holstein meines Wissens nur von H. Roepke, Kiel-Altenholz, und zwar überwiegend im östlichen Teil des Landesteils Schleswig in den Jahren 1958 und 1959 durchgeführt. Nur für Waldflächen ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß inzwischen keine direkte Stickstoffdüngung erfolgte. Größere industrielle Emittenten fehlen in diesem Raum. Roepkes vegetationskundliche Arbeiten wurden nie publiziert. Er überließ mir jedoch seine alten Aufnahmen im Manuskript. Zusammen mit Hering suchte er im Frühjahr und Sommer 1985 seine Aufnahmeflächen, deren Lage auf Meßtischblättern eingetragen und zusätzlich schriftlich beschrieben worden waren, wieder auf, um sie erneut vegetationskundlich zu untersuchen (Methode Braun-Blanquet, Deckungsgrade geschätzt in Prozent der Fläche). Für dies Entgegenkommen sei Herrn Roepke besonders gedankt.

Zahlreiche Aufnahmeflächen waren durch Bestandumwandlungen, starke Durchforstung, Wegebau, Einzäunung, Entwässerung oder andere Maßnahmen unterdessen stark beeinflusst. Sie wurden deshalb nicht in den Vergleich aufgenommen. Ebenso erfolgte keine Aufnahme von Beständen, die 1958 weniger als 30 Jahre alt waren. Von über 200 überprüften Flächen konnten daher nur 33 Aufnahmeflächen für den hier ausgewerteten Vergleich herangezogen werden.

Dreizehn Aufnahmen stammen aus eichenreichen Wäldern überwiegend sandiger Standorte, zehn Aufnahmen entfallen auf typische Buchenwaldstandorte des lehmigen Jungdiluviums. Weitere Flächen liegen in nassen Niederungen und grundwassernahen Bereichen mit Erlen oder Eschen (HERING 1987). Herings Ziel war nicht eine vegetationskundliche Bearbeitung, sondern der mögliche Beleg floristischer Veränderungen an Beispielen konkreter Flächen. Um den Einfluß von Zufälligkeiten gering zu halten, wurden alle 33 Aufnahmen zusammengefaßt. Auswertungskriterien waren Frequenz (F; entspricht Stetigkeit) und Deckungsgrad (D) der einzelnen Arten. Der maximal mögliche F-Wert pro Art beträgt wegen der Anzahl der Probeflächen 33. Die Deckungsgrade wurden pro Art über

Tab. 1: Stickstoffzeigerwerte nach ELLENBERG HEINZ (1982)

N = 1	Stickstoffärmste Standorte anzeigend
N = 2	zwischen 1 und 3 stehend
N = 3	auf stickstoffarmen Standorten häufiger als auf mittelmäßigen bis reichen
N = 4	zwischen 3 und 5 stehend
N = 5	mäßig stickstoffreiche Standorte anzeigend, an armen und reichen seltener
N = 6	zwischen 5 und 7 stehend
N = 7	an stickstoffreichen Standorten häufiger als an armen bis mittelmäßigen
N = 8	ausgesprochener Stickstoffzeiger
N = 9	an übermäßig stickstoffreichen Standorten konzentriert (Viehlägerpflanze, Verschmutzungszeiger).

alle Probeflächen kumuliert. Dabei wurden die Werte "+" und "r" für in Einzelexemplaren oder kümmerlich auftretende Arten mit $D = 0.5$ definiert. Die Summen der F- bzw. D-Werte für alle Pflanzenarten gleicher Zeigerwertklassen wurden für alle auswertbaren Zeigerwert-Gradienten (Licht, Temperatur, Kontinentalität, Feuchte, Säuregrad und Nährstoffversorgung - vgl. ELLENBERG HEINZ 1979) bestimmt. Diese Zeigerwert-bezogenen Summen waren Grundlage des Vergleichs zwischen den Aufnahme-Zeitpunkten 1958 und 1985. - In der vorliegenden Arbeit wird nur auf den N-Zeigerwert-Gradienten (Tab. 1) eingegangen, aus Platzgründen und weil sich von hier aus auch die Veränderungen in den meisten übrigen Zeigerwert-Gradienten verstehen lassen. Auf dieser Grundlage war der Trend zu allgemein stickstoffreicheren Standorten, wie erwartet, auch für konkrete Flächen im zeitlichen Vergleich belegbar. - So weit die Ergebnisse von HERING (1987), der für seine Auszählungen Frühjahrsgrophyten wegen des systematisch unterschiedlichen Erfassungsgrades 1958 bzw. 1985 nicht berücksichtigte. Auch Baumjungwuchs blieb bei Hering mit dem Hinweis auf den starken Einfluß von Mastjahren (namentlich bei der Buchenverjüngung 1985 auffällig) und die möglicherweise beschränkte Gültigkeit von Zeigerwerten für Jungbäume unberücksichtigt. Die Sammelart *Rubus fruticosus* agg. wurde 1958 bei den Aufnahmen nicht differenziert und deshalb von Hering sicherheits halber ebenfalls nicht in den Vergleich aufgenommen. - Die im folgenden vorgelegten Darstellungen beruhen auf einer unabhängigen Auswertung der vollständigen Rohtabellen von Hering bzw. Roepke, wie sie im Anhang der Diplomarbeit (HERING 1987) verfügbar sind. Dabei wird die Betrachtung auf die Krautschicht beschränkt. Die Buche wird gesondert behandelt, die Frühjahrsgrophyten werden bei der Auswertung ausgeklammert .

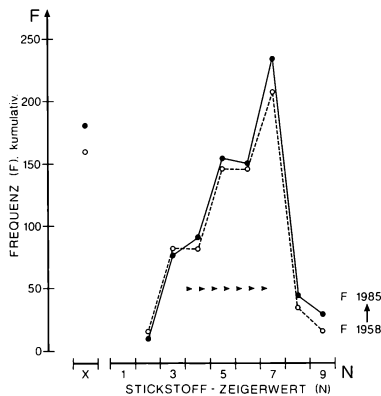


Abb. 1: Kumulative Frequenz (F) über alle Arten gleicher Stickstoffzeigerwertklasse (N) in den Jahren 1958 und 1985 für 33 Laubwaldflächen im nordöstlichen Schleswig-Holstein.
X = Pflanzenarten mit unbestimmtem Verhalten im N-Gradienten. Zeigerwerte nach ELLENBERG HEINZ 1979. Ein Trend zu heute nährstoffreicheren Verhältnissen zeichnet sich ab.

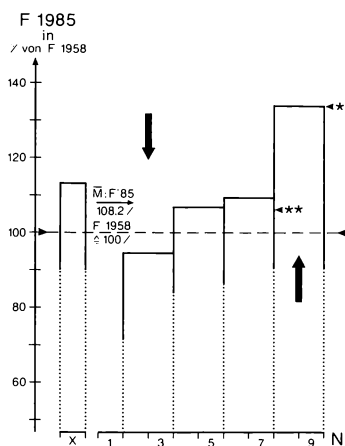


Abb. 2: Beim Bezug der kumulativen Frequenzen (F) im Jahre 1985 auf die Ausgangslage (kumulative Frequenz F, 1958 = 100%) wird der Eutrophierungstrend deutlicher erkennbar.

Zur Achsenbeschriftung vgl. Abb. 1.

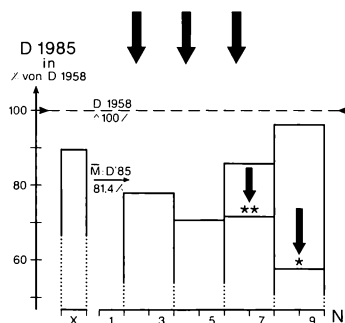


Abb. 3: Kumulative Deckungsgrade (D) für Arten gleicher Stickstoffzeigerwertklassen, analog Abb. 2.

Insgesamt ergeben sich 1985 geringere Deckungsgrade als 1958. Die Verteilung dieses Trends über den Zeigerwert-Gradienten ist uneinheitlich. Ohne Berücksichtigung von *Urtica dioica* (*) bzw. *Athyrium filix-femina* und *Impatiens noli-tangere* (**) ergibt sich überraschenderweise ein gegenläufiger Trend im Vergleich zu Abb. 2.

Die Verteilung der kumulativen Frequenzen (F) über den Gradienten der N-Zeigerwerte belegt Abb. 1. Der erkennbare Eutrophierungstrend wird bei geänderter Darstellungsweise deutlicher (Abb. 2). Überraschenderweise gilt er nicht in gleicher Weise für die Betrachtung der Deckungsgrade (D) (Abb. 3), obwohl besser ernährte Pflanzen normalerweise mit weniger Licht auskommen könnten (vgl. ELLENBERG HEINZ 1982). Insbesondere nehmen die kumulativen Deckungsgrade für Arten mit höheren N-Zeigerwerten von 1958 nach 1985 sogar überproportional ab, wenn man wenige Arten (*Urtica dioica*, *Athyrium filix-femina*, *Impatiens noli-tangere*) unberücksichtigt läßt, die im betrachteten Zeitraum entgegen dem allgemeinen Trend für die vielen übrigen Arten gleicher Zeigerwertklasse erheblich zugenommen haben. Diese Arten werden vom Rehwild (*Capreolus capreolus*) nur selten verbissen. Für Rehwild entwickelte der Autor im Laufe der Jahre (ELLENBERG HERMANN 1971 bis 1986) eine gewisse Sensibilität; so schien es unvermeidlich, daß er über die angedeutete Diskrepanz stolperte.

Sollte Wildverbiß über die angesprochenen 'Ausnahmen' hinaus an der Veränderung der Pflanzendecke im Laufe der Jahre wesentlich mitbeteiligt sein? Daß Eutrophierung und Waldschäden über Auflichtungen im Kronendach und Absterbeerscheinungen im Wurzelraum für die Krautschicht in Wäldern mehr Licht, Wasser und Nährstoffe verfügbar machen und damit auch den Pflanzenfressern der Krautschicht zumindest vorübergehend günstigere Lebensbedingungen verschaffen können, wurde kürzlich darzustellen versucht (ELLENBERG 1986).

2. Beliebtheitsgrade von Pflanzenarten als Rehwildäsung

Unterschiedliche Pflanzenarten werden vom Wild nicht in gleicher Intensität beäst. Stufungen der 'Beliebtheit' von Gehölzarten als Wildäsung sind mehrfach vorgenommen worden (z.B. UECKERMANN 1971). Sehr umfangreiche Untersuchungen über die Zusammensetzung der Äsung des Rehwilds sind - mit unterschiedlichen Methoden - z.B. von ESSER (1958) für die Schwäbische Alb, von KLÖTZLI (1965) für das nördliche Schweizer Mittelland, von SIUDA et al. (1969) für Gebiete in Polen und neuerdings von JAUCH (1987) für verschiedene Forstämter in Baden-Württemberg durchgeführt worden. Klötzli hat aus seinen in Quantität und Qualität bis heute unübertroffenen vegetationskundlichen Vergleichen "Beliebtheitsgrade" für Hunderte von Pflanzenarten abgeleitet. Diese Beliebtheitsgrade stimmen - von wenigen Ausnahmen abgesehen - namentlich bei den häufigeren Arten der Wälder in verschiedenen Gebieten Mitteleuropas weitgehend überein.

Klötzli unterscheidet fünf Beliebtheitsgruppen (B):

- B0 = selten oder nie verbissen
- B1 = zuweilen schwach verbissen
- B2 = oft mäßig verbissen
- B3 = periodisch stark oder zu jeder Jahreszeit mäßig verbissen
- B4 = regelmäßig stark verbissen

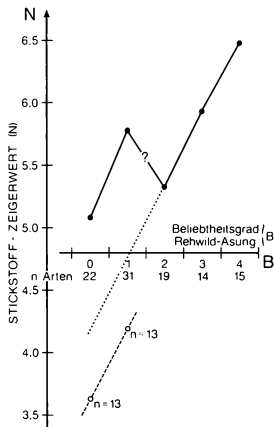


Abb. 4: Beziehung zwischen dem Stickstoffzeigerwert (N) und dem Beliebtheitsgrad als Rehwildäsung (B) bei denselben Pflanzenarten im Untersuchungsgebiet. Zwischen B2 und B1 ergibt sich eine Unstetigkeit, weil zu den Beliebtheitsgruppen 1 und Null viele Pflanzenarten gehören (vgl. Text), die sich bei hohen N-Zeigerwerten 'aktiv' gegen Verbiß schützen. Ohne diese Arten ergibt sich die gestrichelte Linie. Gepunktet eingetragen ist die gedachte Extrapolation der Beziehung zwischen (N) und (B), falls Pflanzen keinerlei Verbißschutz hätten.

Diese Beliebtheitsgrade wurden den Pflanzenarten aus den 33 Aufnahme­flächen der schleswigischen Wälder zugeordnet²⁾. Es wurden insgesamt 155 Gefäßpflanzenarten auf den 33 Aufnahme­flächen gefunden, davon 154 mit definiertem Stickstoff-Zeigerwert (ELLENBERG HEINZ 1979). Von letzteren sind 29 Arten mit dem N-Zeigerwert "X" als bezüglich Stickstoff innerhalb breiter Grenzen indifferent einzuordnen. Für 129 Arten finden sich B-Werte für den Beliebtheitsgrad als Rehwildäsung in KLÖTZLIs Tabellen, davon 24 Arten mit dem N-Zeigerwert "X". Insgesamt tragen 104 der Arten gleichzeitig N-Zeigerwerte (ohne "X") und B-Werte. Aus ihnen läßt sich die Beziehung zwischen B- und N-Werten ermitteln (Abb. 4).

Für die Beliebtheitsgrade 2 bis 4 existiert eine straffe Korrelation zum Stickstoffzeigerwert. Zwischen B1 und B2 liegt eine Unstetigkeit. Sie wird hervorgerufen durch B1-Arten mit relativ hohen N-Zeigerwerten³⁾. Fast alle diese Arten zeichnen sich durch Geruchs- oder Inhaltsstoffe oder durch Oberflächenstrukturen aus, die sie für Pflanzenfresser unattraktiv machen. Ähnliches gilt für viele Arten der Beliebtheitsgruppe B0⁴⁾. Umgekehrt gibt es nur wenige Arten mit geringen N-Zeigerwerten in den hohen Beliebtheitsgruppen⁵⁾.

Ohne die durch Inhaltsstoffe, Geruch usw. Verbiß-geschützten Arten mit hohen ($N \geq 6$) Stickstoffzeigerwerten würde die erwähnte Unstetigkeit wohl kaum bedeutend sein. Es besteht somit ein hinreichend klarer Zusammenhang: Als Rehwildäsung beliebte Pflanzenarten haben hohe, wenig beliebte Arten dagegen niedrige Stickstoffzeigerwerte - oder sie sind gegen Wildverbiß besonders geschützt.

3. Veränderungen der Pflanzendecke als Funktion des Äsungsdruckes

Die Veränderung der Deckungsgrade (D) auf den Aufnahme­flächen von 1958 bis 1985 ist deutlich (vgl. Abb. 3). Die Abnahme verstärkt sich mit zunehmendem Beliebtheitsgrad als Rehwildäsung (Abb. 5D), obwohl in gleicher Richtung die Frequenzwerte (F) für gleiche Pflanzenarten gleich blieben oder sogar zunahmen. Die Aussage gilt für holzige Arten in der Krautschicht in ausgeprägterem Maße (Abb. 5b) als für krautige und grasartige Pflanzen (Abb. 5a). Wildverbiß behindert somit die Ausbreitung von Arten mit hohen N-Zeigerwerten (als Folge der Eutrophierung) im untersuchten Beispiel anscheinend nur wenig: Einzelexemplare dieser Arten treten auf vielen Aufnahme­flächen auf. Die im Deckungsgrad (D) faßbare Häufigkeit wird mit zunehmender Beliebtheit als Äsungspflanze jedoch

²⁾ Nach Erfahrungen in Schleswig-Holstein und Bayern stuft ich *Acer pseudoplatanus*, *Euonymus europaeus* und *Prunus avium* um eine Beliebtheitsstufe höher ein als KLÖTZLI. - *Fagus sylvatica*, *Corylus avellana*, *Athyrium filix-femina*, *Lamium galeobdolon*, *Geum rivale* und *Caltha palustris* gruppiere ich dagegen um eine Stufe tiefer. - Mit lokalen Abweichungen der Beliebtheitsgrade für bestimmte Pflanzenarten, unter Umständen nur zu bestimmten Zeitpunkten, ist auch weiterhin immer zu rechnen.

³⁾ B1 mit N6: *Ajuga reptans*, *Brachypodium pinnatum*, *Impatiens noli-tangere*;
B1 mit N7: *Hedera helix*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia nemorum*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Primula elatior*, *Rumex sanguineus*, *Sanicula europaea*, *Scrophularia nodosa*;
B1 mit N8: *Eupatorium cannabinum*, *Galium aparine*, *Torilis japonica*;

⁴⁾ B0 mit N6: *Equisetum arvense*, *Scutellaria galericulata*;
B0 mit N7: *Listera ovata*, *Moehringia trinervia*, *Phalaris arundinacea*, *Pulmonaria officinalis*;
B0 mit N8 und N9: *Solanum dulcamara*, *Corydalis cava*, *Urtica dioica*.

⁵⁾ B3: nur eine Art mit $N \leq 5$: N3: *Crataegus monogyna*;
B4 mit N3: *Vaccinium myrtillus*
mit N4: *Polygonatum multiflorum*, *Filipendula ulmaria*;
mit N5: *Phyteuma spicatum*, *Euonymus europaeus*.

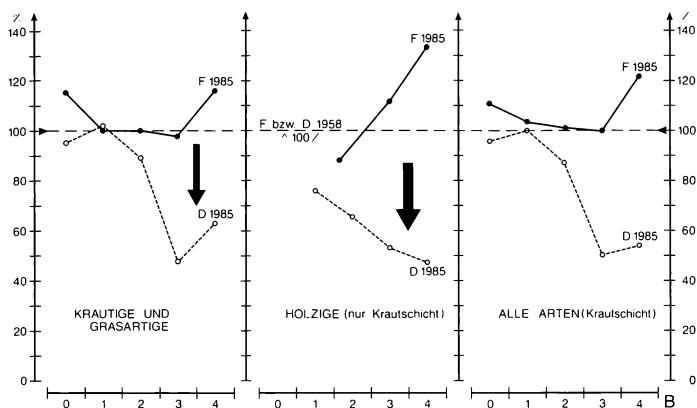


Abb. 5: Je höher der Beliebtheitsgrad als Rehwildäsung, desto stärker nimmt der kumulative Deckungsgrad (D) ab, obwohl gleichzeitig der Trend für die kumulative Frequenz (F) gleich bleibt oder zunimmt

Diese Diskrepanz ist bei den holzigen Arten am stärksten ausgeprägt. - Zur Definition von F, D und B vgl. die Legenden zu den vorherigen Abbildungen. Die Verhältnisse im Jahr 1958 wurden gleich 100% gesetzt. - Die Buche (*Fagus sylvatica*) blieb in diesem Zusammenhang unberücksichtigt. Sie verdoppelte ihren Deckungsgrad in der Krautschicht 1985 infolge einer vorhergegangenen Vollmast. Wird *Fagus* berücksichtigt, dann steigt der F-Wert auf 103.5%, der D-Wert auf 94.3%, jeweils für B2 über alle Arten.

deutlich gemindert. Diese Aussage betrifft insbesondere eine Reihe forstlich wichtiger Laubbaumarten, die im Zuge eventuell notwendiger waldbaulicher Umorientierung - z.B. wegen Immissionsschäden - wichtig werden können (u.a. *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus avium*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*).

Die größte Fläche wird in der Krautschicht der untersuchten Wälder in beiden Untersuchungsjahren durch Pflanzenarten mit dem geringen Beliebtheitsgrad 1 eingenommen. Dies spricht für den bereits seit langer Zeit wirkenden konkurrenzverschiebenden Einfluß des Wildes auf die Pflanzendecke. Er hat sich in den letzten Jahrzehnten weiter verstärkt

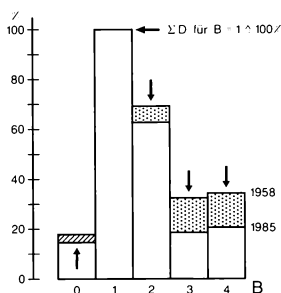


Abb. 6: Als Äsung beliebte Pflanzenarten decken seit langem weniger Fläche als die nicht beliebten Arten.

Diese Verteilung wurde in der jüngsten Vergangenheit noch deutlicher. Gleichzeitig nahmen die selten oder nie verbissenen Arten im Deckungsgrad (D) geringfügig zu. - B = Beliebtheitsgrad der Pflanzenarten als Rehwild-Äsung (vgl. Text). Für diesen Vergleich wurde der kumulative Deckungsgrad (D) für den geringen Beliebtheitsgrad 1 in beiden Untersuchungsjahren gleich 100% gesetzt.

(Abb. 6). Nennenswerte Abnahmen im Deckungsgrad traten offensichtlich nur bei den höheren Beliebtheitsklassen auf. Möglicherweise sind die Arten der B-Gruppe 4 jedoch durch Eutrophierung und eventuell weitere Einflüsse bereits so vital geworden, daß sie dem Verbißdruck stärker entgegenwachsen als diejenigen der B-Gruppe 3.

4. Läßt sich der Äsungsdruck quantifizieren?

Auch bei Betrachtung der Frequenzwerte (Stetigkeit des Vorkommens auf den einzelnen Untersuchungsflächen) ergibt sich, daß die wenig beliebten Pflanzenarten der Gruppe B1 die weiteste Verbreitung haben. Vergleicht man Deckungsgrad- und Frequenz-Werte für denselben Untersuchungszeitpunkt jeweils in bezug auf F bzw. D für die Beliebtheitsgruppe 1 (Abb. 7), so liegt die Kurve für D umso tiefer unterhalb derjenigen für F, je höher der Beliebtheitsgrad ist. Bei den selten oder nie verbissenen Arten ergibt sich in dieser Darstellung andererseits kaum ein Unterschied zwischen beiden Werten. Der Äsungsdruck sei deshalb auf der Grundlage der Abb. 7 versuchsweise als Differenz zwischen den auf die Beliebtheitsgruppe 1 bezogenen Verteilungen von Deckungsgrad (D) und Frequenz (F) für die Beliebtheitsgruppen 2 + 3 + 4 definiert. So gesehen hätte sich der Äsungsdruck auf den untersuchten Flächen - von knapp 50 Einheiten 1958 auf etwa 85 im Jahr 1985 - etwa um den Faktor 1.75 verstärkt. - Möglicherweise läßt sich mit diesem Ansatz auch retrospektive der ehemals vorhandene Äsungsdruck aus publizierten älteren Vegetationsanalysen einschätzen - auch wenn die genauen Lokalitäten der Aufnahmeflächen nicht mehr rekonstruiert werden können. Hierbei ist jedoch folgendes zu berücksichtigen: F ist abhängig von der Größe der Aufnahmefläche, D aber nicht. Für umfangreichere Vergleiche müßte deshalb die Größe der Probefläche standardisiert werden.

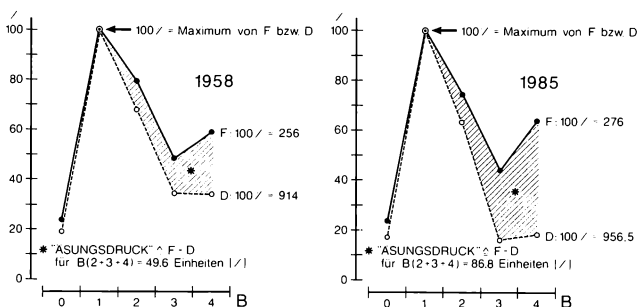


Abb. 7: Versuch einer Quantifizierung des "Äsungsdruckes" auf Grund des Vergleichs von Frequenz (F) und Deckungsgrad (D) für die Beliebtheitsgrade (B) 2 + 3 + 4. Da F abhängig ist von der Größe der Probefläche, ist ein solcher Vergleich nur bei einheitlicher Bezugsflächen-Größe zulässig. (B1 = 100%)

5. Lassen sich die Ergebnisse an unabhängig erhobenen Daten bestätigen?

KUHN et al. (1987) haben im Mittelland der Nordschweiz im Jahre 1984 vegetationskundliche Analysen auf 10 Waldflächen wiederholt, die bereits 1938 untersucht worden waren. Damals war - ähnlich wie bei den oben ausgewerteten Daten von Hering und Roepke - an einen möglichen modifizierenden Einfluß des Rehwilds auf die Veränderung der Pflanzendecke noch nicht gedacht worden. Die von Klötzli definierten Äsungsbeliebtheitsgrade wurden Anfang der 60er Jahre ebenfalls an Hand von vegetationskundlichen Aufnahmen im nördlichen Schweizer Mittelland entwickelt. Darum lag es nahe, die Daten von KUHN et al. (1987) nach dem oben entwickelten Ansatz zu analysieren. - Für 71 von 94 krauti-

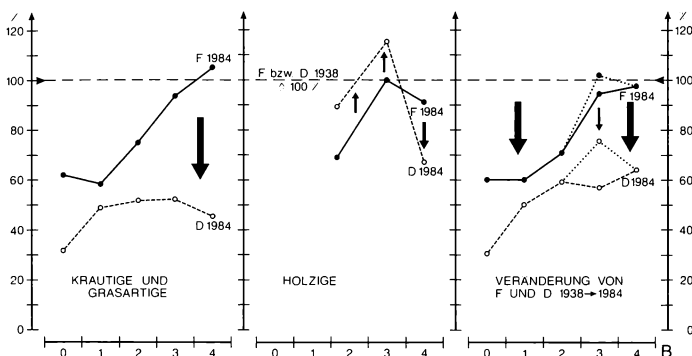


Abb. 8: Veränderungen von Frequenz und Deckungsgrad in der Krautschicht von zehn Waldprobestflächen aus dem nördlichen Schweizer Mittelland (nach Daten von KUHN et al. 1987).

Rechte Teildarstellung gepunktet: unter Einbezug der Buche, *Fagus sylvatica*. - Die Trends von Frequenz und Deckungsgrad sind im Prinzip ähnlich wie in Abb. 5 (vgl. Text).

gen und grasartigen Pflanzen sowie für fast alle Baumarten der Kuhnschen Aufnahmeflächen gibt Klötzli Äsungsbeliebtheitsgrade an. Eine Darstellung der Ergebnisse analog zu Abb. 5 zeigt Abb. 8. Eutrophierung und Dunklerwerden auf den untersuchten Flächen haben bereits KUHN et al. mit Hilfe der Zeigerwerte (ELLENBERG HEINZ 1979) belegt. Da sich Kuhns Untersuchungen "im ersten Anlauf" bewußt auf ursprünglich (1938) nährstoffarme Standorte mit damals als *Quercus-Carpinetum molinietosum* charakterisierten Wäldern konzentrierten, war mit einem deutlichen Rückgang der als Rehwildäsung wenig beliebten Arten zu rechnen. Diese sind - wie oben gezeigt wurde - überwiegend Zeiger für relativ stickstoffarme Standorte, die bei Eutrophierung und dadurch induziertem zunächst dichterem Schluß im Kronendach ausgedunkelt und anderweitig in der Konkurrenz benachteiligt werden. Die beliebten Arten nehmen im Deckungsgrad - anders als bei der Frequenz - jedoch überproportional ab. Die Diskrepanz verstärkt sich bei höheren Beliebtheitsgraden. Somit ist - zumindest für die krautigen und grasartigen Pflanzen - der Wilderfluß auf die Pflanzen der Krautschicht von Wäldern in der Nordschweiz in sehr ähnlicher Weise faßbar wie für unsere Untersuchungsflächen im Schleswiger Raum. Bei den holzigen Arten in der Krautschicht nahm dagegen der Deckungsgrad für die weniger beliebten Arten sogar zu. Nur in der Beliebtheitsgruppe 4 entspricht das Bild zwanglos der Erwartung. Folgende Interpretation ist denkbar: Der durch die nachgewiesene Eutrophierung induzierte Lichtmangel führte zu einem starken Rückgang der gerade in diesem Waldtyp besonders lichtbedürftigen Krautschicht. Dies gab jedoch den weniger beliebten Baumarten in der Verjüngung Konkurrenzvorteile, sofern sie hinreichend Schatten ertragen. Die beliebtesten holzigen Arten sind freilich hier dem Äsungsdruck durch Rehwild nicht gewachsen. Sie nehmen in Frequenz und Deckungsgrad ab. Es handelt sich um *Abies alba*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* und *robur*, *Viburnum opulus*.

6. Folgerungen

Daß Rehwild nicht nur im Wald, sondern auch vom Wald lebt, ist eine alte Spruchweisheit. Daß dies heute in stärkerem Maße als früher und mit erkennbaren Wirkungen auf die Pflanzendecke der Fall ist, scheint im vorliegenden Zusammenhang eine wesentliche Aussage. Rehwild 'diktiert' den Waldbau - sofern man sich nicht von vornherein auf weniger beliebte Arten wie Fichte oder Buche beschränken will - heute noch mehr als früher.

Dies ist vor allem als Folge allgemein veränderter Lebensbedingungen für Wald und Wild zu erkennen, wobei Immissionen namentlich von Nähr- und wohl auch von Schadstoffen die wesentliche Rolle spielen. Jagd und Hege hatten in diesem Zusammenhang bisher eine untergeordnete Bedeutung (ELLENBERG 1984, 1986). Eine liberalere Behandlung der Rehwildbejagung als bisher mit mehr Verantwortung und Entscheidungsmöglichkeiten für den Revierinhaber aber auch den Forstmann scheint erstrebenswert. Rehwildbestände werden durch verstärkte Bejagung dort, wo nötig und möglich, kaum je ernsthaft gefährdet. Selbst engagierte Forstleute werden - trotz intensiven jagdlichen Einsatzes - des Rehwildes kaum noch Herr und suchen in zunehmendem Maße eine Notlösung in der Zäunung ausgedehnter Verjüngungsflächen, z.B. in den Bayerischen Forstämtern Ebrach und Erlangen.

Auf anderer Ebene liegen Folgerungen für die Vegetationskunde. Sie hat den nennenswerten Einfluß des Wildes auf die Ausprägung der Pflanzendecke in Wäldern zu erkennen. Wälder werden in der vegetationskundlichen Charakterisierung mit Namen belegt, die sich wesentlich auf 'Äsungsunkräuter' des Rehwilds beziehen: *Asperulo-*, *Melico-Fagetum*, *Pulmonario-Fagetum allietosum*, *Carici brizoidi-Fagetum luzuletosum* usw. Viele Differentialarten gehören ebenfalls in diese Kategorie. - Die 'normale' Krautschicht mitteleuropäischer Laubwälder, ohne den langjährig prägenden Einfluß sehr hoher Wildbestände, läßt sich heute allenfalls noch stellenweise in Dänemark mit seinem abweichenden Jagdsystem studieren oder aus alten Vegetationsanalysen im Schweizer Mittelland erschließen, wo das Rehwild erst in den zwanziger und dreißiger Jahren einwanderte und wo bereits früh Braun-Blanquet und seine Schüler vegetationskundlich wirkten.

Schließlich ließ sich in der vorliegenden Arbeit mit sehr einfachen Methoden ein ökosystemares Beziehungsgefüge erfassen und beschreiben: Wir Menschen importieren oft im Übermaß Stoffe und Energien von fernher, aus der Tiefe, aus der Vorzeit, die letztlich in Ökosystemen konkurrenzwirksam Eingang finden und oft dort in der Biomasse, in der Streu, im Humus akkumulieren, bis die Vorräte irgendwann 'plötzlich' umgesetzt werden. Damit verändern wir auch unsere eigenen Lebens- und Nutzungsmöglichkeiten. Diese Prozesse sind im politischen Raum bis heute viel zu wenig erkannt, geschweige denn kontrolliert. Stoffeinträge auf dem Immissionswege verändern die Pflanzendecke schon seit Jahrzehnten. Durch langfristige Vegetationsvergleiche lassen sich solche Veränderungen erfassen. Sie beeinflussen auch die Lebensbedingungen für Tiere, und diese wirken zurück und verändern ihrerseits das Konkurrenzgefüge ihres Nahrungs'substrats': Rehe als 'Prädatoren' der Pflanzendecke. Krautschicht, Wald und Wild als 'Lebensgemeinschaft' im Sinne von CONNELL u. SLAYTER (1977): als Gemeinschaft von Organismen, die Vorkommen und Häufigkeit gegenseitig nennenswert beeinflussen. - Das Erkennen solcher Zusammenhänge empfindet der Ökologe als faszinierend und befriedigend. Als Bürger unserer Gesellschaft hat er Sorge um die Steuerbarkeit der angestoßenen Prozesse.

Literatur

- ASMAN W.A.H., DIEDEREN H.S.M.A. (ed.), 1987: Ammonia and acidification. Proc. Symp. Eur. Ass. Sc. Air Pollution (EURASAP) Publ. Health and Environ. Hygiene (RIVM) Bilthoven (NL, 13.-15. April 1987): 327 S.
- BLUME H.-P., LAMP J., SCHIMMING C.-G., WIESE D., ZINGK M., 1985: Bodenbelastung aus der Luft? Schriftenr. Agrarwiss. Fak. Univ. Kiel 67.
- CONNELL J.H., SLAYTER R.O., 1977: Mechanisms of succession in natural communities and their role in community, stability, and organisation. Am. Nat. 111: 1119-1144.
- DIERSSEN K., 1983: Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. - Schriftenr. LA Naturschutz Landschaftspflege Schleswig-Holstein 6.

- ELLENBERG Heinz (sen.), 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.
- ELLENBERG H., 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 3. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 989 S.
- ELLENBERG Hermann (jun.), 1971: Zur Biologie des Rehwilds in Schleswig-Holstein. Staatsexamensarb. Univ. Kiel (Inst. f. Haustierkunde): 120 S.
- ELLENBERG H., 1974: Beiträge zur Ökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L.) - Daten aus dem Stammhamer Versuchsgehege. Diss. Math.-Naturwiss. Fak. Univ. Kiel: 133 S.
- ELLENBERG H., 1975: Wilddichte, Ernährung und Vermehrung beim Reh. Verh. Ges. Ökol. (Erlangen 1974): 59-76.
- ELLENBERG H., 1975: Neue Ergebnisse der Reh-Ökologie: Zählbarkeit Wachstum, Vermehrung. Allg. Forstzeitschr. 30(50): 1113-1118.
- ELLENBERG H., 1978, Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L.) in Mitteleuropa. SPIXIANA, Suppl. 2: 1-211.
- ELLENBERG H., 1979: Frühjahrs- und Sommernahrung bestimmen die Dynamik von Rehpopulationen. Verh. Ges. Ökol. 7: 439-452.
- ELLENBERG H., 1983: Gefährdung wildlebender Pflanzenarten in der Bundesrepublik Deutschland. Versuch einer ökologischen Betrachtung. Forstarchiv 54(4): 127-133.
- ELLENBERG H., 1984: Rehwild und Umwelt. In: (Ed. Staatsmin. f. Ernährung, Landwirtschaft Forsten): Rehwild, Biologie, Hege. S. 3-28.
- ELLENBERG H., 1985: Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluß von Düngung und Immissionen. Schweiz. Z. Forstw. 136(1): 19-39.
- ELLENBERG H., 1986: Immissionen - Produktivität der Krautschicht - Populationsdynamik des Rehwilds: ein Versuch zum Verständnis ökologischer Zusammenhänge. Z. Jagdwiss. 32(3): 171-183; Natur Landschaft 61(9): 335-340.
- ELLENBERG H., 1986: Veränderungen von Artenspektren unter dem Einfluß von düngenden Immissionen und ihre Folgen. Allg. Forstzeitschr. 41(19): 466-467.
- ELLENBERG H., 1987: Fülle - Schwund - Schutz - Was will der Naturschutz eigentlich? Verh. Ges. Ökol. 16: 449-459.
- ELLENBERG H., 1987: Floristic changes due to eutrophication. In: (Ed. ASMAN W.A.H., DIEDEREN H.S.M.A.): Ammonia and acidification. Proc. Symp. Eur. Ass. Sc. Air Pollution (EURASAP) Nat. Inst. Publ. Health and Environ. Hygiene (RIVM) Bilthoven (NL, 13.-15. April 1987): 301-308.
- ESSER W., 1958: Beitrag zur Untersuchung der Äsung des Rehwildes. Z. Jagdwiss. 4: 1-41.
- HERING H., 1987: Veränderungen der floristischen Struktur von Waldökosystemen in Schleswig-Holstein. Diplomarbeit (Holzwirtschaft, FB Biologie) Univ. Hamburg: 120 S.
- JAUCH E., 1987: Der Einfluß des Rehwildes auf die Waldvegetation in verschiedenen Forstrevieren Baden-Württembergs. Diss. Univ. Hohenheim: 187 S.
- KAULE G., ELLENBERG H., 1986: Ursachen und Folgen der Arten-Dynamik in Mitteleuropa, dargestellt und diskutiert am Beispiel des Saarlandes. Verh. zool-bot. Ges. Österreich 123 (1985): 175-198.
- KLÖTZLI F., 1965: Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandschaften des Schweizer Mittellandes. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich Stifftg. Rübel 38: 128 S.
- KUHN N., AMIET R., HUFSCHEID N., 1987: Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. Allg. Forst- Jagdzeitung 158: 77-84.
- KURT F., 1970: Rehwild. München (BLV).
- LANDESAMT 1982: Rote Liste der Pflanzen und Tiere Schleswig-Holsteins. Schriftenr. LA Naturschutz Landschaftspflege Schleswig-Holstein 6.
- SIUDA A., ZUROWSKI W., SIUDA H., 1969: The food of the roe deer. Acta Theriol. 14: 247-262.
- UECKERMANN E., 1971: Die Fütterung des Schalenwildes. Hamburg (Parey): 89 S.

Adresse Dr. H. Ellenberg
 Fachgebiet Wild- und Jagdökologie
 Institut f. Weltforstwirtschaft u. Ökologie
 Bundesforschungsanstalt f. Forst- u. Holzwirtschaft
 Leuschnerstr. 91
 D-2050 Hamburg 80

Habitatpräferenz und Struktur silvicoles Theriozönosen

Rüdiger Schröpfer

Synopsis

For the small mammal fauna of 5 forest communities in Central Europe (oak, beech, birch, alder and spruce forests) the indices of Shannon-diversity, of evenness, of species dominance and of continuity were calculated. The highest diversity can be found in alder communities. Here, rodents as well as shrews, are very numerous. In the beech and birch forests the rodents dominate. In the spruce forests the shrews are diverse. In the small mammal communities there is a structure: most individuals belong to only a few species, the principal species (p-species). They have to be subsumed under different families. Accompanying species (a-species) are added which are in the same families as the p-species, but with fewer individuals. Finally there are external species which are not silvicolous. When p-species and a-species are ranked by their body size the first is bigger than the second. That is corresponding with the Hutchinson rule. Because of the conspicuous structure in the small mammal fauna the term theriocoenosis is used.

Community structure, forests, small mammal community, theriocoenosis.

1. Einführung

Kleinsäugetiere, besonders die Arten der Ordnung *Rodentia*, spielen in Wald-Ökosystemen eine nicht unbedeutende Rolle (GOLLEY et al. 1975). Das wird besonders auffällig, wenn diese Tiere große Mengen an Sämereien nutzen, wodurch eine natürliche Verjüngung des Waldes erschwert oder verhindert wird (TURCEK 1956, JENSEN 1982). Weniger in Erscheinung treten dagegen die Arten der Ordnung *Insectivora*.

Da granivore, fruktivore und insektivore Tierarten wegen der Verteilung, der Häufigkeit und der hohen Qualität ihrer Nahrung (z.B. relativ leichte Verdaulichkeit, hoher Proteingehalt) eine sehr anspruchsvolle Ernährungsweise besitzen, würde die interspezifische Konkurrenz bei ihnen besonders groß sein (KAMIL, SARGENTT 1981). Es sollten sich daher die Nischen bei ihnen möglichst gering überlappen.

Aus dieser Sicht ist das Artengefüge der Säugetiere in Waldbiotopen von Interesse. Daher soll hier modellartig an bodenbewohnenden, silvicolen Kleinsäugetieren untersucht werden, ob es bestimmte Muster im Artengefüge gibt, die Hinweise darauf liefern, daß die Arten sich im Sinne des Konkurrenzminderungsprinzips (PIANKA 1980) in ihren Ansprüchen ergänzen.

2. Tiere und Methode

In den vergangenen 15 Jahren wurden Kleinsäugetiere in verschiedenen Biotopen Mitteleuropas, aber auch Skandinaviens und der Alpen gesammelt. Die untersuchten Probeflächen wurden nach vegetationskundlichen Gesichtspunkten ausgewählt. Es wurde Wert auf eine hinreichende Flächengröße von einheitlichem Vegetationscharakter gelegt. Saumhabitate wurden wegen ihres Randeffektes getrennt bearbeitet und werden an anderer Stelle behandelt. Das hier vorgelegte Datenmaterial

stammt ausschließlich aus Waldgebieten. Es ist Teil eines Projektes, das sich mit der Struktur der Säugetierfauna Mitteleuropas befaßt. Die Gebiete gehören zu folgenden Waldgesellschaften (Einordnung nach RUNGE 1980 und ELLENBERG 1986): Buchenwälder (Hainsimsen-Buchenwald und Waldmeister-Buchenwald), Eichen-Hainbuchenwälder verschiedener Ausprägung; Birkenbrüche (feuchter Stieleichen-Birkenwald und Birkenbruch), Erlenbrüche verschiedener Ausprägung, montane Fichtenwälder. Außerdem werden für die Diskussion Aufsammlungen aus subalpinen Lärchen-Arvenwäldern und Fichtenwäldern (Kanton Graubünden/Schweiz) sowie aus der Birken- und Fichtentaiga Schwedens und Nordfinlands herangezogen.

Zum Fang der Tiere dienten Bügelfallen. Im Durchschnitt wurde mit 200 Fallennächten pro 700 m² gearbeitet; eine Aktion je Probefläche dauerte 4 Nächte. Die Tiere wurden bestimmt, vermessen, ihr Reproduktionszustand festgestellt und zu einem großen Teil für weitere Untersuchungen konserviert. Zeitlich lagen die Aufsammlungen in den Sommer- und Herbstmonaten. Es wurde entweder auf mehreren Flächen des gleichen Vegetationstyps oder auf derselben Fläche in verschiedenen Jahren unter Beachtung möglicher Sukzessionen gesammelt. Die berücksichtigten Kleinsäugetiere besitzen eine Größe zwischen 45 mm und 120 mm Kopf-Rumpflänge bzw. ein Gewicht zwischen 4 g und 50 g. Die Arten gehören zu drei Familien *Soricidae*, *Arvicolidae* und *Muridae*.

Es werden aus Nordwestdeutschland 10 Arten berücksichtigt, die jeweils mit wenigstens 1 Individuum auf den Probeflächen auftraten: Waldspitzmaus *Sorex araneus* (Im folgenden: *S.a.*), Zwergspitzmaus *Sorex minutus* (*S.m.*), Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (*N.f.*), Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (*C.g.*), Erdmaus *Microtus agrestis* (*M.a.*), Feldmaus *Microtus arvalis* (*M.ar.*), Brandmaus *Apodemus agrarius* (*A.a.*), Gelbhalsmaus *Apodemus flavicollis* (*A.f.*), Waldmaus *Apodemus sylvaticus* (*A.s.*), Zwergmaus *Micromys minutus* (*M.m.*). In die Kalkulationen gingen 6010 Individuen ein. Es wurden der Shannon-Diversitätsindex, die Evenness, die Artendominanz und die Stetigkeit berechnet. Die Tiersilhouetten sind gezeichnet nach Murr.

3. Ergebnisse

3.1 Diversität und Evenness

Die Diversität (Tab. 1) liegt bei allen Wäldern relativ hoch, wenn man sie mit Nichtwaldbiotopen (z.B. Weiden) vergleichen würde. Den höchsten Index weisen die Erlenbruchwälder auf. Gesicherte Unterschiede bestehen zwischen den Buchen- und Birkenwäldern, aber auch zwischen den Erlenbruch- und den übrigen Laubwäldern. Da der Shannon-Index besonders sensibel auf die Zahl der Arten reagiert, liegt er am höchsten bei den Erlenbruchwäldern, bei denen man alle 10 behandelten Arten findet. Diversität und Evenness weisen

Tab. 1: Shannon-Diversitätsindex H' und die Evenness E von Kleinsäugetiergemeinschaften aus 5 mitteleuropäischen Wäldern.

n: Zahl der Probeflächen; pH': Unterschiedssignifikanz zweier aufeinanderfolgender Indizes; ± s: Standardabweichung der Evenness; *: Median.

Wälder	n	H'	pH'	E ± s
Eichen-Hainbuchen-Wälder	15	0.7148	0.4	0.7503 ± 0.2
Buchenwälder	20	0.7316		0.6408 ± 0.2
Birkenbrüche	10	0.8874	0.003	0.7863 ± 0.08
Erlenbrüche	22	1.1215	0.002	0.7716 ± 0.03
montane Fichtenwälder	3	1.0938*		0.8232*

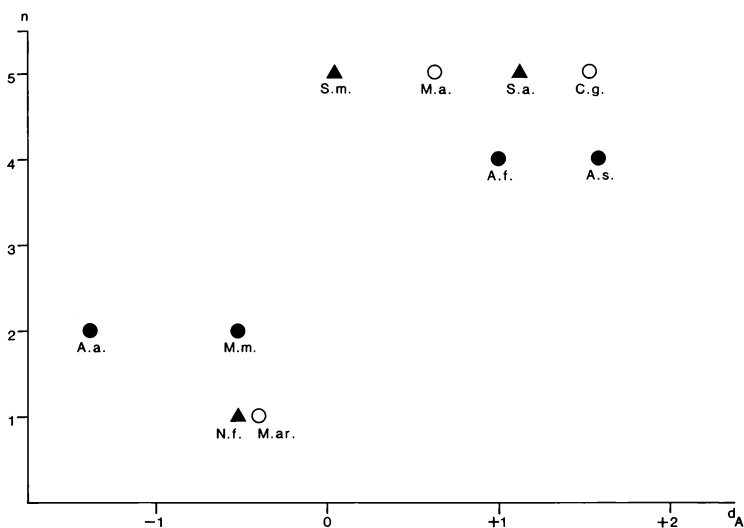


Abb. 1: Trennung der silvicolen Arten von den 10 berücksichtigten Arten mit Hilfe der Arten-Dominanz d_A und ihres Vorkommens in den 5 Wäldern n .
Abszisse: Arten-Dominanz (in %, log) über alle Probeflächen aller 5 Wälder; Ordinate: Anzahl der Wälder.

darauf hin, daß die feuchten Brüche günstige Biotope für bodenlebende Kleinsäugetierarten sind.

3.2 Silvicole Arten und Arten-Vikarianz

Von den 10 berücksichtigten Arten können 6 als Waldbewohner bezeichnet werden (Abb. 1, rechts oben). Weiterhin ist aus Tab. 2 ersichtlich, daß von den *Insectivora* die Waldspitzmaus (*S.a.*) und die Zwergspitzmaus (*S.m.*), von den *Rodentia* die Rötelmaus (*C.g.*) und die Erdmaus (*M.a.*) in allen 5 Waldtypen stets anwesend sind. Zum Vorkommen der beiden Wühlmausarten muß ergänzend gesagt werden, daß nach weiteren vorliegenden Untersuchungen in anderen Vegetationsräumen die Erdmaus in Mitteleuropa ihre höchste Abundanz in Grasbiotopen erreicht (Schröpfer in Vorb.). Sie ist also hauptsächlich auf grasreichen Waldflächen zu finden. Mithin ist die Rötelmaus das verbreitetste Nagetier in mitteleuropäischen Wäldern. Selbst dort, wo sie mit der Erdmaus syntop lebt, ist sie stets dominierend (t-Test, 66 Stichproben, 1823 Individuen, $p < 0.001$). Bei der Waldmaus

Tab. 2: Stetigkeit des Vorkommens (in %) von 10 Säugetierarten in 5 Wäldern Mitteleuropas.
(n): Anzahl der Probeflächen.

Arten	<i>S.a.</i>	<i>S.m.</i>	<i>N.f.</i>	<i>C.g.</i>	<i>M.a.</i>	<i>M.ar.</i>	<i>A.a.</i>	<i>A.f.</i>	<i>A.s.</i>	<i>M.m.</i>
Wälder (n)										
Eichen (20)	46.7	6.7	0	95	13.3	0	0	93.3	20	0
Buchen (15)	55	20	0	100	20	5	6.7	45	85	0
Birken (10)	80	20	0	100	10	0	0	0	100	10
Erlen (22)	86.4	36.4	36.4	95.5	50	4.5	4.5	4.5	100	22.7
Fichten (3)	100	100	0	100	33.3	0	0	33.3	0	0

(A.s.) ist auffällig, daß sie Eichen-Hainbuchenwälder selten besiedelt. Wie die Tab. 2 jedoch zeigt, ist dort stattdessen die Gelbhalsmaus (A.f.) zu finden. Diese beiden Arten vikariieren ebenfalls. In den wenigen Fällen des gemeinsamen Vorkommens ist die Gelbhalsmaus deutlich dominierend (t-Test, 67 Stichproben, 2383 Individuen, $p < 0.001$). Daß die Gelbhalsmaus in den Buchenwaldaufsammlungen nicht stärker vertreten ist, hängt mit der Wahl der Probefläche zusammen: sie waren zum großen Teil außerhalb des Areals dieser Muridenart ausgesucht worden. Es ist aber für den westlichen Teil des Areals gesichert, daß die Buchenwälder neben den Eichen-Hainbuchenwäldern die bevorzugten Gelbhalsmaus-Habitate sind (SCHRÖPFER 1984).

3.3 Hauptarten

Nur wenige Arten stellen den Hauptanteil der Individuenmasse, hier Hauptarten genannt. Es sind jene Arten, die der inversen Rangfolge entsprechend zusammen mindestens 75 %-Anteil erreichen (= 75%-Schranke; Abb. 2). Hervorzuheben ist, daß in einem Habitat jede der anwesenden Hauptarten einer anderen Familie angehört. Man darf annehmen, daß dadurch ihre Ansprüche, z.B. in der Qualität der Nahrung, so unterschiedlich sind, daß nur eine geringe Nischenüberlappung stattfindet. Die Familien werden daher in diesem Zusammenhang als unterschiedliche Lebensformtypen betrachtet.

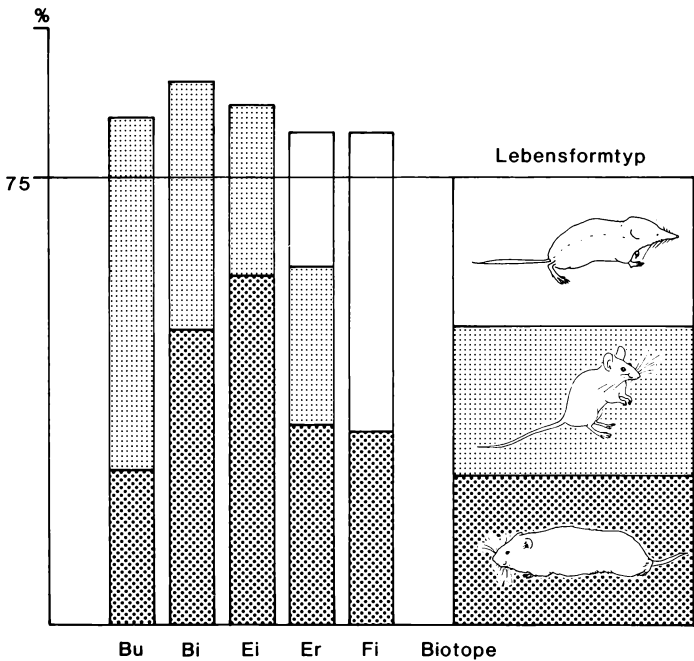


Abb. 2: Hauptartenanteil in Kleinsäugetiergesellschaften mitteleuropäischer Wälder unter Berücksichtigung der 75%-Schranke.

Ordinate: Dominanz; Skizzen, rechts: Artenstaffelung nach Lebensformtypen (= Familien: *Arvicolidae*, *Muridae*, *Soricidae*). (Erl. s. Text).

Tab. 3: Dominanz (in %) von 5 Säugetierarten subalpiner Wälder.
d₇₅: 75%-Dominanzschranke; n: Anzahl der Individuen;
S.al.: *S. alpinus*; P.s.: *P. subterraneus*; gerahmt: Hauptarten.

Familie	Soricidae			Arvicolidae			
Arten	S.a.	S.m.	S.al.	C.g.	P.s.		
Waldtypen						d ₇₅	n
Lärchen-Arvenwald	46.2	2.2	1.1	43.5	7.0	89.7	186
Subalpiner Fichtenwald	25.7	6.9	4.0	56.6	6.9	82.3	175

Die Anzahl der Hauptarten differiert zwischen den Wäldern. Im Bereich der *Sylvaea* finden sich maximal drei, in den Nadelwaldgebieten der Alpen und der borealen Region zwei Hauptarten (Tabellen 3 u.4). In Europa ergibt sich daher innerhalb der Hauptarten die in Abb. 3 wiedergegebene Lebensformtypenverteilung.

Wegen der Angaben in relativen Mengen kann in Gradationsjahren einer Hauptart eine zweite Hauptart zu einem derart niedrigen Anteil verdrängt werden, daß sie keinen kumulativen Beitrag zur 75%-Schranke leistet. Sie wird zu einer Begleitart (vgl. Tab. 4, nördl. Fichtentaiga: S.a.).

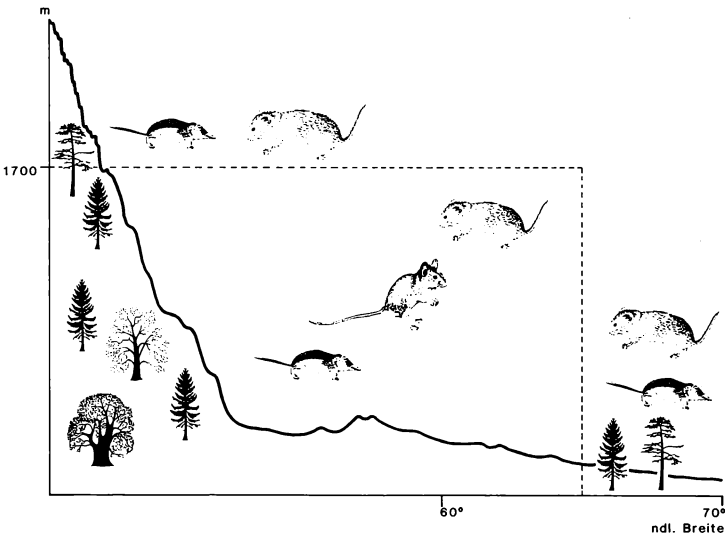


Abb. 3: Hauptarten in Kleinsäugetiergesellschaften europäischer Wälder. Arten-Skizzen stellvertretend für drei Lebensformtypen (= Familien).
m: Meter ü.d.M.; ndl. Br.: nördliche Breite; innerhalb der unterbrochenen Linie: Bereich der *Sylvaea*.

Tab. 4: Dominanz (in %) von 8 Säugetierarten der Taiga.
d75: 75%-Dominanzschranke; n: Anzahl der Individuen;
C.rf.: *C. rufocanus*; C.rt.: *C. rutilus*; M.oe.: *M. oeconomus*; gerahmt: Hauptarten.

Familie	<i>Soricidae</i>			<i>Arvicolidae</i>			<i>Muridae</i>			
Arten	<i>S.a.</i>	<i>S.m.</i>	<i>C.g.</i>	<i>C.rf.</i>	<i>C.rt.</i>	<i>M.a.</i>	<i>M.oe.</i>	<i>A.s.</i>		
Waldtypen									d75	n
Birken-Taiga	40.5	0	0	0	47.6	0	4.8	0	88.1	42
nörtl. Fichten-Taiga	5.6	1.0	0	90.0	0	0	2.9	0	90.0	302
südl. Fichten Taiga	38.7	2.4	51.6	0	0	7.3	0	0	90.3	124
südl. Mischwald-Taiga	51.1	2.2	32.6	0	0	5.6	0	8.1	83.7	135

3.4 Begleitarten

Als Begleitarten sollen hier die Arten bezeichnet werden, die regelmäßig in den Lebensräumen anzutreffen sind, aber keine Hauptart darstellen, weil ihr geringer Individuenanteil innerhalb der restlichen, maximal 25 Prozent der Gesamtmasse liegt. Bis jetzt konnte in Waldzönosen nur *Sorex minutus* als häufiger auftretende Begleitart festgestellt werden. Unter Beachtung des Artengefüges ist zu betonen, daß *S. minutus* um den Faktor 1.4 kleiner ist als *S. araneus*, die Hauptart dieses Lebensformtyps (= Familie) : Hauptart und Begleitart sind auf einer Größenskala gereiht.

3.5 Biotopexterne Arten

Zu den Externen werden hier alle jene Arten gezählt, die weder als Hauptart noch als Begleitart gelten können. Sie gehören nicht zu den silvicolen Arten (Abb. 3, links unten).

4. Struktur der Theriozönose

Die Ergebnisse lassen deutlich ein sowohl quantitatives als auch phänotypisches Gefüge in den silvicolen Kleinsäugetiergemeinschaften erkennen, so daß dafür die Bezeichnung Theriozönose gerechtfertigt ist: die Hauptarten, von denen jede einer anderen Familie (=Lebensformtyp) angehört und einen anderen nahrungsökologischen Schwerpunkt besitzt (z.B. *S.a.*: karnivor, *A.s.*: granivor, *C.g.*: gramini-granivor), dominiere mit der Zahl ihrer Individuen. Hinzu gesellen sich individuenärmere Begleitarten, die auf Familienniveau mit den Hauptarten verwandt sind und sich untereinander deutlich in der Größe unterscheiden.

Dieses Größenrelationsphänomen kommt in der Hutchinson-Regel zum Ausdruck (HUTCHINSON 1959). Sie konnte auch für Nagetiere kalifornischer Wüsten (BROWN 1975;

BOWERS, BROWN 1982) und für Hörnchen afrikanischer Regenwälder (EMMONS 1980) bestätigt werden. Für die wüstenbewohnenden Nagetiere wurde eine positive Korrelation zwischen Körpergröße und der bevorzugten Samenkorngröße gefunden, was zu einer Minderung des interspezifischen Konkurrenzdruckes führen soll (BROWN, LIEBERMANN 1973). Weitere Beispiele, die andere Wirbeltierarten betreffen, diskutieren BROWN u. BOWERS (1984).

Die vorliegenden Befunde weisen die Existenz eines Organisationsmusters für Säugetiergemeinschaften in Wäldern der temperierten Zone nach, in dem deutliche Hinweise auf eine Konkurrenzminderung durch unterschiedliche Ansprüche zwischen den Arten zu finden sind.

Literatur

- BOWERS M.A., BROWN J.H., 1982: Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology* 63: 391-400.
- BROWN J.H., LIEBERMANN G.A., 1973: Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.
- BROWN J.H., 1975: Geographical ecology of desert rodents. In (Ed. CODY M.L., DIAMOND J.M.): *Ecology and Evolution of Community*. Cambridge: 315-341.
- BROWN J.H., BOWERS M.A., 1984: Patterns and process in three guilds of terrestrial vertebrates. In: (Ed. STRONG D.R., SIMBERLOFF D., ABELE L.G., THISTLE A.B.): *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*. Princeton: 282-296.
- ELLENBERG H., 1986: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart.
- EMMONS L.H., 1980: Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monographs* 50: 31-54.
- GOLLEY F.B., RYSZKOWSKI L., SOKUR J.T., 1975: The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields. In: (Ed. GOLLEY F.B., PETRUSEWICZ K., RYSZKOWSKI L.): *Small mammals, their productivity and population dynamics*. IBP handbook 5: 223-241.
- HUTCHINSON G.E., 1959: Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93: 145-159.
- JENSEN T.S., 1982: Seed productions and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. *Oecologia* 54: 184-192.
- KAMIL A.S., SARGENT D.(ed.), 1981: *Foraging behaviour: Ecological, ethological, and psychological approaches*. New York (Garland).
- PIANKA E.R., 1980: Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. In: MAY R.M.: *Theoretische Ökologie*. Wiesbaden.
- RUNGE F., 1980: *Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas*. Münster.
- SCHRÖPFER R., 1984: Gelbhalsmaus. In: SCHRÖPFER R., FELDMANN R., VIERHAUS: *Die Säugetiere Westfalens*. Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster 46: 230-239.
- TURCEK F.S., 1956: Quantitative experiments on the consumption of tree seeds by mice of the species *Apodemus flavicollis*. *Ann. Soc. zool.-bot. Fenn. Vanamo* 10: 50-59.

Adresse

Prof. Dr. R. Schröpfer
FB Biologie/Chemie Univ.
D-4500 Osnabrück

Charakteristika des Interzeptionsvermögens ausgewählter borealer Wald- und Forststandorte in Nordschweden

Jörg-Friedhelm Venzke

Synopsis

In connection with geo-ecological research on boreal forest ecosystems in Northern Sweden (province Västerbotten) studies on interception capacity and variability of various sites have been carried out. Forest sites with nearly natural vegetation have interception ratios double those in forested pine stands, and the variability of through-fall at low rainfall intensities is much higher on the former. - The intercepted snow is mainly shaken from the canopy to the ground by wind action and evaporates only to a small extent. Therefore in winter, forested areas are hydrologically surplus regions whereas open land suffers from snow deflation. As the snow cover in forest sites isolates against heat loss from the ground, forest soils mainly remain unfrozen, and the forest areas can charge run-off all winter.

Boreal forest, interception, Sweden.

1 Einführung

Untersuchungen zum Wasserhaushalt und den ihn beeinflussenden und steuernden Faktoren spielen in der Erforschung von Ökosystemen wegen der Wasserversorgung für die Vegetation, der Trägerfunktion des Wassers für Stofftransporte, der Wirkung auf pedogenetische und pedoökologische Prozesse und der Indikatorfunktion für Energieumsätze eine große Rolle. In borealen Waldlandschaften Nordschwedens werden seit einiger Zeit entsprechende exemplarische Studien durchgeführt (vgl. HALLDIN et al. 1980, PERTTU et al. 1980). Dabei bleiben allerdings etliche Fragen zu Teilkomplexen der Wasserhaushaltsdynamik noch offen: z.B. die nach der vegetationsstrukturellen und meteorologischen Abhängigkeit des Niederschlags und nach den standortsdifferenzierten Bodenfeuchteverhältnissen.

Im Rahmen von borealgeoökologischen Arbeiten, die in den Jahren 1985 und 1986 an der Forstwissenschaftlichen Forschungsstation Svartberget der Universität Umeå in Nordschweden durchgeführt werden konnten (vgl. VENZKE 1984, 1986, 1989), wurden Studien zum wald- und forststandortsdifferenzierten Interzeptionsvermögen, dem wetterlagenabhängigen Interzeptionsverhalten, der standörtlich differenzierten Bodenfeuchtedynamik sowie der Dynamik der winterlichen Baum- und Bodenschneedecke betrieben. Es sollen hier einige Charakteristika des bestandsspezifischen Interzeptionsvermögens borealer Waldökosysteme Nordschwedens komprimiert und in Auswahl vorgestellt werden.

2. Untersuchungsstandorte und Methodik

Die Wald- und Forststandorte, in denen die genannten Studien in den Sommermonaten (der Hauptniederschlagszeit) der Jahre 1985 und 1986 angestellt wurden, liegen in der Umgebung der Forschungsstation Svartberget ca. 175 bis 250 m ü.d.M. (vgl. VENZKE 1984, ANON. 1985). Es handelt sich um insgesamt zehn unterschiedlich strukturierte naturnahe Fichten-Kiefern-Mischwaldstandorte, verschieden alte Fichten- und Kiefernforste, stark gelichtete Kiefernforste und sehr dichte Fichtenau-

enwlder. In diesen Wald- und Forststandorten, deren Vegetationsstruktur und Baumkronendeckung gromastablich kartiert wurden, waren insgesamt 125 Niederschlagsmegerte (Pluviometer und Auffangwannen), zahlreiche Piche-Evaporimeter und Bodenfeuchtemestellen eingerichtet. Mit den Pluviometern wurden gezielt Bestandsstrukturen beprobzt, um die Differenzierungen innerhalb der Waldvegetation exakt zu erfassen.

3. Ergebnisse

Die Ergebnisse beziehen sich auf folgende Wald- bzw. Forststandorte (Tab. 1):

- (A) Lichtungen im naturnahen zwergstrauchreichen Fichten-Kiefern-Mischwald (ca. 50 m²),
- (B) naturnaher zwergstrauchreicher Fichten-Kiefern-Mischwald (Waldvegetation i.e.S.),
- (C) ca. 90 Jahre alter flechtenreicher Kiefernforst ohne jngeren Baumunterwuchs,
- (D) naturnaher zwergstrauch- und krautreicher Fichten-Birken-Auenmischwald.

Tab. 1: Hydroklimatologische Parameter von vier ausgewhlten borealen Wald- und Forststandorten.

Bestand	ml (%)	Var. _(KT) (%)	Regr. _(KT:Vk)	Korr.k _(FN:KT)	Korr.k _(KT:Vk)
A	-3.7	18.4	KT = 27.5 - 1.8Vk	0.983	0.403
B	16.5	65.3	KT = 78.0 - 2.7Vk	0.963	0.658
B*	25.9				
C	15.0	22.3	KT = 27.2 - 0.9Vk	0.884	0.312
D	32.9	57.5	KT = 70.8 - 3.0Vk	0.884	0.513

* Interzeption berechnet mit dem Lichtungsniederschlag (Standort A) als Referenz.

- ml = mittlere Bestandsinterzeption, als Referenz in der Nhe gemessener Freilandniederschlag
- Var._(KT) = Variabilitt bzw. Heterogenitt der Kronentraufe (KT) im Bestand, dargestellt durch den mittleren Variationskoeffizienten der Kronentraufe
- Regr._(KT:Vk) = Regressionsfunktion zwischen Kronentraufe und Variationskoeffizient (Vk) zur Kennzeichnung der wetterlagenabhngigen Variabilitt der Kronentraufe
- Korr.k_(FN:KT) = Korrelationskoeffizient zwischen Freilandniederschlag (FN) (= Referenzniederschlag) und Kronentraufe als Ma fr das wetterlagenabhngige Durchla- bzw. Interzeptionsvermgen der Baumschicht
- Korr.k_(KT:Vk) = Korrelationskoeffizient zwischen Kronentraufe und Variationskoeffizient als Ma fr die wetterlagenabhngige Variabilitt der Kronentraufe

Das Interzeptionsvermgen der Baumschicht fr Regen bzw. der Kronendurchla (Kronentraufe) bis auf die Zwergstrauch-, Moos- und/oder Flechtenschicht (die natrlich noch eigene Interzeptionsanteile haben) ist zwischen verschieden alten und strukturierten Bestnden, aber auch innerhalb relativ homogener Bestnde recht unterschiedlich. Die mittlere Bestandsinterzeption eines naturnahen Fichten-Birken-Auenmischwaldes mit bis zu 90%igem Kronenschlu und mehreren altersbedingten Baumschichten betrgt ber 30%; ein durchforsteter 90 Jahre alter Kiefernforst weist nur die Hlfte davon auf. Auch ein naturnaher Fichten-Kiefern-Mischwald zeigt mittlere Interzeptionsraten von ca. 25%, wenn man den Niederschlag, der in ca. 50 m² groen Lichtungen innerhalb dieses Waldes ndergeht, als Referenz heranzieht. Dies erscheint sinnvoller als die Benutzung des Niederschlags einer nahegelegenen greren Freiflche als Referenz, weil durch die Rauigkeit der lockeren Waldvegetation offensichtlich hhere Bestandsniederschlge ber den Wald-

flächen hervorgerufen werden; in den Lichtungen kann ein höheres Niederschlagsaufkommen als auf größeren Freiflächen registriert werden (vgl. Tab. 1, 'negative Interzeption').

Bemerkenswert am Kronendurchlaß bzw. Interzeptionsvermögen ist die Tatsache, daß der die Baumschicht passierende Niederschlag in den naturnahen Beständen (Fichten-Kiefern-Mischwald, Fichten-Birken-Auenmischwald) eine große Variabilität, d.h. räumliche Heterogenität aufweist. Sie liegt bei den angeführten Beispielen bei einem Variationskoeffizienten von um 60%. Dieser Wert zeigt u.a. auch die Problematik der Bestimmung der bestandsspezifischen Interzeption bzw. Kronentraufe und damit des Gesamtniederschlags in einem borealen Nadelwaldökosystem. Die Variabilität des Kiefernforstes und auch der Lichtungen im naturnahen Koniferenmischwald liegt demgegenüber um ca. zwei Drittel niedriger.

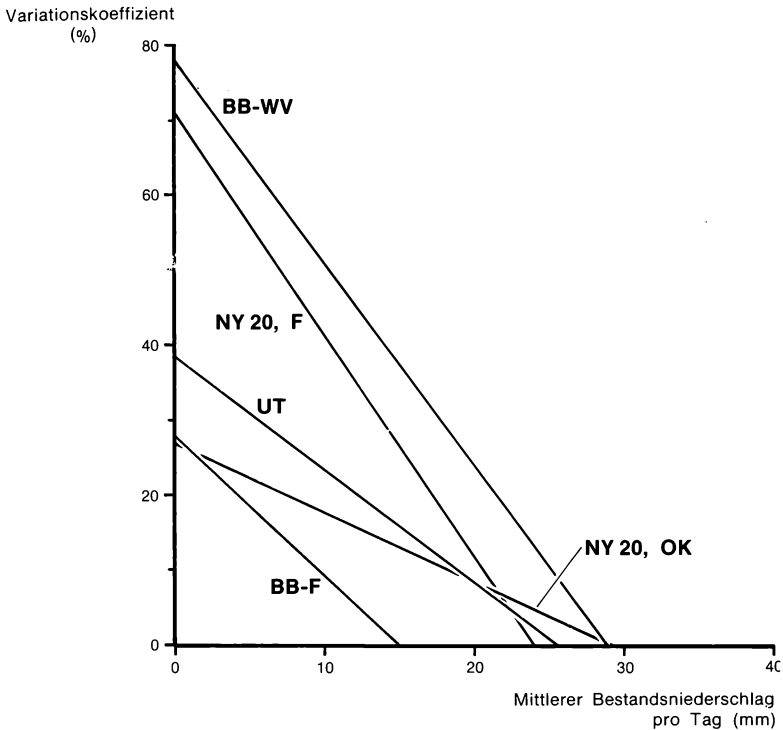


Abb. 1: Beziehungen zwischen Bestandsniederschlagsintensitäten und räumlicher Variabilität der Kronentraufe in verschiedenen borealen Waldstandorten.

- BB-WV = naturnaher zwergstrauchreicher Fichten-Kiefern-Mischwald mit ca. 70% Kronenschluß;
- BB-F = ca. 50 m² große Lichtung in diesem Mischwald;
- NY20,F = naturnaher Fichtenauenwald mit ca. 80% Kronenschluß;
- NY20,OK = offener Kiefernforst mit ca. 60% Kronenschluß;
- UT = 40jähriger Kiefernforst mit ca. 90% Kronenschluß.

Es wird deutlich, daß mit zunehmender Naturnähe der ausgewählten Bestände (Heterogenität der Bestandsstruktur) die räumliche Variabilität der Bestandsniederschläge steigt (BB-WV; NY20,F). In den Forsten liegt sie bei geringen Niederschlagsintensitäten sehr viel niedriger, benötigt aber für eine homogene Verteilung der Niederschläge im Bestand ähnlich hohe Niederschlagsintensitäten wie die naturnahen Waldstandorte.

Die Korrelation zwischen Freilandniederschlag und Kronendurchlaß ist bei allen wetterlagenabhängigen Niederschlagsintensitäten sehr hoch (Korrelationskoeffizienten über 0.88 bei allen Beständen). Demgegenüber ist die Beziehung zwischen der Höhe des Kronendurchlasses und dessen Variabilität nicht sehr eng (Korrelationskoeffizient um 0.50), d.h. die Variabilität des Kronendurchlasses weist bei verschiedenen Niederschlagsintensitäten relativ große Schwankungen auf. Diese sind auf zwei Faktoren zurückzuführen: (I) auf Prädispositionseffekte, d.h. auf Trockenheit oder Benetzung der Koniferenkronen vor dem Niederschlagsereignis, die den Kronenabfluß steuern, und (II) auf die Windgeschwindigkeit während des Niederschlagsereignisses und einige Zeit danach. Tendenziell kann jedoch - worauf die Regressionsfunktionen weisen - die Beziehung wie folgt beschrieben werden: Je geringer der Kronendurchlaß, desto höher seine Variabilität; die dichten naturnahen Bestände weisen dabei bei niedrigen Kronendurchlaßwerten ca. dreimal so hohe Variabilitäten auf wie der Kiefernforst, bei hohen Durchlaßintensitäten (25-30 mm/Tag) nähern sich die Variabilitäten aller Standorte dem Variationskoeffizienten 0% (vgl. Abb. 1).

4. Einige Aspekte der ökosystemaren Bedeutung der Beobachtungen

Die Charakteristika des bestandstypischen Interzeptionsverhaltens haben Bedeutung für verschiedene biotische und geobiochemische Strukturen und Prozesse. Für die untersuchten Standorte liegen noch keine Arbeiten vor; aus der Beobachtung kann man folgendes vermuten: räumlich differenzierter Aufbau der Rohhumusdecke und Streumineralisation in Abhängigkeit vom standörtlichen Kronendurchlaß und der Boden- bzw. Rohhumusfeuchtedynamik; pedogenetische Prozesse, insbesondere Podsolierungsvorgänge im mineralischen Untergrund ebenfalls in Abhängigkeit vom Kronentraufwasseranfall und dessen Azidität; zoozönotische Strukturen und Beziehungen besonders für die den bodennahen Luftraum, die Zwergstrauch- und Moosschicht und die Rohhumusdecke bewohnende Arthropodenfauna in Abhängigkeit von kleinräumig differenzierter Luft- und Bodenfeuchtigkeit.

Literatur

- ANONYMUS, 1985: The forest research station at Vindeln. - Sveriges Lantbruksuniv. Umeå (Skogsvetensk. Fak. SLU): 33 p.
- HALLDIN S., GRIP H., JANSSON P.-E., LINDGREN Å., 1980: Micrometeorology and hydrology of pine forest ecosystems. II. Theories and models. In: (Ed. PERSSON T.): Structure and function of northern coniferous forests. Ecol. Bull. 32: 463-503.
- PERTTU K., BISCHOF W., GRIP H., JANSSON P.-E., LINDGREN Å., LINDROTH A., NORÉN B., 1980: Micrometeorology and hydrology of pine forest ecosystems. I. Field studies. In: (Ed. PERSSON T.): Structure and function of northern coniferous forests. Ecol. Bull. 32: 75-121.
- VENZKE J.F., 1984: Besuch der Forschungsstation Vindeln in Nordschweden. Forst- Holzwirt 39(23/24): 584.
- VENZKE J.F., 1986: Schnee als Ökofaktor in borealen Landschaften. Geoökodynamik 7(3): 361-385.
- VENZKE J.F., 1989: Puffervermögen borealer Wald- und Moorböden in Nordschweden. Verh. Ges. Ökol. 17: 449-454.

Adresse

Dr. J.-F. Venzke
Institut f. Geographie
FB 9 - Univ. GHS
D-4300 Essen

Puffervermögen borealer Wald- und Moorböden in Nordschweden

Jörg-Friedhelm Venzke

Synopsis

In connection with geo-ecological research on boreal forest ecosystems in Northern Sweden (province Västerbotten), soils of various sites have been investigated regarding their buffering capacity against acidification. The results are that the raw humus layers on podsollic soils show the highest buffering capacities. Nearly as high as these are the capacities of the humic horizons (A_h) and the horizons which are enriched in iron and aluminium ions (B_s). The leaching horizons (A_e), on the other hand, are very low in buffering capacity, even lower than the unweathered glacial, fluvio-glacial, and eolian substrata. Within the acid brown forest soils except for the leaching horizon, there is a higher buffering capacity in the weathered horizons (B_v) than in the original substratum, and a lower capacity than in the humic horizons and in the raw humus layer. - The boreo-subalpine brown soils of the birch zone of the high mountain region of northern Sweden show in all horizons much higher buffering capacities than the boreal podsollic soils of the lowlands.

Boreal forest, buffer capacity, soil, Sweden.

1. Einführung

Den Böden kommt in ihrer Funktion als Speicher und Filter in Wasserkreislauf, biogeochemischem Kreislauf und Wärmefluß landschaftsökologischer Systeme eine entscheidende Bedeutung zu (vgl. HARTGE 1983). Vor allem im Zusammenhang mit der Diskussion über die Belastung und Gefährdung von terrestrischen und aquatischen Ökosystemen durch vom Menschen verursachte Stoffeinträge ist die Betrachtung des Bodens als "ökologischer Puffer und Regler" (BLÜMEL 1986) zu einem Schwerpunkt ökosystemarer Forschung geworden (vgl. z.B. ULRICH 1982, KNABE 1982, ZEJSCHWITZ 1982, GIESS-ÜBEL 1985, BLÜMEL 1986, BENECKE 1987). Arbeiten zur Bodenversauerung, den dadurch verursachten Veränderungen des chemischen Zustandes und des spezifischen Puffervermögens der Böden gegenüber natürlichen und anthropogenen Säureeinträgen beziehen sich fast ausschließlich auf mitteleuropäische Wald- und Forststandorte; diesbezügliche Studien über Böden aus den borealen Nadelwaldregionen, deren zonentypische Böden sich u.a. durch generell niedrigere pH-Werte auszeichnen, liegen demgegenüber nicht vor (vgl. z.B. PRUITT 1978, LARSEN 1980, PERSSON 1980).

Im Rahmen von borealgeoökologischen Arbeiten, die in den Jahren 1985 und 1986 an der Forstwissenschaftlichen Forschungsstation Svartberget der Universität Umeå bei Vindeln in Nordschweden durchgeführt wurden (vgl. VENZKE 1984, 1986, 1989), wurden auch Studien zum Puffervermögen borealer und boreo-subalpiner Wald- und Moorböden der nordschwedischen Provinz Västerbotten betrieben, deren Ergebnisse hier auszugsweise dargestellt und erörtert werden sollen.

2. Untersuchungsstandorte und Methodik

Die Standorte, in denen die Bodenaufnahmen und die Probenahmen durchgeführt wurden, befinden sich auf einem Profil durch die nordschwedischen borealen Waldgebiete der Provinz Västerbotten im

Einzugsgebiet von Umeälv und Vindelälv (vgl. Abb. 1). Das Gebiet ist in seinem Relief glazial gestaltet, liegt in Höhenlagen zwischen ca. 175 und 700 m ü.d.M. und weist neben z.T. mehrere Meter mächtigen glaziären und fluvio-glaziären Sedimenten gelegentlich anstehende Granite, Gneise und Schiefer sowie häufig Vermoorungen in Senken auf. Die potentiell natürliche Vegetation ist ein standörtlich differenzierter borealer, zwergstrauch- oder flechtenreicher Fichten- oder Kiefernwald, der allerdings stark mit waldfreier Moorvegetation interferiert (vgl. SVENSKA VÄXTGEOGRAFISKA SÄLLSKAPET 1965, EBELING 1978). Der überwiegende Teil der borealen Waldvegetation ist seit ca. 150 Jahren forstlich verändert. Neben dem zonencharakteristischen Bodentyp des Podsoles kommen auch Braunerden, podsolierte Braunerden, Gleye und Pseudogleye sowie Moor- und Auenböden vor. Bei der Auswahl der Untersuchungsstandorte wurde besonderer Wert darauf gelegt, die charakteristischen Vegetations- und Bodentypen zu berücksichtigen. Darüber hinaus wurden in die Untersuchung auch Braunerden der boreo-subalpinen Birkenwaldstufe im nordschwedischen Hochgebirge, die sowohl auf kalkreichem als auch auf silikatischem Ausgangsgestein ausgebildet sind, einbezogen. Zur Untersuchung des Puffervermögens der verschiedenen borealen und boreo-subalpinen Bodentypen wurden Pufferungskurven aller Horizonte und ggf. der Rohhumusaufgabe nach der von STEUBING (1965) erläuterten Methode aufgenommen (vgl. auch GIESSÜBEL 1985).

3. Ergebnisse

Von den insgesamt 83 aufgenommenen Pufferungskurven werden hier exemplarisch die Kurven für vier Profile dargestellt (Abb. 2 u. 3); es wird allerdings als Maß für die Pufferkapazität der einzelnen Böden die Erhöhung der Wasserstoffionenkonzentration in den bearbeiteten Proben nach Zugabe von 4 ml 0.1 n HCl in Relation zum in der Natur gemessenen pH-Wert für etliche Rohhumusdecken, A_h -, A_e -, B_s - und B_v -Horizonte gesetzt (vgl. Abb. 4). Dieser Wert kann, wie die Auswertung aller Pufferungskurven ergibt, als kenn-

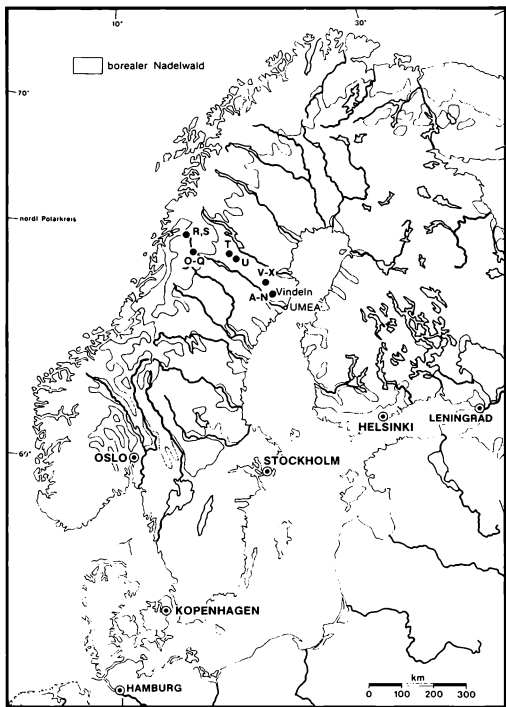


Abb. 1: Karte von Skandinavien mit der Lage der bodenkundlich untersuchten borealen Standorte.

zeichnend und differenzierend für den Vergleich des Puffervermögens herangezogen werden.

Die borealen Böden weisen auf Grund der humiden Klimaverhältnisse, der temperaturbedingt geringen Streuabbauraten und dem hohen Huminsäureanfall aus dem Koniferen- und Zwergstrauchrohhumus insgesamt hohe Aziditäten auf. Dabei kann man in den mineralischen Bodenhorizonten i.a. mit zunehmender Tiefe auch zunehmende pH-Werte feststellen, so daß der podsoltypische Bleichhorizont (A_e) die geringsten Werte (durchschnittlich pH 4.9) zeigt. Die Rohhumusauflagen auf Podsolon, podsolierten Braunerden und sauren Braunerden variieren in ihrem pH-Wert standörtlich sehr stark: bei den analysierten Standorten zwischen pH 3.2 und pH 6.0. In den mineralischen Horizonten liegen nach den auftretenden pH-Werten vor allem Silikat-Restminerale und sekundäre Tonminerale (Austauscher-Pufferbereich pH 4.2 - 5.0), gelegentlich auch primäre Silikate (Silikat-Pufferbereich pH 5.0 - 6.2) sowie besonders in den Bleichhorizonten sich erschöpfende Al-Hydroxide und Fe-Oxide (Aluminium-Eisen-Pufferbereich pH <3.0 - 4.2) als puffernde Substanzen vor (vgl. BLÜMEL 1986). Dabei läßt sich feststellen, daß die geringmächtigen A_h -Horizonte trotz meist recht hoher Aziditäten auf Grund der großen inneren Oberfläche der Humuspartikel relativ hohe Säureeinträge abpuffern können. Dies gilt in verstärktem Maße für Rohhumusauflagen, die recht hohe Pufferkapazitäten besitzen. BRINGMARK (1980) stellt im Zusammenhang mit Untersuchungen zur Podsolierung fest, daß das Pufferungssystem der Rohhumusauflage bei langsamen Perkulationsgeschwindigkeiten des Sickerwassers besonders effektiv ist. Die Bleichhorizonte der Podsole, aber auch die B_v -Horizonte der sauren Braunerde weisen dagegen die niedrigsten Pufferungsraten auf; sie liegen unterhalb der ebenfalls niedrigen Werte des unverwitterten moränischen fluvio-glaziären und äolischen Ausgangsmaterials. Am meisten puffern die oberen Bereiche der eisen- und aluminiumangereicherten B_s -Horizonte der Podsole. Interessanterweise fehlen i.a. die podsoltypischen B_h -Horizonte. Charakteristisch für den Verlauf der Pufferungskurven der Podsole und podsolierten Braunerden ist eine steil steigende Gerade für die A_e -Horizonte, steil verlaufende Parabeln für die C-Horizonte und flacher verlaufende Parabeln für die A_h -, B_v - und B_s -Horizonte sowie die Rohhumusauflagen.

Die Sphagnum- und Seggentorfe z.B. von Moorwaldstandorten, die weit verbreitet sind, zeigen in den oberen 10 cm ein noch relativ gutes Puffervermögen; in der Tiefe sackt es auf Kapazitäten der podsoltypischen A_e -Horizonte ab. Die Pufferungsverhältnisse der boreo-subalpinen Braunerden aus der Birkenwaldstufe der Hochgebirgsregion zeigen deutliche Unterschiede gegenüber den Böden der Nadelwald- und Moorstandorte des Flachlandes und Mittelgebirges. Obwohl das Puffervermögen der einzelnen Bodenhorizonte erwartungsgemäß untereinander ähnlich ist - höchste Kapazitäten im A_h -Horizont, mittlere Kapazitäten im B_v -Horizont sowie im Falle von podsolierten Braunerden niedrigste Kapazitäten im A_e -Horizont - verlaufen alle Pufferungskurven als Parabeln sehr viel flacher und zeigen damit ein deutlich höheres Puffervermögen an. Dabei unterscheiden sich interessanterweise Braunerden auf kalkigem und silikatreichem Ausgangsmaterial nicht signifikant voneinander.

Es läßt sich also aus den gewonnenen Ergebnissen bezüglich des Puffervermögens borealer und boreo-subalpiner Böden feststellen, daß die größten Pufferkapazitäten in den sauren Rohhumusauflagen und in den A_h - sowie in den B_s -Horizonten liegen, die Bleichhorizonte und das unverwitterte Ausgangssubstrat puffern wesentlich schwächer anthropogene Säureeinträge ab. Die Braunerden der höher gelegenen Birkenwaldstufe weisen generell bessere Pufferkapazitäten auf.

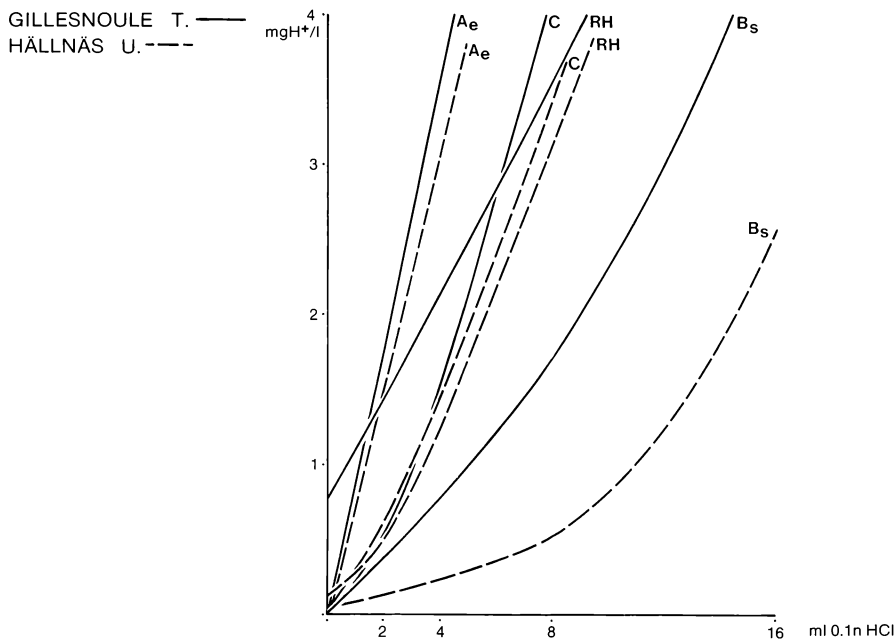


Abb. 2: Pufferungskurven von zwei Podsolprofilen borealer Standorte.

Hällnäs = Podsol in Moräne unter flechtenreichem Kiefernwald;

Gillesnoule = Podsol in Moräne unter kraut- und zwergstrauchreichem Fichtenmischwald.

Bodenart: lehmig-sandig mit Skelettanteil; Humusanteil in allen Horizonten unter 0.1 Gew.%.
 452

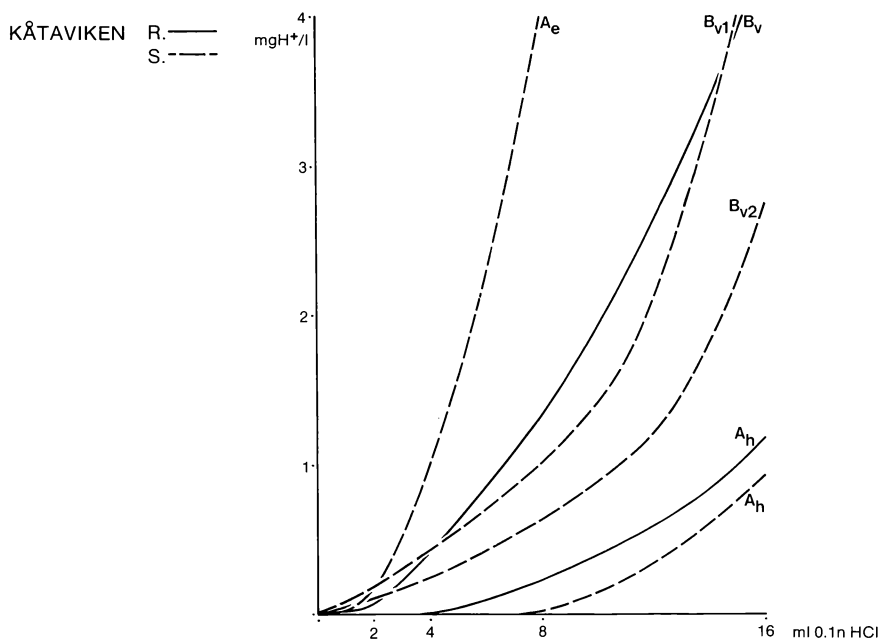


Abb. 3: Pufferungskurven von zwei Braunerdeprofilen boreo-subalpiner Standorte.

Kåtaviken R = subalpine Braunerde auf Kalkschutt unter krautreichem Birkenwald;

Kåtaviken S = podsolierte Braunerde in Glimmerschiefer-Solifluktionsschutt über Kalkschutt unter krautreichem Birkenwald.

Bodenart: lehmig mit Skelettanteil; Humusanteil in allen Horizonten unter 0.1 Gew.% (in Ah-Horizonten 10-20 Gew.%).

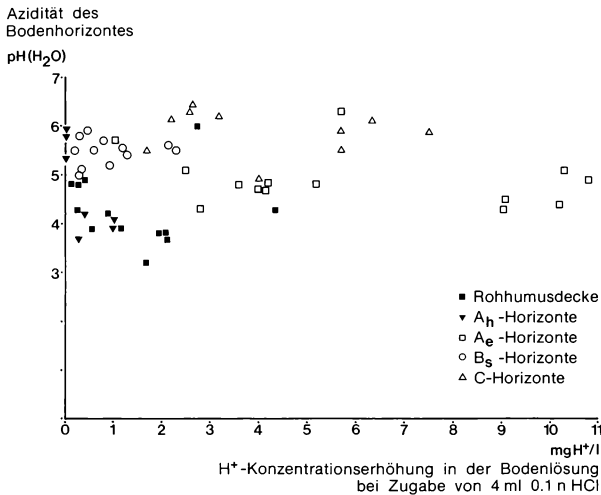


Abb. 4: Azidität und Puffervermögen der podsoltypischen Horizonte, dargestellt durch die Erhöhung der Wasserstoffionenkonzentration in der Bodenlösung bei Zugabe von 4 ml 0.1 n HCl.

Die Unterschiede im Puffervermögen von borealen und boreo-subalpinen Böden beruhen i.w. auf der unterschiedlichen ökosystemimmanenten Säureproduktion aus der Nadelstreu einerseits und der Birkenlaubstreu andererseits. Klimatische Gründe, insbesondere die Niederschlagshöhen, haben offensichtlich keine Bedeutung.

Für ihre Hilfe bei den Analysen sei Jutta Pfützenreuter auch hier gedankt.

Literatur

BENECKE P., 1987: Die Versauerung bewaldeter Wassereinzugsgebiete. Geowissenschaften in unserer Zeit 5(1) 19-26.

BLÜMEL W.D., 1986: Waldbodenversauerung. Gefährdung eines ökologischen Puffers und Reglers. Geogr. Rundschau 38(6): 312-320.

BRINGMARK L., 1980: Ion leaching through a podsol in a Scots pine stand. In: (Ed. PERSSON T.): Structure and function of northern coniferous forests. Ecol. Bull. 32: 341-361.

EBELING F., 1978: Nordsvenska skogstyper. Sv. Skogsv. Tidskr. 4: 340-381.

GIESSÜBEL J., 1985: Pufferungsvermögen europäischer Waldböden in Abhängigkeit von Boden- und Reliefentwicklung. Geoökodynamik 6: 85-98.

HARTGE K.H., 1983: Böden als Teile von Systemen. Catena 10: 105-114.

KNABE W., 1982: Immissionsbelastungen von Waldökosystemen. LÖLF, Sonderh.: 43-57.

LARSEN J.A., 1980: The boreal ecosystem. New York: 500 p.

PERSSON T. (ed.), 1980: Structure and function of northern coniferous forests. Ecol. Bull. 32: 609 p.

PRUITT W.O. jr., 1978: Boreal ecology. Stud. Biol. (London) 91: 73 p.

STEBLING L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin/Hamburg.

SVENSKA VÄXTGEOGRAFISKA SÄLLSKAPET (ed.), 1965: The plant cover of Sweden. A study dedicated to G. Einar DuRietz on his 70th birthday April 25th 1965 by his pupils. Acta Phytogeogr. Suec. 50: 341 p.

ULRICH B., 1982: Gefahren für das Waldökosystem durch Saure Niederschläge. LÖLF Sonderh.: 702-717.

VENZKE J.F., 1984: Besuch der Forschungsstation Vindeln in Nordschweden. Forst- Holzwirt 39(23/24): 584.

VENZKE J.F., 1986: Schnee als Ökofaktor in borealen Landschaften. Geoökodynamik 7(3): 361-386.

- VENZKE J.F., 1989: Charakteristika des Interzeptionsvermögens ausgewählter borealer Wald- und Forststandorte in Nordschweden. Verh. Ges. Ökol. 17: 445-448.
- ZEZSCHWITZ E. von, 1982: Akute Bodenversauerung in den Kammlagen des Rothaargebirges. Forst- Holzwirt 37: 275-276.

Adresse

Dr. J.-F. Venzke
Inst. f. Geographie
FB9 Univ. GHS
D-4300 Essen

Stabilität, Elastizität und Resilienz von Waldökosystemen: ein Beitrag zu einer stofflich fundierten Ökosystemtheorie - Kurzfassung -

Bernhard Ulrich

Der Stoffhaushalt von Waldökosystemen läßt sich integral in den Umsatzraten zwischen Primär- und Sekundärproduzenten sowie in den Raten des Inputs und Outputs von Stoffen (CO_2 , O_2 , H_2O , Ionen) erfassen. Imbalancen zwischen Input und Output können entweder durch Stoffeinträge (Saure Deposition) oder durch Entkopplung des Stoffkreislaufs zwischen Primär- und Sekundärproduzenten verursacht sein. Elastizität ist ein Maß für die Fähigkeit des Ökosystems, vorübergehende Entkopplungen des Stoffkreislaufs unter mehr oder weniger weitgehender Konstanthaltung der ökophysiologischen Parameter (Parameter zur Charakterisierung von Wasser-, O_2 -, Nährstoff-, Säurestreß) abzupuffern. Stabil sind Ökosysteme, wenn Entkopplungen des Stoffkreislaufs so abgepuffert werden, daß sich die Artenzusammensetzung nicht verändert. Resilienz ist ein Maß für die Fähigkeit des Ökosystems, nach Streßsituationen, die zu Verschiebungen der Artenzusammensetzung geführt haben, im Laufe einer Sukzession wieder zur ursprünglichen Artenzusammensetzung zurückzufinden. Die Elastizität wird in starkem Ausmaß von den Bodeneigenschaften bestimmt. Die ökophysiologischen Parameter lassen sich durch Bindungsenergie, Sauerstoffgehalt und Ionenzusammensetzung des Bodenwassers quantifizieren. Die destabilisierende Wirkung der Deposition von Säure und Schwermetallen wird verdeutlicht.

Die Zusammenhänge sind ausführlich behandelt in:

- MATZNER E., ULRICH B., MURACH D., ROST-SIEBERT K., 1984, 1985: Zur Beteiligung des Bodens am Waldsterben. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme 2: 1-21 (1984).
Vgl. auch Forst- und Holzwirt 40: 303-309, Staub- Reinhaltung Luft 45: 278-284.
- ULRICH B., 1985: Interaction of indirect and direct effects of air pollutants in forests. In: (Ed. TROYA-NOWSKI C.): Air Pollution and Plants. Weinheim (VCH): 149-181.
- ULRICH B., 1986: Natural and anthropogenic components of soil acidification. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 149: 702-717.
- ULRICH B., 1987: Stability, elasticity and resilience of terrestrial ecosystems under the aspect of the matter balance. Ecol. Stud. 61: 11-49.
- ULRICH B., 1988: Stabilität, Elastizität und Resilienz von Waldökosystemen unter dem Einfluß saurer Deposition. Forstarchiv: 58: 232-239.
- ULRICH B., 1989: Effects of acidic precipitation on forest ecosystems in Europe. Adv. Environm. Sci. 2: 189-272.

Adresse

Prof. Dr. Dr. h.c. B. Ulrich
institut f. Bodenkunde u. Waldernährung Univ.
Büsgenweg 2
D-3400 Göttingen

Stoffbilanzen in ballungsraumnahen Kiefern-Eichen-Beständen

Andreas Faensen-Thiebes und Reiner Cornelius

Synopsis

Foresters report substantial needle loss by pine trees (*Pinus sylvestris* L.) in the forests of Berlin (West). Air pollution is often regarded as the cause of these damages, though the exact mechanisms of its influence is not known. The central element in the understanding of the effects of gaseous air pollutants, acid deposition and soil acidification is the measurement of input, output and cycling of nutrients and pollutants, and the flux of carbon within the ecosystem. Leaf gas exchange as the key for the carbon budget of the stand, and the distribution of dry matter and minerals in the tree layer, are investigated in the botanical part of an ecosystem analysis in the Berlin forest. Methods and first results are reported here.

Air pollution, carbon budget, leaf gas exchange, pine forest.

1. Einführung

Die Waldschadensinventur in Berlin berichtet von Schäden an Kiefer und Eiche, die sich bei der Kiefer vor allem in einem Nadelverlust bemerkbar machen (MEIERJÜRGEN, LAKENBERG 1985). Das Forschungsvorhaben 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme' nimmt diese Schäden als Ausgangspunkt der Untersuchung der ökosystemaren Zusammenhänge in diesen betroffenen Wäldern (WEIGMANN et al. 1989). Für das zugehörige Teilprojekt 'Photosynthese, Wasserhaushalt, Biomasseproduktion und Pflanzeninhaltsstoffe' ergab sich folgende Aufgabenstellung: Auf der Basis der Bonitierung von Nadelverlusten läßt sich das Schädigungsausmaß nicht befriedigend ökosystemar bewerten aufstellen; dies scheitert bereits an der nicht eindeutig zu beantwortenden Frage nach der 'normalen' Anzahl von Nadeljahrgängen. Es sollten deswegen Parameter gefunden werden, die eine bessere Aussage über den Zustand des Waldökosystems erlauben. Störungen in den Stoffbilanzen sowohl auf der Ebene der Phytozönose als auch auf ökosystemarer Ebene wurden als Parameter gewählt, da Nadelverluste eine veränderte Primärproduktion und somit veränderte Stoffflüsse im Ökosystem bewirken dürften.

Neben dieser genaueren Zustandsbeschreibung des Waldökosystems ist eine Ursachenklärung von zentraler Bedeutung. Wir gingen bei unserem Ansatz davon aus, daß - wie schon früher erläutert (FAENSEN-THIEBES 1987) - bei der Kiefer 2 Schadfaktoren wahrscheinlich sind: I. das Schwefeldioxid, das in Berlin in solchen Konzentrationen anzutreffen ist, die eine Schädigung durchaus wahrscheinlich machen; II. eine deutliche Versauerung des Bodens um ca. eine pH-Einheit in den letzten 30 Jahren, häufig auf Werte um pH 3.5. Daraus leiten sich mehrere Schädigungswege ab, die für den vorzeitigen Nadelverlust der Kiefer Bedeutung haben können:

- Es ist eine direkte Schädigung der Nadel durch SO₂ möglich, wie sie in zahlreichen Gasungsversuchen und im Bereich klassischer Rauchschäden beschrieben wurde (GUDERIAN 1977, DÄSSLER 1981). Die Schäden werden möglicherweise durch die in Berlin ebenfalls nicht unerheblichen Ozonkonzentrationen verstärkt (KERPEN, FAENSEN-THIEBES 1984).

- Die Bodenversauerung führt zu verstärkter Nährstoffauswaschung aus dem Boden, was zu Mangelercheinungen führt (GRENZIUS 1984).
- Dieser Nährstoffmangel kann aber auch durch vermindertes Feinwurzelwachstum infolge zu stark versauerter Böden entstehen; dies führt gleichzeitig zu verminderter Wasseraufnahme bzw. verstärktem Wasserstreß in den Sommermonaten (BLASCHKE 1986). Es ist den Autoren bewußt, daß dies nur einen Ausschnitt aus dem möglichen Wirkungsgefüge darstellt. Vor der Bearbeitung weitergehender Fragestellungen erschien es jedoch sinnvoll, zunächst die aus dem bisherigen Kenntnisstand der speziellen Berliner Situation abgeleiteten zentralen Hypothesen (CORNELIUS et al. 1984, FAENSEN-THIEBES 1987), zu überprüfen.

Für die Untersuchung ergaben sich daraus folgende Fragestellungen :

- Läßt sich neben den natürlichen limitierenden Faktoren eine immissionsbedingte Begrenzung der Assimilationsleistung nachweisen?
- Lassen sich verminderte Assimilationsleistungen auf Grund von schlechter Nährstoff- oder Wasserversorgung feststellen?
- Ermöglicht die Kohlenstoffbilanz auch in Zukunft ein Wachstum der Bestände?
- Wie groß ist der interne Nähr- und Schadstoffumsatz des Bestandes im Verhältnis zu den von anderen Arbeitsgruppen ermittelten Elementeinträgen in das Ökosystem sowie Austrägen durch Auswaschungsvorgänge.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsflächen

Als Versuchsflächen dienen zwei unmittelbar benachbarte Kiefernbestände: ein Altbestand mit 140jährigen Kiefern (*Pinus silvestris* L.) und Stieleichen (*Quercus robur* L.) in der zweiten Baumschicht. Der Jungbestand ist ein 38jähriges Kiefernstangenholz mit wenigen etwa gleichalten Stieleichen und Sandbirken sowie einigen Kiefern-Überhältern. Auf einem etwa 1/4 ha großem Teilstück dieser Fläche wurde eine Kompensationskalkung (WEIGMANN et al. 1989) vorgenommen.

2.2 Gaswechsellmessungen

Die Assimilationsleistung (sowie deren kurz- und mittelfristige Beeinflussung durch Schadgase) wird mit Hilfe einer Gaswechselmeßanlage ermittelt: Es handelt sich hierbei um das System der Firma Walz (KOCH et al. 1968) mit zwei Kammern, deren eine durch mit Aktivkohle gefilterte Luft versorgt wird (Abb.1). Die Werte werden von einem Rechner erfaßt, der zugleich die Anlage steuert. Diese Rechnersteuerung erhöht die Meßgenauigkeit der Anlage, da die Durchflüsse so geregelt werden können, daß die Gasanalysegeräte immer im optimalen Meßbereich arbeiten. Ebenfalls gesteuert wird die Kammertemperatur, was Taupunktunterschreitungen an den Peltierelementen in den Kammern und damit Verfälschungen in den Transpirationswerten verhindern kann. Wasserdampf und CO₂ werden in der gefilterten Luft nachdosiert, da durch die Luftfilterung Verschiebungen in den Wasserdampf- und CO₂-Konzentrationen auftreten können. Dies geschieht mit Hilfe einer CO₂-Mischanlage, eines zweiten Binos sowie Wasserdampfabscheidern. Zum Überprüfen der Übereinstimmung der beiden Absolut-Binos-Geräte wird über den Rechner in bestimmten Intervallen der Gasweg der 1.Meßkammer in der Abb.1 überbrückt und ein Abgleich vorgenommen. Die Kammern selbst und alle unmittelbar mit der Gasanalyse verbundenen Teile befinden sich auf einem Gerüst, mit dessen Hilfe die Kronen von 5 Kiefern des Altbestandes erreicht werden können.

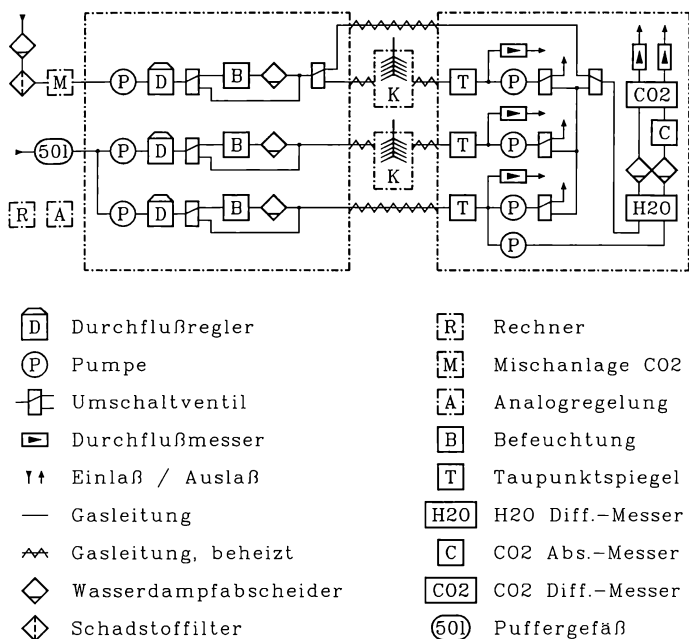


Abb. 1 Gasflußschema der Gaswechselmeßanlage.

Die Kammer 1 erhält mit Aktivkohle gefilterte Luft, die untere Kammer normale Außenluft. (Nähere Erläuterung im Text).

Das Meßkonzept sieht eine Verbindung von 2 verschiedenen Arbeitsschritten vor:

- Nachlaufmessungen, d.h. Messungen bei denen unter den gleichen Bedingungen gemessen wird, wie sie außerhalb der Meßkammer herrschen, und
- Messungen unter 'Laborbedingungen'. Hier können Temperatur, Feuchte, Strahlung und CO₂-Gehalt variiert werden, und so bestimmte Aussagen über die Leistungsfähigkeit des Photosyntheseapparates getroffen werden (LANGE et al.1985). Für die Messungen wird jeweils ein Zweig in der mit gefilterter und in der mit ungefilterter Luft versorgten Kammer eine Woche eingespannt. Dabei wird zunächst 4 Tage im Nachlaufverfahren gemessen, um die Auswirkungen der aktuellen Schadstoffkonzentrationen auf den Gaswechsel zu erfassen. Dies läßt sich aus der Leistungsdifferenz der beiden Kammern erkennen. Da die biologische Streuung nicht unerheblich ist, ist nur mit einer großen Datenmenge eine Aussage möglich.

Die Nettoassimilation wird in Begasungsversuchen sowohl unmittelbar als auch anhaltend gesenkt (SMITH 1981). Letzteres wird im vorliegenden Meßkonzept durch die sogenannten 'Labormessungen' erschlossen: Es werden Licht-, Temperatur-, Feuchte und CO₂-Kurven über Sollwerte geregelt, wobei alle anderen Parameter jeweils im Optimumsbereich gehalten werden. Auch hier erfordert eine sinnvolle Aussage eine große Anzahl von Messungen.

2.3 Biomassebestimmungen

Die Biomassebestimmungen dienen sowohl der Beurteilung der Kohlenstoffbilanz der Bestände als auch der Ermittlung der internen Nährstoff- und Schadstoffkreisläufe des Ökosystems. Untersuchungsobjekte sind die gekalkte und die Kontrollfläche im Kiefernjungbestand und der Altbestand. Der methodische Ablauf der Biomassebestimmungen gestaltet sich wie folgt:

- Ermittlung von Brusthöhendurchmesser und Höhe der Bäume sowie Zuordnung zu sozialen Klassen.
- Aufstellung von Häufigkeitsverteilungen dieser Parameter innerhalb der Bestände und Auswahl repräsentativer Bestandesglieder für eine Fällung.
- Bestimmung der ober- und unterirdischen Biomassefraktionen dieser Probestämme.
- Aufstellung von Regressionsgleichungen der einzelnen Biomassefraktionen zu den erhobenen Bestandesparametern Brusthöhendurchmesser und Baumhöhe.
- Hochrechnung auf die Bestände mit Hilfe dieser Regressionsgleichungen.

Für die Hochrechnungen auf die Biomassefraktionen des Kiefernjungbestandes werden 19 Bäume gefällt. Bei vier von diesen wird das gesamte Wurzelsystem bis zu einem Wurzeldurchmesser von 2 mm ausgegraben. Im Altkiefernbestand beschränkt sich die Probenahme auf 4 Bäume, wobei das Wurzelsystem eines Probebaums quantitativ ausgegraben wird.

Die Bestimmung der oberirdischen Biomassefraktionen der Probestämme erfordert eine zusätzliche auf Hochrechnungen basierende Methode. Das ist notwendig, da nicht die gesamte oberirdische Biomasse getrocknet und gewogen werden kann. Die Hochrechnungen auf die oberirdische Biomasse der Bäume beruhen dabei auf der Wägung von Unterproben und der vollständigen Bestimmung einiger biometrischer Parameter wie Astlänge, Astdurchmesser und Stammdurchmesser in verschiedenen Höhen. Rückmessungen des Triebwachstums ermöglichen zusätzlich, das Längenwachstum der letzten 20 bis 25 Jahre zu bestimmen. Die Aufstellung der Regressionsgleichung erfolgte computergestützt mit Hilfe der multiplen Regression über SPSS+PC. Die unterirdische Biomasse der Probestämme wird vollständig geerntet, gewaschen, getrocknet und gewogen. Als Bezugsgrößen dienen hier sowohl Baum- als auch Flächenbezug. Dazu werden zunächst sämtliche Wurzeln einer Fläche, die der Kronenablotung entspricht, getrennt nach den Wurzeln des Probebaums und Nachbarbäumen beerntet. Danach werden die aus der Fläche der Kronenablotung herausragenden Wurzeln des Probebaums ausgegraben. Die Ernte wird nach Horizonten und Wurzeldurchmesserklassen getrennt. Die in den einzelnen Biomassefraktionen gebundenen Nähr- und Schadstoffmassen werden durch Analyse der jeweiligen Elementkonzentrationen und deren Multiplikation mit der Biomasse ermittelt. Die jährliche Mineralaufnahme der Bestände ergibt sich aus den Wachstumsgrößen für die einzelnen Biomassefraktionen und deren Mineralkonzentrationen unter Berücksichtigung interner Mineralstoffverlagerungen zwischen Nadeln und Stamm. Die jährliche Mineralmassenrückführung zum Boden ergibt sich aus den Werten der Kronenleachings (Bestimmung durch eine andere Arbeitsgruppe) und der Elementzufuhr durch die oberirdische und unterirdische Streu. Die unterirdische Streu wird dabei durch die Bestimmung der Feinwurzelumsatzraten abgeschätzt.

3. Ergebnisse und Diskussion

Die ersten Ergebnisse beantworten bereits einige Teilfragestellungen wie die nach dem Biomasseverhältnis von produzierendem zu verbrauchendem Gewebe, der Nährstoffversorgung der Bäume und den kurzfristigen Auswirkungen der Kompensationskalkung auf die Nährstoffaufnahme.

3.1 Gaswechsellmessungen

In Abb. 2 ist der Tagesgang von Temperatur, Strahlung Assimilation und Transpiration eines 1987er Sonnentriebes einer Kiefer dargestellt. Diese direkt auf dem Rechner erstellten Tagesgänge erlauben nicht nur eine Funktionskontrolle der Anlage durch einen schnellen Überblick über die aktuelle Messung, sondern auch erste Auswertungen der Assimulationsleistung z.B. in Abhängigkeit von der Strahlungsintensität. In Tab. 1 ist die Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsels von der Temperatur und der Strahlung für eine 10tägige Meßperiode aufgetragen; eine maximale Assimulationsleistung von ca. 60 nMol CO₂/gTS von einem Lichtsättigungswert über 1500 µE/m² · s an ist als Mittel der Messungen im August zu erkennen. Unterschiede zwischen den Nadeljahrgängen scheinen sich vor allem durch einen höheren Sättigungspunkt bei den älteren Nadeln bemerkbar zu machen, jedoch lassen sich wegen der zu geringen Parallelenzahlen noch keine gesicherten Aussagen

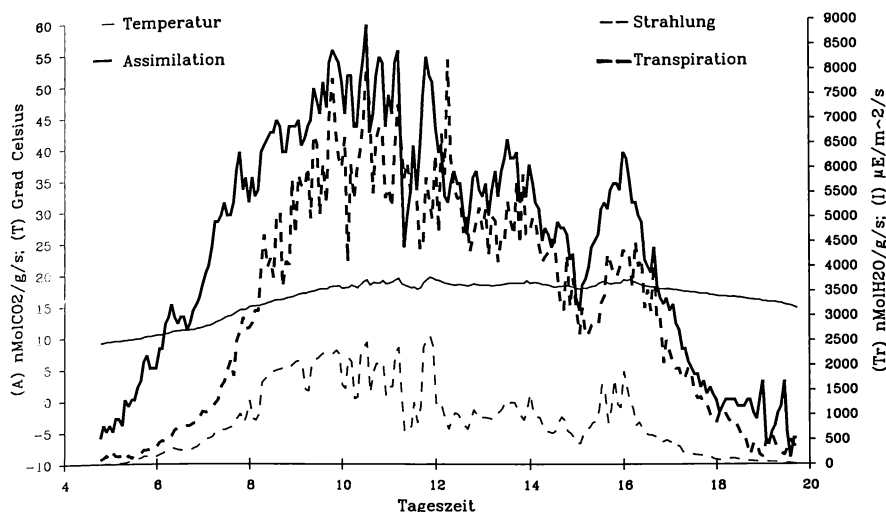


Abb. 2: Beispielhafter Tagesgang von Strahlung (in $\text{E/m}^2 \cdot \text{s}$), Temperatur (in $^{\circ}\text{C}$), Assimilation (in $\text{mMol CO}_2/\text{gTS}$) und Transpiration (in $\text{mMol H}_2\text{O/gTs}$) eines diesjährigen Kiefernlangtriebes.

gen treffen. Dies trifft auch für den Lichtkompensationspunkt zu, der im Mittel bei $35 \mu\text{E/m}^2 \cdot \text{s}$ liegt. Diese Werte gelten nur bei gleichzeitig registrierten, jedoch stark schwankenden Außentemperaturen. Der für Sonnenpflanzen typisch hohe Kompensationspunkt entspricht dem von KÜPPERS et al. (1985) berichteten Werten, die maximale Assimilationsleistung ist etwas höher als die von TROENG u. LINDER (1982) gemessene Leistung.

Tab. 1: Licht- und Temperaturabhängigkeit des CO_2 -Gaswechsels von 0jährigen Kiefernadeln für eine 10tägige Meßperiode vom 7.8.1987 bis 16.8.1987. (Licht in $\mu\text{E/m}^2 \cdot \text{s}$, Temperatur in $^{\circ}\text{C}$, Gaswechsel in $\text{nMol CO}_2/\text{g} \cdot \text{s}$).

		TEMPERATUREN:																							
		9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24								
LICHT:																									
< 3	-5.0	-4.3	-4.3	-5.5	-4.9	-6.1	-6.3	-6.8	-8.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	0.0	-3.0	-4.0	-7.0	-11.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-12.0	-4.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	-4.0	-	-	-1.0	-4.0	-2.0	-4.0	-3.5	-	-7.0	-	-5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-4.0	-	-4.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-7.0	1.0	-4.0	-4.0	-6.0	-4.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-5.0	-1.0	-	-3.0	-	-3.5	-	-2.5	-	-6.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	-3.0	-	-16.0	-10.0	-3.5	-4.0	-9.0	-	-	-	-	-	-4.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-3.0	-3.0	-2.0	-3.3	-2.0	-2.0	-4.0	0.0	-	-5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	-	-4.0	-13.0	-3.7	-4.0	-2.0	-4.5	-2.6	-	-4.0	-	-7.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-1.5	-	-1.5	0.0	-3.0	-1.3	-2.0	-1.0	-	-	-1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40	-	-4.0	-6.0	-0.8	-	-0.8	-1.0	-3.0	-	-3.0	-	-7.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
50	-	-1.0	20.0	0.5	-	1.3	-1.5	-2.7	-2.5	-3.0	-	-6.0	-4.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
63	-	-0.3	4.0	0.0	-	0.2	-0.5	-1.0	-	-2.0	-2.8	-5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
79	-	-1.0	0.0	1.0	-	0.6	0.7	0.0	3.0	0.0	-2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
100	-	1.0	-2.0	2.9	-	2.3	3.4	-0.2	1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
126	-	3.0	2.0	5.8	9.0	4.0	3.8	0.8	1.7	6.0	-	-	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
158	-	6.0	5.7	9.1	7.0	4.3	6.1	-	3.3	4.0	-	6.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
199	-	8.0	4.0	8.8	10.3	7.5	7.8	9.5	4.2	4.7	-	8.0	8.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
251	-	10.0	9.2	11.0	13.5	9.3	9.4	11.0	9.7	9.2	-	11.0	21.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
316	-	-	12.8	10.7	18.2	6.0	13.4	14.3	12.0	14.3	-	15.0	13.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
398	-	-	15.5	17.0	17.6	26.8	17.7	20.8	13.8	15.5	21.5	18.0	18.5	24.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
501	-	-	-	18.8	19.5	29.2	25.0	22.3	19.8	19.9	24.6	-	28.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
631	-	-	-	26.7	24.8	27.3	29.9	28.7	21.4	23.7	27.6	24.0	33.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
794	-	-	-	-	27.5	39.2	32.9	34.8	29.2	29.6	32.0	37.0	33.0	35.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1000	-	-	-	-	31.0	37.7	43.0	38.8	36.8	34.9	35.6	43.0	45.0	46.0	30.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1259	-	-	-	-	-	42.1	44.3	45.1	44.1	39.8	42.0	45.4	-	52.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1584	-	-	-	-	-	43.2	48.3	50.4	47.4	47.4	44.7	51.3	62.0	56.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1995	-	-	-	-	-	-	48.3	47.7	51.6	49.6	55.6	54.2	62.3	57.0	63.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2511	-	-	-	-	-	-	59.3	60.4	61.0	55.0	56.5	65.1	63.8	-	66.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3161	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	57.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Die physiologische Leistungsfähigkeit durch separat ermittelte Lichtkurven, bei denen die anderen Faktoren, also besonders Luftfeuchte und Temperatur im Optimum gehalten werden, gibt Abb. 3 für verschiedene Nadelalter wieder. Obwohl es sich hier bislang um Einzelmessungen handelt, und die Aussagen deswegen noch provisorisch sind, ist trotzdem gut erkennbar, daß die 1987er Nadeln sich von den älteren dadurch unterscheiden, daß sie Lichtsättigung erst bei wesentlich höherer Strahlungsintensität erreichen, wie dies in der Tendenz auch bei den Nachlaufmessungen zu beobachten ist. Der große Unterschied zu den Messungen unter Außenbedingungen besteht in der geringeren Assimilationsleistung und dem niedrigeren Kompensationspunkt. Eine Erklärung bieten die unterschiedlichen Strahlungsquellen: das künstliche Licht der Halogenlampen weist einen wesentlich geringeren Anteil an diffuser Strahlung auf; diese spielt für die in unterschiedlichen Richtungen orientierten Nadeln jedoch eine bedeutende Rolle und verhindert eine direkte Übertragung der jeweiligen Meßwerte.

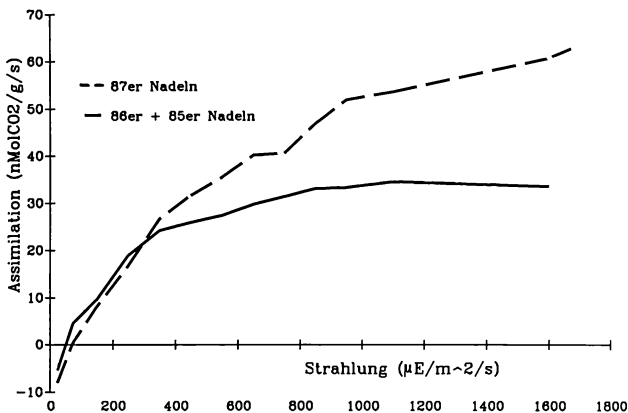


Abb. 3: Lichtabhängigkeit der Nettoassimilation von Nadeln unterschiedlichen Alters bei der Waldkiefer.
Messungen im August 1987 bei 25 °C.

3.2 Biomassebestimmungen

An Hand der bisherigen Biomassebestimmungen im Kiefernstangenholz wird die weitere Kompensationskalkung bewertet. Die Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammengefaßt. Die Werte dieser Biomassebestimmungen repräsentieren auf der unbehandelten Fläche 503

Tab. 2: Biomassefraktionen der gekalkten und der unbehandelten Fläche zu Beginn der Kalkungsmaßnahme im Okt. 86.
Größe der unbehandelten Fläche 2800 m², der behandelten Fläche 2440 m². Angaben in kg TS/Fläche.

Biomassefraktionen	unbehandelt	gekalkt
Äste	1466.8	1733.7
einjährige Nadeln	385.4	342.9
zwei- und dreijährige Nadeln	338.9	290.4
Schaftholz	16992.2	13062.3
Borke/Rinde	1178.2	885.8
Stubben	1466.8	967.1
Wurzeln	2656.4	1408.2

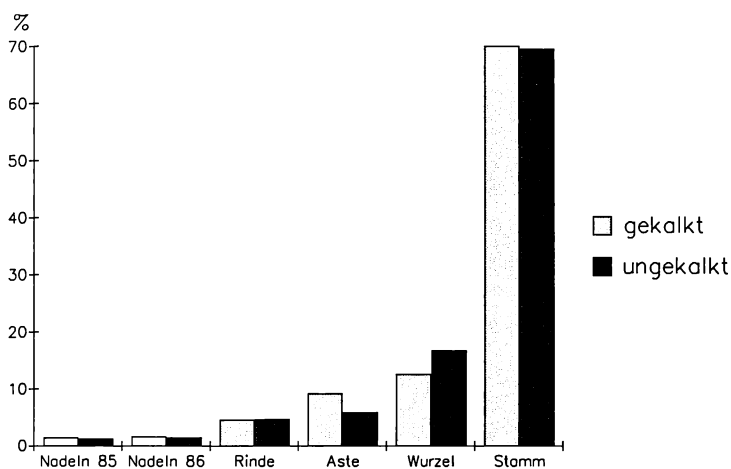


Abb. 4: Prozentuale Verteilung der Biomasse eines 38jährigen Kiefernbestandes.
Rechts: Kontrollfläche, links: Kalkungsfläche zu Beginn der Kalkung.

und auf der behandelten Fläche 467 Bäume. Für die Kohlenstoffbilanz von besonderem Interesse ist dabei das Verhältnis von produzierenden zu verbrauchenden Biomasseanteilen. Abb. 4 stellt die prozentuale Verteilung der Biomassefraktionen in Bäumen auf der gekalkten und der unbehandelten Fläche dar. Der produzierende Anteil liegt auf beiden Flächen lediglich bei 3 %. Dies entspricht dem geringen Benadelungsgrad von nur 2 Jahrgängen zum Zeitpunkt der Aufnahme.

Von den Elementkonzentrationen können bisher die Nadelanalysenwerte mitgeteilt werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 3 zusammengefaßt. Die Differenzen zwischen den Wer-

Tab. 3: Mineralstoffkonzentrationen der Nadeln von *Pinus silvestris* 6 Monate nach einer Kompensationskalkung.
Probenahme Okt. 86. Angaben bezogen auf die TS.

Elemente	2+3jährige Nadeln		1jährige Nadeln	
	unbehandelt	gekalkt	unbehandelt	gekalkt
C %	49.4	52.8	51.3	53.0
N %	1.57	1.82	1.58	1.45
P mg/g	1.38	1.37	1.48	1.45
Cl mg/g	1.87	1.75	1.44	1.60
K mg/g	5.98	5.37	6.29	6.35
Ca mg/g	4.82	4.56	2.60	2.60
Mg g/g	1003	897	872	902
Na g/g	108	110	34	45
Zn g/g	47	56	40	43
Fe g/g	252	254	143	136
Mn g/g	1175	968	602	608
Cd g/g	0.26	0.31	0.29	0.35
Pb g/g	6.1	4.0	2.0	1.4
Cu g/g	5.0	4.6	5.4	4.4
Al g/g	378	372	293	243

ten der behandelten und der unbehandelten Flächen sind durchweg nicht signifikant. Es konnte demnach nach 6 Monaten noch keine Veränderung der Blattspiegelwerte als Folge der Kompensationskalkung nachgewiesen werden. Eine Bewertung der Höhe der Elementkonzentrationen deutet auf keine Mangelversorgung bei den Nährstoffen (FIEDLER et al. 1973), jedoch auf eine überdurchschnittliche Belastung mit Schwefel hin (THEMLITZ 1960).

Publikation Nr.10 aus dem Projekt 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme'. Die dieser Veröffentlichung zugrundeliegenden Arbeiten sind Bestandteil des interdisziplinären Projekts, das als gemeinsames FE-Vorhaben vom Umweltbundesamt und dem Senator für Stadtentwicklung und Umweltschutz Berlin finanziert und in dessen Auftrag durchgeführt wird.

Literatur

- BLASCHKE H., 1986: Einfluß von saurer Beregnung und Kalkung auf die Biomasse und Mykorrhizierung der Feinwurzeln von Fichten. Forstw. Cbl. 105: 324-329.
- CORNELIUS R., FAENSEN-THIEBES A., FISCHER U., MARKAN K., 1984: Wirkungskataster der Immissionsbelastung für die Berliner Vegetation. Landschaftsentw. Umweltforschung 26: 82 S.
- DÄSSLER H.-G.(Ed.), 1981: Einfluß von Luftverunreinigungen auf Vegetation 2.Aufl. Jena (Fischer): 211 S.
- FAENSEN-THIEBES A., 1987: Lassen sich die Ursachen für die Vegetationsschäden in Ballungsgebieten mit Hilfe von Bioindikatoren klären? Verh. Ges. Ökol. 16: 175-180.
- FIEDLER H.J., NEBE W., HOFFMANN F., 1973: Forstliche Pflanzenernährung und Düngung. Stuttgart: 481 S.
- GRENZIUS R., 1984: Starke Versauerung der Waldböden Berlins. Forstw. Cbl. 103: 131-139.
- GUDERIAN R., 1977: Air Pollution. Ecol. Stud. 22: 126 p.
- KERPEN J., FAENSEN-THIEBES A., 1984: Exponierung mit gleichzeitigen Ozon- und Klimamessungen: Tabak BEL W3. Staub-Reinh. Luft:
- KOCH W., KLEIN E., WALZ H., 1968: Neuartige Gaswechselmessanlage für Pflanzen in Laboratorien und Freiland. Siemens Z. 42: 392-404.
- KÜPPERS M., ZECH W., SCHULZE E.-D., BECK E., 1985: CO₂-Assimilation, Transpiration und Wachstum von Pinus sylvestris L. bei unterschiedlicher Magnesiumversorgung. Forstw. Cbl. 104: 23-36.
- MEIERJÜRGEN U., LAKENBERG E., 1985: Der Großstadtwald Berlin. Gartenamt 34: 310-316.
- LANGE O.L., GEBEL J., SCHULZE E.-D., WALZ H., 1985: Eine Methode zur raschen Charakterisierung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit von Bäumen unter Freilandbedingungen - Anwendung zur Analyse "neuartiger Waldschäden" bei der Fichte. Forstw. Cbl. 104: 186-198.
- SMITH W.H., 1981: Air pollution and forests. Berlin/Heidelberg/ New York: 379 p.
- TROENG E., LINDER S., 1982: Gas exchange in a 20-year-old stand of Scots pine. II. Variation in net photosynthesis and transpiration within and between trees. Physiol. Plant. 54: 15-23.
- THEMLITZ R., 1960: Die individuelle Schwankung des Schwefelgehaltes gesunder und rauchgeschädigter Kiefern und seine Beziehung zum Gehalt an den übrigen Hauptnährstoffen. Allg. Forst-Jagdzt. 131: 261-264.
- WEIGMANN G., RENGIER M., MARSCHNER B., 1989: Untersuchungen zur Belastung und Gefährdung ballungsraumnaher Waldökosysteme in Berlin. Verh. Ges. Ökol. 17:

Adresse:

PD Dr. A. Faensen-Thiebes
PD Dr. R. Cornelius
Fachgebiet Botanik
Inst. f. Ökologie TU
Rothenburgstr. 12
D-1000 Berlin 41

Untersuchungen zur Belastung und Gefährdung ballungsraumnaher Waldökosysteme in Berlin

Gerd Weigmann, Manfred Renger und Bernd Marschner

Synopsis

The forests of Berlin (West), dominated by pine and oak, suffer from high air pollution caused by emissions from distant industrial areas and from urban sources of Berlin itself. This special immission load of the forests, the effects on the ecosystem and the regional differences in pollution are studied by an interdisciplinary approach in the research project 'Forest ecosystems close to urban areas' in Berlin. This contribution gives the environmental background, the research concepts and first results of the aspects soil science and soil biology.

Acid deposition, air pollution, ecosystem analysis, forest ecosystems, soil biology, urban ecology.

1. Einführung

In den Berliner Forsten werden seit einigen Jahren verstärkt Schäden an den Hauptbaumarten Kiefer und Eiche festgestellt. Zeitlich fällt dieses Phänomen zusammen mit den zunehmenden neuartigen Waldschäden auf dem Gebiet der Bundesrepublik Deutschland und anderen mitteleuropäischen Ländern (BMFT 1985).

Auch für die Berliner Forsten ist mit einem Komplex von Ursachen und Wirkungsketten zu rechnen, die zu den Schäden führen. Zwei wesentliche Bedingungsfelder unterscheiden jedoch die Berliner Ausgangssituation von der der westdeutschen Schadzentren in den Gebirgen. I. Die Hauptbaumarten sind Eiche und Kiefer, typisch für subkontinental gelegene Sandböden (sonst eher Buchen- und Fichtenforsten). II. Die Hauptursache der neuartigen Schäden wird zwar auch in der Luftbelastung mit Schadstoffen vermutet. Die schadstoffhaltige Luft stammt aber teilweise aus Industriegebieten der DDR und teilweise aus Berlin selbst. (Hauptquellen: Industrie, Kraft- und Heizwerke, Hausbrand, Kfz-Verkehr). Zum mindesten die Stadtluftkomponenten, z.B. wesentlich in Smogzeiten, sind verschiedenen von ferntransportierten Gasen und saurem Regen.

Dadurch wird eine ökologische Studie über die speziellen Schadensursachen in den Berliner Forsten notwendig, die exemplarisch für die Ökosystem- und Schadensforschung im Projekt 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme' ('BallWös') sein könnte. Das Projekt wurde als interdisziplinäres Vorhaben einer Arbeitsgemeinschaft mehrerer Forschungsinstitutionen 1986 begonnen, gefördert und begleitet durch das Umweltbundesamt und den Senator für Stadtentwicklung und Umweltschutz.

2. Entwicklung der Waldschäden in Berlin (West)

Die typischen Kiefern-Eichen-Wälder Berlins stehen auf nährstoffarmen, von Natur aus sauren Böden auf grundwasserfernen Standorten und sind damit an zeitweiligen Klimastreß mit Trockenperioden adaptiert. Frühere Bestandsaufnahmen der Forstämter und re-

Tab. 1: Prozentuale Verteilung der begutachteten Bäume auf die verschiedenen Schadensklassen jeweils im Juni und September.
(repräsentativ für die Gesamtwaldfläche, nach Landesforstamt Berlin)

		1983	1984	1985		1986		1987		
Baumart	Schadstufen	Sept	Juni	Sept	Juni	Sept	Juni	Sept	Juni	Sept
Kiefern	1. ohne Schäden	74	29	22	10	5	9	8	12	12
	2. schwach	24	55	64	68	72	63	56	58	55
	3. mittel	2	16	14	21	22	27	35	29	32
	4. stark geschädigt	-	-	-	1	1	1	1	1	1
Eichen	1. ohne Schäden	92	83	76	60	20	53	38	50	43
	2. schwach	6	15	22	39	72	35	44	37	42
	3. mittel	2	2	2	1	8	12	14	12	14
	4. stark geschädigt	-	-	-	-	-	-	4	1	-

präsentative Waldschadenserhebungen seit 1983, die auf Grund einer Integration verschiedener Methoden unter Einschluß von Kontrollerhebungen und wissenschaftlicher Begleitung als reproduzierbar gelten können (vgl. LAKENBERG 1985), deuten auf eine Zunahme der Schäden, die wiederum auf eine neuartige Schadensursache weisen. Tab. 1 gibt die beobachtete Entwicklung wieder. Die Mehrzahl der Kiefern ist schwach bis mittelstark geschädigt. Die Schadensentwicklung bei Eichen (noch ca. 40% ohne Schadenssymptome) ist stark zunehmend. Daran ist Insektenfraß zwar als natürliche Schadensursache beteiligt; auch nach offizieller Einschätzung ist jedoch die Luftschadstoffbelastung die Hauptursache. Eine Studie von JASIEK et al. (1984) über Kiefern in Berlin stellte unabhängig vom Alter einen zu geringen Benadelungsgrad (ca. 50% vom Optimum) fest, daneben bedenklich hohe Schwefelgehalte (in Nadeln vieler Kiefern), die auf SO₂ als eine Schadensursache weisen. Mangel an Pflanzennährstoffen (Ca, K, Mg) wurde in den Nadeln allgemein nicht beobachtet. Die Symptomatik der Schäden wird in einem gesonderten Teilprojekt erforscht (UBA 1988).

3. Die Immissionsbelastung des Berliner Grunewaldes

Von den flächenhaft belastenden Luftschadstoffen ist das Schwefeldioxid am bedeutsamsten. Auch der Grunewald und andere Forst- und Umlandflächen des Ballungsraums in Berlin (West) sind im Jahresmittel mit 70-80 µg/m³ SO₂ höher belastet als 50-60 µg/m³, was vorläufig als Schadschwellenbereich für die Kiefer gelten kann (IUFRO 1978, nach JASIEK et al. 1984; vgl. auch GUDERIAN 1970). Im Stadtzentrum Berlins liegen die Jahresmittel für SO₂ über 120 µg/m³. Es bleibt abzuwarten, ob sich der leichte Rückgang der mehrjährigen SO₂-Mittelwerte seit 1980 fortsetzt. 2% der Tagesmittelwerte von SO₂ lagen 1976-1980 über 300 µg/m³ in der Grunewald-Region (LAHMANN 1984). Die Reaktion der Waldkiefern in Berlin auf derartige Belastungsspitzen, teils über Tage anhaltend, ist noch nicht geklärt (vgl. FAENSEN-THIEBES, CORNELIUS 1989).

Die flächenhafte NO₂-Immission im Grunewald liegt mit ca. 30 µg/m³ · a NO₂ im Jahresdurchschnitt (LAHMANN 1984 in SENAT 1984/85: 3.03) deutlich unter dem TA-Luft-Grenzwert von 80 µg/m³. Die Belastung im Einflußbereich der Autobahn Avus, die den Grunewald durchkreuzt, ist wesentlich höher.

Blei ist das bedeutendste Schwermetall in den Berliner Forsten. Die flächenhafte Belastung im Grunewald ist nach punktuellen Messungen 1984 mit über 10 mg/m² · a Pb im Staubbiederschlag anzunehmen. Ein Meßpunkt an der Avus wies dabei mehr als 300 mg/m² · a auf (SENAT 1984/85: 3.04; BLUME, HELLRIEGEL 1981). Kiefern und Krautpflanzen sind in Autobahnnähe teilweise hoch bleibelastet (ATRI, BORNKAMM 1984).

Tab. 2: Chemische Kenndaten einer Rostbraunerde im Grunewald.

(Ausgangsgestein: Geschiebesand; Humusform: rohhumusartiger Moder; Bestand: 35jährige Kiefern, Unterwuchs Traubenkirsche; nach MARSCHNER et al. 1987).

Horizont	Tiefe cm	pH CaCl ₂	effektive Aus- tauschkapazität meq/kg	X _{Ca}	X _{Mg} %	X _K	X _{Al}
A _{eh}	0-11	3.4	40.3	22	2	2	58
B _s	12-30	4.0	16.5	7	1	1	79
B _v	31-58	4.3	11.9	13	2	2	72
C	59-90	4.4	5.7	14	6	2	72

Erläuterung: X_{Ca} = %-Anteil von Ca an der Austauschkapazität.

4. Bodeneigenschaften und -belastungen

Der typische Grunewaldboden ist eine grundwasserferne Rostbraunerde auf Geschiebesand (SUKOPP et al. 1980). Tab. 2 zeigt beispielhaft Kenndaten des Bodens einer Fläche des BallWös-Projektes (P in Jagen 63). Die Bodenart ist feinsandiger Mittelsand, mit dünnen Tonbändern unterhalb von 90 cm und schwacher Podsolierung unter der rohhumusartigen Moderauflage. Aus den aufgeführten chemischen Kenndaten ist zu erkennen, daß der Boden über eine geringe Austauschkapazität und Basensättigung verfügt, was insbesondere bei Mg und K im Nährstoffangebot kritisch sein könnte.

Die Kiefern sind an die oligotrophen Bedingungen offensichtlich ebenso angepaßt wie an mäßige Säure (pH um 4). Nach BLUME (1981) ist jedoch eine rezente anthropogene Versauerung der Böden durch Säureeintrag anzunehmen, die stellenweise bis 1 pH-Wert betragen könnte. Die zunehmende Versauerung kann die Nährstoffgehalte der Böden dezimieren. Andererseits werden wesentliche Mengen von Nährstoffen (insbesondere N und Ca) über Immissionen eingetragen, die eine gewisse unnatürliche Eutrophierung bewirken und in noch nicht abschätzbarem Maß das Gleichgewicht der Pflanzennährstoffe zueinander nachteilig beeinflussen können. Die Humusaufgaben und Oberböden im Wald können über 50 mg/kg Blei aufweisen, direkt an der Autobahn sogar bis über 500 mg/kg. Hier ist auch der NaCl-Eintrag aus Auftausalzen von Bedeutung (SUKOPP et al. 1980; SENAT 1984/85: 1.03).

5. Das Konzept des Projektes "Ballungsraumnahe Waldökosysteme"

Verschiedene Berliner Forschungseinrichtungen und Universitätsinstitute sind mit 14 Teilprojekten an dem interdisziplinären Vorhaben beteiligt, organisatorisch und inhaltlich unterstützt durch Abteilungen des Senators für Stadtentwicklung und Umweltschutz in Berlin, das Landesforstamt und andere Institutionen. Es wurden zwei Schwerpunkte gebildet, die sich ergänzende Forschungsansätze verfolgen.

5.1 Schwerpunkt A: Kontinuierliche Untersuchungen an ausgewählten Flächen-ökosystemarerer Ansatz

Nach den bisherigen Informationen kommen als Schadursachen in den Berliner Forsten vor allem der Säureeintrag (SO₂, NO₂) und regional die Schwermetallbelastung in Frage. Die sauren Schadgase können bekanntlich über verschiedene Wege zu Baumschäden führen: über den Boden (Einfluß auf Bodenchemie, Wurzeln, Bodenbiologie); über die

Auswaschung von Nährstoffen aus Blättern und Nadeln; über die direkte Beeinflussung der Photosyntheseleistung und des Wasserhaushaltes von Blättern und Nadeln.

Ziele des Schwerpunkts A mit ökosystemaren Methoden sind deshalb:

- I. Aufklärung der realen Belastung an 3 repräsentativen Waldstandorten
- II. Erforschung der Ursachen für die Schäden an Kiefer und Eiche
- III. Prüfung auf einer Kompensationskalkungsparzelle, inwieweit durch eine Kompensationskalkung erreicht werden kann
 - eine Neutralisation des Säureeintrags,
 - eine Revitalisierung des Bestandes und
 - eine Stabilisierung der Waldökosysteme.

Dies soll durch kontinuierliche Untersuchungen an den folgenden Flächen erfolgen:

Fläche PQ: 140jähriges *Pino-Quercetum* im Jagen 91. Hier liegt auch eine neu installierte Dauermeßstelle des Berliner Luftgüte-Meßnetzes mit aufwendigem Lufthygienemonitoring.

Fläche P : 35jähriger *Pinus*-Jungbestand mit mäßigem Traubenkirschen-Unterwuchs. Teilfläche Pd wurde gedüngt, Teilfläche Pk dient als Kontrolle.

Fläche A : Gemischter Baumbestand unmittelbar neben der Autobahn Avus (speziell als Vergleichsfläche für das Teilprojekt Bodenbiologie).

5.2 Schwerpunkt B: Regionale und rasterbezogene Stichprobenuntersuchungen

An etwa 20 ausgewählten Kleinflächen in Forsten und Stadtparks werden zum Schwerpunkt A vergleichbare Stichprobenuntersuchungen gemacht. Ziele des Schwerpunktes B sind:

- I. Ermittlung der regionalen Immissionsunterschiede an Kiefern- und Eichenstandorten
- II. Regionalisierung der Belastungs- und Schadensparameter über die Berliner Forsten und Parkanlagen
- III. Sanierungskonzept für die Berliner Forsten (zusammen mit Schwerpunkt A).

Das Berliner Forschungsprojekt 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme' soll auf der Basis vorhandener Erkenntnisse (vgl. ULRICH et al. 1979) konkrete Schadursachen, Störungen von Ökosystemfunktionen und Indikatoren zur frühen Schadenserkenennung auffinden helfen. Daneben soll eine möglichst breite Bewertungsbasis für zukünftige Schadensentwicklungen und Sanierungsmaßnahmen gewonnen werden, indem der heutige Zustand ballungsraumnaher Waldökosysteme umfangreich dokumentiert wird. Der Schwerpunkt B soll helfen, die zu erwartenden Schadenshypothesen regional zu überprüfen.

Im einzelnen kann hier nicht auf die zahlreichen Meßprogramme der Teilprojekte und auf die Verknüpfungen eingegangen werden. Exemplarisch soll der Transport und Verbleib von immittierten Stoffen angesprochen werden sowie kurz auf die Unterschiede der gedüngten und ungedüngten Flächen im *Pinus*-Jungforst (Pd, Pk) hingewiesen werden.

6. Der Einfluß einer Kalkdüngung auf Stoffflüsse und Bodenfauna

Auf einer Fläche des Kiefern-Jungbestandes (Pd) wurde im April 1986 eine Kompensationskalkung und Düngung vorgenommen mit 6.1 t/ha Mg-haltigem Kalk und 145 kg/ha Kaliumsulfat in pelletierter Form. Mehrere Teilprojekte bearbeiten mit ihren Methoden den Vergleich zu einer Kontrollfläche (Pk). Durch Kalkung/Düngung wird die folgende Wirkungskette angestrebt:

1. Verminderung der Säurebelastung und Erhöhung der Ca^{++} - und Mg^{++} -Gehalte im Wurzelraum,
2. Verbesserung des Wurzelwachstums und Vergrößerung des Wurzelraums,
3. Aktivierung der 'Bodenwühler' durch veränderte bodenchemische Eigenschaften,
4. Verbesserung der Wasser- und Nährstoffversorgung,
5. Verbesserung des Puffervermögens und Stabilisierung des Ionen-Haushaltes der Nadeln und Blätter durch eine bessere Nährstoff- und Basenversorgung.

Es zeigte sich eine verzögerte pH-Reaktion in der Humusauflage und im Oberboden um mehr als 4 Wochen nach der Kalkung (Abb. 1). Die drastische pH-Erhöhung des O_h blieb erhalten, während sich im A_h -Horizont der pH-Wert nach einem kurzen Hoch um 4 stabilisierte. Die Niederschläge im Berliner Grunewald sind vergleichsweise hoch mit $\text{SO}_4\text{-S}$ und mit Ca angereichert, dementsprechend auch der Bestandsniederschlag (Tab. 3); jeweils über die Hälfte stammt aus dem Kronenbereich und hier wohl überwiegend aus Staub-Depositionen.

In Humuslysimetern, die dicht unter der organischen Bodenauflage installiert sind, wurden im zweiten Jahr nach Kalkung/Düngung noch erhebliche Mengen der zugeführten Elemente (Ca , Mg , K) im Sickerwasser der Düngungsfläche Pd nachgewiesen. Im Jahr der Düngung, 1986, wurden dagegen noch viel höhere Austräge an Ca und K festgestellt (MARSCHNER et al. 1987); der Elementüberschuß wurde also zusammen mit beachtli-

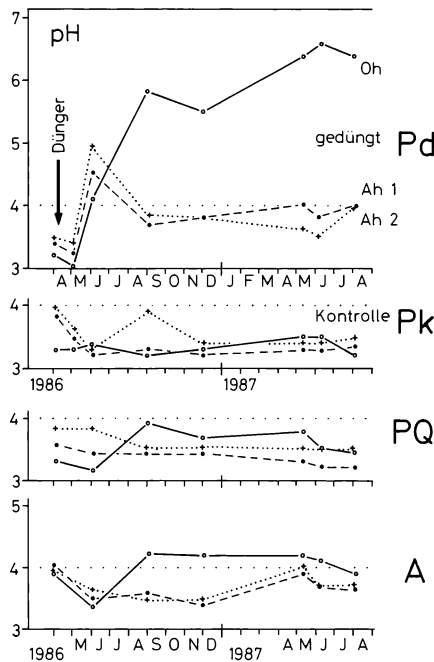


Abb. 1: Die Änderung der Boden-pH-Werte (in CaCl_2) einer Düngerfläche (Pd) in einem Kiefernjungbestand in Berlin (West) im Vergleich zu einer Kontrollfläche (Pk). Horizonte: O_h ; $\text{Ah}_1 = 0\text{-}4$ cm, $\text{Ah}_2 = 4\text{-}8$ cm. Je 4 Parallelen.

Tab. 3: Stoffflüsse 1987 in einem Jungkiefernbestand.

Pk: ungedüngt; Pd: gedüngt.

Elementeinträge mit den Niederschlägen und Sicker Mengen in Humus-Lysimetern in kg/ha.

	im Niederschlag	im Lysimeter-Sickerwasser	
	Pk	Pk	Pd
mm	530	407	402
Ca	27.3	23.1	117.7
Mg	4.4	5.0	8.2
K	16.5	19.5	33.8
Al	4.2	10.1	1.9
SO ₄ -S	55.5	69.6	49.6
NO ₃ -N	9.3	24.1	38.0
NH ₄ -N	12.4	44.9	5.7
H	0.84	0.62	0.02

chen Mengen an NO₃-N, freigesetzt durch düngedingte Mineralisation, nach unten verlagert. Die Austräge von Ca seit der Düngung entsprechen rund 8% der ausgebrachten Kalkmenge, an Mg sind bisher 5% im Sickerwasser erschienen. Dagegen war gedüngter Kalk schon bis Januar 1987 quantitativ in die Schicht mit den Lysimetern ausgewaschen. Wenn nun, wie Tab. 3 ausweist, im Sickerwasser der Fläche Pd 1987 noch 14 kg/ha K mehr als in der Kontrollfläche Pk ausgewaschen wurden, so könnte dies auf erhöhte K-Mineralisation in der organischen Auflage der Pd-Fläche hinweisen. Die N-Mineralisation insgesamt war 1987 auf der Düngefläche verringert, wo sie 1986 infolge der Düngung kurzfristig sehr erheblich erhöht war (MARSCHNER et al. 1987).

Al wird auf der Kontrollfläche Pk in größeren Mengen aus der organischen Auflage ausgewaschen als über die Niederschläge zugeführt, auf der Düngefläche Pd wird jedoch ein Teil des Eintrags festgehalten. Erwartungsgemäß werden SO₄- und H-Ionen als Folge der Kalkung und pH-Erhöhung teilweise festgehalten. Die Deutung der mitgeteilten Elementflüsse sollte die Tatsache berücksichtigen, daß nur die chemisch bedingten Umsetzungen erfaßt wurden, da oberhalb der Lysimeter keine Wurzeln vorhanden waren. Diese hätten sicherlich einen Teil der freigesetzten Nährelemente aufgenommen.

Die Kalkdüngung als Sanierungsmaßnahme auf sauren Waldböden scheint durchaus ambivalent bewertet werden zu müssen: Die beobachtbare pH-Erhöhung geht einher mit Elementfreisetzungen und -auswaschungen sowie starken pH-Gradienten im Boden, die aus ökosystemarer Sicht wohl auch negativ bewertet werden können. Es deutet sich jedoch auch eine Stabilisierung des pH-Werts und der Elementflüsse nach einigen Monaten an.

Die Besiedlung der Forstflächen mit Bodentieren soll hier nur auf grober systematischer Ebene und vergleichend mit anderen Forstökosystem-Untersuchungen behandelt werden. Dazu werden Anmerkungen über die Reaktion der Bodenfauna auf die Düngung gemacht. Der Berliner Kiefern-Eichen-Forst ist pauschal betrachtet nicht geringer mit Bodentieren besiedelt als andere untersuchte deutsche Forsten mit sauren Böden; dies gilt sogar für die Forstsaumfläche A an der Avus (Tab. 4). Dargestellt werden nur Durchschnittswerte für 1986/1987, soweit methodisch vergleichbare Werte aus den zitierten Studien (ELLENBERG et al. 1986, KOLBE et al. 1986) vorliegen.

Tab. 4: Siedlungsdichten pro m² im Berliner Grunewald im Vergleich zu anderen Wäldern.
(Solling: ELLENBERG et al. 1986; Göttinger Wald: SCHAEFER 1982; Burgholz: KOLBE et al. 1986).

	Grunewald Berlin		Solling		Göttingen	Burgholz
	Kiefern	Eichen	Fichten	Buchen	Buchen	Fichten
	A	PQ,Pk,Pd			(Kalk)	
Anzahl x 10 ³ pro m ² aus Bodenproben						
<i>Enchytraeidae</i>	150	34- 78	134	108	20	
<i>Collembola</i>	70	50- 65	68	63	37	47
<i>Oribatida</i>	90 ¹⁾	180- 300 ¹⁾	150	1000	30	
Anzahl pro m ² aus Bodenproben						
<i>Lumbricidae</i>	42	75- 234 ²⁾	1	19/217 ²⁾	235	
<i>Chilopoda</i>	465	51- 64	5	41	241	
<i>Araneida</i>	70	66- 90	323	462	166	
<i>Staphylinidae</i>	36	55- 91	200	100	103	
Anzahl pro m ² aus Boden-Photoekletoren						
<i>Diptera</i>	2400	900-1500	2900	7400	2800	25000
<i>Hymenoptera</i>	700	220- 800	300			64
<i>Thysanoptera</i>	250	500-1000	50			107
<i>Araneida</i>		65- 180	68			89
<i>Staphylinidae</i>		25- 48	50			

Grunewald: A : Forstrand an Autobahn, PQ: Altbestand, Pk: Jungbestand, Kontrolle, Pd: Jungbestand, gedüngt.
¹⁾ ohne juvenile *Oribatida*. ²⁾ gekalkte Flächen.

Für diese Fläche A sind die überraschend hohen Werte für *Enchytraeidae* (Bearbeiter: Heck, Berlin und Römbke, Frankfurt) und für *Chilopoda* bemerkenswert, wenn man die Immissionsbelastung durch Kfz-Verkehr bedenkt; Bodenmerkmale (Mull) könnten hier positiv wirken. Auffällige Unterschiede der 3 Forstflächen PQ (Altbestand) und Pk/Pd (Jungbestand) finden sich nicht, deshalb hier die Zusammenfassung. Allerdings soll der Düng-Effekt auf Pd behandelt werden.

Nur die Regenwurm-Fauna (dominiert von *Lumbricus rubellus* und *Dendrobaena octaedra*) weist schon nach wenigen Monaten im Herbst 1986 eine signifikante Erhöhung der Individuendichte im Vergleich zur Kontrollfläche auf. Auch 1987 bleibt hier die Siedlungsdichte ungefähr doppelt so hoch. Vergleichbare Effekte sind aus dem Solling (SCHAUER-MANN 1987) belegt, auch der Besatz im Göttinger Kalkbuchenwald (SCHAEFER 1982) liegt in ähnlicher Höhe. Andere Gruppen (*Protura*, *Aranea*, *Coleoptera*), von denen eine Reaktion auf Kalkung bzw. pH-Erhöhung bekannt ist, haben in den beiden Untersuchungs-jahren noch nicht signifikant reagiert.

Publikation Nr. 8 aus dem Projekt 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme'.
 Die dieser Veröffentlichung zugrundeliegenden Arbeiten sind Bestandteil des interdisziplinären Projekts, das als gemeinsames FE-Vorhaben vom Umweltbundesamt und dem Senator für Stadtentwicklung und Umweltschutz Berlin finanziert und in deren Auftrag durchgeführt wird.

Wir danken den Mitarbeitern unserer Arbeitsgruppen und der anderen Teilprojekte für die Unterstützung bei der Erstellung des Manuskripts.

Literatur

- ATRI F.R., BORNKAMM R., 1984: Zur chemischen Belastung einiger Pflanzenarten an Berliner Autobahnrandern. Berl. Naturschutzbl. 28: 73-74.
- BLUME H.-P., 1981: Alarmierende Versauerung der Berliner Forsten. Berl. Naturschutzbl. 75: 713-714.
- BLUME H.-P., HELLRIEGEL T., 1981: Blei- und Cadmiumstatus Berliner Böden. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 144: 181-196.
- BMFT (Bundesminister f. Forschung u. Technologie), 1985: 3. Bericht über den Stand der Erkenntnisse zu Ursachen und Auswirkungen der Waldschäden sowie Bewertung der bisherigen Forschungsergebnisse. Bonn: 134 S.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung. Ergebnisse des Solingprojekts 1966-1986. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- FAENSEN-THIEBES A., CORNELIUS R., 1989: Stoffbilanzen in ballungsraumnahen Kiefern-Eichen-Beständen. Verh. Ges. Ökol. 17:
- GUDERIAN R., 1970: Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen dem Schwefelgehalt von Pflanzen und dem Schwefelgehalt der Luft. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz 77: 200-220.
- IUFRO 1978:
- JASIEK J., FAENSEN-THIEBES A., CORNELIUS R., 1984: Schwefelbelastung, Benadelungsgrad und Nährstoffgehalte Berliner Waldkiefern. Berl. Naturschutzbl. 28: 21-27.
- KOLBE W., DORN K., SCHLEUTER M., 1986: Erfassung der Arthropodenfauna und Prüfung ausgewählter Insektentaxa aus zwei Forstbiotopen auf ihre Indikatoreignung. Texte Umweltbundesamt 18.
- LAHMANN E., 1984: Luftverunreinigungen in Berlin (West). Berlin (Senator Stadtentw. Umweltschutz): 87 S.
- LAKENBERG E., 1985: Verknüpfung verschiedener Waldschadenserhebungs- und -analyseverfahren zur Schaffung von Grundlagen für die Ursachen-Wirkungsanalyse am Beispiel Berlins (West). In: Inventorying and monitoring endangered forests. IUFRO conference (Zürich 1985): 247-249.
- MARSCHNER B., FISCHER E., STAHR K., 1987: Kurzfristige Auswirkungen einer Kalkung/Düngung auf den Elementhaushalt einer Rostbraunerde unter Kiefer. Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 55: 381-386.
- SCHAEFER M., 1982: Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. Drosera 1982: 75-84.
- SCHAUERMANN J., 1987: Tiergesellschaften der Wälder im Solling unter Einfluß von Luftschadstoffen und künstlichem Säure- und Düngeeintrag. Verh. Ges. Ökol. 16: 53-62.
- SENAT (Senator Stadtentwicklung Umweltschutz), 1984/85: Umweltatlas Berlin. Teil 1.03: Schwermetalle in Böden und Pflanzen. Teil 3.03: Stickoxide. Teil 3.04: Staubimmissionen und ausgewählte Inhaltsstoffe. Berlin (Sen. Stadtentw. Umweltschutz).
- SUKOPP H., BLUME H.-P., ELVERS H., HORBERT M., 1980: Beiträge zur Stadtökologie von Berlin (West). Landschaftsentw. Umweltforsch. TU Berlin 3: 225 S.
- UBA (Umweltbundesamt), 1988: 2. Jahresbericht zum FE-Vorhaben "Ballungsraumnahe Waldökosysteme". Berlin (UBA).
- ULRICH B., MAYER R., KHANNA P. K., 1979: Deposition von Luftverunreinigungen und ihre Auswirkungen in Waldökosystemen des Solling. Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen, Nieders. Forstl. Versuchsanst. 58: 291 S.

Adresse

Prof. Dr. G. Weigmann
AG Bodenzöologie u. Ökologie
Institut f. Zoologie FU
Tietzenweg 85-87
D-1000 Berlin 45

Prof. Dr. M. Renger
B. Marschner
FG Bodenkunde
Institut f. Ökologie TU
Salzufer 11-12
D-1000 Berlin 10

Streuabbau und Schwermetалldynamik (Pb, Cd) in Blatt- und Nadelstreu in ballungsraumnahen Waldökosystemen

Werner Kratz und Karin Bielitz

Synopsis

Litter containers are used to investigate the decomposition of polluted leaf and needle litter in forest ecosystems close to Berlin (West). Black cherry leaves decomposed faster than hornbeam and oak leaves. After 19 months the black cherry litter lost 85%, hornbeam 58% and oak litter 37% of its biomass. The pine needle litter decomposition ranged between 48 and 51%. In all cases an increase of lead and cadmium content and concentration is remarkable. There was a 3 to 14 fold increase of lead concentration in the forest sites. The cadmium concentration also increased 1.3 to 6.5 fold during litter decomposition. At the edge of a highway a comparison of absolute lead and cadmium litter content from the beginning and end of a period of litter exposure demonstrates a heavy input of lead and cadmium from external sources.

Accumulation, cadmium, decomposition, heavy metals, lead, litter, urban forests.

1. Einführung

Berlin (West) ist mit rd. 2 Millionen Einwohnern auf einer Fläche von 480 km² das größte zusammenhängend bebaute Ballungsgebiet der Bundesrepublik Deutschland. Infolge der hohen Luftbelastung sind bei der Waldschadenserhebung 1986 79% aller Berliner Waldbäume als geschädigt bezeichnet worden (LAKENBERG 1986). *Pinus sylvestris*, die dominante Baumart in vielen Berliner Forsten, zeigte sogar an 92% aller Bäume Schädigungen. Auf Grund dieser dramatischen Situation wurde 1986 das interdisziplinäre Projekt 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme' vom Umweltbundesamt und dem Berliner Senat in das Leben gerufen. Die Zielsetzungen sind:

- I. Charakterisierung des chemischen Belastungsniveaus für repräsentative Forststandorte in Berlin (West)
- II. Erarbeiten der Gründe für die Schädigungen an Kiefern
- III. durch Anlagen von Kompensationskalkungs- und Düngungsflächen herauszufinden, ob es möglich ist,
 - den Säureeintrag zu neutralisieren,
 - eine Revitalisierung der Bäume zu erreichen,
 - eine Stabilisierung des Waldökosystems durchzuführen.

Ein Arbeitsschwerpunkt ist die qualitative und quantitative Untersuchung des Streuabbaus von Blatt- und Nadelarten an verschiedenen Waldstandorten. Die experimentell gefundenen Daten fügen sich dann mosaikartig in ein die Elementflüsse des Ökosystems beschreibendes Modell ein. Im folgenden werden zwei Komplexe vorgestellt:

- I. Wie schnell wird unterschiedliche Blatt- und Nadelstreu unter Ausschluß der Bodenmakrofauna abgebaut?
- II. Wie verändert sich die Konzentration als relatives Maß bzw. die absolute Menge von Schwermetallen in der Bodenstreu während der Dekomposition?

2. Untersuchungsgebiete und Methoden

Durchgeföhrt wurde die Untersuchung auf drei charakteristischen Waldflöhren im Grunewald in Berlin. Die Flöhren liegen auf einem Immissionsgradienten zur Stadtmitte und zur Autobahn Avus und sind somit unterschiedlichen Immissionssituationen mit verschiedener Schadstoffkomposition ausgesetzt. Die Standorte sind:

- P ein 35jöhrriger *Pinus sylvestris/Quercus robur*-Bestand, mit starkem Traubenkirschen- (*Prunus serotina*)-Unterwuchs. Der Standort ist 8 km von der Stadtmitte und 800 m von der Avus entfernt;
- PQ ein 140jöhrriger *Pinus sylvestris/Quercus robur*-Bestand, mit gleicher Entfernung zur Stadt und zur Avus;
- A ein ebenfalls 140jöhrriger *Pinus sylvestris/Quercus robur*-Bestand (direkt an der Avus), jedoch vermischt mit ca. 67jöhrrigen Hainbuchen, Ahornbäumen und Robinien, die im Rahmen des Autobahnbaues gepflanzt wurden.
(Die Avus wird täglich von ca. 25 000 Kraftfahrzeugen befahren.)

Die Böden an den drei Standorten sind Rostbraunerden, der Humustyp Moder bis Mull, das Ausgangsmaterial glaziale Sande mit 10-14% Schluffanteil und 3% Ton. Sie haben eine geringe Kationen-Austauschkapazität und Basensättigung. Der pH-Wert im Oberboden - gemessen in CaCl₂ - beträgt 3.4 - 4.1 (ALAILY et al. 1986). Die Bodenvegetation ist an allen Standorten gering entwickelt.

Streuabbauversuch: Auf dem Forstboden wurden Behälter ausgelegt (Januar 1986), die mit Gaze (1 mm Maschenweite) verschlossen sind. In den Streubehältern sind definierte Blatt- und Nadelmengen aus dem Streujahrgang 1985/86 enthalten, deren Gewichtsverluste und chemische Veränderungen über einen Zeitraum von 30 Monaten ermittelt werden sollen. Im Standort PQ wurde Eichenstreu in Kombination mit Kiefernadelstreu, im Standort P Traubenkirsche mit Kiefernadelstreu und am Avus-Standort Hainbuchen- mit Kiefernadelstreu in die Streuabbaubehälter gegeben.

Die chemische Analytik von Cadmium und Blei der Ausgangs- bzw. jeweiligen Reststreu wird nach nassem Aufschluß der Matrix in konzentrierter Salpetersäure (supra pur Qualität) in geschlossenen Teflongefäßen unter Druck bei 170 °C über atomabsorptionsspektrometrische Methoden (F-AAS, G-AAS) durchgeföhrt.

3. Ergebnisse

3.1 Streuabbau

In den Streudosen wurde eine nach Laubqualität differenzierte Streuabbaugeschwindigkeit festgestellt: Traubenkirschenstreu wird am schnellsten abgebaut, gefolgt von Hainbuche, Kiefer und Eichenstreu (Tab. 1).

Tab. 1: Reststreu (%) in Streuabbaubehältern aus verschiedenen Forststandorten in Berlin (West).
(Gaze 1 mm, Versuchszeitraum 1/86 - 7/87).

Standort	A		PQ		P	
Streutyp	Hainbuche	Kiefernadeln	Eiche	Kiefernadeln	Traubenkirsche	Kiefernadeln
Entnahme-						
termin						
1/1986	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
6/1986	74.4 ± 3.5	77.4 ± 1.9	86.6 ± 2.0	72.7 ± 4.8	39.7 ± 4.9	70.7 ± 3.8
10/1986	57.2 ± 5.7	62.1 ± 3.2	78.6 ± 4.4	58.3 ± 4.2	27.3 ± 4.7	60.7 ± 3.1
12/1986	59.4 ± 13.7	62.6 ± 6.1	70.7 ± 2.0	54.0 ± 3.1	25.1 ± 4.1	57.4 ± 4.2
3/1987	54.0 ± 1.4	54.2 ± 1.6	66.1 ± 4.6	52.3 ± 2.9	19.0 ± 8.4	54.1 ± 2.2
7/1987	41.2 ± 7.8	51.8 ± 2.3	63.0 ± 4.9	53.2 ± 4.9	15.4 ± 3.7	49.1 ± 2.4

3.2 Veränderung der Schwermetallgehalte während des Streuabbaues

Die toxischen Schwermetalle Blei und Cadmium zeigen in allen Standorten eine Konzentrationszunahme, ausgedrückt in µg/g aschefreie Trockensubstanz während der Exposition der Streu im Freiland. Dies gilt sowohl für die Blatt- als auch für die Nadelstreu (Tab. 2). Die Bleikonzentration der Streu steigt in der Blattstreu 12- bis 14.7fach an, die Bleikonzentration der Kiefernadeln erhöht sich nur um das 2.4- bis 3.9fache. Die Cadmium-Konzentration der Blattstreu erhöht sich während der Expositionszeit ebenfalls bis um das 6.5fache. Die Cadmium-Konzentration in der Nadelstreu erhöht sich um das 1.3- bis 3.3fache.

Tab. 2: Blei- und Cadmiumkonzentrationen (µg/g aschefreie Trockensubstanz) von Blatt- und Nadelstreu in Streuabbaubehältern (1 mm Gaze) aus Forststandorten in Berlin (West).
Untersuchungszeitraum 12/85 - 3/87.

Standort Streutyp	A		PQ		P	
	Hainbuche	Kiefernadeln	Eiche	Kiefernadeln	Traubenkirsche	Kiefernadeln
Entnahme-termin						
a) Bleikonzentrationen						
12/1985	58.4 ± 5.8	39.4 ± 4.2	5.0 ± 0.7	8.4 ± 0.1	7.9 ± 1.6	8.4 ± 0.9
6/1986	259.9 ± 19.0	58.3 ± 6.7	28.1 ± 1.9	13.1 ± 2.9	60.5 ± 7.1	14.1 ± 1.1
10/1986	383.2 ± 24.7	86.6 ± 4.7	46.3 ± 1.7	21.2 ± 1.9	82.7 ± 10.3	26.9 ± 1.4
12/1986	448.7 ± 35.4	89.9 ± 5.2	52.3 ± 3.4	21.3 ± 5.8	86.3 ± 4.6	28.0 ± 2.2
3/1987	703.4 ± 31.9	154.9 ± 10.0	73.4 ± 1.1	20.5 ± 2.1	104.6 ± 1.6	24.3 ± 1.0
b) Cadmiumkonzentrationen						
12/1985	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.4 ± 0.1
6/1986	1.1 ± 0.2	0.8 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.7 ± 0.2	0.5 ± 0.1	0.4 ± 0.1
10/1986	2.1 ± 0.1	1.2 ± 0.0	0.6 ± 0.1	0.7 ± 0.1	1.2 ± 0.5	0.8 ± 0.0
12/1986	1.7 ± 0.5	0.9 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.7 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.8 ± 0.0
3/1987	2.6 ± 0.0	1.3 ± 0.3	0.9 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.1 ± 0.1	0.5 ± 0.0

Die Zunahme der Schwermetallkonzentration in der Streu ist jedoch für ökosystemare Stoffflußmodelle immer im Verhältnis zur reduzierten Streubiomasse während der Abbauphase zu betrachten. Die Berechnung der absoluten Schwermetallmassen in µg/Streudo- senfläche im Gegensatz zur relativen Elementkonzentration ist daher von großem Interesse für die Beurteilung des Eintrags in die Versuchsfläche.

Im Standort Avus findet für die untersuchten Schwermetalle in der Streu während der Freilandexposition ein massiver Eintrag statt. So steigt die ursprüngliche Bleimasse der Hainbuchenblätter auf das 3.9fache (Tab. 3), bei den an der Avus ausgelegten Kiefernadeln auf das 1.4fache an. An den weiter im Forst gelegenen Standorten (PQ, P) findet eben-

Tab. 3: Absolute Blei- und Cadmiummassen (µg aschefreie Trockensubstanz) in der Reststreu in den Streuabbaubehältern aus Forststandorten in Berlin (West).
Untersuchungszeitraum 12/1985 - 12/1986.

Standort Streutyp	A				PQ				P			
	Hainbuche		Kiefernadeln		Eiche		Kiefernadeln		Traubenkirsche		Kiefernadeln	
Entnahme-termin	Pb	Cd	Pb	Cd	Pb	Cd	Pb	Cd	Pb	Cd	Pb	Cd
12/1985	233.6	1.4	78.8	0.9	22.4	2.0	15.4	0.8	31.4	0.6	15.4	0.8
6/1986	774.5	3.3	90.4	1.2	97.2	1.8	19.0	1.1	96.9	0.8	19.7	1.0
12/1986	911.5	4.0	112.4	1.1	148.3	1.5	23.0	0.7	86.3	1.0	33.6	1.0

falls eine Zunahme der Bleimasse in der Streu statt. In der Eichenblattstreu kommt es während der einjährigen Exposition sogar zu einer 6.4fachen Erhöhung der Bleimassen. Die Cadmiummasse in der Blattstreu des Avus-Standes erhöht sich in vergleichbarer Größenordnung.

Die jeweilige geringere absolute Zunahme der Schwermetallmassen in der Nadelstreu hat wahrscheinlich einen methodischen Hintergrund. In den Streubehältern wurden die Nadeln getrennt in separate Gazebeutel sandwichartig zwischen zwei Lagen von Blattstreu gelegt. So bildet die obere Streulage einen Schutz gegen externen Eintrag von Schwermetallen an die Nadelstreu. Dies müßte allerdings auch bedeuten, daß die obere Blattschicht in dem Streucontainer erheblich höher mit den vorgestellten Schwermetallen belastet war, was aber nicht untersucht wurde. Die Streubehältermethode setzt uns weiterhin in die Lage, die Veränderungen der absoluten Massen der Schwermetalle in der Streuschicht von Waldökosystemen zu berechnen. Durch intervallweises Auswerten der Veränderung der Reststreu Biomasse und der jeweiligen Konzentration ist dies möglich (Tab. 4).

Tab. 4: Schwermetalldeposition (g/ha·a) in die Blatt- und Nadelstreu an Forststandorten in Berlin (West).
Untersuchungszeitraum 12/1985 - 12/1986.

	A	PQ	P
Pb	664.7	119.4	65.0
Cd	2.5	0.5	0.5

4. Diskussion

Die mit Streuabbaucontainern (aktives Monitoring) gefundene Dynamik der Blei- und Cadmiumkonzentrationen zeigt, daß die Streuanfangsbelastung vergleichbar ist mit Daten aus anderen westdeutschen Untersuchungen (DITTRICH et al. 1987, FANGMEIER et al. 1986). Das gilt auch für die Anreicherung der Schwermetalle während der Dekomposition, die von anderen Autoren mehrfach dokumentiert wurde (u.a. HOPKIN et al. 1986). So fanden FANGMEIER et al. (1986) in einem Eichenkiefernforst im Ballungsraum Frankfurt/Main Anfangskonzentrationen in der *Pinus sylvestris*-Streu von 32.5 mg Pb/kg TG (Avus 39.4 ± 4.2) und 0.35 mg Cd/kg TG (Avus 0.4 ± 0.1).

Die höchsten Schwermetallgehalte im Boden wurden von FANGMEIER et al. (1986) allerdings immer im O_H-Horizont gefunden (103.0 mg Pb/kg TG und 0.84 mg Cd/kg TG). Die Anreicherungsfaktoren O_H/O_L betragen somit für Blei ca. 3.2 : 1 und für Cadmium 2.4 : 1. Wenn man diese Verhältnisse vergleicht mit dem Ansteigen der Schwermetallkonzentrationen in der vorliegenden Studie, so findet man ebenfalls für die Kiefernadeln an der Avus ein Anreicherungsverhältnis von 3.9 : 1 für Blei und 3.3 : 1 für Cadmium während der Abbauphase. Dies läßt den Schluß zu, daß nach einer Abbauphase von 12 Monaten die Kontaminationssituation von Blei und Cadmium in der Streu annähernd der in einem vergleichbaren O_H-Horizont ist.

Die Konzentrationszunahme der untersuchten Schwermetalle in der Reststreu ist erklärbar durch eine veränderte chemische Zusammensetzung der Streu während einzelner Abbauphasen. Durch die mikrobielle Tätigkeit, aber vor allem im Verlauf autokatalytischer Humusbildung wird die Bildung von aliphatischen Strukturelementen und Carboxylgruppen und damit potentiellen Bindungsstellen für Blei- und Cadmiumionen gefördert. ZECH et al. (1987) beschreiben, daß im Verlauf eines dreijährigen Abbaubversuchs mit Kiefernadeln der Anteil von Carboxylgruppen um mehr als das 3fache ansteigt. Dadurch wird die Adsorptionsfähigkeit und die Kationenaustauschkapazität erhöht.

Wie gezeigt werden konnte, erhöhen sich nicht nur die Konzentrationen der Schwermetalle während des Streuabbaus, sondern auch die absoluten Massen, was auf einen externen Eintrag zurückzuführen sein muß. FANGMEIER u. STEUBING (1986) fanden im Ballungsraum Frankfurt durch aktives Monitoring mit *Lolium multiflorum*-Kulturen über einen Zeitraum von 16 Wochen eine geringe Cadmiumdeposition, aber einen hohen Bleieintrag, der zu einer 3fachen Erhöhung des ursprünglichen Bleigehaltes der Gräser führte. In unserer Studie erhöht sich die absolute Bleimasse der Hainbuchenstreu am Avus-Standort über einen Zeitraum von 12 Monaten um 677.9 µg Streucontainerfläche auf das 3.9fache und der Cadmiumgehalt um 2.6 µg Streucontainerfläche auf das 3.0fache (Tab. 3). Hieraus läßt sich eine Blei- bzw. Cadmiumdeposition von 59.9 mg/m² · a und 0.2 mg/m² · a in die Streu errechnen. Der TÜV Berlin (1985) gibt für den Avus-Rand Freilanddepositionen von 316.8 mg Pb/m² · a und 2.4 mg Cd/m² · a an. Die Differenzbeträge von 256.9 mg Pb/m² · a und 2.2 mg Cd/m² · a müßten somit von dem Baumbestand und der Bodenvegetation abgefiltert werden.

Ursachen der erhöhten Umweltbelastung durch Blei im Einflußbereich von Straßen sind hinreichend bekannt und bedürfen hier keiner weiteren Erörterung. Der hohe Cadmiumeintrag am Boden des Avus-Standes wird neben anderen Emittenten (Reifenabrieb etc.) durch Diesel-Kraftfahrzeuge erzeugt. Nach Literaturangaben des UMWELTBUNDESAMTES (1977) enthält Dieselöl zwischen 0.2 - 2.1 mg/kg Cadmium. ZIEROCK (1981) gibt 6-70 ppm Cadmium im Abgas von Dieselmotoren an. Beim Berücksichtigen von Daten des SENATORS für STADTENTWICKLUNG und UMWELTSCHUTZ (1984) für den Verbrauch von Dieselkraftstoff für das Jahr 1980 mit 178.5×10^6 Liter errechnet sich mit den Konzentrationsdaten des UMWELTBUNDESAMTES eine maximale Cadmium-Gesamtemission von ca. 374 kg auf dem Gebiet von Berlin (West).

Das Messen und Bilanzieren der biogenen und toxischen Elementflüsse in ökosystemaren Kompartimenten wie der Streuauflage (O_L, O_H) und dem Oberboden erlauben die Beschreibung des Elementverhaltens, aber auch, das Milieu von Bodenorganismen besser zu charakterisieren. So ist die Chance groß, bei Untersuchungen in der Nähe von Ballungsräumen entlang eines gegebenen Immissionsgradienten Veränderungen in der Bodenbiozönose (WEIGMANN, KRATZ 1987) bzw. an der Leistung dieser Organismen wie z.B. dem Streuabbau (KRATZ 1984) festzustellen.

Die annähernd gleichen Streuabbauraten für die Kiefernadeln (nur diese bilden den Standortsvergleich) auf den Versuchsflächen machen deutlich, daß höhere Blei- und Cadmiumausgangsgelhalte an dem Autobahnstandort (A) keinen Einfluß auf die Abbauprozesse und Zersetzer der ersten Abbauphase haben. Die aus der Literatur bekannten Hemmungen des Streuabbaus in der Nähe von Großemittenten bei meist sehr hohen Schwermetallkontaminationen liegen für Blei in einem Bereich von 1000-2300 mg/kg TG und für Cadmium zwischen 100-900 mg/kg TG (COUGHTREY et al. 1979; ERNST, JOOSSE 1983). Auch TONNER et al. (1985) fanden bei einer Freilanduntersuchung zur Auswirkung von Schwermetallbelastung (Pb, Cd u.a.) auf die Stickstoffmineralisation in Waldböden (Braunerden) eine deutliche Hemmung ab 200 ppm Blei.

Interessant wird allerdings die Beurteilung der Abbauphase in den Jahren 1987 und 1988 sein, wenn sich der jetzige Akkumulationstrend in der Reststreu fortsetzt und die Bleikonzentration in der Kiefernstreu ansteigt. FRIEDLAND et al. (1984) konnten an Standorten des industriefernen Camels Hump Mountain Forest (Vermont, USA) innerhalb eines Versuchszeitraumes von 14 Jahren eine deutliche Anreicherung von Streu feststellen. Die Bleigehalte der organischen Auflagen betrugen 100-200 mg/kg TG bei jährlichen Eintragsraten von 0.3 kg Pb/ha. Wie aus Tab. 4 zu entnehmen ist, fanden wir an der Avus die mehr als 2fache Eintragsrate.

Die dieser Veröffentlichung zugrundeliegenden Arbeiten sind Bestandteil des interdisziplinären Projektes 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme', das als gemeinsames FE-Vorhaben vom UMWELT-BUNDESAMT und dem SENATOR für STADTENTWICKLUNG und UMWELTSCHUTZ finanziert und in deren Auftrag durchgeführt wird. Publikationsnummer 9 aus dem Forschungsprojekt: 'Ballungsraumnahe Waldökosysteme', gefördert durch das UMWELTBUNDESAMT und den SENATOR für STADTENTWICKLUNG und UMWELTSCHUTZ von Berlin (West).

Literatur

- ALAILY F., GRENZIUS, R., RENGGER M., STAHR K., WESSOLEK G., 1986: Soilscares of Berlin (West). Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 50: 1-204.
- COUGHTREY P.J., JONES C.H., MARTIN M.M., SHALES S.W., 1979: Litter accumulation in woodlands contaminated by Pb, Zn, Cd and Cu. Oecologia 39: 51-60.
- DITTRICH B., HERMSDORF U., STEUBING L., ZIERL H., 1987: Biomonitoring zur Ermittlung der Immissionsbelastung im Nationalpark Berchtesgaden. Verh. Ges. Ökol. 16: 333-337.
- ERNST W.H.O., JOOSSE van DAMME E.N.G., 1983: Umweltbelastung durch Mineralstoffe: Biologische Effekte. Stuttgart (Fischer): 234 S.
- FANGMEIER A., STEUBING L., 1986: Cadmium and lead in the food web of a forest ecosystem. In: (Ed. GEORGII H.-W.): Atmospheric pollutants in forest areas: 223-234.
- FANGMEIER A., STEUBING L., GNITTKE J., 1986: Analyse der Schadstoffbelastung verschiedener Kompartimente eines Waldökosystems. Verh. Ges. Ökol. 14: 269-278.
- FRIEDLAND A.J., JOHNSON A.H., SICCAMI T.G., 1984: Trace metal content of the forest floor in the green mountains of Vermont: Spatial and temporal patterns. Water Air Soil Poll. 21: 161-170.
- HOPKIN S.P., HARDISTY G.N., MARTIN M.H., 1986: The woodlouse Porcellio scaber as a biological indicator of zinc, cadmium, lead and copper pollution. Environ. Poll. (B) 11: 271-290.
- KRATZ W., 1984: Zur Wirkung und Verteilung von Cadmiumnitrat in einem ruderalen Ökosystem in Berlin (West). Diss. FU Berlin: 300 S.
- LAKENBERG E., 1986: Berlin (West): Weitere Zunahme deutlich geschädigter Eichen und Kiefern. Forst-Holzwirt 20: 559-560.
- SENATOR f. STADTENTWICKLUNG u. UMWELTSCHUTZ, 1984: Emissionskataster Kraftfahrzeugverkehr für das Belastungsgebiet Berlin. Berlin: 60 S.
- STROJAN C.L., 1978: Forest leaf litter decomposition in the vicinity of a zinc smelter. Oecologia 32: 203-212.
- TONNER G., NECKER U., KUNZE C., 1985: Ökologische Aspekte der Stickstoffmineralisation in Waldböden. Verh. Ges. Ökol. 13: 511-517.
- TÜV Berlin, 1985: Abschlußbericht über die Messungen und Ergebnisse des Immissions-Meßprogrammes Berlin (West) 1984. Techn. Ber. D-85/593: 64 S.
- UMWELTBUNDESAMT, 1977: Berichte 4/77, Luftqualitätskriterien für Cadmium. Berlin: 158 S.
- WEIGMANN G., KRATZ W., 1987: Oribatid mites in urban zones of Berlin (West). Biol. Fertil. Soils 3: 81-84.
- ZECH W., JOHANSSON M.B., HAUMAIER L., MALCOLM R.L., 1987: CPMAS ¹³C NMR and IR spectra of spruce and pine litter and of the Klason lignin fraction at different stages of decomposition. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 150: 262-265.
- ZIEROCK K.H., 1981: Beitrag zur physikalischen und chemischen Charakterisierung der partikelförmigen Emissionen von Dieselmotoren. Diss. TU Berlin.

Adresse:

Dr. W. Kratz und K. Bielitz
AG Bodenzoologie u. Ökologie
Institut f. Tierphysiologie FU
Tietzenweg 85-87
D-1000 Berlin 45

Schadstoffbelastungen von zwei Buchenaltbeständen in Nordhessen: ein Vergleich der Säurebelastung und des Puffervermögens an Standorten über Kalk und über Buntsandstein

Jochen Godt, Monika Weyer und Robert Mayer

Synopsis

In two beech stands, exposed to different levels of SO_2 , input of acidity by precipitation and interception deposition is estimated from flux balances. Exchange of cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ and Mn^{2+}) in foliage contributes to buffering processes and results in leaching of these cations out of the canopy. Stand conditions as well as the amount of acid deposition influence the buffering capacity in the canopy of beech trees.

Acid deposition, beech forest, buffer processes, cation exchange capacity, interception, leaching, soil acidity.

1. Einführung

Die Waldschäden haben in den letzten Jahren stark zugenommen, wobei die in Mitteleuropa weit verbreitete autochthone Baumart Buche z.B. in Hessen in der Altersstufe 60 Jahre zu 43% geschädigt und zu 35% stark geschädigt ist (HESS. LANDESFORSTVERWALTUNG 1987). Die Beteiligung von Luftverunreinigungen an diesem Geschehen ist inzwischen unbestritten (RAT 1983). Hinsichtlich einer Beurteilung der komplexen Wirkungszusammenhänge sind Untersuchungen über das Belastungsniveau, aber auch über Reaktionen des belasteten Ökosystems von besonderem Interesse. Im Rahmen des Projektes, aus dem hier berichtet wird, sollen zwei Buchenaltbestände in Nordhessen auf unterschiedlich gepufferten Standorten hinsichtlich ihrer Säurebelastung und ihres Puffervermögens untersucht werden.

2. Methodischer Ansatz zur Erfassung von Depositionsraten in Waldbeständen

Aus ökosystemarer Sicht ist der Kronenraum von Waldbeständen die erste Systemebene, mit der Luftverunreinigungen interagieren. Eine direkte Bestimmung von Depositionsraten luftgetragener Stoffe im Kronenraum von Waldökosystemen ist auf analytischem Wege nicht durchführbar, da die deponierten Stoffe mit Produkten des internen Stoffkreislaufes des Bestandes (Wurzelaufnahme-Blattauswaschung) vermischt werden. Zur Lösung des Problems schlugen ULRICH et al. (1979) eine systematische Trennung von Niederschlagsdeposition (Deposition bedingt durch Gravitation) sowie Interzeptionsdeposition (Auskämmen von Gasen und feinen Partikeln an Vegetationsoberflächen) vor. Die Bestimmung der Niederschlagsdeposition bereitet meßtechnisch keine Probleme, da diese auf den benachbarten Freiflächen der Bestände mit offenen Niederschlagssammlern erfaßt werden kann. Hingegen kann die Interzeption der hier untersuchten Stoffe H^+ , Ca, Mg, K, Na, Mn, Fe, Cl, S nur auf indirektem Wege über die Kronenraumflüssebilanz (ULRICH et al. 1979, MEIWES et al. 1984, MAYER 1986) berechnet werden. Im Rahmen der Kronenraumflüssebilanz ist eine Trennung von Interzeptionsdeposition und Pufferung inklusive Pflanzenauswaschung möglich. Mit Hilfe dieser Methode kann auch die Stoffdeposition auf räumlich sehr inhomogene Oberflächen (z.B. Waldvegetation) gemessen werden. Zusätzlich ist eine Einschätzung der Reaktion des betrachteten Systems (Pufferung) möglich.

2.1 Untersuchungsstandorte

Die beiden Buchenaltbestände befinden sich in Nordhessen bei Calden (Forstamt Hofgeismar) sowie im Stadtwald der Stadt Hann. Münden. Während der auf Kalkgestein stockende Bestand in Calden als industriefern betrachtet werden kann, befindet sich der Bestand in Hann. Münden in der Nähe eines SO₂-emittierenden Zellstoffwerkes. Für diesen Bereich wurden im Rahmen einer TALuft-Überwachung im Jahre 1985 ein Langzeitwert (I 1) von 105 µg/m³ SO₂ sowie in den einzelnen Planquadraten Kurzzeitwerte von 136-727 µg/m³ SO₂ festgestellt (INHAK 1986). Hiermit wurden für mehrere Planquadrate erhebliche Überschreitungen des Kurzzeitwertes von 400 µg/m³ SO₂ (IW 2) berechnet. Eine Charakterisierung der Bestandesparameter und der Standortverhältnisse ist Tab. 1 zu entnehmen.

Tab. 1: Bestandesdaten der untersuchten Buchenaltbestände.

Forstamt	Hann. Münden	Hofgeismar
Abteilung	55	21/Calden
Oberhöhe (m)	30	33
Alter (Jahre)	115	100
Ertragsklasse	II	I
Bestockungsgrad	1.0	1.0
Humusform	typ. Moder	typischer Mull
Bodentyp	pod. (Parabraunerde)-Pseudogley	tiefgründige, basenreiche Parabraunerde
Ausgangsgestein	Buntsandstein, Lößüberlagerung	Kalkmergelgestein Lößüberlagerung
Schädigungsgrad	0 = 10	0 = 50
nach ROLOFF (1985)	1 = 90	1 = 50
in % (10 Bäume)	2 = 0	2 = 0

2.2 Methoden

Um die bodenchemischen Eigenschaften der beiden Standorte zu charakterisieren, wurden in verschiedenen Bodentiefen im stammfernen Bereich die Kationenaustauschkapazität (AK_e) sowie die relativen Anteile von Kationen an der AK_e untersucht (nähere Beschreibung der Methode siehe MEI-WES et al. 1984). Für die Erstellung der Kronenraumflüssebilanz wurden in den Buchenbeständen mit Hilfe von Niederschlagssammlern (6 Stck./Bestand, 4 Stck./Freifläche, zusätzlich Stammablauf-Messung) in der Zeit von Mai 1985 bis Mai 1987 in einwöchiger (1. Jahr) bzw. zweiwöchiger (2. Jahr) Probenahme die Stoffflüsse im Bestandesniederschlag (Kronentraufe + Stammablauf) sowie der Freiflächenniederschlag erfaßt. Die Proben wurden mit folgenden Methoden analysiert: pH-Wert: Meßstabkette; Kationen: Atomabsorption; Anionen: Ionenchromatographie. Die Kronenraumflüssebilanz wurde entsprechend der bei MAYER (1986) beschriebenen Methode ohne Berücksichtigung der herbstlichen Blattauswaschung berechnet. Mit Hilfe der Einweg-Varianzanalyse (SPSS) wurden Tests auf statistisch sicherbare Unterschiede durchgeführt.

3. Ergebnisse

3.1 Chemische Charakterisierung des Bodenzustandes

In Tab. 2 ist ein Vergleich der Kationenbelegung des Austauschers in Bodenproben aus unterschiedlichen Tiefen der beiden Buchenstandorte dargestellt. Hieraus wird deutlich, daß der podsolige Parabraunerde-Pseudogley in Hann. Münden gekennzeichnet ist durch eine tiefgehende Versauerung (Al-Pufferbereich) mit geringer Basensättigung (%) und hoher Belegung des Austauschers mit Al und Protonen. Selbst im Unterboden ist keine Änderung dieser Situation zu erkennen. In Calden (GLAVAČ et al. 1987) hingegen befindet

sich der Boden im Silikat- und Carbonat-Pufferbereich mit einer hohen Basensättigung (vor allem Ca), die mit der Tiefe zunimmt. Dennoch sind insbesondere im Oberboden nennenswerte Al- und H-Anteile an der AK_e zu verzeichnen, die selbst auf diesem erwartungsgemäß gut gepufferten Standort auf Versauerungsprozesse hinweisen. In Calden beträgt die Kationenaustauschkapazität ungefähr das Doppelte der AK_e in Hann. Münden.

Tab. 2: Bodenkenndaten (austauschbare Kationen und AK_e) im Boden der Untersuchungsstandorte.

Standort	Entnahmetiefe (cm)	Basen-sättigung (%)	pH	H	Al	Fe	XS		Mg	K	Na	AK_e $\mu\text{mol IA/g TS}$
							Mn	Ca % der AK_e				
Hann. Münden	0-10	9	3.9	10	68	1.3	11.1	5.8	1.0	1.7	0.6	50.7
	11-20	8	4.0	9	70	0	13.4	4.1	1.0	2.2	0.4	44.1
	21-30	6	4.1	11	80	0	2.8	2.2	0.8	2.5	0.7	26.3
	31-40	9	4.0	7	74	0.8	8.2	4.7	0.8	2.6	1.3	52.4
Calden	0-10	57	5.1	1.7	23	0.6	18	48	5	3.2	0.9	113
	11-20	49	6.7	3.5	37	0.5	11	39	6	3	0.7	86
	21-30	67	5.2	0.1	22	0.2	11	60	4	2.5	0.9	102
	31-50	95	7.2	0	1.5	0	3	88	4	2.4	0.9	156

* Daten aus GLAVAČ V., et al. (1987).

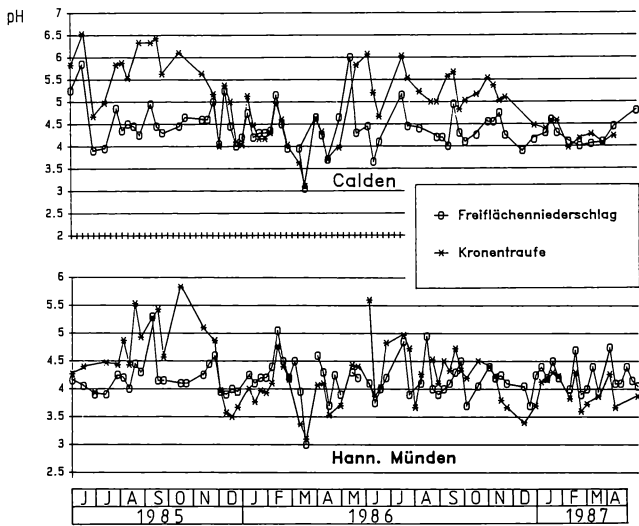


Abb. 1: pH-Werte in Freiflächen- und Bestandesniederschlägen von zwei Buchenaltbeständen.

3.2 Depositionsmessungen

In Abb. 1 ist der jahreszeitliche Verlauf der pH-Werte im Freiflächenniederschlag und in der Kronentraufe in Hann. Münden und in Calden dargestellt. Beim Vergleich der pH-Werte im Freiflächenniederschlag (Durchschnitt in Calden pH 4.3, Hann. Münden pH 4.1) zeigen sich keine auffälligen Unterschiede, während die pH-Werte in der Kronentraufe am Standort Calden (Durchschnitt pH 4.5) statistisch signifikant ($P = 0.05$) höher liegen als in Hann. Münden (Durchschnitt pH 3.8).

Innerhalb der Standorte unterscheiden sich die pH-Werte im Freilächenniederschlag von denen im Bestandesniederschlag vor allem in den Vegetationsperioden, wobei dieser Effekt an dem Standort Calden besonders deutlich ist. Während in Hann. Münden der pH-Wert in der Kronentraufe außerhalb des Vegetationsperiode unter den Wert des Freilächenniederschlages absinkt, nähern sich in Calden in dieser Periode die pH-Werte im Freilächenniederschlag und in der Kronentraufe stark an.

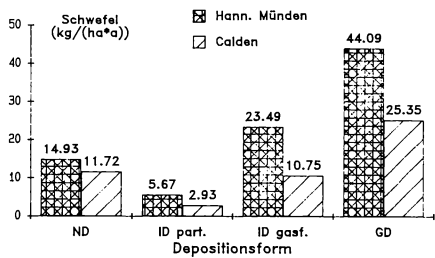


Abb. 2: Freilächenniederschlag (ND), Interzeption partikulär (ID part.) und gasförmig (ID gasf.) sowie Gesamtdosition (GD) von Schwefel.

In Abb. 2 sind die Depositionsraten von Schwefel in den beiden Buchenalbeständen, unterteilt in Interzeptionsdeposition und Gesamtdosition, einander gegenübergestellt. Bei der Niederschlagsdeposition und in der partikulären Interzeptionsdeposition sind keine ausgeprägten Unterschiede zu erkennen. Auffallend erhöht ist hingegen die gasförmige Interzeptionsdeposition (SO₂) in Hann. Münden, was sich auch auf eine deutlich erhöhte Gesamtdosition auswirkt (Unterschiede ebenfalls statistisch sicherbar bei p = 0.05). In Abb. 3 sind die berechneten Gesamtdositionsraten von H⁺ mit der Pufferung sowie der Ca-, Mg- und K-Auswaschung aus dem Kronenraum verglichen. In Hann. Münden wurden mit 2.68 kmol H⁺-Gesamtdosition ungefähr doppelt so hohe Werte wie in Calden ermittelt. Von der Gesamtsäuredeposition werden in Calden ca. 75, in Hann. Münden ca. 57% im Kronenraum abgepuffert. Die Gegenüberstellung der Ca-, Mg- und K-Auswaschung an den beiden Standorten zeigt keine stark ausgeprägten Unterschiede.

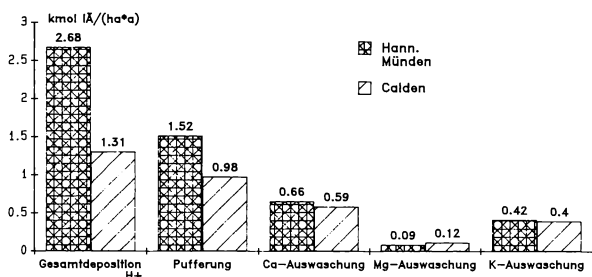


Abb. 3: Gesamtdosition H⁺, Pufferung sowie Ca-, Mg- und K-Auswaschung im Kronenraum.

In Abb. 4 ist die Gesamtdosition von Ca, Mg, K, Na, Mn und Fe in Hann. Münden und Calden mit der Pflanzenauswaschung an diesen Standorten verglichen. Im Verhältnis zur Dosition werden relativ hohe Anteile Mn und K aus dem Kronenraum ausgewaschen. An Hand von Tab. 3 lassen sich die berechneten Gesamtdositionsraten aus Hann. Münden und Calden mit denen aus anderen Untersuchungsgebieten vergleichen. Relativ zur Gesamtdosition wurden in beiden Beständen hohe Mn- und K-Mengen aus dem Kronenraum ausgewaschen. Hinsichtlich der Belastung durch Schwefel- und Protoneneinträge zeichnet sich folgendes Bild ab: Die Schwefelbelastung (Dosition) in Hann. Münden bewegt sich im oberen Drittel der Belastung anderer Buchenstandorte, während sich

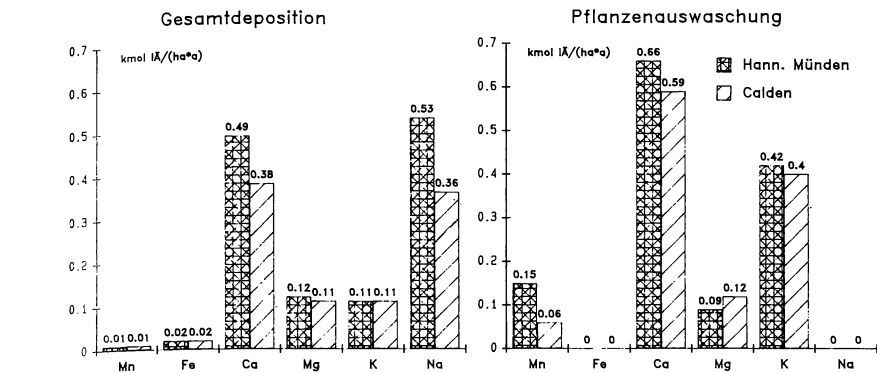


Abb. 4: Vergleich der Gesamtd deposition und Pflanzenauswaschung von Ca, Mg, K und Mn.

Tab. 3: Vergleich von Gesamtd depositionsraten in Buchenalt beständen an Standorten in Norddeutschland.

Standort	Baumart	Jahr	H ⁺	Ca	Mg	K	Na (kg/ha · a)	Mn	Fe	Cl	S	Autoren
Hann. Münden	Buche	1985-1987	2.68	9.72	1.46	4.39	12.12	0.36	0.61	21.72	44.09	(diese Arbeit)
Calden	Buche	1985-1987	1.31	7.63	1.28	4.38	8.21	0.23	0.46	18.73	25.35	(diese Arbeit)
Harste	Buche	1982-1985	1.31	15.0	1.68	3.34	6.65	0.46	0.18	18.42	31.23	BREDEMEIER 1986
Solling B1	Buche	1969-1983	1.90	17.5	3.0	6.7	14.2	0.7	1.5	32.7	50.3	MATZNER et al. 1984
Reinhardswald	Buche	1981-1983									37	BRECHTEL et al. 1986
Göttinger Wald	Buche	1981-1983	1.31	17.8	2.19	6.3	9.7	0.25		24.82	38.72	Meiwes [*] (mdl. Mitt.)
Xanten	Buche	XI/82- X/84	0.50								42	GEHRMANN 1987
Haard	Buche	"	2.20								47	"
Paderborn	Buche	"	1.15								40	"
Glindfeld	Buche	"	1.00								22	"
Monschau	Buche	"	1.35								35	"
Olpe	Buche	"	1.65								41	"
Elberndorf	Buche	"	2.10								48	"
Berlin	Buche	V/81- III/82									40	BRECHTEL et al. 1986
Scheden	Buche	X/83-IX/84								30.25	32.13	SCHULTE 1985

* aus Angaben des Autors berechnet.

Tab. 4: Gegenüberstellung der Pufferung und Pflanzenauswaschung (kmol IÄ/ha · a)

		Calden	Hann. Münden
1)	Pufferung	0.98	1.52
2)	Pflanzenauswaschung		
	Ca	0.59	0.66
	Mg	0.12	0.09
	K	0.40	0.42
	Mn	0.06	0.15
3)	Summe Pflanzenauswaschung	1.17	1.32
4)	Pflanzenauswaschung gelöste org. Anionen	0.28	0.02
	Differenz (1+4)-3	0.09	0.22

die Schwefelbelastung an dem Standort Calden auf einem niedrigen Niveau befindet. Die Protonenbelastung ist am Standort Hann. Münden im Vergleich zu allen anderen Standorten am höchsten, in Calden durchschnittlich.

In Tab. 4 sind die Pufferungsraten den Pflanzenauswaschungsraten (Ca, Mg, K und Mn) gegenübergestellt. Zusätzlich wurde in diese Betrachtung die Pflanzenauswaschung gelöster organischer Anionen mit einbezogen. Die Auswaschung gelöster organischer Anionen ergibt sich aus der Kationen-/Anionenbilanz und der Flüssebilanz entsprechend dem oben beschriebenen Ansatz. Hierbei wurde für das nicht kontinuierlich gemessene NH_4 ein $\text{NH}_4\text{-N} : \text{NO}_3\text{-N}$ -Verhältnis von 1:1 unterstellt (vgl. auch MAYER 1987). Aus dieser Gegenrechnung ergibt sich für beide Bestände eine nicht erklärte Restpufferung von 9% (Calden) bis 14% (Hann. Münden).

4. Diskussion

Wie die vorgestellten AK_e -Werte zeigen, ist der Standort in Hann. Münden als extrem basenarm zu bezeichnen, hingegen verfügt der Boden in Calden über eine relativ hohe Pufferkapazität. Der Standort in Hann. Münden ist zudem geprägt durch eine ungewöhnlich hohe SO_2 -Belastung, während der Standort in Calden nicht durch lokale Quellen belastet zu sein scheint. Vor diesem Hintergrund sind die vorgestellten Ergebnisse zu interpretieren.

ULRICH (1983) und MATZNER (1986) entwickelten ein Modell, mit dem die Pufferung des Säureeintrages im Kronenraum bzw. im Blatt erklärt werden kann (vgl. auch CRO-NAN u. REINERS 1983 sowie COLE u. JOHNSON 1977). Diesem Modell folgend, wird in den Zellwänden der Blätter H^+ gegen Ca^{2+} (Mg^{2+} , K^+ und Mn^{2+}) ausgetauscht, das dann zusammen mit Sulfat ausgewaschen wird. Die Rückladung erfolgt über eine Zufuhr von Ca^{2+} zusammen mit HCO_3^- oder schwachen organischen Säuren über den Transpirationsstrom. HCO_3^- reagiert mit den Protonen zu H_2O und CO_2 . Mit der Abpufferung von Säure im Kronenraum erfolgt eine äquivalente Abgabe von H^+ in die Rhizosphäre, womit die Säurebelastung des Kronenraumes an den Boden weitergegeben wird.

Der in den hier vorgestellten Untersuchungen ermittelte jahreszeitliche Verlauf der pH-Werte in den Bestandesniederschlägen läßt auf den Einfluß der oben beschriebenen Pufferungsprozesse an der Blattoberfläche während der Vegetationsperiode schließen. Offensichtlich führte außerhalb der Vegetationsperioden die Interzeption von SO_2 zu einer starken Versauerung des Bestandesniederschlages, der während der vegetationsfreien Zeit nicht über Kationenaustauschprozesse abgepuffert werden kann. Die Unterschiede in der Pufferleistung (Hann. Münden 57% der Gesamtbelastung, Calden analog 75%) deuten auf einen wesentlichen Einfluß des Standortes auf die Effektivität der Pufferung hin. In Hann. Münden werden trotz geringer Basenvorräte (AK_e) relativ hohe Kationenauswaschungsraten im Kronenraum ($1.32 \text{ kmol lÄ/ha} \cdot \text{a}$) errechnet. Im Verhältnis hierzu wurden in einem ähnlich basenarmen Buchenbestand im Solling (MATZNER 1986) $1.02 \text{ kmol lÄ/ha} \cdot \text{a}$ ausgewaschen. Zusammenhänge zwischen hoher SO_2 -Belastung und Kationenauswaschungsrate deuten sich hier an, wobei in Hann. Münden der geringe Vorrat an mobilisierbarer Basizität im Boden auszureichen scheint, um über die Wurzelaufnahme eine entsprechende Nachlieferung in den Kronenraum zu gewährleisten. Die an beiden Buchenbeständen nicht näher erklärbare Restpufferung ist durch weitere Messungen inklusive einer Abschätzung der N-Eintrags- und Umsetzungsraten zu überprüfen.

Der Gesamtschwefeleintrag in dem Buchenbestand in Hann. Münden liegt im oberen Bereich anderer Buchenaltbestände, die als stark belastet anzusehen sind (z.B. Solling).

Trotz Emittentennähe liegt der Schwefeleintrag nicht höher als an industriiefernen Standorten. Eine Lösung mit einem pH-Wert von 3.8 (dies entspricht dem Durchschnittswert in der Kronentraufe in Hann. Münden) kann im Gegensatz zu Lösungen mit Werten über pH 4.5 nur in stark begrenztem Maße SO₂ absorbieren. Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß in Benetzungswasserfilmen auf Vegetationsoberflächen extrem niedrige pH-Werte auftreten können (GODT 1986), wäre somit plausibel, daß in dem Buchenbestand in Hann. Münden bei einer pH-limitierten SO₂-Aufnahme keine höheren Schwefeldepositionsraten erreicht wurden. Andererseits spricht der hohe Anteil der SO₂-Interzeption am Gesamtschwefeleintrag für eine wesentliche Beteiligung des lokalen SO₂-Emittenten an der Gesamtschwefel- und damit auch Gesamtsäurebelastung.

Für die technische Bearbeitung der Analysen danken wir Frau P. Korte und Frau B. Köhne.

Literatur

- BREDEMEIER M., 1986: Ergebnisse der Messungen auf den Standorten Lüneburger Heide, Spanbeck und Harste. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben B 2: 11-25.
- BRECHTEL H.M., BALAZS A., LEHNHARDT F., 1986: Precipitation input of inorganic chemicals in the open field and in forest stands. Results of investigations in the State of Hesse. In: (Ed. GEORGII H.W.): Atmospheric pollutants in forest areas. Dordrecht (Reidel): 47-68.
- COLE D.W., JOHNSON D.W., 1977: Atmospheric additions and cation leaching in a Douglas Fir ecosystem. Water Resources Res. 13: 313-317.
- CRONAN C.S., REINERS W.A., 1983: Canopy processing of acidic precipitation by coniferous and hardwood forests in New England. Oecologia 59: 216-223.
- GEHRMANN J., 1987: Derzeitiger Stand der Belastung von Waldökosystemen in Nordrhein-Westfalen durch Deposition von Luftverunreinigungen. Forst- Holzwirt (6): 141-145.
- GLAVAC V., JOCHHEIM H., KOENIES H., 1987: Schwermetallgehalte der Böden unterschiedlicher Buchenwaldgesellschaften Nordhessens unter besonderer Berücksichtigung der Einflüsse des Stammablaufwassers. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben.
- GCDT J., 1986: Untersuchung von Prozessen im Kronenraum von Waldökosystemen und deren Berücksichtigung bei der Erfassung von Schadstoffeinträgen - unter besonderer Beachtung der Schwermetalle. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben 19: 265 S.
- HESS. LANDESFORSTVERWALTUNG 1987: Waldschadenserhebung 1987. Wiesbaden.
- INHAK (Inst. f. Umweltschutz GmbH), 1986: Bericht über die im Auftrage des Nieders. Min. f. Bundesangelegenheiten im Raum Hann. Münden in der Zeit vom Januar 1985 bis Dezember 1985 durchgeführten Immissionsmessungen. Bd. 1 u. 2.
- MATZNER E., KHANNA P.K., MEIWES K.J., CASSENS-SASSE E., BREDEMEIER M., ULRICH B., 1984: Ergebnisse der Flüßmessungen in Waldökosystemen. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben 2: 29-49.
- MATZNER E., 1986: Deposition/canopy-interactions in two forest ecosystems of Northwest Germany. In: (Ed. GEORGII H.W.): Atmospheric pollutants in forest areas. Dordrecht (Reidel): 247-262.
- MAYER R., 1986: Verfahren zur Erfassung der Schadstoffzufuhr in Waldökosystemen. Staub - Reinhaltung Luft 6: 267-268.
- MAYER R., 1987: Die Zufuhr von Stickstoff zum Boden durch trockene Ablagerung und mit den Niederschlägen. Arbeitsergebn. Arbeitsgem. ländl. Entw. 3: 13-19.
- MEIWES K.J., KÖNIG N., KHANNA P.K., PRENZEL J., ULRICH B., 1984: Chemische Untersuchungsverfahren für Mineralboden, Auflagehumus und Wurzeln zur Charakterisierung und Bewertung der Versauerung in Waldböden. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben 7: 1-67.
- RAT (Rat von Sachverständigen für Umweltfragen), 1983: Waldschäden und Luftverunreinigungen, Sondergutachten März 1983. Stuttgart/Mainz (Kohlhammer): 172 S.
- ROLOFF A., 1985: Schadstufen bei der Buche. Forst-Holzwirt 40 (4): 130-134.
- SCHULTE A., 1985: Veränderungen bodenchemischer Parameter im Stammablaufbereich von Buchenwaldökosystemen auf Kalk und Basalt. Diplomarbeit Forstwissenschaftl. FB Univ. Göttingen: 123 S.
- ULRICH B., MAYER R., KHANNA P.K., 1979: Deposition von Luftverunreinigungen und ihre Auswirkungen in Waldökosystemen im Solling. Frankfurt a.M. (Sauerländer): 291 S.

ULRICH B., 1983: Interaction of forest canopies with atmospheric constituents: SO₂, alkali and earth alkali cations and chloride. In: (Ed. ULRICH B., PANKRATH J.): Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Dordrecht (Reidel): 33-45.

Adresse

Dr. J. Godt
Dipl.-Met. M. Weyer
Prof. Dr. R. Mayer
Landschaftsökologie
FB Stadt- u. Landschaftsplanung GH
Henschelstr. 2
D-3500 Kassel

Monitoring in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht

Willy Werner, Rüdiger Wittig und Heinz Neite

Synopsis

The results of monitoring immissions by the observation of the so-called trunk base phenomena in beech forests of the Westphalian Bight are presented and compared with those of two other monitoring methods: recording heavy metal accumulation of mosses and repetition of phytosociological relevés. Results from investigations of the trunk base phenomena (differences of Fe + H cation exchange saturation between the soil of trunk base areas and soil only influenced by canopy drip and the exchangeable Pb-content of trunk base areas) and the Pb accumulation of the moss *Mnium hornum* show similar patterns of immission load in the Westphalian Bight: high immissions in the Ruhr area, decreasing immissions with increasing distance from the Ruhr area in east and north directions and increasing immissions with increasing altitude in the adjoining fringe mountains. The results obtained by repetition of phytosociological relevés were less detailed. This, however, does not seem to be a fault of the method itself but results from the fact that the relevé areas were not selected to monitor effects of air pollution but to classify vegetation. The combined investigation of trunk base phenomena of beeches and heavy metal accumulation of mosses is a suitable method monitoring immissions in larger areas. Nevertheless, attention should also be paid to observation of permanent plots and root investigations.

Beech forests, changes in species composition, heavy metal accumulation, monitoring, mosses, root depth of the herb layer, soil acidification, trunk base.

1. Einführung

Unter passivem Biomonitoring versteht man im allgemeinen die Beobachtung von Veränderungen bzw. Abweichungen von der Norm bei freilebenden Organismen als Zeichen einer Streßwirkung (SCHUBERT 1985). Neben dieser Reaktion lebender Organismen auf die Umweltbedingungen wird in der vorliegenden Arbeit auch die Beobachtung eventueller Veränderungen von Ökosystemkleinstrukturen oder Ökosystemkompartimenten als Monitoring angesehen. Oft sind mit Hilfe solcher Ökosystemkleinstrukturen Veränderungen besser nachzuweisen als mit Organismen, die sich veränderten Lebensbedingungen in gewissen Grenzen anpassen oder ausweichen können.

Veränderungen oder Abweichungen sind nur feststellbar, wenn Vergleichsbedingungen bekannt sind. Hierbei kann es sich um die 'normalen' Standortsbedingungen bzw. um die 'normale' Artenzusammensetzung handeln, die aber beide keine Konstanten darstellen und deshalb nur durch langfristige Messung und Beobachtung in ihrer Variabilität ermittelt werden können. Meist sind die Beobachtungszeiträume aber bisher so kurz, daß eine vollständige Beurteilung der Varianz und somit der 'Normalität' nicht möglich ist. Aus diesem Grund muß vorerst auf relative Einstufungen zueinander und die Beobachtung zeitlicher Trends zurückgegriffen werden.

Mit dem Ziel, derartige relative Einstufungen vorzunehmen und eventuelle Trends zu registrieren, werden seit 1983 von der Abteilung Geobotanik der Universität Düsseldorf verschiedene Monitoring-Verfahren in Buchenwäldern, insbesondere in der Westfälischen

Bucht und ihrer engeren Umgebung, angewandt. Die vorliegende Arbeit behandelt in erster Linie die Ergebnisse der Untersuchung von Stammfußphänomenen und vergleicht diese mit denen anderer Monitoring-Verfahren.

2. Material und Methoden

2.1 Das Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden in der Westfälischen Bucht und deren Randgebirgen durchgeführt, wobei insbesondere die Flattergras-Buchenwälder und in den Randgebirgen die *Melico*- und *Luzulo*-Fageten Berücksichtigung fanden. Nähere Informationen über die Probeflächen finden sich hinsichtlich der Westfälischen Bucht bei WERNER u. WITTIG (1986) sowie WITTIG u. WERNER (1986) und für den Teutoburger Wald bei NEITE (1987).

2.2 Methoden

2.2.1 Bodenchemische Untersuchungen und Messung des Blei-Eintrages im Stammfußbereich

Für die Untersuchung der Stammfußphänomene wurden die austauschbaren Kationen in den Böden der Bestandesmitte und Stammfußbereiche (jeweils die oberen 0-5 cm des A_h-Horizontes, 10 Parallelen pro Standort; Termine der Probenahme: Westfälische Bucht im Juni 1983, Teutoburger Wald im September 1984, Eggegebirge im April 1986) mit Hilfe einer 1n NH₄Cl-Lösung extrahiert und am AAS bestimmt (MEIWES et al. 1984a). Die austauschbaren H-Ionen wurden mit Hilfe eines FORTRAN-Programmes unter Berücksichtigung des pH-Werts und der Al-Konzentration des Extrakts berechnet. Die Gesamtgehalte von Pb wurden nach Aufschluß mit Königswasser am AAS bestimmt. Die Angaben zum Pb-Eintrag mit dem Stammablaufwasser beziehen sich auf Mittelwerte von fünf Bäumen mittlerer soziologischer Stellung pro Station. Das Volumen des Stammablaufwassers wurde mit Kippwaagen gemessen und auf die Kronenprojektion der Bäume bezogen (MEIWES et al. 1984b).

2.2.2 Sonstige Monitoring-Verfahren

Die Methoden einiger anderer, von der Abteilung Geobotanik zusammen mit den oben genannten Untersuchungen angewandter und im Rahmen dieser Arbeit diskutierter Monitoring-Verfahren sind in den in Kap. 3.2 zitierten Originalarbeiten angegeben.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Stammfußphänomene

Als Stammfußphänomen werden im allgemeinen Veränderungen des Bodens und der Vegetation im Versickerungsbereich des Stammablaufwassers im Vergleich zu Bereichen verstanden, die nur durch die Kronentraufe erreicht werden. In Buchenwäldern stellt die Untersuchung der Versauerung und der Schwermetallakkumulation im Versickerungsbereich des Stammablaufwassers der Buche (Stammfußbereich) im direkten Vergleich mit Bodenbereichen, die ausschließlich durch die Kronentraufe beeinflusst werden (Bestandesmitte), eine geeignete Methode zur kumulativen Erfassung der Immissionsbelastung dar (GLAVAC et al. 1985, WERNER et al. 1987).

3.11 Versauerungserscheinungen

KOENIES (1982), JOCHHEIM (1985) und NEITE (1987) beurteilen an Hand der Differenzen der Basensättigung zwischen Stammfußbereich und Bestandesmitte und der daraus resultierenden pH-Werte die Säurebelastung von Buchenwaldstandorten. Diese Parameter sind jedoch in ihrer Eignung zur Beurteilung größerer Regionen nur eingeschränkt brauchbar und nur dann anzuwenden, wenn ursprünglich zumindest ähnliche Verhältnisse in der Säure-Neutralisationskapazität (SNK) des Ausgangsgesteins der Bodenbildung vorhanden waren (ULRICH 1986). Als ein sicherer Indikator für eine Säurebelastung im Stammfußbereich hat sich die Differenz der (Fe + H)-Sättigungsanteile an der Austauscherbelegung der Böden zwischen Stammfußbereich und Bestandesmitte erwiesen (JOCHHEIM 1985, NEITE 1987). Besonders in stark versauerten Stammfußbereichen, in denen die Basensättigung kaum weiter absinkt (Gleichgewicht von Baseneintrag und -austrag mit dem Stammablaufwasser) und das Aluminium in tiefere Bodenschichten verlagert wird, wird eine Zunahme der Austauscherbelegung an H- und Fe-Ionen beobachtet (NEITE 1987). Die Versauerungserscheinungen im Stammfußbereich sind aus den erörterten Gründen nur für Standorte auf mehr oder weniger einheitlichem Bodenmaterial vergleichbar. Dies trifft für die untersuchten Flattergras-Buchenwaldstandorte zu, die auf relativ einheitlichen pleistozänen Lößablagerungen zu finden sind (WERNER, WITTIG 1986).

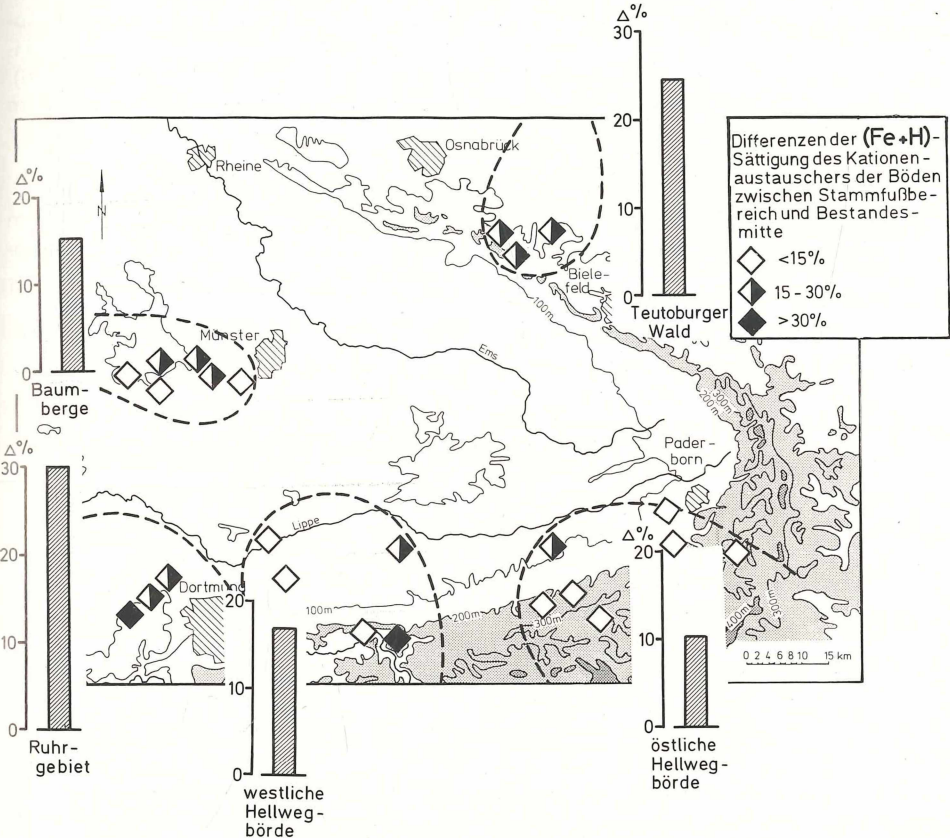


Abb. 1: Mittelwerte der Differenzen der (Fe + H)-Sättigung des Kationenaustauschers der Böden zwischen Stammfußbereich und Bestandesmitte in den Flattergras-Buchenwäldern der Westfälischen Bucht.

Die Untersuchungen zeigen, daß die Versauerungserscheinungen nicht einheitlich in der Westfälischen Bucht verteilt sind, sondern regional differenziert werden können (Abb. 1). Es bietet sich daher an, die Untersuchungsflächen gemäß ihrer räumlichen Verteilung in fünf Gruppen zusammenzufassen: Ruhrgebiet, westliche Hellwegbörde, östliche Hellwegbörde, Baumberge und Teutoburger Wald. Diese Gruppenbildung entspricht etwa der naturräumlichen Gliederung.

Die Unterschiede in der Sättigung an (Fe + H)-Ionen zwischen Stammfußbereich und Bestandesmitte sind im Ruhrgebiet am höchsten (Abb. 1). Hier betragen sie im Mittel mehr als 30% der Austauscherbelegung, während sie nach Osten hin (westliche Hellwegbörde) abnehmen und in der östlichen Hellwegbörde die niedrigsten Differenzen erreichen. Eine mittlere Stellung, ähnlich wie in der westlichen Hellwegbörde, nehmen auch die Unterschiede nördlich des Ruhrgebietes, in den Baumbergen (Differenz im Mittel 15-30%), ein. In den Lößbuchenwäldern des Teutoburger Waldes steigt die Differenz in der (Fe + H)-Sättigung wieder an (Differenz im Mittel 15-30%), erreicht aber nicht ganz die Werte des Ruhrgebietes.

3.12 Schwermetall-Akkumulation

Ähnlich wie die Versauerung ist auch die Schwermetallbelastung an Hand der Differenz der Gesamtgehalte in den Böden der Stammfußbereiche und Bestandesmitte abzuschätzen (GLAVAČ et al. 1986, GLATZEL et al. 1986, WERNER et al. 1987). Für die Abschätzung der Immissionssituation eignet sich insbesondere Blei, da es gegenüber pH-Wert-Absenkungen weitgehend unempfindlich reagiert (HERMS, BRÜMMER 1980). Ebenfalls ist eine Mobilisierung durch niedermolekulare organische Substanzen im Stammfußbereich gering.

Aus neueren Arbeiten von GLAVAČ et al. (1985) und WERNER et al. (1987) geht hervor, daß in industriefernen Gebieten mit geringen Immissionen keine Akkumulation von Pb im Stammfußbereich festzustellen ist. Das bedeutet, daß die Akkumulation von Schwermetallen kein spezifischer Prozess für Buchenwaldstandorte, sondern nur bei Luftverunreinigung zu finden ist. Blei wird bereits bei geringer Luftverschmutzung im Boden der Stammfüße angereichert, auch wenn noch keine Versauerungserscheinungen im Boden nachweisbar sind.

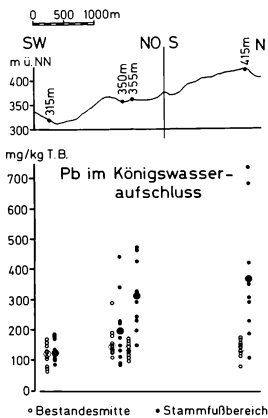


Abb. 2: Höhengradient der Gesamtbleigehalte in den Böden (0-5 cm des Ah) der Stammfußbereiche und der Bestandesmitte gleichaltriger Buchenwälder (100-120jährig) im Eggegebirge. Kleine Kreise: Meßwerte; große Kreise: Mittelwerte.

In den Mittelgebirgen ist ein Anstieg der Pb-Akkumulation mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel festzustellen (Abb. 2; vgl. auch GLAVAČ 1986). In einem Transekt im Eggegebirge, der von 315 m ü.d.M auf 415 m ü.d.M ansteigt, werden vier Stationen gleichaltriger Buchenbestände (100-120jährig) untersucht. Während der Gesamtbleigehalt in den Bestandesmitten auf allen Höhenstufen im Mittel bei ca. 100 mg Pb/kg Trockenboden liegt und eine geringe kleinräumige Streuung der Einzelwerte aufweist, steigen die Mittelwerte und die Streuung der Gesamt-Bleigehalte im Versickerungsbereich des Stammablaufwassers mit zunehmender Höhe an (Abb. 2). Der großen Streuung der Gesamtbleigehalte im Stammfußbereich wird vermutlich die unterschiedliche Ausgestaltung des Kronenraumes sowie die Stellung des Einzelbaumes im Bestand und damit die individuelle Interzeptionsfähigkeit der einzelnen, zufällig ausgewählten Bäume zugrunde liegen.

Die Höhenabhängigkeit der Pb-Anreicherung im Stammfußbereich ist eine Folge des größeren Blei-Eintrages mit zunehmender Höhe. Mit steigender Höhenlage nimmt das Volumen des Stammablaufwassers, bedingt durch höhere Jahresniederschlagssummen und häufigere Nebellagen nur geringfügig zu. Die mittlere Pb-Konzentration (gewichtetes Mittel von September 1986 bis Juli 1987) im Stammablaufwasser steigt hingegen an (Abb. 4). Dies kann, wie auch GLAVAČ (1986) vermutet, auf einen erhöhten Luftdurchsatz in höheren Lagen zurückzuführen sein.

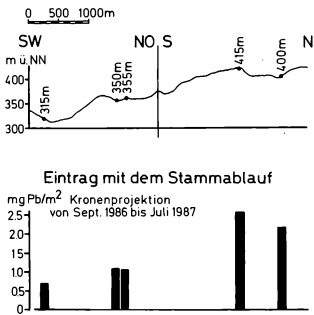


Abb. 3: Blei-Eintrag mit dem Stammablaufwasser von Buchen in mg Pb/m² Kronenprojektion von September 1986 bis Juli 1987 entlang eines Höhengradienten im Eggegebirge.

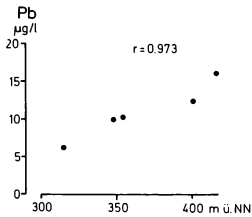


Abb. 4: Abhängigkeit der Pb-Konzentration im Stammablaufwasser (gewichtetes Mittel von September 1986 bis Juli 1987) von der Höhe über dem Meer. (r: Korrelationskoeffizient).

In Abb. 5 sind die NH₄Cl-extrahierbaren Pb-Gehalte im Stammfußbereich und in der Bestandesmitte sowie die pH(CaCl₂)-Werte im Stammfußbereich angegeben. Die Darstellung spiegelt nicht allein die Pb-Einträge, sondern gleichzeitig die versauerungsbedingte Freisetzung von austauschbaren Pb-Ionen aus mineralisch oder organisch gebundenen Vorräten im Stammfußbereich wider. Abb. 5 kann daher als eine Karte der Gesamtimmisionsbelastung angesehen werden. Sehr hohe austauschbare Bleigehalte im Stammfuß-

bereich sind im Ruhrgebiet, dem vermutlichen Ausgangspunkt der Emissionen zu finden. Die besondere Eintragslage dieser Region zeigt sich allerdings auch darin, daß bereits in der Bestandesmitte so hohe Gehalte an austauschbarem Blei zu finden sind, wie sie in dieser Höhe in keiner Region sonst auftauchen. Hierbei kann es sich nicht allein um einen pH-Wert-Effekt handeln, da die pH-Werte im Vergleich zu den anderen Regionen sogar geringfügig höher sind (Abb. 5). Die Gehalte nehmen nach Osten und Norden hin mit zunehmender Entfernung vom Ruhrgebiet ab. In den höheren Lagen des Teutoburger Waldes sind hohe Gehalte, vergleichbar mit denen im Ruhrgebiet zu finden. Ein gleiches Belastungsmuster mit hohen Immissionen im Ruhrgebiet, sinkenden Immissionen mit zunehmender Entfernung vom Ruhrgebiet und erneutem Anstieg mit steigender Höhe im Teutoburger Wald fanden SCHWELA u. RADERMACHER (1985) entlang eines Transektes mit Hilfe von Bioindikatoren, IRMA- und Staubbiederschlagsmessungen.

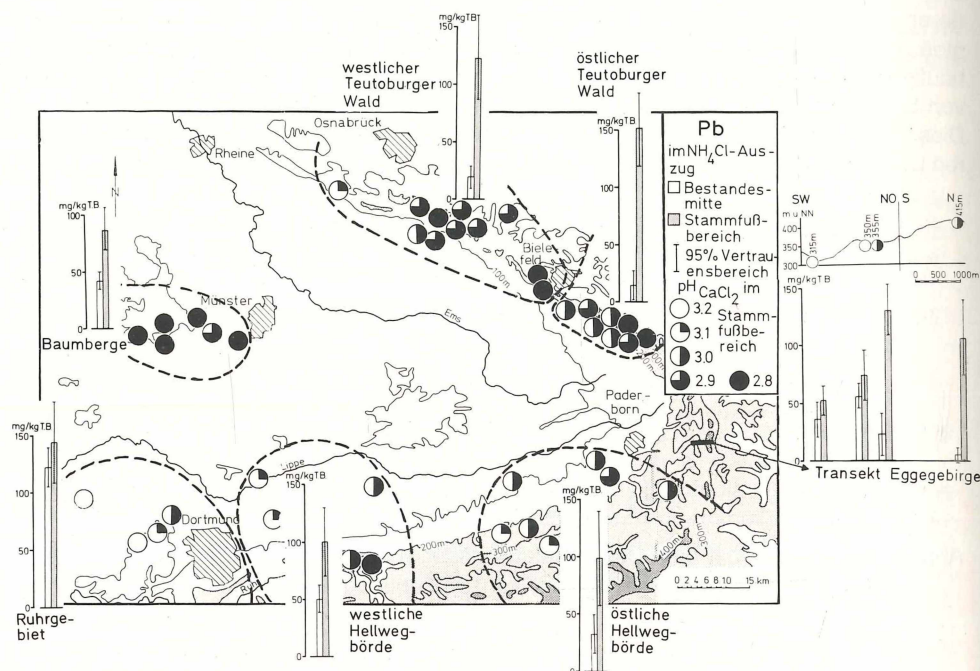


Abb. 5: Mittelwerte und Vertrauensbereiche der Bleigehalte im NH_4Cl -Auszug von Böden im Stammfußbereich und der Bestandesmitte (jeweils 0-5 cm des A_h) sowie der $\text{pH}(\text{CaCl}_2)$ -Werte im Stammfußbereich in Buchenwäldern unterschiedlicher Regionen der Westfälischen Bucht. (Nach Angaben aus WITTIG u. WERNER 1986 sowie NEITE 1987).

- ### 3.2 Vergleich der Ausprägung der Stammfußphänomene mit den Ergebnissen anderer Biomonitoring-Verfahren
- #### 3.2.1 Schwermetallakkumulation von Moosen

Die von CLEMENT et al. (1989) mitgeteilten Schwermetallgehalte des Sternmooses (*Mnium hornum*) zeigen deutliche Parallelen zur Ausprägung der Stammfußphänomene. Allerdings sind die Abstufungen weniger deutlich. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, daß den Moosen im Vergleich zu den Stammfüßen eine erheblich kürzere Akkumulationszeit zur Verfügung steht. In unserem Fall wurde bei der Probenahme sogar nur grünes Materi-

al berücksichtigt, welches bei *Mnium hornum* in einer Vegetationsperiode aufwächst, so daß die Akkumulationszeit also geringer als ein Jahr ist.

3.22 Nachweis von Veränderungen in der Krautschicht durch Wiederholungsaufnahmen

WITTIG et al. (1985) fanden bei einem Vergleich der Artenzusammensetzung der Krautschicht der Flattergras-Buchenwälder der Westfälischen Bucht aus dem Jahr 1983 mit der aus dem Jahr 1976 eine Abnahme der mit Hilfe der Zeigerwerte nach ELLENBERG (1979) berechneten mittleren Reaktionszahl. Das auf eine Zunahme der Häufigkeit von Säurezeigern und eine Verringerung der Häufigkeit von Kalkzeigern zurückzuführende, also auf Versauerung hindeutende Phänomen, läßt innerhalb der Westfälischen Bucht keinerlei regionale Differenzierung erkennen. Dies bedeutet aber nicht notwendigerweise, daß das Biomonitoring-Verfahren der Wiederholungsaufnahme weniger empfindlich ist, als die oben dargestellten. Vielmehr ist zu bedenken, daß der Flattergras-Buchenwald der Westfälischen Bucht bereits zum Datum der Erstaufnahme eine deutliche regionale Differenzierung aufwies (höherer Anteil der bereits Säurezeiger enthaltenden *Lonicera periclymenum*-Variante im Ruhrgebiet, höherer Anteil der basiphilen *Lamiastrum galeobdolon*-Variante am Gesamtbestand des Flattergras-Buchenwaldes in den ruhrgebietsferneren Bereichen). Da die Erstaufnahme durch BURRICHTER u. WITTIG (1977) nicht zu Zwecken des Biomonitorings sondern zu pflanzensoziologisch-systematischen Zwecken erfolgte, wurde bei der damaligen Auswahl der Aufnahmeflächen nicht auf regionale Repräsentativität sondern auf Typenreinheit geachtet. Aus diesem Grunde können die Wiederholungsaufnahmen verständlicherweise keine regionale Differenzierung ergeben.

4. Schlußfolgerungen

Unter den hier vorgestellten Beispielen liefert die Beobachtung der Stammfußphänomene insgesamt gesehen das detaillierteste Bild. Allerdings ist zu bedenken, daß die Versauerungserscheinungen im Stammfußbereich nur unter der Voraussetzung, daß eine ursprünglich gleiche Säure-Neutralisationskapazität der Böden vorhanden war und eine gleiche Bewirtschaftungsweise der Wälder durch den Menschen erfolgt ist, interpretierbar sind. Nur unter den genannten Voraussetzungen darf nämlich davon ausgegangen werden, daß ein regional unterschiedlicher Eintrag an Säuren im Laufe einer Baumgeneration auch zu regional unterschiedlichen Differenzen zwischen der Austauschersättigung der vom Stammablaufwasser und von der Kronentraufe beeinflussten Bodenbereiche führt.

Wie gezeigt, läßt sich die Akkumulation von Blei vom Stammfußbereich im Vergleich zur Bestandesmitte, gemessen an den Differenzen im Gesamtbleigehalt, sehr gut mit Eintragungsmessungen (Stammablaufwasser) in Einklang bringen. Die Veränderungen des Bodenchemismus im Stammfußbereich im Vergleich zur Bestandesmitte sind allerdings nicht dazu geeignet, die aktuelle Immissionsbelastung zu kennzeichnen, sondern spiegeln die Wechselwirkungen zwischen den Bäumen und den Immissionen im Lauf einer ganzen Baumgeneration wider. Aus den bereits in Kap. 3.21 genannten Gründen liefert das Verfahren 'Schwermetallakkumulation von Moosen' im Vergleich zur Untersuchung der Stammfußphänomene ein etwas weniger differenziertes Bild. Allerdings hat die Untersuchung der Moose den Vorteil, daß man Wälder unterschiedlicher Böden miteinander vergleichen kann, da Moose die Schwermetalle vorwiegend aus der Atmosphäre aufnehmen (LÖTSCHERT et al. 1975). Demgegenüber steht jedoch wiederum der Nachteil, daß keine Moosart durchgängig in allen Buchenwaldtypen vorhanden ist. Im Falle endohydrischer Moose (wie *Mnium hornum*) ist außerdem noch nicht sicher geklärt, ob nicht doch eine Bleiaufnahme aus dem Boden möglich ist.

Daß die Beobachtung der Veränderung der Artenzusammensetzung der Krautschicht mit Hilfe von Wiederholungsaufnahmen sich in dem hier angestellten Vergleich als die am wenigsten empfindlichste der angewandten Monitoring-Methoden erweist, liegt nicht in der Methode an sich begründet, sondern beruht auf der Auswahl der Flächen bei der Erstaufnahme. Da ältere pflanzensoziologische Aufnahmen allerdings in den wenigsten Fällen zum Zwecke des Biomonitorings, sondern vielmehr ausschließlich zu systematischen Zwecken angefertigt wurden, dürfte eine Regionalisierbarkeit nur selten möglich sein.

5. Ausblick: Weiterführende Untersuchungen

Die oben beschriebenen Wiederholungen pflanzensoziologischer Aufnahmen haben den Nachteil, daß auf Grund der relativ groben Schätzskala Populationsschwankungen erst relativ spät erkennbar sind. Dauerquadratuntersuchungen bieten demgegenüber den Vorteil, daß auch kleinere Veränderungen erfaßt werden. Aus diesem Grunde wurden von der Abteilung Geobotanik der Universität Düsseldorf im Jahre 1983 in einigen Waldgesellschaften Dauerquadrate mit dem Ziel angelegt, Schwankungen in der Präsenz und Mächtigkeit von Krautschichtarten zu beobachten. Der bisher vierjährige Beobachtungszeitraum erscheint allerdings noch zu kurz, um einen Vergleich mit den anderen Monitoring-Verfahren zu erlauben. Immerhin lassen sich aber bereits folgende Trends aufzeigen: Mit

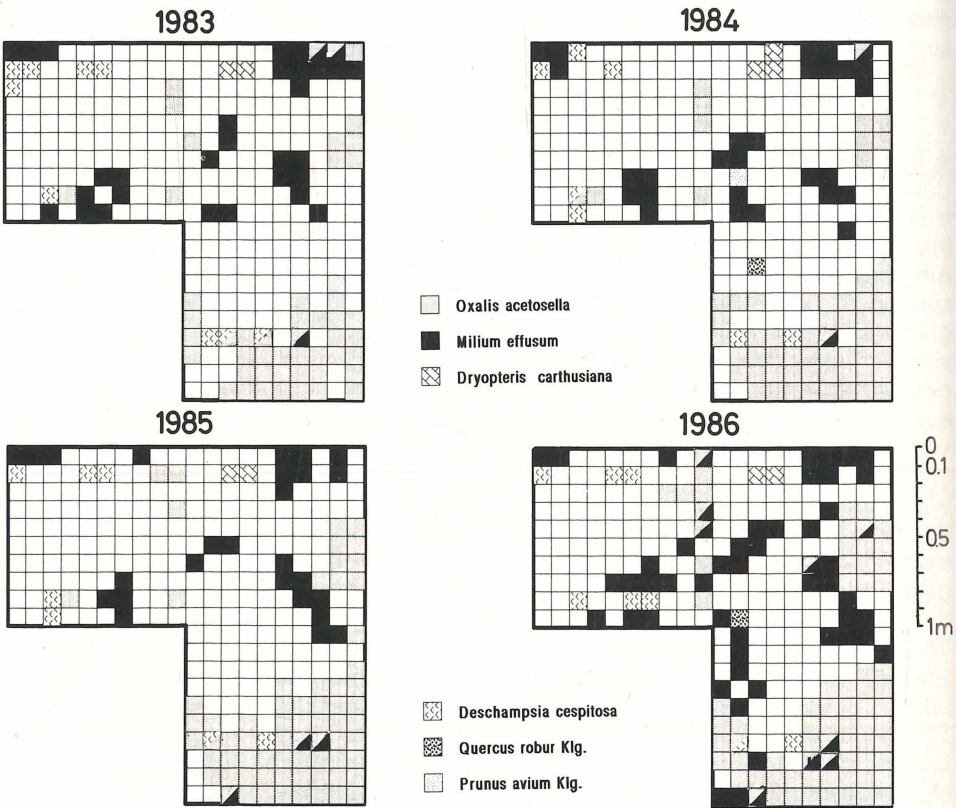


Abb. 6: Veränderung der Präsenz der Arten auf einer ausgewählten Dauerbeobachtungsfläche (Gerstholz bei Lippstadt, Kleinquadrat Nr. 59; 3 m²) im Flattergras-Buchewald in den Untersuchungsjahren 1983-1986.

Ausnahme einiger Baumkeimlinge und Therophyten treten einzelne Individuen nicht willkürlich in den verschiedenen Jahren an unterschiedlichen Stellen auf, sondern erobern nur angrenzende 10x10 cm-Raster oder ziehen sich daraus zurück (Abb. 6). Eine von Jahr zu Jahr beständige Ausbreitungstendenz zeigen im Flattergras-Buchenwald die Humuswurzler *Oxalis acetosella* und *Milium effusum*.

Es ergibt sich die Frage, ob hier Beziehungen zu den Ergebnissen von WITTIG et al. (1987) und MEYERCORDT et al. (1989) zu sehen sind, die positive Korrelationen zwischen der maximalen Wurzeltiefe von *Milium effusum* und den pH-Werten, der Ca-Sättigung des Austauschers und dem Ca/H-Verhältnis in der Bodenlösung sowie negative Korrelation mit der Al- bzw. Fe-Sättigung im A_h-Horizont feststellten. Die Beantwortung dieser Frage ist unseres Erachtens nur mittels weitgehenderer Untersuchungen möglich.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Abteilung Geobotanik der Universität Düsseldorf mit finanzieller Unterstützung des Gesamtverbandes des Deutschen Steinkohlebergbaus (GVSt) Essen durchgeführt.

Literatur

- BALLACH H.J., GREVEN H., WITTIG R., 1985: Biomonitoring in Waldgebieten Nordrhein-Westfalens. Staub Reinhalt. Luft 45: 567-573.
- BALLACH H.J., ELLING W., GREVEN H., WITTIG R., 1986: Studies on biocoenoses, individual organisms and deposition rates in the Egge mountains, an area heavily affected by forest decline. In: (Ed. GEORGII H.W.): Atmospheric pollutants in forest areas: 235-246.
- BURRICHTER E., 1973: Die potentielle natürliche Vegetation in der Westfälischen Bucht (Erläuterungen zur Übersichtskarte 1:200 000). Siedlung und Landschaft in Westfalen (Münster) 8: 58 S.
- BURRICHTER E., WITTIG R., 1977: Der Flattergras-Buchenwald in Westfalen. Mitt. flor.- soz. Arbeitsgem. N.F. 19/20: 377-382.
- CLEMENT M., WERNER W., 1989: Schwermetallgehalte von Mnium hornum in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht. Verh. Ges. Ökol. 17: 549-555.
- ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobot. 9: 122 S.
- GLÄTZEL G., KAZDA M., LINDEBNER L., 1986: Die Belastung von Buchenwaldökosystemen durch Schadstoffdeposition im Nahbereich städtischer Ballungsgebiete: Untersuchungen im Wienerwald. Düsseldorfer Geobot. Kolloq. 3: 15-32.
- GLAVAČ V., JOCHHEIM H., KOENIES H., RHEINSTÄDTER R., SCHÄFER, H., 1985: Einfluß des Stammablaufwassers auf den Boden im Stammfußbereich von Altbuchen in unterschiedlich immissionsbelasteten Gebieten. Allg. Forstzeitschrift 40: 1397-1398.
- GLAVAČ V., 1986: Die Abhängigkeit der Schwermetalldeposition in Waldbeständen von der Höhenlage. Natur Landschaft 61: 43-47.
- HERMS U., BRÜMMER G., 1980: Einfluß der Bodenreaktion auf Löslichkeit und tolerierbare Gesamtgehalte an Nickel, Kupfer, Zink, Cadmium und Blei in Böden und kompostierten Siedlungsabfällen. Landw. Forschung 33: 408-423.
- JOCHHEIM H., 1985: Der Einfluß des Stammablaufwassers auf den chemischen Bodenzustand und die Vegetationsdecke in Altbuchenbeständen verschiedener Waldgesellschaften. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen 13: 225 S.
- KOENIES H., 1982: Über die Eigenarten der Mikrostandorte im Fußbereich der Altbuchen unter besonderer Berücksichtigung der Schwermetallgehalte in der organischen Auflage und im Oberboden. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen 9: 288 S.
- LÖTSCHERT W., WANDTNER R., HILLER H., 1975: Schwermetallanreicherung bei Bodenmoosen in Immissionsgebieten. Ber. Dt. Bot. Ges. 88: 419-431.
- MEIWES K.J., KÖNIG N., KHANNA P.K., PRENZEL J., ULRICH B., 1984a: Chemische Untersuchungsverfahren für Mineralboden, Auflagehumus und Wurzeln zur Charakterisierung und Bewertung der Versauerung in Waldböden. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen 7: 1-67.

- MEIWES K.J., HAUHS M., GERKE H., ASCHE N., MATZNER E., LAMERSDORF N., 1984b: Die Erfassung des Stoffkreislaufes in Waldökosystemen - Konzept und Methodik. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen 7: 68-139.
- MEYERCORDT J., WERNER W., WITTIG R., 1989: Untersuchungen zur Bewurzelung von Arten aus der Krautschicht von Flattergras-Buchenwäldern der Westfälischen Bucht. Verh. Ges. Ökol. 17: 347-352.
- NEITE H., 1987: Untersuchungen über Veränderungen in den Buchenschürzen der Kalk-Buchenwälder des Teutoburger Waldes. Diss. Bot. 108: 85 S.
- RÜHLING A., TYLER G., 1973: Heavy metal deposition in Scandinavia. Water, Air and Soil Pollution 2: 445-455.
- SCHUBERT R., 1985: Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. Stuttgart (Fischer): 327 S.
- SCHWELA D., RADERMACHER L., 1985: Untersuchungen zur Belastung durch Luftverunreinigungen in quellenfernen Gebieten mittels Bioindikatoren, IRMA- und Staubniederschlagsmessungen. Staub Reinhalt. Luft 45: 284-287.
- ULRICH B., 1986: Natural and anthropogenic components of soil acidification. Z. Pflanzenern. Bodenk. 149: 702-717.
- WERNER W., WITTIG R., 1986: Die Böden des Flattergras-Buchenwaldes der Westfälischen Bucht. Abh. Landesmus. Naturk. Münster 48(2/3): 317-340.
- WERNER W., VENANZONI R., WITTIG R., 1987: Trunk base phenomena in italian beech forests. - A comparison with Central European conditions. Acta Oecol./Oecol. Pl. 8(22): 359-374.
- WITTIG R., BALLACH H.J., BRANDT C.J., 1985: Increase of number of acid indicators in the herb layer of the Millet-Grass-Beech-Forest of the Westphalian Bight. Angew. Bot. 59: 219-232.
- WITTIG R., WERNER W., 1986: Beitrag zur Belastungssituation des Flattergras-Buchenwaldes der Westfälischen Bucht - Eine Zwischenbilanz. Düsseldorfer Geobot. Kolloq. 3: 33-70.
- WITTIG R., NEITE H., MEYERCORDT J., 1987: Begünstigung säureliebender Arten in mitteleuropäischen Buchenwäldern. Wiss. Beitr. Univ. Halle-Wittenberg 46: 58-69.

Adresse

Dr. W. Werner	Prof. Dr. R. Wittig	Dr. H. Neite
Geobotanik	Bot. Inst. Univ.	Abteilung Geobotanik Univ.
FB III Univ.	Postfach 111932	Universitätsstr. 1
Postfach 3825	D-6000 Frankfurt	D-4000 Düsseldorf
D-5500 Trier		

Auswirkungen von Kalk- und Stickstoffdüngungsmaßnahmen auf den CO₂- und H₂O-Gaswechsel von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) im Solling

Walter Stickan

Synopsis

During the past years general compensation liming has been increasingly employed to reduce the negative effects of forest soil acidification. To investigate the effects of these measures on a beech forest ecosystem one experimental plot was selected and fertilized once by a high dose of dolomite lime. This plot is situated in the immediate vicinity of a beech stand (B1 research area of the IBP, 'Sollingprojekt') which was intensively investigated during the past 20 years. On a second plot an annual fertilization with ammonium sulfate was carried out to investigate the effect of nitrogen deposition on the beech forest ecosystem. The effects of these treatments on gas exchange were analyzed with a portable steady-state-porometer. On three trees per stand measurements were taken of the CO₂- and H₂O- gas exchange rates of leaves under natural conditions as well as under controlled light conditions with an artificial light source in order to determine the photosynthetic capability. At the same time continuous measurements of gas exchange of leaves in the sun and shade crown of a beech tree on the B1 area were carried out using a field laboratory equipped with temperature and humidity controlled cuvettes. A correlation was found between photosynthetic capability and the leaf conductance for water vapour. The leaf conductance strongly depends on the irradiation. Although the cation supply of the limed beech was improved, there was no difference in photosynthetic capability between the beeches of the limed plot and control plot at the same rate of leaf conductance, i. e. same stomatal opening. This behaviour of beech is discussed against the background of their ecological distribution. On the plot with ammonium sulfate fertilization the photosynthetic capability was reduced. The conductivity to liquid water in the root/leaf pathway (hydraulic flow) was calculated from daily patterns of evapotranspiration and leaf water potential. This parameter was also reduced. The result was associated with the observed reduction in fine root biomass and a decreased interconnection with mycorrhizal fungi.

Carbon dioxide gas exchange, compensation liming, *Fagus sylvatica*, hydraulic flow, leaf water potential, soil acidification, stomatal behaviour, water gas exchange, water use efficiency.

1. Einführung

Die ersten beobachteten Schadsymptome im Zusammenhang mit dem Auftreten 'neuartiger Waldschäden' betrafen vor allem die Nadelbaumarten (SCHÜTT et al. 1983; NIESSLEIN, VOSS 1985). In den letzten Jahren ist jedoch auch an den Laubbaumarten eine dramatische Zunahme von Schädigungen zu beobachten (OTTO 1984). Davon betroffen ist besonders die Buche (*Fagus sylvatica* L.), die forstwirtschaftlich eine bedeutende Rolle spielt.

Im Sollingprojekt des IBP wurden von Ende der sechziger bis Mitte der siebziger Jahre grundlegende Erkenntnisse über Energie- und Stoffflüsse verschiedener Waldökosysteme gewonnen (ELLENBERG et al. 1986). Aus diesen mehrjährigen Meßreihen leitete

ULRICH (1982, 1989) Hypothesen über mögliche Ursachen der beobachteten Schadphänomene ab: Danach bewirken die anthropogenen Säureinträge eine zunehmende Verarmung des Bodens an basischen Kationen. Die gleichzeitig abnehmende Pufferfähigkeit des Bodens führt darüber hinaus zu einer Destabilisierung des Waldökosystems.

Um dieser negativen Entwicklung mit kurzfristig wirksamen Mitteln gegenzusteuern, wird von forstlicher Seite vielerorts mit oberflächlich aufgetragenen Kompensationskalkungen experimentiert (ULRICH 1982; ULRICH, MATZNER 1983; BAUER 1984). Dies geschieht, obwohl die ökosystemaren Folgen dieser Maßnahmen noch nicht ausreichend bekannt sind.

Als Beitrag zur Klärung der Wirkung von Kompensationskalkungen auf Boden und Bestand werden ökologische Untersuchungen in einem mit hoher Dosis aufgekalkten Altbuchenbestand im Solling durchgeführt. Parallel dazu werden seit dem Frühjahr 1983 jährlich auf einer anderen Teilfläche NH_4^+ -Dünger aufgebracht. Mit diesem Experiment wird die Wirkung hoher NH_4^+ -Einträge, wie sie beispielsweise in Teilen Nordwestdeutschlands gemessen werden, simuliert. Neben dem Düngungseffekt des Stickstoffs bewirkt das NH_4^+ eine zusätzliche Versauerung im Boden. Diese Fläche kann somit in gewissen Grenzen als Modell für einen Zustand dienen, der von dem unbehandelten Buchenbestand möglicherweise in Zukunft erreicht werden wird (BEESE, STICKAN 1989).

Die photosynthetische Leistungsfähigkeit spielt eine zentrale Rolle in der pflanzlichen Nettoprimärproduktion. Mit der Erfassung des pflanzlichen Gaswechsels als Indikator für die Effizienz der Kohlenstoffassimilation kann ein Vitalitätsparameter gemessen werden. Er zeigt bereits in einer sehr frühen Phase die Reaktion eines Baumes auf veränderte Umweltbedingungen an, ohne daß es bereits zu äußerlich sichtbaren Veränderungen gekommen sein muß (LANGE 1983).

2. Material und Methoden

Der untersuchte Buchenbestand besteht aus ca. 140-jährigen Altbuchen (SEIBT 1981). Pflanzensoziologisch ist er als Sauerhumus-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) einzustufen. Er diente bereits im Sollingprojekt als Untersuchungsobjekt (Buchenwaldökosystem B1, ELLENBERG et al. 1986).

Nach den Ergebnissen einer im Vorfeld der Untersuchungen durchgeführten Schadansprache der Buchen mittels eines von ROLOFF (1985) entwickelten Schlüssels ist der Bestand B1 bisher als vital bis leicht geschwächt einzustufen (Vitalitätsstufe 0-1).

Die Versuchsbestände für die vorliegenden Untersuchungen befinden sich in unmittelbarer Nähe dieser alten Untersuchungsfläche. So ist es möglich, die auf den Behandlungsflächen (Kalkung, NH_4^+ -Düngung) auftretenden Veränderungen vor dem Hintergrund der ca. zwanzigjährigen Meßbreihen aus dem Sollingprojekt zu interpretieren. Auf eine dieser Flächen (B_K) wurden 1982 einmalig 30 t/ha dolomitisches Kalks oberflächlich ausgebracht. Diese Dosis (= 6090 kg Ca/ha) würde ausreichen, um den pH-Wert im gesamten Wurzelraum auf einen einheitlichen Wert von 5.5 anzuheben (BEESE, PRENZEL 1985). Die zweite Variante (B_N) wird seit 1983 jährlich mit 140 kg/ha Ammonium-Stickstoff in Form von Ammoniumsulfat gedüngt. Diese Dosis übertrifft die durchschnittliche jährliche Eintragsmenge von etwa 30 kg/ha Stickstoff um das Fünffache. Sie kann bei vollständiger Aufnahme des Stickstoffs in der Ammoniumform zu einer zusätzlichen Säurebelastung im Boden von 10 kmol/ha führen. Eine dritte unbehandelte Variante diente als Kontrollfläche (B_0).

Die im folgenden vorgestellten Ergebnisse beruhen auf Gaswechsellmessungen im Kronenraum der Buchen in der Vegetationsperiode 1986. Sie wurden mit einem portablen CO_2 - H_2O -Gaswechselporometer (Fa. Walz, Effeltrich) diskontinuierlich durchgeführt. Die Funktionsweise des Gerätes ist bei SCHULZE et al. (1982) sowie LANGE u. TENHUNEN (1984) eingehend beschrieben. Berechnungen gaswechselphysiologischer Kenngrößen richteten sich nach den Herleitungen von CAEMMERER u. FARQUHAR (1981). Um die Messungen im Kronenraum mehrerer Buchen relativ schnell nacheinan-



Abb. 1: Blick auf eine der drei Untersuchungsflächen, auf der gerade der Hubwagen stationiert ist.

Auf der Arbeitsplattform befindet sich das CO_2 - und H_2O -Gaswechsellporometer. Auf dem Foto erkennt man links einen Teil eines Bodentensiometerfeldes mit entsprechenden Niederschlagsmessern für die Kronentraufe und einen Stammablaufsammler. Rechts ist ein Teil der Streufänger für die quantitative Erfassung der Laubstreu im Jahresgang sichtbar.

der durchführen zu können, wurde eine hydraulische Hubarbeitsbühne (Fa. Weber, Göttingen) eingesetzt (Abb. 1). So konnten jeweils drei Probestämme einer Fläche angesteuert werden. Die maximale Ausfahrhöhe der Plattform, auf der sich das Gaswechsellporometer mit dem Gasanalysen- und Datenerfassungssystem befindet, beträgt 22 m.

Die Photosynthesemessungen an den Buchenblättern erfolgten in zwei Schritten: Zunächst wurde die aktuelle Nettophotosynthese und Transpiration eines Blattes unter den jeweiligen Temperatur-, Feuchte- und Strahlungsbedingungen erfaßt. Anschließend wurden die Blätter mit einer auf den Meßkopf aufgesetzten künstlichen Beleuchtungsquelle einer Lichtintensität von mindestens $600 \text{ E/m}^2\text{s}$ ausgesetzt. Unter diesen Bedingungen kann der Photosyntheseapparat von Licht- und Schattenblättern der Buche lichtgesättigt arbeiten (SCHULZE 1970). Die Photosyntheseleistung nach fünfminütiger Lichteinwirkung wird im folgenden als das 'Photosynthesevermögen' der Blätter bezeichnet, um eine Verwechslung mit dem Begriff 'Photosynthesekapazität' (LANGE et al. 1985) zu vermeiden, der die photosynthetische Leistungsfähigkeit eines Blattes unter sättigenden CO_2 -Konzentrationen der Luft beschreibt.

Zusätzlich konnte auf der B1-Fläche von einem Meßturm aus in der Licht- und Schattenkrone einer Buche (B68, SCHULZE 1970) mit zwei klimatisierbaren Gaswechselmeßplätzen kontinuierlich der Jahresgang von Photosynthese und Transpiration zusammen mit den wichtigsten klimatischen Kenngrößen aufgezeichnet werden (SCHULTE et al. 1989). Diese Messungen ermöglichten die exemplarische Erfassung jahreszeitlicher Veränderungen von Gaswechselparametern an einem Baum und dienen unter anderem als Bezugsgröße und Interpretationshilfe für die Ergebnisse der stichprobenartigen Porometermessungen.

3. Ergebnisse und Diskussion

Die mit dem Porometer erfaßbaren aktuellen Photosynthese- und Transpirationsraten der Buchenblätter sind sehr starken Schwankungen unterworfen. Sie eignen sich allein kaum zur Charakterisierung der Gaswechselintensität der unterschiedlich behandelten Buchen. In diesem Zusammenhang ist das Licht als der wichtigste die Photosynthese begrenzende Faktor anzusehen (POLLARD 1970; THORNLEY 1974; PEARCY et al. 1985). Im Inne-

ren einer Buchenkrone ist das Licht sehr inhomogen verteilt: Kronenbereiche mit direkter Sonneneinstrahlung wechseln mit Bereichen, die von anderen Blattschichten beschattet werden. Dieses kleinräumige Mosaik verschiebt sich im Tagesverlauf mit der Veränderung des Sonnenstandes. Zusätzlich können die Blätter in ihrem Lichtgenuß durch Windbewegung sehr raschen Veränderungen ausgesetzt sein.

Das Photosynthesevermögen von Blättern nach künstlich erzeugter Lichtsättigung bleibt dagegen über einen längeren Zeitraum konstant; doch das Photosynthesevermögen verschiedener Blätter weist sehr hohe Streuungen auf. Diese Streuungen lassen sich ebenfalls mit den kleinräumigen Unterschieden in der Lichtverteilung im Kronenraum erklären. Blätter aus einem beschatteten Kronenbereich zeigen durchweg geringeres Photosynthesevermögen als solche aus einem besonnten Bereich.

In Versuchsreihen ließen sich derartige Anpassungen bei Einzelblättern künstlich hervorrufen (Abb. 2). Zu diesem Zweck wurde einerseits ein Blatt etwa eine Stunde beschattet und anschließend über einen Zeitraum von 19 Minuten voller Lichtintensität ausgesetzt. Dazwischen wurde das Blatt zur Ermittlung der Dunkelatmungsrate während einer Minute völlig abgedunkelt. Nach dem Einschalten der Lichtquelle zeigte sich ein nur langsames Ansteigen der Photosyntheseleistung. Erst gegen Ende des Versuchs wurde der Anstieg steiler. Vergleicht man den Kurvenverlauf mit dem Verlauf der Wasserdampf-Leitfähigkeit als Maß für die Stomata-Öffnungsweite, so verliefen diese Kurven genau parallel. Das Photosynthesevermögen wurde demnach durch die geringe Stomata-Öffnungsweite stark eingeschränkt. Ganz anders stellte sich die Situation dar, wenn dasselbe Blatt vor Versuchsbeginn sättigenden Lichtbedingungen ausgesetzt war. In diesem Fall war die Stomata-Öffnungsweite zu Versuchsbeginn bereits sehr viel größer und das Photosynthesevermögen konnte innerhalb weniger Minuten auf den maximal möglichen Wert ansteigen.

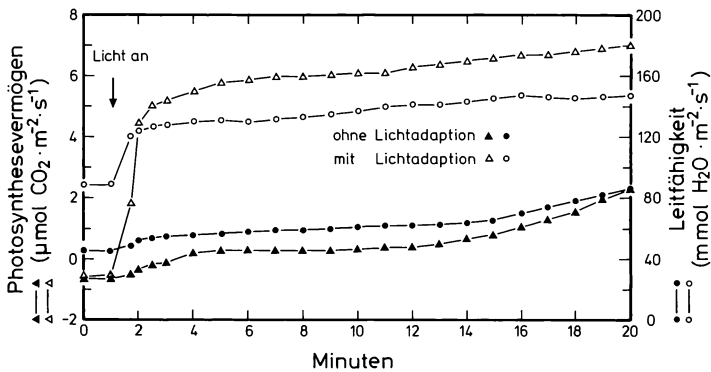


Abb. 2: Verlauf von Photosynthesevermögen und stomatärer Leitfähigkeit ohne und mit vorherige Lichtadaptation.
In der ersten Minute des Versuchs ist das Blatt zur Ermittlung der Dunkelatmungsrate abgedunkelt.

Die Auftragung des ermittelten Photosynthesevermögens mehrerer Blätter gegen die Stomataleitfähigkeit zeigte eine lineare Beziehung zwischen beiden Größen (Abb. 4). Die Streuung im Photosynthesevermögen der Einzelblätter ist demnach in den meisten Fällen in einer unterschiedlichen Stomata-Öffnungsweite begründet. Nur wenige Messungen im Frühjahr des Jahres 1986 ergaben Leitfähigkeitswerte größer als 120 mmol H₂O/m² · s. In diesen Fällen ließ sich mit steigender Leitfähigkeit kein weiterer Anstieg der Photosyntheseleistung messen.

Die Abb.3 zeigt das Photosynthesevermögen der Licht- und Schattenblätter über die gesamte Vegetationsperiode vom Mai bis Oktober. Diese Ergebnisse wurden mit den statio-

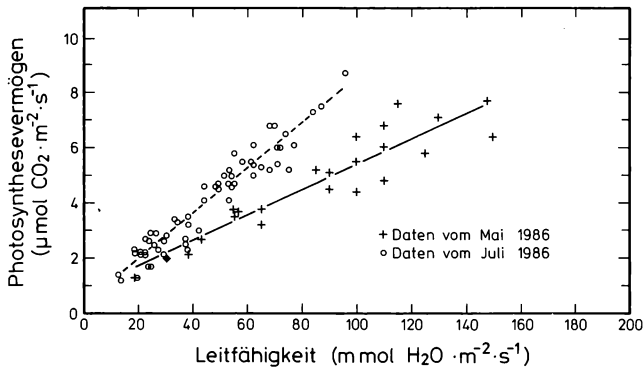


Abb. 3: Verlauf des Photosynthesevermögens in Licht- und Schattenkrone der Probebuche B68 im Jahre 1986.

nären Gaswechselmeßplätzen an der Buche B68 auf der B1-Fläche des IBP ermittelt. Das Photosynthesevermögen der Lichtkronenblätter stieg nach der Blättentfaltung Mitte Mai bis Anfang Juli kontinuierlich an und fiel anschließend bis zum Einsetzen des Laubfalls Anfang Oktober sehr schnell wieder ab. Ein ähnliches Verhalten zeigten die Blätter der Schattenkrone. Ihr maximales Photosynthesevermögen erreichten die Schattenblätter allerdings erst zeitlich versetzt etwa Anfang August. Zu diesem Zeitpunkt lag der höchste Wert etwa so hoch wie das Photosynthesevermögen der Lichtkronenblätter.

Ein Vergleich des Gaswechsels verschieden behandelter Bäume ist nur dann korrekt möglich, wenn die Messungen auf den verschiedenen Parzellen zeitgleich durchgeführt werden, da die Beziehung zwischen Photosynthesevermögen und Stomataöffnungsweite nicht über die gesamte Vegetationsperiode konstant bleibt. In Abb.4 sind die Ergebnisse von Messungen kurz nach der Blättentfaltung Ende Mai den Daten vom Juli gegenübergestellt. An diesem Beispiel wird deutlich, daß bei gleicher Stomataöffnungsweite im Sommer ein wesentlich höheres Photosynthesevermögen erreicht wird als im Frühjahr. Umgekehrt sind im Frühjahr bei vergleichbarem Photosynthesevermögen die Stomata weiter geöffnet als im Sommer.

Da der Hubwagen auf jeder Behandlungsfläche aus technischen Gründen jeweils über einen Zeitraum von etwa einer Woche stationiert bleiben mußte, bevor er auf eine andere Fläche umgesetzt

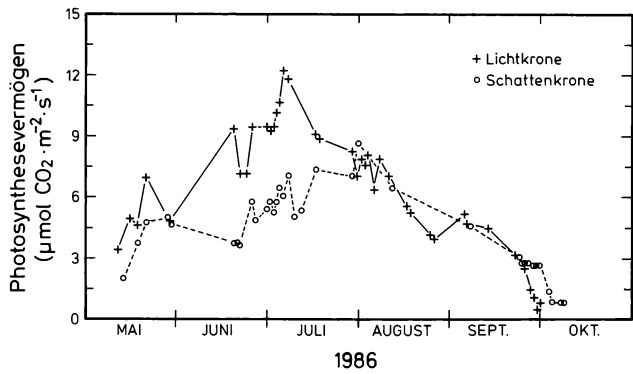


Abb. 4: Abhängigkeit des Photosynthesevermögens von der stomatären Leitfähigkeit im Mai und im Juli 1986 auf der Kontrollfläche.

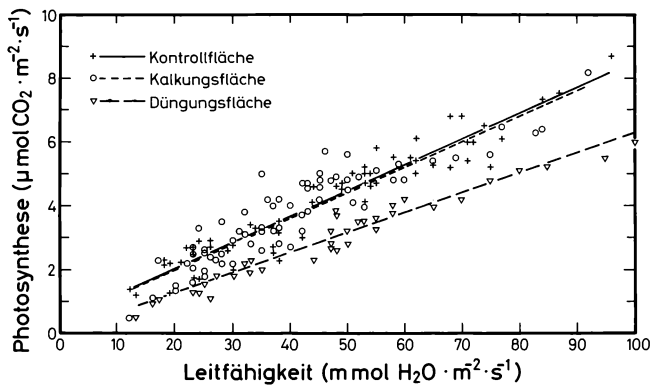


Abb. 5: Abhängigkeit des Photosynthesevermögens von der stomatären Leitfähigkeit auf allen Untersuchungsflächen (Daten von Mitte Juni bis Mitte Juli 1986).

werden konnte, ist eine gleichzeitige Erfassung der Gaswechselkenngrößen auf den verschiedenen Behandlungsflächen nicht möglich gewesen. Deshalb ist es notwendig, beim Vergleich der Messungen von verschieden behandelten Parzellen die während eines Meßzyklus auftretenden Veränderungen im Photosynthesevermögen zu berücksichtigen (Abb.3).

In Abb.5 sind die Werte des Photosynthesevermögens als Funktion der stomatären Leitfähigkeit aus dem Zeitraum der höchsten Photosyntheseleistung von Mitte Juni bis Mitte Juli für alle Versuchsvarianten vergleichend aufgetragen. Die Ergebnisse von Kontrollparzelle und gekalkter Variante zeigten keine Unterschiede: In beiden Fällen erreichten die Bäume bei gleicher Stomata-Öffnungsweite ein gleich hohes Photosynthesevermögen. Auf der mit Ammoniumsulfat behandelten Fläche ist dagegen bei vergleichbarer Stomata-Öffnungsweite der Probestämme das Photosynthesevermögen reduziert.

Die Ergebnisse bei den Bäumen der Kalkungsvariante waren so nicht erwartet worden, da Untersuchungen von BEESE u. WARAGHAI (1985) an denselben Probestämmen ergeben hatten, daß sich bereits in der auf die Kalkung folgenden Vegetationsperiode 1983 die 'Säure-Neutralisationskapazität' der Blätter als Folge erhöhter Kationengehalte verbessert hatte. Demnach waren trotz der nur oberflächlichen Ausbringung des schwer löslichen dolomitischen Kalks bereits basische Kationen aufgenommen worden und hatten zu einer verbesserten Ernährungssituation der Blätter beigetragen. Erklärbar sind diese Ergebnisse durch die große Anzahl von Feinwurzeln, die sich im Auflage- bzw. oberen Mineralbodenhorizont befinden (RAPP 1989). Sie können aus den oberen Schichten Kationen aufnehmen, auch wenn die Einarbeitung des Kalkes in den Mineralboden wegen des Fehlens tiefgrabender Lumbriciden (SCHAUERMANN 1987) nur sehr langsam erfolgt.

Da das Photosynthesevermögen der Buchen auf der besser mit basischen Kationen versorgten Fläche nicht zugenommen hatte, schien bislang die auf der Kontrollfläche noch vorhandene Menge an verfügbarem Ca^{2+} und Mg^{2+} für die Aufrechterhaltung einer durchschnittlichen Photosyntheseaktivität und damit für den normalen Zuwachs des Bestandes auszureichen. Diese Annahme wird gestützt durch die nach dem Schadschlüssel von ROLOFF (1985) vorgenommene Klassifizierung des Bestandes als 'vital bis leicht geschwächt'. Darüber hinaus besitzt die Buche im Vergleich zu anderen Baumarten eine sehr weite ökologische Amplitude, die sie zu einer konkurrenzstarken Art sowohl auf basenarmem als auch auf basenreichem Substrat macht (ELLENBERG 1982). Stichprobenartige Vergleichsmessungen mit dem Porometer an einer Buche im Göttinger Wald auf autochthonem Muschelkalk ergaben ein Photosynthesevermögen, das dem im Solling ermittelten vergleichbar ist.

Das verminderte Photosynthesevermögen der Buchenblätter auf der mit Ammoniumsulfat gedüngten Fläche kann eine Ursache in den dort gefundenen Feinwurzelschäden im Auflage- und oberen Mineralbodenhorizont haben (RAPP 1989). Besonders drastisch wurde auch die Mykorrhiza geschädigt. Über negative Wirkungen von Ammoniumionen bzw. Ammoniumsulfat auf die Feinwurzelbiomasse und den Mykorrhizierungsgrad von Bäumen berichten auch MEYER (1985) und BOXMAN et al. (1987). Da die Buche keine Wurzelhaare ausbildet (GÖTTSCHE, MEYER 1986), ist sie in ihrer Nährstoffaufnahme existentiell auf die Symbiose mit der Mykorrhiza angewiesen. Vermutlich ist auf der B_N-Fläche die Nährstoffaufnahme schon so weit gestört, daß von den Bäumen keine ausreichende Photosyntheseleistung aufrechterhalten werden konnte.

Wurzelschäden können darüber hinaus unmittelbare Auswirkungen auf den Wasserhaushalt der Bäume haben. Die Buchen dürften normalerweise im niederschlagsreichen Hochsolling nach BENECKE u. ELLENBERG (1986) angesichts der hohen Wasserspeicherkapazität des Bodens selten unter Wassermangel leiden. Da der Übertritt des Bodenwassers in die Wurzeln das Haupthindernis aller Leitungswiderstände im Kontinuum 'Boden-Pflanze-Atmosphäre' darstellt (PASSIOURA 1982), sind auf Grund der Feinwurzelschäden selbst in diesem in 500 m ü.d.M. stockenden Bestand während längerer Trockenperioden kritische Phasen für die Wasserversorgung der Bäume zu erwarten.

Mit Hilfe der Gaswechsellmessungen lassen sich auch Aussagen über den Wasserhaushalt der Bäume treffen, da das Verhältnis von Transpiration zu Photosynthese (Transpirationskoeffizient) über weite Temperatur-, Licht- und Feuchtebereiche konstant ist (COWAN, FARQUHAR 1977). Durch den Transpirationskoeffizienten werden Aussagen über die Effizienz des Wasserverbrauchs in Relation zur gleichzeitig erfolgenden Kohlenstoffassimilation möglich (BIERHUIZEN 1976; PASSIOURA 1982). In Abb. 6 ist der Transpirationskoeffizient der Probestämme auf den Untersuchungsflächen in Abhängigkeit vom Sättigungsdefizit der Luft dargestellt. Zwischen beiden Größen besteht ein linearer Zusammenhang, d.h. je höher das Sättigungsdefizit der Luft ist, umso mehr wird bei gleichzeitiger CO₂-Aufnahme transpiriert. Diese Auftragung macht ebenfalls einen Unterschied zwischen den Probestämmen der B_N-Fläche und der Kontroll- bzw. Kalkungsfläche deutlich. Die Buchen der B_N-Fläche nutzen das Wasserangebot sehr viel schlechter aus: Bei mittlerem Sättigungsdefizit der Luft von 1000 Pa verbrauchen sie zur Fixierung von 1 mg CO₂ durchschnittlich 75 mg Wasser gegenüber einem Verbrauch von 52 mg von Buchen auf der Kontroll- und Kalkungsparzelle.

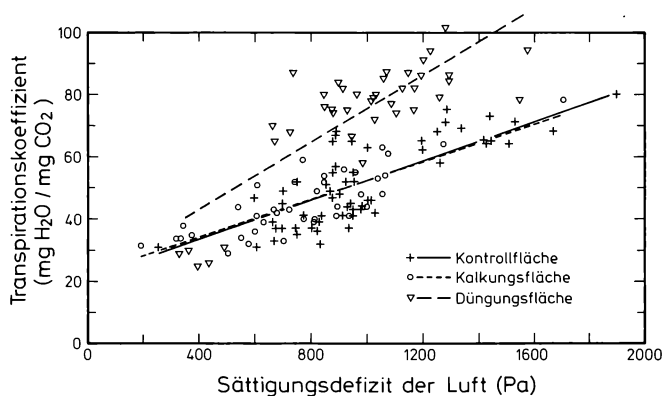


Abb. 6: Abhängigkeit des Transpirationskoeffizienten vom Sättigungsdefizit der Luft auf den behandelten Flächen (Daten von Mitte Juni bis Mitte Juli 1986).

Um die Auswirkungen der durch die Düngungsmaßnahmen verursachten Veränderungen im bodenchemischen Zustand auf die Wasseraufnahme der Wurzeln und damit den Wasserhaushalt der Buchen direkt zu erfassen, wurden neben den Gaswechselfmessungen an Blättern auch Blattwasserpotentialmessungen durchgeführt (NIEDERSTADT et al. 1989). Diese Ergebnisse zeigen, daß sich über das Wasserpotential der Blätter kaum Unterschiede zwischen den Flächen nachweisen ließen. Als weiterer Indikator zur Beurteilung des Wasserhaushaltes eines Baumes wird die 'hydraulische Leitfähigkeit' herangezogen (vgl. SCHULZE, HALL 1982). Dazu wird das Blattwasserpotential gegen die Transpirationsrate aufgetragen. Diese Beziehung gilt als Maß für die Effektivität des Wurzelsystems bei der Aufnahme und Nachleitfähigkeit des Bodenwassers. Durch diese Größe ist eine direkte Verknüpfung der Messungen des Gaswechsels und des Blattwasserpotentials möglich.

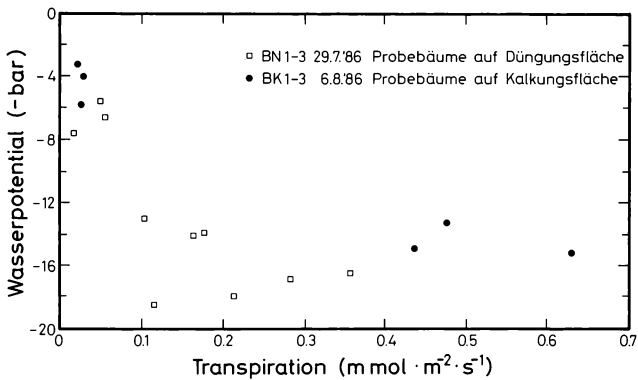


Abb. 7: Verlauf der hydraulischen Leitfähigkeit der Probebäume auf Kalkungs- und Stickstoffdüngungsfläche.

In Abb.7 ist exemplarisch die hydraulische Leitfähigkeit der Probebäume auf der Kalkungs- und Stickstoffdüngungsfläche an zwei verschiedenen Tagen dargestellt, die hinsichtlich der klimatischen Bedingungen als auch in bezug auf die Bodenwassergehalte vergleichbar sind. In den Morgenstunden kurz vor Sonnenaufgang wurden bei geringen Transpirationsraten nur geringe Blattwasserpotentiale erreicht. Zu diesem Zeitpunkt bestand zwischen Kalkungs- und Stickstoffdüngungsfläche noch kein deutlicher Unterschied. In den Mittagsstunden wurde mit steigendem Sättigungsdefizit der Luft der Unterschied viel größer: Die Bäume der BK-Fläche transpirierten nun deutlich stärker als die auf der BN-Fläche. Gleichzeitig wiesen sie, trotz geringerer Transpiration, stärker negative Blattwasserpotentiale auf und zeigten damit eine kritischere Wasserversorgung an. Demnach schienen Wurzelschäden bereits zu einer Einschränkung der Wassernachleitfähigkeit geführt zu haben, obwohl in dem untersuchten Meßzeitraum die Bodenwasserpotentiale, die ebenfalls kontinuierlich erfaßt wurden (SCHULTE et al. 1989), keine kritische Wasserverfügbarkeit im Boden anzeigten. Auch an den Bodenwasserpotentialen zeigte sich die gestörte Wasserentnahme der Bäume auf der BN-Fläche: In dem normalerweise intensiv durchwurzelten Bodenhorizont von 0-20 cm Tiefe lagen die Werte auf der BN-Fläche im Vergleich zur BK-Fläche im Durchschnitt bei stärker positiven Potentialwerten.

Das dieser Veröffentlichung zugrunde liegende Vorhaben wurde mit Mitteln des Bundesminister für Forschung und Technologie aus dem Bereich Waldschadensforschung gefördert. Herr Dr. F. Beese (Inst. f. Bodenkunde und Waldernährung Univ. Göttingen) hat die Düngungs- und Kalkungsfläche eingerichtet. Ich danke ihm für die Möglichkeit, auf den Parzellen arbeiten zu können.

Literatur

- BAUER F., 1984: Waldschäden, waldbauliche Maßnahmen und Düngung. Ergebnisse einer Arbeitstagung und Folgerungen. Allg. Forstz. 39(30/31): 755-757.
- BEESE F., PRENZEL J., 1985: Das Verhalten von Ionen in Buchenwald-Ökosystemen auf podsoliger Braunerde mit und ohne Kalkung. Allg. Forstz. 40(43): 1162-1164.
- BEESE F., WARAGHAI A., 1985: Ionenstatus und Säure-Neutralisationsverhalten von Buchenblättern. Allg. Forstz. 40(43): 1164-1165.
- BEESE F., STICKAN W., 1989: Das Buchenprojekt im Solling. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme A 49: 9-26.
- BENECKE P., ELLENBERG H., 1986: Umsatz und Verfügbarkeit des Wassers im Buchen- und Fichtenbestand. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.: Ökosystemforschung. Stuttgart (Ulmer): 356-374.
- BIERHUIZEN J.F., 1976: Irrigation and water use efficiency. Ecol. Stud. 19: 421-431.
- BOXMAN A.W., DIJK H.F.G. van, ROELOFS J.G.M., 1987: Some effects of ammonium sulphate deposition on pine and deciduous forests in the Netherlands. In: (Ed. PERRY R., HARRISON R.M., BELL J.N.B., LESTER J.N.): Acid rain: scientific and technical advances. London: 680-687.
- CAEMMERER S.V., FARQUAR G.D., 1981: Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta 153: 376-387.
- COWAN I.R., FARQUHAR G.D., 1977: Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: Integration of activity in the higher plant. Soc. Exp. Biol. Symp. 31. Cambridge (Univ. Press): 471-505.
- ELLENBERG H., 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart (Ulmer), 989 S.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., (Ed.), 1986: Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- GÖTTSCHE D., MEYER F.H., 1986: Mykorrhizen sowie Feinst- und Feinwurzeln der Buche. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.): Ökosystemforschung. Stuttgart (Ulmer): 310-322.
- LANGE O.L., 1983: Die photosynthetische Primärproduktion terrestrischer Pflanzen. In: (Ed. Deutsche Forschungsgemeinschaft): Ökosystemforschung als Beitrag zur Beurteilung der Umweltwirksamkeit von Chemikalien. Weinheim (Chemie): 41-43.
- LANGE O.L., TENHUNEN J.D., 1984: A minicuvette system for measurement of CO₂ exchange and transpiration of plants under controlled conditions in field and laboratory. Effeltrich (Walz): 1-11.
- LANGE O.L., FÜHRER G., GEBEL J., 1985: Rapid field determination of photosynthetic capacity of cut spruce twigs (*Picea abies*) at saturating ambient CO₂. Trees 1: 70-77.
- MEYER F.H., 1985: Einfluß des Stickstoff-Faktors auf den Mykorrhizabesatz von Fichtensämlingen im Humus einer Waldschadensfläche. Allg. Forstz. 40: 208-219.
- NIEDERSTADT F., STICKAN W., RUNGE M., 1989: Die Auswirkung von Düngung und Kalkung auf den Wasserhaushalt von Altbuchen im Solling. Verh. Ges. Ökol. 17: 507-511.
- NIESSLEIN E., VOSS G., 1985: Was wir über das Waldsterben wissen. Köln (Dt. Inst.-Verlag): 259 S.
- OTTO H.-J., 1984: Ergebnisse der Waldschadenserhebung 1983 in Niedersachsen. Allg. Forstz. 59(14/15): 353-354.
- PASSIOURA J.B., 1982: Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: (Ed. LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H.): Physiological plant ecology II. Enc. pl. physiol., New Ser. 12B: 5-33.
- PEARCY R.W., OSTERYOUNG K., CALKIN H.W., 1985: Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. Pl. Physiol. 79: 896-902.
- POLLARD D.F.W., 1970: The effect of rapidly changing light on the rate of photosynthesis in large-tooth aspen (*Populus grandidentata*). Can. J. Bot. 48: 823-829.
- RAPP C., 1989: Auswirkungen von Bodenbehandlungen auf das Feinwurzelswachstum in Buchenbeständen. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme A 49: 123-128.
- ROLOFF A., 1985: Schadstufen bei der Buche. Forst- Holzwirt 40 (4): 130-134.
- SCHAUERMANN J., 1987: Tiergesellschaften der Wälder im Solling unter dem Einfluß von Immissionen aus der Luft und Düngungsmaßnahmen. Exkursionsführer 17. Jahrestag. Ges. Ökol. (Göttingen 27.9.-3.10.87): 29-44.
- SCHÜTT P., KOCH W., BLASCHKE H., LANG K.J., SCHUCK H.J., SUMMERER H., 1983: So stirbt der Wald: Schadbilder und Krankheitsverlauf. München/Wien/Zürich (BLV): 95 S.

- SCHULTE M., WAHLE E., STICKAN W., RUNGE M., 1989: Der CO₂- und H₂O-Gaswechsel von Buchen im Solling als Indikator für latente Schadstoffwirkungen. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme A 49: 67-78
- SCHULZE E.-D., 1970: Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von Klimafaktoren im Freiland. Flora 159: 177-232.
- SCHULZE E.-D., HALL A.E., 1982: Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: (Ed. LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H.): Physiological Plant Ecology II. Enc.pl.physiol. New Ser. 12b: 181-230.
- SCHULZE E.-D., HALL A.E., LANGE O.L., WALZ H., 1982: A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. Oecologia (Berlin) 53: 141-145.
- SEIBT G., 1981: Die Buchen- und Fichtenbestände der Probeflächen des Sollingprojektes der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Schr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen 72: 109 S.
- THORNLEY J.H.M., 1974: Light fluctuations and photosynthesis. Ann. Bot. 38: 363-373.
- ULRICH B., 1982: Gefahren für das Waldökosystem durch saure Niederschläge. Nötige Gegenmaßnahmen: Bodenkalkung und Abgasreinigung. Mitt. Landesanst. Ökol. Landschaftsentw. Forstplan. NRW. Sonderheft: 9-25.
- ULRICH B., MATZNER E., 1983: Neuere Erkenntnisse aus dem Problemkreis Düngung im Wald. Allg. Forstz. 38: 392-393.
- ULRICH B., 1989: Stabilität, Elastizität und Resilienz von Waldökosystemen: ein Beitrag zu einer stofflich fundierten Ökosystemtheorie. Verh. Ges. Ökol. 17: 455.

Adresse

Dr. W. Stickan
 Lehrstuhl f. Geobotanik Univ.
 Untere Karspüle 2
 D-3400 Göttingen

Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter dem Einfluß von Kalk- oder Stickstoffdüngung

Frank Niederstadt, Walter Stickan und Michael Runge

Synopsis

Water relations of beech have been investigated, comparing trees from limed or biammonium sulfate fertilized plots with trees growing on an acid brown-earth, exposed to high immissions of acids during the past decades. There was no difference in mean osmotic values and leaf water potentials between the plots, but hydraulic conductivity in fertilized trees decreased more rapidly during the vegetation period, indicating a deterioration of water uptake due to root damage. This observation was in agreement with a higher soil water content of the fertilized plot. From the fact that no difference could be detected between the untreated and the limed plots, one can conclude that either soil acidification has not yet led to root damage or that liming has had no ameliorating effect on the roots up to now.

Beech forest, fertilization, hydraulic conductivity, liming, soil acidification, water potentials, water relations.

1. Einführung

Im Boden eines Altbuchenbestandes im Solling (Untersuchungsfläche B1 des Sollingprojektes) ist von bodenkundlicher Seite über etwa 20 Jahre ein hoher Säureeintrag beobachtet worden (BREDEMEIER 1987). In Zusammenarbeit mehrerer Arbeitsgruppen im Rahmen des Forschungszentrums Waldökosysteme der Universität Göttingen werden gegenwärtig mögliche Auswirkungen von Säureakkumulation und Verarmung des Bodens an Alkali- und Erdalkali-Ionen auf den Buchenbestand untersucht. Für dieses Vorhaben stehen neben der unbehandelten Kontrollfläche zu Vergleichszwecken eine Kalkungs- und eine Stickstoffdüngungsparzelle zur Verfügung. Ziel der hier referierten Untersuchung war es, zu prüfen, welchen Einfluß N-Düngung oder Kalkung auf den Wasserhaushalt der Buchen im Vergleich zur unbehandelten Variante haben. Dabei geht es vor allem um die Wassernachleiffähigkeit des Wurzelsystems.

2. Untersuchungsflächen und Methoden

Bei dem untersuchten Buchenbestand (etwa 140jährig) handelt es sich um ein *Luzulo-Fagetum* im Hochsolling (500 m ü.d.M.) auf einer schwach podsoligen Braunerde aus Lößlehm-Fließerde mit geringfügigem Staunässeinfluß. Eine ausführliche Beschreibung der Untersuchungsfläche wird von ELLENBERG et al. (1986) gegeben. Mehrjährige Untersuchungen zum Gesamtwasserumsatz des Ökosystems werden von BENECKE u. ELLENBERG (1986) beschrieben.

Innerhalb dieses Bestandes wurde auf einer Parzelle im Frühjahr 1982 einmalig dolomitischer Kalk in einer Menge von 30 t/ha ausgebracht (= BK-Fläche). Das Material wurde nicht eingearbeitet. Theoretisch wäre die ausgebrachte Menge bei vollständiger Durchmischung ausreichend, um den pH-Wert bis in 1 m Bodentiefe auf etwa 5.5 anzuheben (BEESE, PRENZEL 1985). Eine weitere Parzelle wird seit 1983 jährlich mit 140 kg/ha Ammoniumsulfat (10 kmol N/ha) gedüngt (= BN-Fläche). Bei vollständiger Aufnahme des eingebrachten Stickstoffs durch die Pflanzen entstünde damit im Boden eine jährliche Zusatzbelastung von 10 kmol Protonen/ha. Die unbehandelte Variante wird im folgenden als BO-Fläche bezeichnet.

Auf jeder Parzelle wurden drei Probestämme für die Messungen ausgewählt. Das Blattwasserpotential wurde mit einer Druckapparatur nach Scholander, der osmotische Wert mittels Kryoskopie und die Transpiration sowie die Blattleitfähigkeit mit Hilfe eines Gaswechselporometers bestimmt. Alle Werte für diese Messungen stammen aus der Schattenkrone in 20 m Höhe. Zum Erreichen der Buchenkronen diente eine versetzbare hydraulische Hubarbeitsbühne.

Zur Messung des Bodenwasserpotentials enthielt jede Parzelle ein Tensiometerfeld mit 63 Tensiometern in fünf verschiedenen Bodentiefen. Außerdem wurden die Gesamtkationengehalte in den Blättern und die Zusammensetzung der Osmotika bestimmt. Die letzteren wurden aus Preßsäften wassergesättigter Blätter ermittelt. Kalium wurde am Flammenphotometer, Calcium und Magnesium wurden am Atomabsorptionsspektralphotometer, Sulfat, Nitrat und Phosphat am Anionenchromatograph, Zucker und organische Säuren am Gaschromatograph gemessen. Für diese Untersuchungen konnte zusätzlich Probenmaterial aus der Sonnenkrone in 26 m Höhe verwandt werden.

3. Ergebnisse und Interpretationen

3.1 Blattwasserpotential und begleitende Parameter

Die Tagesgänge des Blattwasserpotentials sind bei allen untersuchten Buchen sehr ähnlich. Ein Beispiel zeigt Abb. 1. Die mittäglichen Minimalwerte in der Schattenkrone liegen je nach Untersuchungstermin zwischen -1.40 und -2.13 MPa. In diesem Kronenbereich bleibt der osmotische Wert nahezu konstant. (Die in Abb. 1 angegebenen osmotischen Werte dienen nur dem Vergleich untereinander, d.h. der Beurteilung von Veränderungen im Tagesgang. Sie dürfen nicht als Absolutwerte betrachtet werden, da vergleichende Be-

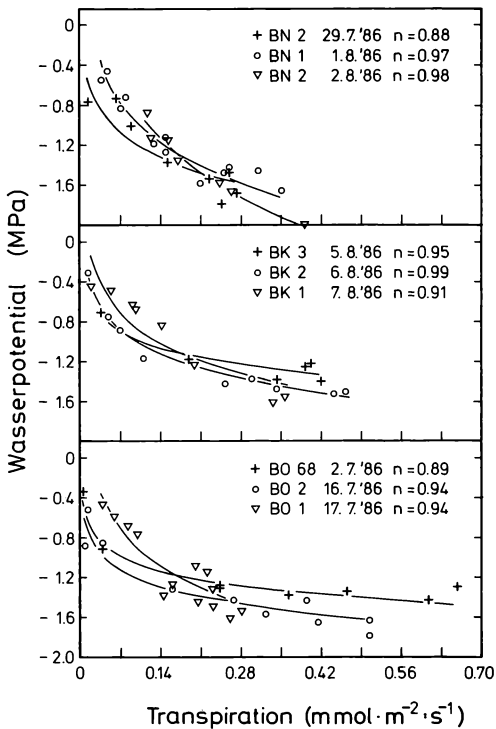


Abb. 1: Tagesgänge des Wasserpotentials und des osmotischen Wertes in Blättern der Schattenkrone eines Baumes auf der Kontrollparzelle sowie begleitende klimatische Parameter.

stimmungen mit Hilfe von Druck-Volumenkurven für die kryoskopisch ermittelten osmotischen Werte einen Verdünnungsfehler von 28-38% ergaben). Unterschiede zwischen den Parzellen wurden für Wasserpotentiale und osmotische Werte nicht gefunden.

Die Wasserpotentiale der Blätter liegen vor Sonnenaufgang in der Regel deutlich unter den Gleichgewichtswerten, die sich aus Bodenwasserpotential und Gravitationskomponente errechnen lassen. Offenbar hat das Sättigungsdefizit der Luft auch im Dunkeln, d.h. bei vermutlich geschlossenen Stomata, Einfluß auf das Blattwasserpotential. Das spricht für eine unvollständige Abschlußwirkung der Kutikula zumindest der Schattenblätter. Dieser Schluß wird unterstützt durch die Beobachtung einer Wasseraufnahme der Blätter über ihre Oberfläche nach Niederschlägen.

Die Konzentrationen an einzelnen Osmotika im Preßsaft sind wegen der Verdünnung mit apoplastischem Wasser nicht gleichzusetzen mit der Konzentration in der Vakuole. Für Vergleiche zwischen einzelnen Bäumen der verschiedenen Versuchsflächen sind sie dennoch brauchbar, da deren Blattwassergehalte nur geringfügig und ungerichtet differieren. Wie Abb. 2 zeigt, dominieren im Preßsaft unter den Kationen das Kalium und unter den Anionen das Chinat. Der Erwartung entsprechend finden sich auf der gekalkten Fläche erhöhte Konzentrationen an Calcium und vor allem Magnesium, während die Kaliumgehalte zu niedrigeren Werten tendieren (die Konzentrationen im Preßsaft des Baumes BO 68 sind jedoch auch im Vergleich mit anderen Bäumen der ungekalkten Fläche besonders hoch). Im übrigen hat die Kalkung wie auch die Düngung keinen gesicherten Einfluß auf die Konzentration der verschiedenen Osmotika. Dieses Ergebnis steht in Übereinstimmung damit, daß in den durchschnittlichen osmotischen Werten und Wasserpotentialen keine Unterschiede zwischen den Versuchsflächen festgestellt wurden.

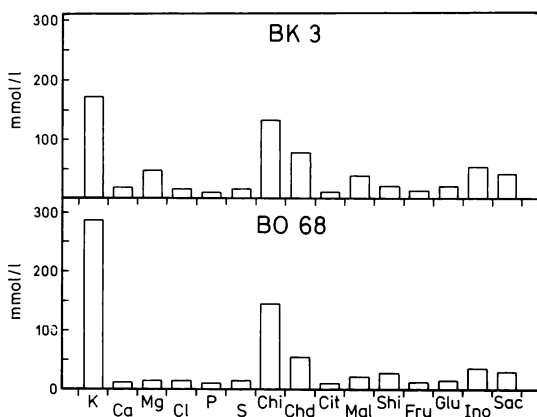


Abb. 2: Konzentrationen der bei den Buchen BK 3 und BO 68 in den Preßsäften aus der Schattenkrone gemessenen Substanzen im Überblick.

K = Kalium, Ca = Calcium, Mg = Magnesium, Cl = Chlorid, P = Phosphat, S = Sulfat, Chi = Chinat, Chd = Chinatderivate, Cit = Citrat, Mal = Malat, Shi = Shikimat, Fru = Fruktose, Glu = Glukose, Ino = meso-Inosit, Sac = Saccharose.

3.2 Hydraulische Leitfähigkeit

Transpiration und Blattleitfähigkeit können zwischen den Bäumen beträchtlich differieren. Daher erwies sich die hydraulische Leitfähigkeit als ein besser geeigneter Parameter für die Feststellung von Unterschieden im Wasserzustand als das Blattwasserpotential allein. Das Konzept ist bei SCHULZE u. HALL (1982) beschrieben. Die hydraulische Leitfähigkeit

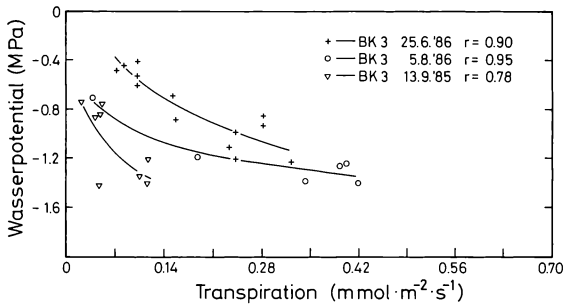


Abb. 3: Hydraulische Leitfähigkeit einer Buche der gekalkten Parzelle an drei über die Vegetationsperiode verteilten Tagen.

ergibt sich in Näherung aus dem Quotienten von Transpiration und Blattwasserpotential unter der Voraussetzung, daß das Bodenwasserpotential vernachlässigt werden kann. Der Wert des Bodenwasserpotentials unterschritt in keinem Fall -0.07 MPa und war damit hinreichend klein, um unberücksichtigt zu bleiben. Bei der hydraulischen Leitfähigkeit können kurzfristige und langfristige Änderungen unterschieden werden (SCHULZE, HALL 1982). Dabei interessieren im Zusammenhang mit Unterschieden zwischen den Buchen der Behandlungsflächen vor allem die langfristigen Änderungen. Eine geringere Transpirationsrate, d.h. eine geringere Flußrate, bedeutet bei gleichen Werten des Blattwasserpo-

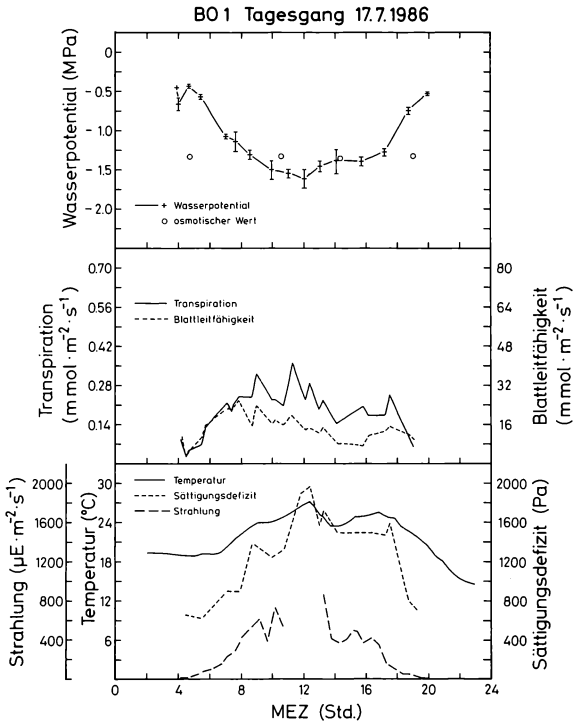


Abb. 4: Hydraulische Leitfähigkeit von Buchen der drei Probeflächen.
Die geringere hydraulische Leitfähigkeit der Buchen auf der N-gedüngten Parzelle (BN) kommt darin zum Ausdruck, daß die Wasserpotentiale speziell bei höheren Transpirationsraten niedriger sind als bei Buchen der gekalkten (BK) und der unbehandelten Parzelle (BO).

tentials eine geringere hydraulische Leitfähigkeit. Auf der Ebene der langfristigen Änderungen ist das ein Hinweis auf eine verminderte Wassernachleitfähigkeit des Wurzelsystems.

In den vorliegenden Untersuchungen zeigte sich, daß im Laufe der Vegetationsperiode die hydraulische Leitfähigkeit bei allen untersuchten Buchen abnahm (Abb. 3). Dieses Ergebnis kann mit Hilfe der für den Bestand bekannten Wurzel- und Mykorrhizadynamik interpretiert werden. Die Zahl der Wurzelspitzen und der Mykorrhizabesatz nehmen während der Vegetationsperiode ab (MEYER, ELLENBERG 1986). Im Flächenvergleich war der Abfall der hydraulischen Leitfähigkeit im saisonalen Verlauf auf der BN-Fläche stärker ausgeprägt als auf den beiden anderen Flächen. Zwischen BK- und BO-Fläche gab es hingegen keine Unterschiede. Abb. 4 zeigt für jede Fläche die hydraulische Leitfähigkeit von drei Bäumen in einem vergleichbaren Zeitraum des Jahres 1986. Untersuchungen, die am Institut für Waldbau der Universität Göttingen durchgeführt wurden, ergaben für die Vegetationsperiode 1986 auf der BN-Fläche eine geringere Feinwurzelmasse verglichen mit den beiden anderen Flächen. Gleichzeitig belegten die Messungen des Bodenwasserpotentials eine geringere Wasserentnahme aus der Auflage und der oberen Bodenzone der BN-Fläche. Aus diesen Feststellungen kann gefolgert werden, daß die Behandlung mit Ammoniumsulfat über eine Beeinträchtigung des Wurzelsystems zu einer schlechteren Wassernachleitfähigkeit geführt hat. Ob die Schäden auf die Stickstoff-Überdüngung, auf direkte Wirkung des Ammoniums oder auf die mit der Ammonium-Assimilation verbundene Säurebildung zurückgehen, kann nicht entschieden werden. Kalkung hat dagegen die hydraulische Leitfähigkeit gegenüber der unbehandelten Variante nicht signifikant verbessert. Demnach hat entweder die Versauerung des Bodens das Wasseraufnahmevermögen der Wurzeln noch nicht merklich beeinträchtigt oder die Kalkung bisher keine Verbesserung bewirkt. Aussagen über die Wirkung von 'Säureschüben' oder von längeren Trockenperioden können nicht gemacht werden, da sie während der Untersuchungsdauer nicht eintraten.

Herr Dr. Beese (Institut für Bodenkunde und Waldernährung Univ. Göttingen) hat die Kalkungs- und Düngungspartellen angelegt und die Bodentensiometer installiert. Wir danken ihm für die Möglichkeit, auf den Partellen zu arbeiten, und für Auskünfte über das Bodenwasserpotential. Der Bundesminister für Forschung und Technologie förderte die Arbeit.

Literatur

- BEESE F., PRENZEL J., 1985: Das Verhalten von Ionen in Buchenwald-Ökosystemen auf podsoliger Braunerde mit und ohne Kalkung. *Allg. Forstzeitschr.* 40(43): 1162-1164.
- BENECKE P., ELLENBERG H., 1986: Umsatz und Verfügbarkeit des Wassers im Buchen- und Fichtenbestand. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.): *Ökosystemforschung*: 356-374.
- BREDEMEIER M., 1987: Stoffbilanzen, interne Protonenproduktion und Gesamtsäurebelastung des Bodens in verschiedenen Waldökosystemen Norddeutschlands. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben A 33*.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J. (Ed.), 1986: *Ökosystemforschung*. Stuttgart (Ulmer).
- MEYER F.H., ELLENBERG H., 1986: Wesen und Zeitablauf der Mykorrhiza-Bildung. In: (Ed. ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J.): *Ökosystemforschung*: 310-311.
- SCHULZE E.-D., HALL A.E., 1982: Stomatal responses, water loss and CO₂-assimilation rates of plants in contrasting environments. In: (Ed. LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H.): *Physiological Plant Ecology II. Encycl. Pl. Physiol.* [Berlin/Heidelberg/New York (Springer)] 12B: 181-230.

<u>Adresse</u>	Dipl.-Biol. F. Niederstadt Dr. W. Stickan Prof. Dr. M. Runge	Lehrstuhl f. Geobotanik Univ. Untere Karspüle 2 D-3400 Göttingen
----------------	--	--

**Auswirkung gasförmiger Immissionen
auf Pflanzengesellschaften des Waldbodens**
Ergebnisse vierjähriger Begasungsversuche in Open-top-Kammern

Andreas Fangmeier und Lore Steubing

Synopsis

Air pollution not only affects the tree layer of forest ecosystems but also the forest floor vegetation. Yet experimental data about the sensitivity of native plants in the understory of forests are not available. In this study, the herb layer of a melick-beech-forest was fumigated with SO_2 , SO_2+NO_2 or $\text{SO}_2+\text{NO}_2+\text{O}_3$ in open-top chambers in its natural habitat. Investigations were carried out at the population level to provide information about changes in plant community structure, and at the biochemical level to detect molecular effects of the pollutants. At the population level, the responses to the fumigations ranged from no reaction in some grasses and evergreen herbs to severe losses of leaf area in most of the occurring geophytes. The aboveground life-span of the latter was reduced by several days (SO_2 -fumigation), to three weeks ($\text{SO}_2+\text{NO}_2+\text{O}_3$ -fumigation) as a result of an earlier senescence. Detailed analysis of the results showed that competition between populations of different susceptibility modified their reactions. At the biochemical level, reactions also varied with species. Besides fumigation effects, biochemical parameters were strongly affected by microclimatic conditions and the age of the harvested plants. This leads to restricting conclusions concerning the ability to detect air pollution stress by biochemical investigations.

Competition, enzyme activity, forest floor vegetation, fumigation, gaseous air pollutants, open-top chambers, pigment content, plant community, sulphur content.

1. Einführung

Die Waldschadensinventuren der Jahre 1983 bis 1986 haben deutlich gemacht, daß das Ökosystem Wald derzeit einer dramatischen Veränderung unterliegt. Der Anteil der geschädigten Waldfläche hat von 35 % (1983) auf knapp 54 % (1986) zugenommen (UBA 1986). Die Mehrzahl der Publikationen zu dieser Problematik befaßt sich mit der Auswirkung von Luftschadstoffen auf die Baumschicht. Eine Reihe von deskriptiven Freilanduntersuchungen belegt aber, daß auch die Bodenvegetation von Waldökosystemen in den letzten Jahren bis Jahrzehnten deutliche Veränderungen hinsichtlich ihrer Bestandsstruktur (erhöhter Anteil von Säure- und Stickstoffzeigern nach ELLENBERG 1979) erfahren hat (TRAUTMANN et al. 1970; KOWARIK, SUKOPP 1984; WITTIG et al. 1985; ROST-SIEBERT 1986; STEUBING, FANGMEIER 1986). Die nasse und trockene Deposition atmosphärischer Schadstoffe dürfte für die beobachteten Veränderungen der Bodenflora verantwortlich sein. Ein Beweis dieser Hypothese ist mit deskriptiven Untersuchungen aber nicht zu erbringen.

In der vorliegenden Untersuchung wurde die Bodenvegetation eines Waldökosystems kontrollierten Immissionsbelastungen ausgesetzt; seit dem Frühjahr 1984 finden Begasungsexperimente statt, um folgende Fragestellungen zu beantworten:

- Wie wirken sich definierte Belastungen mit den gasförmigen Immissionen Schwefeldioxid, Stickstoffdioxid und Ozon auf der Ebene einer Pflanzengesellschaft auf deren Struktur aus? Welche Rolle spielen Konkurrenzfaktoren für die Reaktion auf Immissionsstreß?
- Wie groß ist die Reaktionsbreite auf der Ebene von Pflanzenarten? Kommt einzelnen der vorkommenden Spezies ein Indikatorwert zur Erkennung von Immissionsbelastungen zu?
- Wie äußert sich Immissionsstreß bei Vertretern der Waldbodenflora auf molekularer Ebene, also hinsichtlich biochemischer Parameter?

Aufbauend auf den bisher gewonnenen Erkenntnissen (STEUBING et al. 1986; BOTH et al. 1987; FANGMEIER et al. 1987a; STEUBING, FANGMEIER 1987) gibt der vorliegende Bericht eine Übersicht über die Erfahrungen nach vierjähriger Beobachtungsdauer.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt wenige Kilometer südöstlich von Gießen auf einer Höhe von 220 m ü.d.M. an der Nordflanke des Schiffenbergs. Dieser gehört zum westlichen Rand des ehemals vulkanischen Vogelsberges und ist tertiären Ursprungs. Beim Boden handelt es sich um eine gut mit Nährstoffen versorgte pseudovergleyte Parabraunerde; der pH-Wert in H₂O im Oberboden liegt bei 5.5. Auf der ca. 1 ha großen Versuchsfläche stockt ein Perlgras-Buchenwald (*Melico-Fagetum* Seibert 1954). Im Untersuchungsgebiet finden sich zwei deutlich voneinander getrennte Ausprägungen dieser Assoziation: auf nährstoffärmeren Böden ein *Melico-Fagetum typicum* mit *Melica uniflora* als dominierender Art (Abb. 1), auf mineralstoffreichen, grundfrischen Böden ein *Melico-Fagetum allietosum* (Abb. 2), das durch das Vorkommen einer Reihe Nährstoff- und grundfrische-anzeigender Arten (*Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum* als dominierende Spezies, *Arum maculatum*, *Cardamine pratensis*, *Primula elatior*, *Ranunculus ficaria*) charakterisiert ist. Auffällig ist in dieser Subassoziation ferner die Dominanz vorsommergrüner Arten. Die beiden Subassoziationen unterscheiden sich neben Bodenfaktoren hinsichtlich des Lichtgenusses; im *Melico-Fagetum allietosum* herrschen Eschen (*Fraxinus excelsior*) vor, die eine zweite Baumschicht über den Buchen bilden, die hier wesentlich schwächer vertreten sind als im *Melico-Fagetum typicum*. Am Waldboden resultiert daraus ein im Mittel 3.7-fach höherer Lichtgenuß im *M.-F. typicum* als im *M.-F.allietosum* bei diffuser Einstrahlung.

2.2 Begasungsexperimente

In die Untersuchung wurden insgesamt 54 Parzellen von je 1 m² Grundfläche einbezogen; 18 Flächen dienten als Kontrollflächen (je 9 in den beiden Subassoziationen), 36 Parzellen wurden in



Abb. 1: Blick über das *Melico-Fagetum typicum* im Untersuchungsgebiet.



Abb. 2: Blick über das *Melico-Fagetum allietosum* im Untersuchungsgebiet und Ansicht einer der verwendeten Open-top Kammern (Durchmesser: 1.60 m, Höhe ohne Aufsatz: 1.25 m).

Open-top chambers diskontinuierlich mit SO₂, SO₂+NO₂ oder SO₂+NO₂+O₃ für 4 h pro Woche in umweltrelevanten Konzentrationen begast. Weitere Beeinflussungen der Flächen fanden nicht statt. Die Schwefeldioxidbegasungen begannen im Frühjahr 1984, die Kombinationsbegasungen 1986. Die Arbeitsweise der verwendeten Begasungskammern ist an anderer Stelle beschrieben (STEUBING et al. 1986, FANGMEIER et al. 1987b); detaillierte Angaben zum Begasungsmodus und zu den applizierten Konzentrationen finden sich bei FANGMEIER et al.(1987a). Die erreichten Schadgasdosen für Kontroll- und Begasungsflächen sind am Beispiel von SO₂ in Tab.1 aufgeführt. Zum Vergleich sind die derzeit gültigen Grenzwerte der TA Luft mit angegeben.

Tab. 1: Vergleich der SO₂-Immissionskonzentrationen [µgm⁻³] für Kontroll- und Begasungsflächen 1985 und 1986 im Gesamtmeßzeitraum (obere Zeile), Sommerhalbjahr (mittlere Zeile) und Begasungszeitraum (untere Zeile)

		Kontrollserie		begast		TA Luft	
		I1	I2	I1	I2	IW1	IW2
1985	1.3.-31.12.	24.1	174.0	25.8	281.0	140	400
	1.4.-30. 9.	17.4	122.5	23.5	281.0	"	"
	1.3.-18.10.	19.5	170.7	34.3	281.0	"	"
1986	1.1.-31.12.	35.7	309.8	39.1	309.8	"	"
	1.4.-30. 9.	22.1	128.4	28.3	282.1	"	"
	1.4.-10.10.	22.1	128.4	28.3	282.1	"	"

2.3 Untersuchungen an der Bodenvegetation

Blattflächenindex (BFI): Zur Beurteilung der Entwicklung der Populationen wurde der BFI mit der bei FANGMEIER et al. (1987a) angegebenen Methode nicht-destruktiv bestimmt. Die Auswertung erfolgte, indem die Verhältnisse des BFI zwischen begasten und Kontrollpflanzen zum ersten Erfassungstermin gleich 100 % gesetzt und alle folgenden Relationen auf diesen Wert bezogen wurden.

Ernte des Pflanzenmaterials: Als Erntematerial dienten Blätter von *Allium ursinum*, *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Milium effusum* und *Viola reichenbachiana*. Alle Proben wurden direkt nach

der Ernte an Ort und Stelle in flüssigem Stickstoff schockgefroren, in Kühltaschen ins Labor transportiert und gefriergetrocknet. Im Untersuchungsjahr 1985 fanden bis zu 18 Ernten statt, um die Abhängigkeit biochemischer Parameter von mikroklimatischen Faktoren und weiteren Einflußgrößen testen zu können.

Pigmentbestimmung: Chlorophyll- und Carotinoidgehalte wurden mit den von LICHTENTHALER u. WELLBURN (1983) aufgestellten Extinktionskoeffizienten gemessen. Als Extraktionsmittel diente 80%iges Aceton; die Messungen erfolgten an einem Beckmann Spektrophotometer Typ DU 6.

Peroxidasen-Aktivität: Die Extraktion und Aktivitätsbestimmung der Peroxidasen erfolgte nach GRÜNHAGE u. JÄGER (1982). Abweichend hiervon wurde Phosphatpuffer mit einem pH-Wert von 7.0 als Extraktionsmedium benutzt (KELLER, SCHWAGER 1971).

Glutamatdehydrogenasen-Aktivität (GDH): Die Bestimmung der GDH erfolgte in Anlehnung an PAHLICH et al. (1972). Abweichend von dieser Arbeitsanleitung wurde der Enzymextrakt nicht als Acetonpulver, sondern durch Homogenisieren von 50 mg gefriergetrocknetem Blattmaterial in 2 ml Tris/HCl-Puffer pH 8.0 hergestellt. Zur Berechnung der Enzymaktivität diente die Formel nach BERG-MEYER (1977).

Schwefelanalysen: Die Proben wurden auf den Gesamtschwefelgehalt analysiert (Sulfur-Determinator SC 32, Fa. Leco, USA).

Statistische Auswertung: Die Daten wurden mit der Statistik-Programmsammlung SPSSX auf der Großrechenanlage CYBER 860 des Hochschulrechenzentrums Gießen ausgewertet. Als Testverfahren kamen der t-Test nach Student, die Berechnung von Korrelationskoeffizienten nach Pearson und Varianzanalysen zum Einsatz.

3. Ergebnisse

- 3.1 Begasungseffekte auf Populationsebene und Folgen für die Struktur der Pflanzengesellschaften
- 3.11 Schwefeldioxid-Begasungen

Die Erfassung der Blattflächenindizes belegte, daß im *Melico-Fagetum typicum* eine Reihe von Arten keine oder nur geringe Reaktionen im Verlust an oberirdischer Biomasse zeigte. In Abb. 3 sind die Ergebnisse für ausgewählte Vertreter aus dieser Subassoziation dargestellt. *Melica uniflora* erwies sich gegenüber den applizierten SO₂-Dosen als nahezu unempfindlich. Lediglich gegen Ende der Vegetationszeit in den Jahren 1984 und 1986 war durch eine geringfügig beschleunigte Seneszenz ein leichter Abfall der BFI-Relationen zu verzeichnen, ohne daß der Austrieb in den Folgejahren unterdrückt wurde. *Milium effusum* und *Hedera helix* zeigten keine Reaktion auf die SO₂-Begasungen. Kaum beeinflußt wurden juvenile Eschen; bei ihnen war während der Vegetationsperiode 1985 ein nur allmählicher, leichter Abfall auf den SO₂-Flächen gegenüber den Kontrollflächen erkennbar. Eschenkeimlinge reagierten in beiden Jahren, in denen sie in nennenswerter Anzahl vorkamen, mit leichten Einbußen auf die Begasung und können als schwach empfindlich eingestuft werden. Der Verlust an Blattfläche resultierte bei ihnen aus dem vorzeitigen Abwurf von Primärblättern; die Pflanzen blieben aber lebensfähig, was aus der Überlebensrate im Winter 1985/86 hervorgeht: Auf den Kontrollflächen trieben 29% der Keimlinge von 1985 im Folgejahr wieder aus und vergrößerten die Population juveniler Eschen, auf den Begasungsflächen waren es sogar 55%.

Im *Melico-Fagetum allietosum* trat eine größere Anzahl SO₂-empfindlicher Arten auf. Ergebnisse von Blattflächenmessungen in dieser Subassoziation sind in Abb. 4 dargestellt. *Allium ursinum*, die dominierende Spezies dieses Bestandes, erwies sich als SO₂-empfindlich. Die letzte Erfassung jeder Vegetationsperiode ergab einen Abfall der BFI-Relatio-

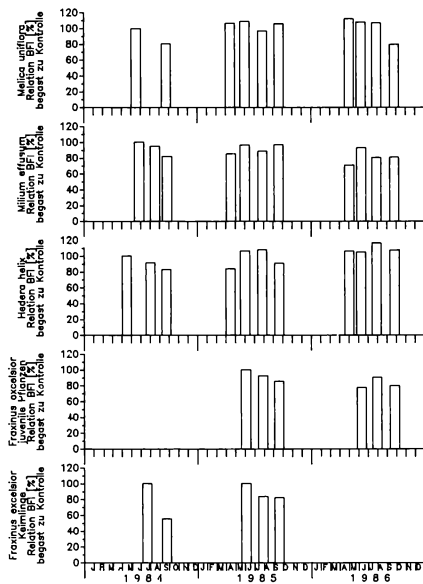


Abb. 3: Entwicklung der Relation der Blattflächenindizes [%] SO₂-begast/Kontrollserie ausgewählter Arten im *Melico-Fagetum typicum* von 1984 bis 1986.

nen auf etwa 30% des Anfangswertes, der durch eine beschleunigte Seneszenz unter SO₂-Einfluß hervorgerufen wurde. *Melica uniflora* als am zweitstärksten vertretene Art trieb in allen drei Untersuchungsjahren auf den Begasungsflächen gleich gut wie auf den Kontrollflächen aus. Zum Ende jeder Vegetationsperiode war ein Abfall der BFI-Relationen zu verzeichnen, der im Mittel stärker ausfiel als im *M.-F. typicum*. Interessanterweise stieg 1985 am zweiten Erfassungstermin das BFI-Verhältnis bei *M. uniflora* an; zeitgleich

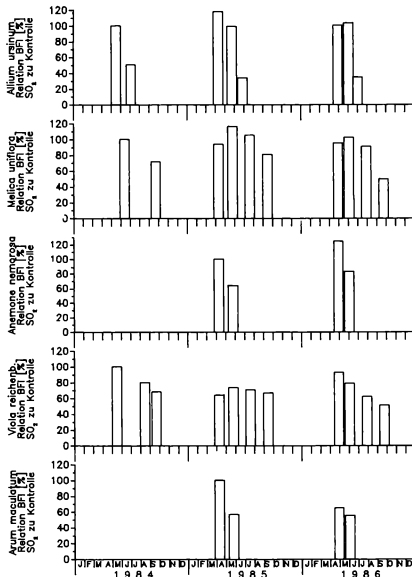


Abb. 4: Entwicklung der Relation der Blattflächenindizes [%] SO₂-begast/Kontrollserie ausgewählter Arten im *Melico-Fagetum allietosum* von 1984 bis 1986.

dazu wurde bei *A. ursinum* ein geringerer Wert gemessen, so daß Vorteile bei der Lichtkonkurrenz für *M. uniflora* auf den SO₂-Parzellen entstanden. *Anemone nemorosa* erlitt während der Vegetationsperioden 1985 und 1986 unter SO₂-Einfluß BFI-Verluste, konnte 1986 auf den Begasungsflächen allerdings besser austreiben als auf den Kontrollflächen. *Viola reichenbachiana* mußte 1984 Einbußen von 30% im Vergleich zur Kontrollfläche hinnehmen, 1985 blieben die Relationen der BFI's dann bei 70% des Ausgangswerts. 1986 trieb *V. reichenbachiana* auf den Begasungsflächen zunächst besser aus als 1985, die BFI-Verhältnisse fielen anschließend aber kontinuierlich bis auf 51%. Auch diese Art kann demzufolge als SO₂-empfindlich eingestuft werden. Beim Aronstab sanken die BFI-Relationen 1985 stark ab, und der Bestand konnte sich auch 1986 nicht erholen.

Insgesamt erwiesen sich im untersuchten Perlgras-Buchenwald alle vorsommergrünen Arten als SO₂-empfindlich. Besonders starke Einbußen an oberirdischer Biomasse als Folge einer beschleunigten Seneszenz mußten *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* und *Arum maculatum* hinnehmen, wobei unter diesen Arten nur der Aronstab im Folgejahr schlechter austrieb. Weniger empfindlich in dieser Gruppe reagierte *Ranunculus ficaria*. Neben der Blattausdauer ist diesen Arten ein hygro- bis mesomorpher oder mesomorpher Blattbau gemein.

Als leicht empfindlich müssen der Eschenaufwuchs (*Fraxinus excelsior*), *Galium odoratum*, *Lamium galeobdolon*, *Oxalis acetosella* und *Viola reichenbachiana* gelten; in diese Gruppe gehört auch - zumindest im *Melico-Fagetum allietosum* - *Melica uniflora*. Als völlig unempfindlich gegenüber den diskontinuierlichen SO₂-Begasungen erwiesen sich *Milium effusum* und *Hedera helix*.

Für die Bestandesstruktur hatten die SO₂-Begasungen noch keine gravierenden Folgen. Auch empfindliche Arten trieben in der Regel im Folgejahr nicht schlechter aus. Die Mehrzahl der Populationen scheinen unter den gewählten Versuchsbedingungen für SO₂ noch nicht gefährdet zu sein. Allerdings deuten sich Konkurrenzverschiebungen, z.B. zwischen *Melica uniflora* und *Allium ursinum*, bereits an.

3.12 Kombinationsbegasungen

Die Kombinationsbegasungen mit SO₂+NO₂ oder SO₂+NO₂+O₃ zogen auf Populations-ebene z.T. wesentlich stärkere Beeinträchtigungen nach sich. *Allium ursinum* reagierte in der Ozon-Variante bereits am zweiten Erfassungstermin mit relativen Blattflächenverlusten von fast 50% (Abb. 5). Eine Einstufung des Bärlauchs in Teilpopulationen unterschiedlichen Entwicklungszustandes ergab, daß von SO₂- und SO₂+NO₂-Begasungen in erster Linie die überständigen, blühfähigen Pflanzen (Altersstufe 5-8 Jahre) betroffen waren. Jüngere, unterständige Individuen der Altersklassen 2-4 Jahre oder Keimlinge und einjährige wurden unter SO₂-Einfluß leicht gefördert und in der SO₂+NO₂-Variante nicht oder nur wenig in ihrer Blattflächenentwicklung gegenüber den Kontrollserien beeinträchtigt, wofür die besseren Einstrahlungsbedingungen durch den Ausfall der Altpflanzen verantwortlich gemacht werden können. In der Kombinationsbegasung mit SO₂+NO₂+O₃ ergaben sich hingegen für alle Teilpopulationen des Bärlauchs deutliche Einbußen; in diesem Fall wurden die jüngsten Pflanzen am stärksten angegriffen. Einem fördernden Effekt durch das erhöhte Strahlungsangebot stand hier die höhere Exposition gegenüber dem Gasgemisch und dessen hohe Phytotoxizität entgegen.

Melica uniflora (Abb. 6A) erlitt mit steigendem Schadgaseinfluß höhere Blattflächenverluste. Die Unterschiede zwischen den Begasungsvarianten waren aber wesentlich geringer als bei *Allium ursinum*.

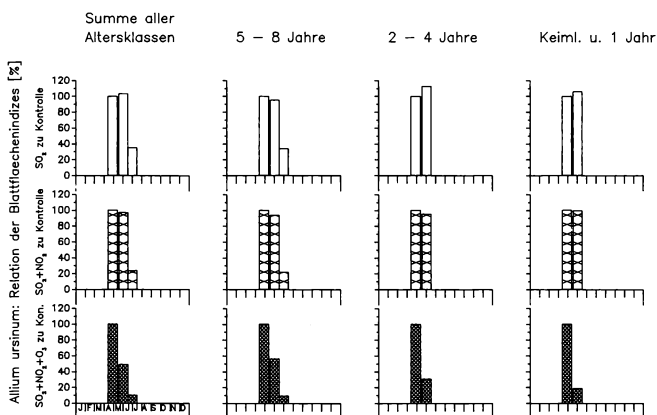


Abb. 5: Entwicklung der Relation der Blattflächenindizes [%] von *Allium ursinum* in Abhängigkeit der Altersstufe für alle Begasungsvarianten im Vergleich zur Kontrollserie 1986.

Bei *Viola reichenbachiana* (Abb. 6B) fielen die BFI-Relationen in allen Behandlungsvarianten 1986 kontinuierlich ab, wobei die größten Verluste bei alleiniger SO_2 -Applikation auftraten. Als Erklärung können auch für *V. reichenbachiana* Konkurrenzvorteile durch ein besseres Strahlungsangebot auf Grund des Ausfalls von *Allium ursinum* in den Kombinationsbegasungen angenommen werden, ohne daß diesem fördernden Effekt eine im gleichen Ausmaß erhöhte Empfindlichkeit gegenüber den Gasgemischen entgegenstand.

Die Kombinationsbegasungen hatten demnach wesentlich stärkere Auswirkungen auf das Wachstum als SO_2 allein. Empfindliche Populationen müssen als ernsthaft gefährdet angesehen werden (so war der Austrieb von *Allium ursinum* 1987 auf den Ozon-Parzellen ca. 25% geringer als im Vorjahr), während resistenterere Arten bereits nach einer Vegetationsperiode Konkurrenzvorteile erlangen konnten.

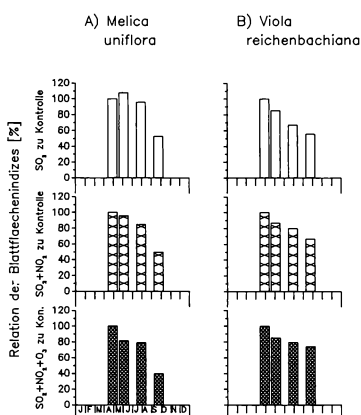


Abb. 6: Entwicklung der Relation der Blattflächenindizes [%] von *Melica uniflora* im *M.-F.allietosum* (A) und von *Viola reichenbachiana* (B) für alle Begasungsvarianten im Vergleich zur Kontrollserie 1986.

Tab. 2: Übersicht über die Reaktion biochemischer Parameter auf vierstündige Begasungen mit 300 µg Schwefeldioxid pro m³

	Chl.a	Chl.b	Ges.Chl.	Carot.	Chl.a/b	Chl/Car.	POD	GDH	S
Allium ursinum	- **	- *	- **	n.s.	n.s.	- *	n.s.	n.s.	n.s.
Melica uniflora, M.-F.typ.	- *	- ***	- **	- **	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+ ***
Melica uniflora, M.-F.all.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	- ***	+ ***
Milium effusum	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	- **	n.s.
Lamium galeobdolon								+ ***	n.s.

- 1) Berechnung der Signifikanz nach Students t-Test:
* : schwach signifikante Mittelwertdifferenz ($0.01 \leq P < 0.5$)
** : signifikante Mittelwertdifferenz ($0.001 \leq P < 0.01$)
*** : hochsignifikante Mittelwertdifferenz ($P < 0.001$)
n.s. : keine signifikante Mittelwertdifferenz ($P \geq 0.05$)
+ : Förderung des betreffenden Parameters durch die SO₂-Begasungen
- : Depression des betreffenden Parameters durch die SO₂-Begasungen

Tab. 3: Varianzanalyse biochemische Parameter (Erntematerial von 1985) in Abhängigkeit von Behandlungsweise, Erntewoche, Erntemodus, Erntetermin und Ernteparzelle für Allium ursinum.

Unabhängige Variable:		Behandlungsweise	Erntewoche	Erntetermin	Ernteparzelle
Abhängige Variable:					
Chl.a	1)eta ² :	13.7	24.0	38.4	24.0
F-Test:	P/Sign.:	0.004 / **	0.000 / ***	0.051 / n.s.	0.023 / *
Chl.b	eta ² :	8.4	35.0	49.0	17.6
F-Test:	P/Sign.:	0.025 / *	0.000 / ***	0.002 / **	0.059 / n.s.
Gesamtchl.	eta ² :	13.7	18.5	33.6	23.0
F-Test:	P/Sign.:	0.004 / **	0.003 / **	0.115 / n.s.	0.014 / *
Carotinoide	eta ² :	1.7	14.4	32.5	10.9
F-Test:	P/Sign.:	0.334 / n.s.	0.014 / *	0.140 / n.s.	0.267 / n.s.
Rel.Chl.a/b	eta ² :	0.4	92.0	96.0	1.4
F-Test:	P/Sign.:	0.666 / n.s.	0.000 / ***	0.000 / ***	0.979 / n.s.
Rel.Chl./Car.	eta ² :	10.9	46.2	60.8	17.6
F-Test:	P/Sign.:	0.011 / *	0.000 / ***	0.000 / ***	0.059 / n.s.
POD	eta ² :	0.8	77.4	90.3	8.4
F-Test:	P/Sign.:	0.485 / n.s.	0.000 / ***	0.000 / ***	0.450 / n.s.
GDH	eta ² :	0.1	56.0	81.0	10.2
F-Test:	P/Sign.:	0.890 / n.s.	0.000 / ***	0.000 / ***	0.108 / n.s.
Schwefel	eta ² :	0.1	22.1	59.3	30.3
F-Test:	P/Sign.:	0.887 / n.s.	0.026 / *	0.101 / n.s.	0.065 / n.s.

- 1) eta² gibt an, wieviel Prozent der Gesamtabweichung der abhängigen Variablen (Chl.a. ...) durch die betreffende unabhängige Variable (Behandlungsweise ...) erklärt werden. Zur besseren Übersicht ist eta² in der Tabelle als Prozentwert ausgedrückt worden, also mit dem Faktor 100 multipliziert worden.
Auf eine Angabe der Quadratsummen, der Freiheitsgrade und der F-Werte wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit verzichtet.

3.2 Begasungseffekte auf molekularer Ebene
3.21 Wirkungen von Schwefeldioxid

Die Schwefeldioxid-Begasungen führten zu einem artspezifisch sehr unterschiedlichen Reaktionsmuster. Neben der Spezies spielte auch der Wuchsort eine große Rolle für die biochemische Reaktionsweise. *Melica uniflora* reagierte in den beiden Subassoziationen völlig unterschiedlich. Tab. 2 gibt einen Überblick über die gemessenen Veränderungen von Pigmentgehalten, Enzymaktivitäten und Schwefelgehalten in Proben, die 1985 geerntet wurden. Neben dem Begasungseinfluß waren die gemessenen biochemischen Parameter von weiteren Einflußgrößen abhängig. In Tab. 3 ist am Beispiel von *Allium ursinum* die Abhängigkeit von folgenden unabhängigen Variablen varianzanalytisch getestet worden:

- Behandlungsweise (begast oder Kontrolle)
- Erntewoche: In diese Variable gehen in erster Linie das Alter der Pflanzen und ihr Entwicklungszustand ein. Daneben wirken sich aber auch die unterschiedlichen Witterungsbedingungen, die in den Erntewochen herrschten, aus.

Tab. 4: Korrelationsberechnung zwischen biochemischen Parametern und SO₂-Konzentration, Temperatur und rel. Feuchte zum Zeitpunkt der Ernte und durchschnittlicher Einstrahlung auf den Ernteparzellen für *Allium ursinum* (1985).

		SO ₂	Temperatur	rel.Feuchte	Einstrahlung
Chl.a	r :	<u>-0.371</u>	0.260	-0.085	-0.112
	P/Sign.:	0.004 / **	0.047 / *	0.525 / n.s.	0.397 / n.s.
Chl.b	r :	<u>-0.345</u>	<u>-0.308</u>	0.278	-0.113
	P/Sign.:	0.007 / **	0.018 / *	0.033 / *	0.396 / n.s.
Gesamtchl.	r :	<u>-0.387</u>	0.110	0.016	-0.120
	P/Sign.:	0.002 / **	0.405 / n.s.	0.903 / n.s.	0.367 / n.s.
Carotinoide	r :	-0.156	<u>-0.393</u>	0.209	-0.096
	P/Sign.:	0.237 / n.s.	0.002 / **	0.113 / n.s.	0.471 / n.s.
Rel.Chl.a/b	r :	0.013	<u>0.731</u>	<u>-0.480</u>	0.010
	P/Sign.:	0.923 / n.s.	0.000 / ***	0.000 / ***	0.940 / n.s.
Rel.Chl./Car.	r :	<u>-0.332</u>	<u>0.426</u>	-0.140	-0.068
	P/Sign.:	0.010 / *	0.001 / **	0.289 / n.s.	0.610 / n.s.
POD	r :	-0.148	<u>-0.678</u>	<u>0.389</u>	0.084
	P/Sign.:	0.260 / n.s.	0.000 / ***	0.002 / **	0.526 / n.s.
GDH	r :	-0.052	-0.255	0.216	0.058
	P/Sign.:	0.626 / n.s.	0.015 / *	0.041 / *	0.590 / n.s.
Schwefel	r :	0.006	<u>0.385</u>	0.151	<u>-0.535</u>
	P/Sign.:	0.975 / n.s.	0.027 / *	0.401 / n.s.	0.001 / **

Starke Zusammenhänge ($r < 0.5$) sind durch Unterstreichen und Fettdruck, mittelstarke Zusammenhänge ($0.3 < r \leq 0.5$) durch Fettdruck hervorgehoben. Die Zahl der Fälle wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht aufgeführt. Sie schwankte je nach Parameter und Anzahl der durchgeführten Analysen zwischen 33 und 90.

- Erntetermin (hier ist jeder einzelne Probenahmetermin separat codiert worden): In diese Variable geht eine Vielzahl von Einflußgrößen ein. Neben der zu jedem Erntetermin unterschiedlichen Konstellation mikroklimatischer Faktoren sind dies auch spezifische Eigenschaften der Untersuchungspartzellen wie Bodenfaktoren und durchschnittliche Einstrahlung.
- Ernteparzelle: Da die Ernten auf je 3 Begasungs- und 3 Kontrollparzellen stattfanden, ist dieser Faktor noch einmal einzeln herausgegriffen worden, um gezielt den Einfluß von Boden- und Einstrahlungsbedingungen erfassen zu können, die am Waldboden mosaikmäßig verteilt sind. Dabei wurden alle Erntewochen für jede Parzelle zusammengefaßt.

Das Entwicklungsstadium und die zum Erntetermin herrschenden mikroklimatischen Bedingungen hatten demnach einen größeren Einfluß auf die Meßgrößen als die Begasung. Unter den auf den Untersuchungspartzellen gemessenen mikroklimatischen Faktoren ergab sich in vielen Fällen eine deutliche Korrelation zwischen der Temperatur und biochemischen Parametern. In Tab. 4 sind die Ergebnisse von Korrelationsberechnungen zwischen SO₂-Konzentration, Temperatur, rel. Feuchte und Einstrahlung als unabhängigen Variablen mit den gemessenen biochemischen Größen am Beispiel des Bärlauchs dargestellt.

3.22 Wirkungen verschiedener Begasungsvarianten

Pigmente: Die Wirkung der drei Begasungsvarianten auf Pigmentgehalte sind in Abb. 7 am Beispiel von *Allium ursinum* dargestellt. In dieser Art sanken die Chlorophyllgehalte mit steigender Schadgasbelastung ab, wovon Chl. a noch stärker betroffen war als Chl. b, wodurch auch das Chl. a/b-Verhältnis erniedrigt wurde. Der Carotinoidgehalt wurde zwar signifikant bzw. hochsignifikant (in der Ozon-Variante) verringert; die Carotinoide waren aber weniger empfindlich als die Chlorophylle, so daß sich entsprechende Verschiebungen in der Gesamtchlorophyll/Carotinoid-Relation ergaben.

Weitere Arten wiesen deutlich veränderte Reaktionsmuster auf. Bei *Melica uniflora* sanken die Pigmentgehalte mit steigender Kontamination deutlich ab, wovon aber im Gegensatz zum Bärlauch alle gemessenen Farbstoffe gleichermaßen betroffen waren, so daß das Chl. a/b-Verhältnis und die Chlorophyll/Carotinoid-Relation unverändert blieben. Bei *Viola reichenbachiana* waren demgegenüber in keiner Behandlungsvariante signifikante Veränderungen von Pigmentgehalten oder -relationen festzustellen.

Peroxidasen-Aktivität: Die Ergebnisse sind in Abb. 8 dargestellt. *Allium ursinum* reagierte mit verringerten POD-Umsatzraten auf die Begasungen. Die Veränderungen waren

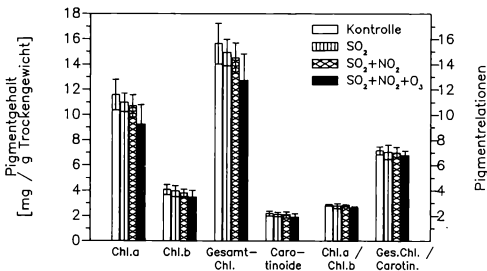


Abb. 7: Pigmentgehalte [mg/g Trockengewicht] und Relationen der Pigmentgehalte von *Allium ursinum* in Abhängigkeit von der Behandlungsweise 1986.

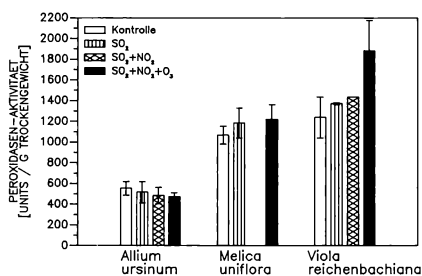


Abb. 8: Peroxidasen-Aktivität [Units/g Trockengewicht] der 1986 geernteten Proben in Abhängigkeit von der Behandlungsweise.

nur zwischen SO₂+NO₂+O₃-Behandlung und Kontrollserie (schwach) signifikant. Bei *Melica uniflora* nahm die POD-Aktivität mit steigender Schadgaszufuhr zu. Allerdings waren die Unterschiede statistisch nicht absicherbar. Die Begasungen führten für *Viola reichenbachiana* ebenfalls zu erhöhter Peroxidasen-Aktivität. In der Ozon-Variante lagen die Werte 58% über der der Kontrollserie, die Differenz war statistisch signifikant.

Schwefelgehalte: Die Ergebnisse finden sich in Abb. 9. Bei *Allium ursinum* lagen die Werte für Kontrollserie, SO₂ und SO₂+NO₂-Begasung auf gleichem Niveau. Die Schwefelgehalte der SO₂+NO₂+O₃-Variante waren aber gegenüber den anderen Behandlungen hochsignifikant erniedrigt. Für dieses Ergebnis können Leaching-Prozesse verantwortlich

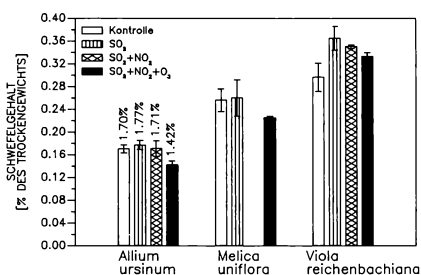


Abb. 9: Schwefelgehalt [% des Trockengewichts] der 1986 geernteten Proben in Abhängigkeit von der Behandlungsweise.

gemacht werden. Für *Melica uniflora* stellte sich eine ähnliche Situation dar. Die Schwefelgehalte waren nach SO₂-Begasung leicht, aber im Gegensatz zum Vorjahr nicht signifikant gegenüber der Kontrollserie erhöht. Zusätzlich mit NO₂+O₃ begaste Pflanzen enthielten aber weniger Schwefel; die Differenz zur Kontrollserie war schwach signifikant. *Viola reichenbachiana* reagierte auf die Schwefeldioxid-Begasung mit signifikant erhöhten Schwefelgehalten. Mit der Addition von NO₂ oder NO₂+O₃ zum Begasungsgemisch ergaben sich aber gegenüber der reinen SO₂-Applikation verringerte S-Gehalte. Die SO₂-Metabolisierung und Schwefel-Akkumulation wurde also auch für diese Art in den Kombinationsbegasungen von Leaching-Prozessen oder anderen Reaktionen überlagert.

4. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit sollte der Einfluß definierter Belastungen mit den gasförmigen Immissionen SO₂, NO₂ und O₃ auf der Organisationsstufe einer Pflanzengesellschaft un-

tersucht werden. Datengrundlage für die Bewertung bildete die Erfassung der Populationen, d.h. die Arten, aus denen sich die Gesellschaft zusammensetzte. Für einige ausgewählte Arten wurden die Untersuchungen auf eine noch niedrigere Organisationsstufe ausgedehnt, in dem auf zellulärer Ebene biochemische Parameter, d.h. die Reaktion von Makromolekülen und Regulationsmechanismen der Zelle, zur Bewertung des Schadgasinflusses dienten.

Die vorliegenden Ergebnisse belegen, daß die Immissionsempfindlichkeit artspezifisch variiert. Alle Vertreter der empfindlichsten Gruppe (*Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *Arum maculatum*, *Ranunculus ficaria*) gehören zu den vorsommergrünen, geophytisch überwinternden Arten, deren produktive Phase auf wenige Monate im Frühling begrenzt ist, wobei überwiegend die Zeit vor der Belaubung der Baumschicht genutzt wird. Allen empfindlichen Spezies dieses Bestandes ist also eine vergleichsweise hohe Stoffwechselrate über einen kurzen Zeitraum gemein. Diese Lebensform ist eine von mehreren möglichen Strategien zur Besiedlung des Lebensraums 'Waldboden' (GRIME 1981), der in erster Linie durch die Strahlung als limitierendem Faktor gekennzeichnet ist. Möglicherweise bedingt die Notwendigkeit einer hohen Produktionsrate für eine kurze Zeitspanne bei diesen Arten das Fehlen von Avoidance-Mechanismen, wie sie in Form von drastisch erhöhten Diffusionswiderständen während der Begasungen in der unempfindlichen, überwinternd grünen Art *Milium effusum* gefunden werden konnten (STEUBING, FANGMEIER 1987), und macht diese Gruppe streßanfälliger.

Auf lange Sicht kann eine Artenverschiebung zugunsten wenig empfindlicher Arten vermutet werden; die mehrfach festgestellte Zunahme von Säurezeigern (WITTIG et al. 1985; ROST-SIEBERT 1986; STEUBING, FANGMEIER 1986) und Berichte über Änderungen der Bestandesstruktur in Abhängigkeit von der Entfernung zu punktförmigen Emittenten (McCLENAHEN 1978; FREEDMAN, HUTCHINSON 1980) lassen diesen Schluß zu. Wie stark die Veränderung ausfallen wird, hängt zunächst davon ab, wie gut es konkurrierenden Arten gelingt, die durch den Ausfall empfindlicher Individuen freiwerdenden Räume zu besiedeln; zum anderen ist auch denkbar, daß innerhalb einer empfindlichen Population resistenter Subpopulationen selektiert werden und den Lebensraum einnehmen können, aus dem die empfindlichen Genotypen derselben Art weichen mußten. Belege für genetische Veränderungen als Antwort auf Immissionsstreß (SCHOLZ 1984) und für die Entwicklung von Streßresistenz (ROOSE et al. 1982) liegen vor.

Wesentlich gravierendere Effekte als SO₂ allein hatten in der vorliegenden Untersuchung die Kombinationsbegasungen, insbesondere die Variante mit Ozon. Die Einbußen an oberirdischer Biomasse waren bei empfindlichen Arten (z.B. *Allium ursinum*) so groß, daß die Population ernsthaft gefährdet erscheint. Eine flüchtige Durchsicht der Ergebnisse der ersten BFI-Messung des Jahres 1987 ergab denn auch einen um 25 % gegenüber dem Vorjahr verringerten Austrieb dieser Art. Detaillierte Auswertungen für 1987 liegen allerdings noch nicht vor. Es deutet sich jedoch an, daß die in der TA Luft festgelegten Grenzwerte offensichtlich nicht genügen, um die Artendiversität zu erhalten. Die applizierten, deutlich unter den Limits liegenden Schadgasdosen können, besonders bei Belastung mit einer Kombination verschiedener Komponenten, zum Ausfall von Arten in der Pflanzengesellschaft und zur Reduktion der Artenvielfalt führen.

Die Messungen auf zellulärer Ebene belegen - wie die Beobachtung der saisonalen Entwicklung der Populationen - ebenfalls eine beschleunigte Seneszenz als Begasungseffekt (BOTH et al. 1987). Die gemessenen biochemischen Parameter reagierten z.T. sehr deutlich auf die Begasungen. Damit bietet sich die Möglichkeit, biochemische Messungen zur Diagnose 'unsichtbarer' Immissionswirkungen heranzuziehen (KELLER, SCHWAGER 1971; KELLER 1974; JÄGER, KLEIN 1980; JÄGER 1982; WEIGEL, JÄGER 1985). Neben Immissionen reagieren biochemische Parameter allerdings auf eine Vielzahl weiterer

Faktoren (GUDERIAN 1978; JÄGER 1982; DARRALL, JÄGER 1984). Die vorgestellten Ergebnisse der Varianz- und Korrelationsberechnungen bestätigen diese Aussage.

Die genetisch festgelegte Immissionsempfindlichkeit wird im Ökosystem von einer Vielzahl von Einflußgrößen modifiziert. Dazu gehören neben abiotischen Faktoren wie Mikroklima und Bodenzustand eine Reihe biotischer Komponenten. Diese umfassen neben u.a. bei MANION (1981) erwähnten Einflußgrößen wie Befall mit Parasiten der verschiedensten Art auch die Bestandesstruktur, die Angepaßtheit der betreffenden Population an den Standort, die Stellung der (Teil-)Population im Bestand, die von der Bestandesstruktur abhängige Exposition der Population gegenüber Schadgasen, Beeinflussungen durch Konsumenten (Fraß) und Wechselwirkungen mit Symbionten (z.B.Mykorrhiza). Eine weitere modifizierende Größe für die Immissionsempfindlichkeit stellt der Entwicklungszustand von Pflanzen dar (GUDERIAN 1966).

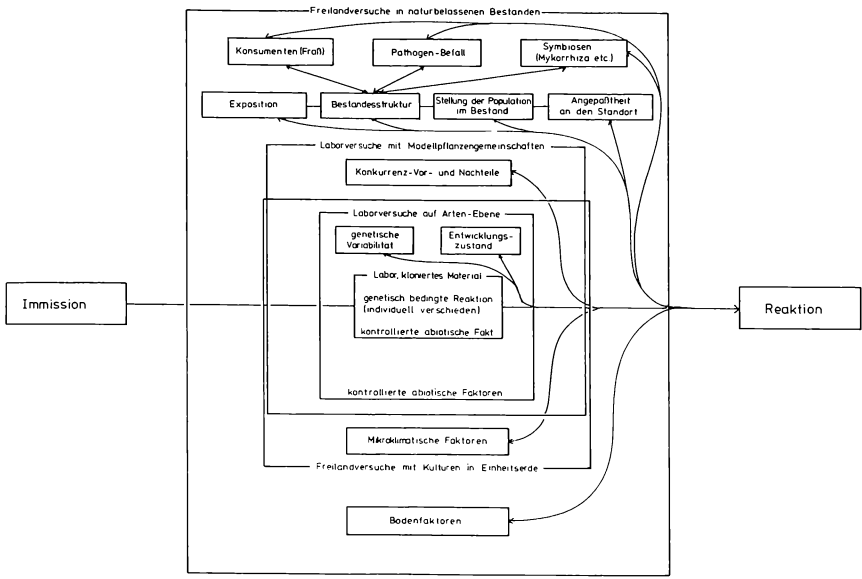


Abb. 10: Schematische Darstellung verschiedener experimentell zu untersuchender Organisationsstufen mit den die Reaktion auf Immissionen mitbestimmenden Einflußfaktoren.

Das Schema in Abb. 10 gibt einen Überblick über verschiedene Organisationsstufen, auf denen Untersuchungen durchgeführt werden können, und über die Einflußfaktoren, die in Abhängigkeit von der Untersuchungsmethode die Reaktion einer Pflanze auf Immissionen mitbestimmen. Die Graphik erhebt dabei keinen Anspruch auf Vollständigkeit; eine Reihe denkbarer Untersuchungsmethoden und Wechselwirkungen wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht einbezogen. Aus dem Schema läßt sich aber erkennen, wie komplex sich die Reaktion auf Immissionen zusammensetzt, wenn Erhebungen an naturbelassenen Beständen des Freilandes durchgeführt werden. Wichtig ist dabei auch, daß die Reaktion auf Immissionen modifizierenden Faktoren mit dieser Reaktion rückgekoppelt sind. Biomassenverluste einer Population als Begasungseffekt ziehen Veränderungen des Mikroklimas (z.B.Einstrahlung) und der Bestandesstruktur nach sich. Reaktionen der Abschlußgewebe in Form von Erosion der Kutikula (HUTTUNEN, SOIKKELI 1984; KROL et al. 1982) wirken sich auf den Pathogen-Befall aus (ELSTNER, OSSWALD 1984). Die My-

korhizierung wird als Folge verringerter Assimilat-Verfügbarkeit und -Bereitstellung beeinflusst (McCOOL, MENGE 1983; REICH et al. 1986; FANGMEIER et al. 1987a).

Mit steigender Organisationsstufe des Untersuchungsobjekts wächst die Übertragbarkeit der Ergebnisse (GUDERIAN 1978), gleichzeitig sinkt die Reproduzierbarkeit. Grund dafür ist die im Schema aufgezeigte Zunahme der Einflussfaktoren, die die Reaktion auf eine definierte Immissionsbelastung mitbestimmen. Trotz oder gerade wegen der hohen Variabilität der Meßergebnisse, die zwar eine Kausalanalyse erschwert, aber die realen, ökosystemaren Auswirkungen von Schadstoffeinträgen widerspiegelt, sollten ökosystemare Forschungsansätze mehr als bisher zum Tragen kommen, da sie zu umweltrelevanten Einschätzungen von Immissionsdaten und Festlegung von Grenzwerten führen können, während Begasungsversuche auf der Ebene von Pflanzenarten ohne Berücksichtigung der in höheren Organisationsstufen auftretenden Wechselwirkungen (Konkurrenz etc.) immer systematische Fehler aufweisen werden.

Literatur

- BERGMEYER U., 1977: Grundlagen der enzymatischen Analyse. Weinheim/New York (Chemie).
- BOTH R., FRANKENFELD M., MARKGRAF U., SAURE H., STEUBING L. 1987: Immissionswirkungen in einem Melico-Fagetum. 2. Ökophysiologische und biochemische Effekte bei diskontinuierlicher Begasung mit Open-tops. Verh. Ges. Ökol. 16: 101-106.
- DARRALL N.M., JÄGER H.J., 1984: Biochemical diagnostic tests for the effect of air pollution on plants. In: (Ed. KOZIOL M.J., WHATLEY F.R.): Gaseous air pollutants and plant metabolism. London (Butterworths): 333-349.
- ELLENBERG H., 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobot. 9.
- ELSTNER E.F., OSSWALD W., 1984: Fichtensterben in "Reinluftgebieten": Strukturresistenzverlust. Naturwiss. Rundschau 37: 52-61.
- FANGMEIER A., FISCHER A., GNITKE J., GODOY R., MAYR R., 1987a: Immissionswirkungen in einem Melico-Fagetum. 1. Symptomatologische Effekte bei diskontinuierlicher Begasung mit Open-tops. Verh. Ges. Ökol. 16: 91-100.
- FANGMEIER A., GNITKE J., STEUBING L., 1987b: Transportable open-tops for discontinuous fumigations. In: Commission Europ. Comm.: Air pollution res. rep. 5 (Microclimate and plant growth in open-top chambers): 102-112.
- FREEDMAN B., HUTCHINSON T.C., 1980: Long-term effects of smelter pollution at Sudbury, Ontario, on forest community composition. Can. J. Bot. 58: 2123-2140.
- GRIME J.P., 1981: Plant strategies in shade. In: (Ed. SMITH H.): Plants and the daylight spectrum. Br. Photobiol. Soc. Int. Symp. Leicester: 159-186.
- GRÜNHAGE L., JÄGER H.J., 1982: Kombinationswirkung von SO₂ und Cadmium auf *Pisum sativum* L. 2. Enzyme, freie Aminosäuren, organische Säuren und Zucker. Angew. Bot. 56: 167-178.
- GUDERIAN R., 1966: Reaktionen von Pflanzengemeinschaften des Feldfutterbaus auf Schwefeldioxydeinwirkungen. Schriftenr. LA Immissions- u. Bodennutzungsschutz NRW 4: 80-100.
- GUDERIAN R., 1978: Wirkungen sauerstoffhaltiger Schwefelverbindungen. Einführung. VDI-Ber. 314: 207-217.
- HUTTUNEN S., SOIKKELI S., 1984: Effects of various gaseous pollutants on plant cell ultrastructure. In: (Ed. KOZIOL M.J., WHATLEY F.R.): Gaseous air pollutants and plant metabolism. London (Butterworth): 117-127.
- JÄGER H.J., KLEIN H., 1980: Biochemical and physiological effects of SO₂ on plants. Angew. Bot. 54: 337-348.
- JÄGER H.J., 1982: Biochemical indication of an effect of air pollution on plants. In: (Ed. STEUBING L., JÄGER H.J.): Monitoring of air pollutants by plants. The Hague (Junk): 99107.
- KELLER T., SCHWAGER H., 1971: Der Nachweis unsichtbarer ("physiologischer") Fluor-Immissionsschädigungen an Waldbäumen durch eine einfache kolorimetrische Bestimmung der Peroxidase-Aktivität. Eur. J. For. Pathol. 1: 6-18.
- KELLER T., 1974: Die Peroxidase-Aktivität als Indikator unsichtbarer Immissionsschädigungen. Anz. Schädlingssk. Pfl.-Umweltschutz 47: 86-89.

- KOWAFIK K., SUKOPP H., 1984: Auswirkungen von Luftverunreinigungen auf die Bodenvegetation von Wäldern, Heiden und Mooren. *Allg. Forstz.* 39: 292-293.
- KROL P.J., STEUBING L., WOLTING H.G., POSTHUMUS A.C., 1982: Histologische und zytologische Untersuchungen an *Trifolium repens* und *Plantago major* nach Begasung mit einem Immissionsgemisch aus NO₂, O₃ und SO₂. *Angew. Bot.* 56: 295-306.
- LICHTENTHALER H.K., WELLBURN A.R., 1983: Determinations of the total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.* 603: 591-592.
- MANION P.D., 1981: Tree disease concepts. Englewood Cliffs (Prentice Hall) N.J.
- McCLENAHEN J.R., 1978: Community changes in a deciduous forest exposed to air pollution. *Can. J. For. Res.* 8: 432-438.
- McCOOL P.M., MENGE J., 1983: Influence of ozone on carbon partitioning in tomato: potential role of carbon flow in regulation of the mycorrhizal symbiosis under conditions of stress. *New Phytol.* 94: 241-247.
- PAHLICH E., JÄGER H.J., STEUBING L., 1972: Beeinflussung der Aktivitäten von Glutamatdehydrogenase und Glutaminsynthetase aus Erbsenkeimlingen durch SO₂. *Angew. Bot.* 46: 183-197.
- REICH P.B., STROO H.F., SCHOETTLE A.W., AMUNDSON R.G., 1986: Acid rain and ozone influence mycorrhizal infection in tree seedlings. *J. Air Poll. Contr. Ass.* 36: 724-726.
- ROSSE M.L., BRADSHAW A.D., ROBERTS T.M., 1982: Evolution to resistance to gaseous air pollutants. In: (Ed. UNSWORTH M.H., ORMROD D.P.): Effects of gaseous air pollutants in agriculture and horticulture. London (Butterworth): 379-409.
- ROST-SIEBERT K., 1986: Feststellung von Veränderungen in der Bodenvegetation und im chemischen Oberbodenzustand während der letzten Jahrzehnte. *UBA-Texte* 18/86: 246-256.
- SCHOLZ F., 1984: Drohen unsere Wälder durch Luftverunreinigungen genetisch zu verarmen? *Allg. Forstzeitschr.* 39: 1258-1261.
- STEUBING L., FANGMEIER A., 1986: Immissionsituation der Waldbodenvegetation: Immissionsbelastung. *Allg. Forstzeitschr.* 41: 469-471.
- STEUBING L., FANGMEIER A., FISCHER A., GNITTKE J., 1986: Immissionsituation der Waldbodenvegetation: Sensitivität gegenüber SO₂ am natürlichen Standort. *Allg. Forstzeitschr.* 41: 526-528.
- STEUBING L., FANGMEIER A., 1987: SO₂-sensitivity of plant communities in a beech forest. *Environ. Pollut.* 44: 297-306.
- TRAUTMANN W., KRAUSE A., WOLFF-STRAUB R., 1970: Veränderungen der Bodenvegetation in Kiefernforsten als Folge industrieller Luftverunreinigungen im Raum Mannheim-Ludwigshafen. *Schriftenr. Vegetationsk.* 5: 193-207.
- UBA 1986: Daten zur Umwelt 1986/87, Umweltbundesamt. Berlin (E. Schmidt).
- WEIGEL H.J., JÄGER H.J., 1985: Physiologische und biochemische Verfahren zum Nachweis von Schadstoffwirkungen. *Staub Reinh. Luft* 45: 269-271.
- WITTIG R., BALLACH H.J., BRANDT C.J., 1985: Increase of number of acid indicators in the herb layer of the millet-grass-beech forest of the westfalian Bight. *Angew. Bot.* 59: 219-232.

Adresse

Prof. Dr. L. Steubing
 Dr. A. Fangmeier
 Inst. f. Pflanzenökologie Univ.
 Heinrich-Buff-Ring 38
 D-6300 Gießen

Wirkungsuntersuchungen in immissionsbelasteten Modellökosystemen mit jungen Waldbäumen

Jürgen Bender, Günther Seufert, Hans-Jürgen Jäger und Uwe Arndt

Synopsis

In 1983 model ecosystems in open-top chambers were designed to investigate long-term effects of air pollutants (ozone and/or sulphur dioxide, simulated acidic rain) at realistic concentrations on mineral cycling, biochemistry and physiology of young forest trees. The chambers contain soil lysimeters and are protected against the intrusion of ambient rain. In the course of the exposure, alterations in mineral cycling and metabolic plant processes caused by sulphur dioxide and ozone could be observed. The combination of both pollutants often resulted in responses that were greater than the single effects.

Air pollutants, forest trees, metabolic effects, mineral cycling, model ecosystem, ozone, sulphur dioxide.

1. Einführung

Eine ökotoxikologische Abschätzung und Bewertung von direkten und indirekten Wirkungen von Luftschadstoffen und besonders deren Kombinationen auf Waldbäume kann nur durch langfristige experimentelle Überprüfung mit realistischen Konzentrationen unter weitgehend naturnahen Bedingungen erfolgen. Vor diesem Hintergrund wurden Modell-Ökosysteme in Open-top-Kammern auf Lysimetern entwickelt, die sich stark an den in Waldökosystemen gegebenen Randbedingungen orientieren. Hier werden junge Bäume seit 1983 definiert mit freilandrelevanten Immissionskonzentrationen (SO₂, O₃, saurer Niederschlag) belastet. Zentrale Kriterien zur Feststellung von Schadstoffwirkungen sind Untersuchungen des Mineralstoffhaushaltes sowie physiologische und biochemische Analysen des belasteten Pflanzenmaterials.

2. Material und Methoden

Eine ausführliche Beschreibung der Modell-Ökosysteme mit jungen Waldbäumen in Open-top-Kammern auf Lysimetern findet man bei SEUFERT u. ARNDT (1985). In diesen Open-top-Kammern wachsen seit April 1983 junge Fichten, Tannen und Buchen in einem Boden, der aus dem Nord-schwarzwald von einem Waldstandort über mittlerem Buntsandstein stammt. Die Bäume werden von unten mit durch Aktivkohle gefilterte Luft versorgt, der die Gase SO₂ und O₃, einzeln und in Kombination, zudosiert werden. Die Belastungshistorie der Kammern seit Oktober 1983 ist aus Abb. 1 zu entnehmen. SO₂ wurde als Dauerbegasung zunächst mit einer täglichen Dosis von 80-100 µg/m³ im Winter und 30-50 µg/m³ im Sommer gegeben. Mitte 1985 wurde die SO₂-Konzentration auf Werte zwischen 20 und 30 µg/m³ zurückgenommen. Ozon wurde im Herbst 1983 und von April bis Oktober 1984 außer an Regentagen in einer Konzentration um 80 µg/m³ für 7 h täglich gegeben. Seit 1985

Tab. 1: Ionenkonzentrationen (mg/l) in der Beregnungslösung.

SO ₄ ²⁻	NO ₃ ⁻	Cl ⁻	PO ₄ ³⁻	Pb	NH ₄ ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	K ⁺	Na ⁺	Cd
8.1	2.8	1.5	0.1	0.05	0.3	0.3	0.8	0.5	0.8	0.005

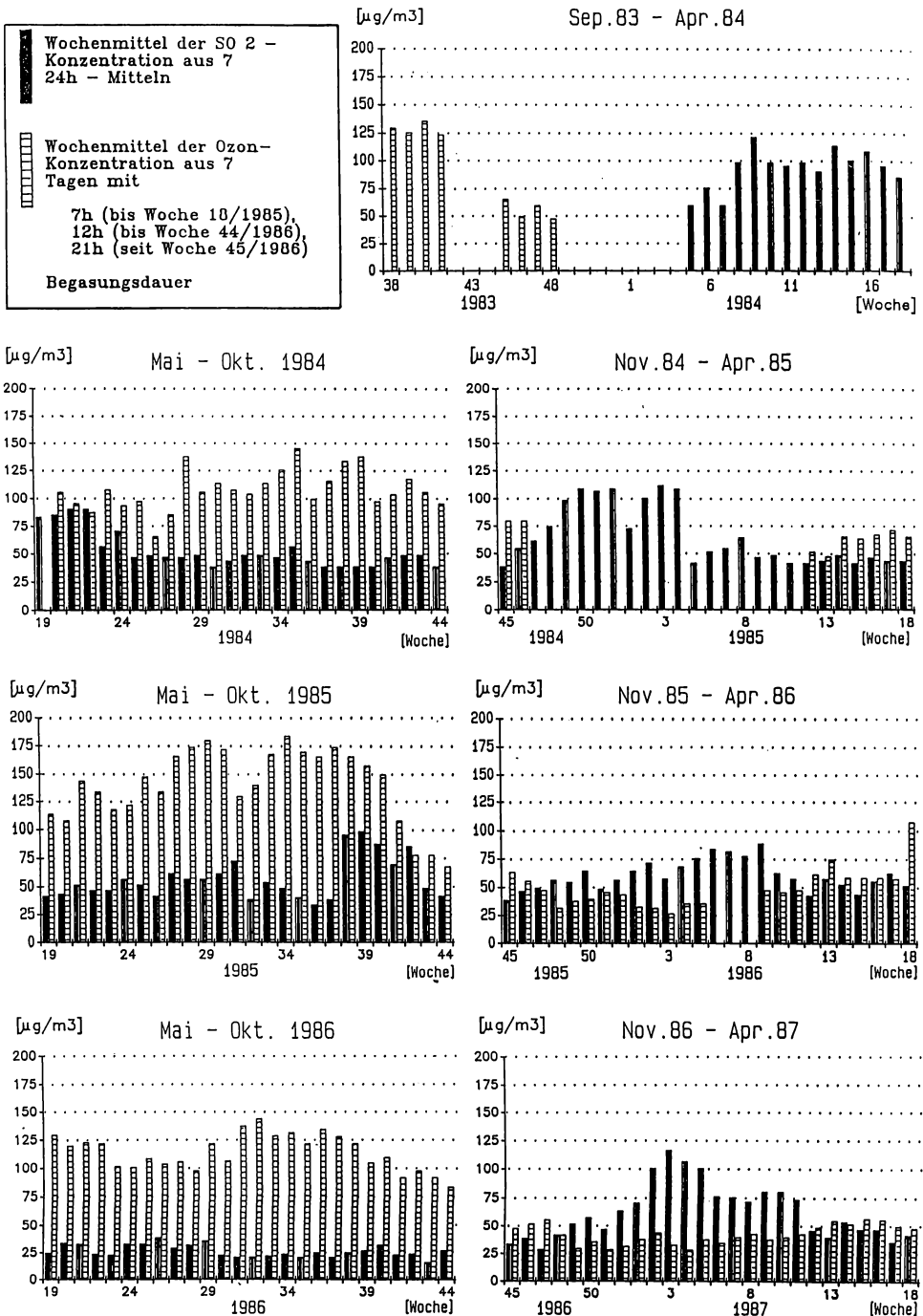


Abb. 1: Belastungshistorie: Wochenmittel der SO₂- und O₃-Konzentrationen seit Oktober 1983 in den einzeln und kombiniert mit SO₂ und O₃ belasteten Modellökosystemen in Open-top-Kammern.

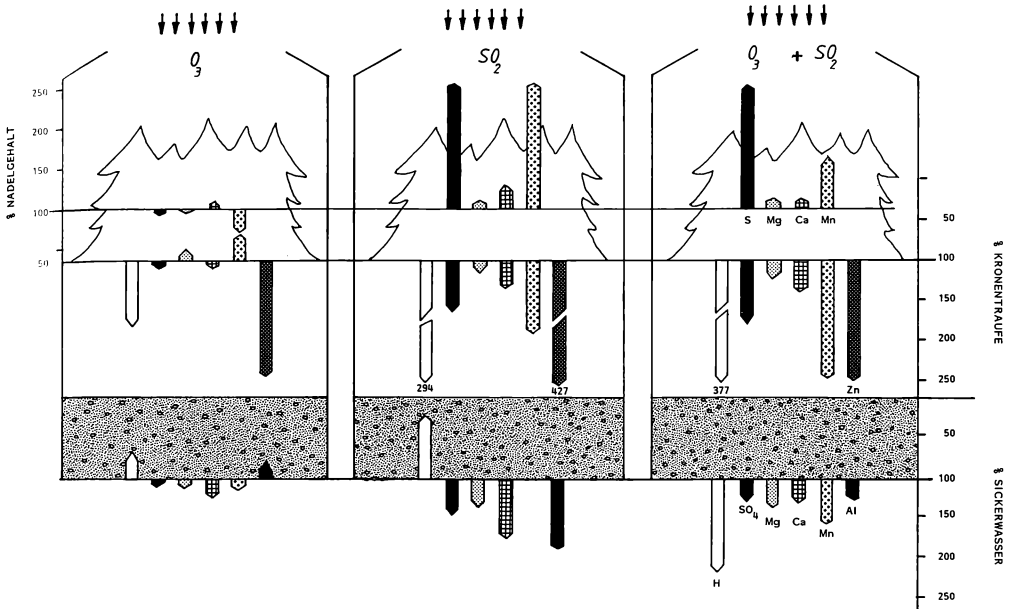


Abb. 2: Unterschiede im Mineralstoffhaushalt der belasteten Modellökosysteme in % der Kontrollserie im Versuchsjahr 1986.

Die prozentualen Veränderungen in Kronentraufe und Sickerwasser basieren auf Berechnungen der Transportraten (Flüsse). Die Transportrate wird als Produkt aus der Wassermenge und der Konzentration berechnet. Die Unterschiede in den Nadelgehalten (Fichte) basieren auf Konzentrationswerten.

wird Ozon je nach Jahreszeit zwischen 30 und 180 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ für 12 h täglich, ab Woche 45/1986 für 21 h täglich dosiert. Die Versorgung mit gelösten Stoffen (Tab. 1) erfolgt über Regendüsen; der pH-Wert der Regenlösung beträgt 4.0.

Wöchentlich werden die Proben von Beregnungslösung, Kronentraufe und Sickerwasser gewonnen, gewogen, filtriert, pH-Wert und Leitfähigkeit (μS) gemessen, und anschließend mit üblichen Methoden (Ionenchromatograph, Flammenphotometer, AAS) auf die Ionengehalte hin analysiert. Biochemische Analyseverfahren sowie Element- und Inhaltsstoffanalytik von Nadeln und Blättern sind bei BENDER et al. (1986) beschrieben.

3. Ergebnisse

3.1 Untersuchungen zum Mineralstoffhaushalt

Der Stoffhaushalt der Modell-Ökosysteme wird in Anlehnung an die im Rahmen des Solingprojektes entwickelten Konzepte und Methoden (ELLENBERG et al. 1986) nach einem Kompartimentmodell erfaßt, wobei hier vor allem die Veränderungen dargestellt werden, die der Regen beim Passieren des Kronendaches und des Bodens erfährt. In Abb. 2 sind die relativen Veränderungen der Elementflüsse in den einzelnen Kompartimenten bei den mit gasförmigen Schadstoffen belasteten Fichten im Vergleich zur Kontrollserie für das Versuchsjahr 1986 dargestellt. Die prozentualen Unterschiede zwischen den SO_2 -Behandlungen (SO_2 und SO_2+O_3) und den Kontrollserien machen deutlich, daß die SO_2 -Begasung eine verstärkte Anreicherung von Sulfat, Mangan und H^+ sowohl in der Kronen-

traufe als auch im Sickerwasser bewirkt. Die Versauerung des gesamten Modellökosystems zeigt sich zugleich in einer deutlichen Auswaschung von Calcium, Magnesium und Zink aus den Nadeln sowie von Calcium, Magnesium und Aluminium aus dem Boden, während in den Nadeln der mit SO₂ und SO₂+O₃ behandelten Fichten erhöhte Konzentrationen an Schwefel und Mangan festzustellen sind. Die Gehalte von Calcium und Magnesium in den Nadeln sind dagegen im Vergleich zur Kontrollserie nahezu unverändert, während im Herbst 1984 in den SO₂-Varianten vor allem bei Magnesium deutlich verminderte Nadelgehalte zu verzeichnen waren (ARNDT et al. 1985).

Während in den Versuchsjahren 1984 und 1985 die auf das SO₂ zurückführbaren Wirkungen auf die Elementflüsse in den einzelnen Kompartimenten durch die gleichzeitige Einwirkung mit O₃ noch verstärkt wurden, sind die Unterschiede zwischen SO₂ und SO₂+O₃ 1986 nicht so stark ausgeprägt. Jedoch zeigt in diesem Jahr Zink als einziges Element eine eindeutige Reaktion auf die O₃-Einzelbegasung, die sich als erhöhte Auswaschung aus den Nadeln nachweisen läßt.

3.2 Stoffwechselphysiologische Untersuchungen

Die chronische Belastung mit umweltrelevanten Konzentrationen von SO₂ und O₃ führte im Laufe des Expositionszeitraumes neben den in Kap. 3.1 beschriebenen Veränderungen

Tab. 2: Einfluß von O₃ und SO₂ (einzeln und im Kombination) auf verschiedene Stoffwechselparameter bei Fichte.

Probenahme: 20.10.85. Die statistische Berechnung erfolgte mit Hilfe der zweifaktoriellen Varianzanalyse (two-way ANOVA). * p ≤ 0.05; ** p ≤ 0.01.

	Nadel-jahrgang	Behandlung				Signifikanz		
		Kontrolle	O ₃	SO ₂	SO ₂ +O ₃	O ₃	SO ₂	SO ₂ ×O ₃ (Interaktion)
Glucose (mg/g TG)	83	32.8	27.8	29.0	20.6	*		*
	84	47.3	38.6	33.7	28.9	**	**	*
	85	36.9	28.6	23.6	22.3		**	
Fructose (mg/g TG)	83	13.2	10.7	7.76	8.06		*	
	84	10.4	16.0	16.7	18.4	**	**	
	85	17.0	14.1	19.2	22.2		*	*
Saccharose (mg/g TG)	83	77.9	71.4	67.7	55.8		*	
	84	92.2	88.8	77.5	66.6		**	
	85	98.5	84.9	72.6	62.8		**	
Chlorophyll (mg/g TG)	83	3.12	3.07	3.16	3.09			
	84	2.71	3.17	1.86	2.14	*	**	
	85	2.00	2.16	2.62	2.89		**	
POD (Units/g TG)	83	17.1	12.5	31.6	23.8	*	**	
	84	7.89	14.1	22.9	22.2	*	**	
	85	8.17	12.8	16.5	22.6	**	**	*
GDH (Units/g TG)	83	0.49	0.36	0.54	0.50		*	
	84	0.24	0.38	0.51	0.48	**	**	
	85	0.22	0.28	0.32	0.36		*	
Lösl. Protein (mg/g TG)	83	14.8	18.8	16.2	16.4			
	84	18.9	12.6	12.2	10.4	**	**	
	85	10.4	9.89	11.2	9.68			
Prolin (µMol/g TG)	83	1.34	1.37	1.26	1.48			
	84	1.05	1.14	1.55	1.98		**	
	85	0.82	0.79	0.98	1.10			

gen im Ionenhaushalt der untersuchten Systeme zu teilweise deutlichen Reaktionen im Stoffwechsel der Bäume. In Tab. 2 sind die Auswirkungen der Einzel- und Kombinationsbelastung mit den Schadgasen auf einige ausgewählte Stoffwechselfparameter bei der Fichte zusammengefaßt.

Die Ergebnisse der Varianzanalyse belegen, daß signifikante Stoffwechselwirkungen bei der Fichte nachweisbar sind, die sich eindeutig auf die zudosierten Luftschadstoffe zurückführen lassen. Während in der ersten Versuchsphase die Wirkungen von SO₂ eindeutig im Vordergrund standen (vgl. BENDER et al. 1986) und ein Einfluß der alleinigen Ozonbegasung auf die in den Kammern exponierten Pflanzen noch nicht erkennbar war, zeigen sich im Oktober 1985 auch Unterschiede zwischen den O₃-belasteten Bäumen und den Kontrollvarianten.

So sind insbesondere bei den Enzymaktivitäten der Peroxidase (POD) sowie der Glutamatdehydrogenase (GDH) in beiden Behandlungsvarianten Steigerungen festzustellen. Auch die löslichen Zucker Glucose und Fructose reagieren sowohl auf SO₂ als auch auf Ozon mit Konzentrationsverschiebungen (Nadeljahrgang 1984). Während die Nadeln der behandelten Fichten überwiegend erhöhte Konzentrationen an Fructose aufweisen, sind die Gehalte an Glucose sowie Saccharose deutlich reduziert.

Erkennbar ist aus Tab. 2 weiterhin, daß die stärksten Effekte im letztjährigen Nadeljahrgang (1984) auftreten. Als Beispiele hierfür stehen u.a. die verminderten Proteingehalte und die Konzentrationsanstiege der Aminosäure Prolin. Die Kombination von SO₂ und O₃ erweist sich vielfach als besonders wirksam; es treten aber nur in einigen Fällen signifikante Interaktionen auf.

4. Ausblick

Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen zeigen, daß Wirkungen luftgetragener Schadstoffe in den Modellökosystemen mit jungen Waldbäumen sowohl im Boden als auch direkt an den oberirdischen Pflanzenteilen nachweisbar sind, so daß eine Trennung von primären Wirkorten nur schwer möglich ist. Zugleich wird deutlich, daß Schadgasgemische die Wirkungen der Einzelimmissionskomponenten modifizieren und häufig verstärken können. Inwieweit diese unter 'freilandähnlichen' Bedingungen und gleichzeitig reproduzierbarer Schadstoffbelastung gewonnenen Ergebnisse dagegen auf Freilandverhältnisse übertragbar sind, muß noch geprüft werden. Eine stufenweise Übertragbarkeit sollen in den nächsten Jahren Untersuchungen an Fichten gewährleisten, die an ihrem natürlichen Standort in einem Waldschadensgebiet mit Hilfe von Open-top-Kammern in gereinigter Luft bzw. Umgebungsluft gehalten werden.

Literatur

- ARNDT U., SEUFERT G., BENDER J., JÄGER H.J., 1985: Untersuchungen zum Stoffhaushalt von Waldbäumen aus belasteten Modellökosystemen in Open-top-Kammern. VDI-Bericht 560: 783-803.
- BENDER J., JÄGER H.J., SEUFERT G., ARNDT U., 1986: Untersuchungen zur Einzel- und Kombinationswirkung von SO₂ und O₃ auf den Stoffwechsel von Waldbäumen in Open-top-Kammern. Angew. Bot. 60: 461-579.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J. (Ed.), 1986: Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- SEUFERT G., ARNDT U., 1985: Open-top-Kammern als Teil eines Konzeptes zur ökosystemaren Untersuchung der neuartigen Waldschäden. Allg. Forstzeitschr. 40: 13-18.

Adresse

Dr. J. Bender
Prof. Dr. H.-J. Jäger
Institut f. Produktions- u. Ökotoxikologie
Bundesforschungsanstalt f. Landwirtschaft
Bundesallee 50
D-3300 Braunschweig

Dr. G. Seufert
Prof. Dr. U. Arndt
Institut f. Landeskultur u. Pflanzenökologie
Universität Hohenheim
Postfach 800562
D-7000 Stuttgart 70

Die Beeinflussung von Aluminiumtoleranz durch die Form der Stickstoffernährung

Michael Rode

Synopsis

In nutrient solution cultures the influence of either NO_3^- - or NH_4NO_3 -nutrition on Al-toxicity was examined for three differently Al-tolerant species. The most tolerant species, *Galium harcynicum*, is almost unaffected by Al^{3+} with both nitrogen sources. Growth of the less tolerant *Carex remota* and *Mycelis muralis* is strongly inhibited by Al^{3+} in the presence of NO_3^- . With NH_4NO_3 -nutrition *Mycelis muralis* shows marked NH_4 -toxicity without Al^{3+} and slight amelioration in the presence of $40 \mu\text{mol Al/l}$. In all cases NO_3^- -nutrition is combined with excretion of OH^- and high Al-accumulation in the roots. The highest OH^- -excretion and the highest Al-content per unit dry weight of the roots is found in the Al-tolerant species *Galium harcynicum*. But with NH_4NO_3 -nutrition this species shows the highest H^+ -excretion and only low Al-accumulation, similar to *Carex remota* and *Mycelis muralis*. From these results one can conclude that lowering or raising of rhizosphere-pH indeed effects the Al-precipitation in or at the roots, but is insignificant for the different Al-tolerance of the investigated species.

Aluminium tolerance, *Carex*, *Galium*, *Mycelis*, nitrogen nutrition, rhizosphere pH.

1. Einführung

Die Ernährung von Pflanzen mit N-Formen unterschiedlicher Ionenladung (NH_4^+ oder NO_3^-) wirkt sich maßgeblich auf den pH-Wert des die Wurzeln umgebenden Mediums aus (RAVEN, SMITH 1976; RUNGE 1983). In Anbetracht der pH-abhängigen Löslichkeit des Al kann dieser Effekt theoretisch die toxische Wirkung des Al beeinflussen. In diesem Zusammenhang stellen einige Autoren (CLARKSON 1969; MUGWIRA et al. 1978) die Hypothese vor, daß Al-tolerante Pflanzen den pH-Wert der Rhizosphäre stärker erhöhen als Al-empfindliche. Da die Löslichkeit des Al zwischen pH 4 und pH 5 stark abnimmt (NAIR, PRENZEL 1978; HAUG 1984), könnte Al durch eine derartige pH-Erhöhung in der Rhizosphäre ausgefällt (MATSUMOTO et al. 1977; HUETT, MENARY 1980) und damit inaktiviert werden. In der vorliegenden Arbeit soll diese Hypothese auf ihre Gültigkeit für unterschiedliche Al-Toleranz von Arten untersucht werden. Die wichtigsten Fragen dabei sind:

- Unterscheiden sich unterschiedlich Al-tolerante Arten in der OH^- - bzw. H^+ -Exkretion der Wurzeln?
- Mindert eine verstärkte Ausfällung von Al dessen Toxizität?

2. Material und Methoden

Als Versuchspflanzen wurden 3 Arten ausgewählt, deren Verbreitungsschwerpunkte unterschiedliche Al-Toleranz anorten ließen (nach ELLENBERG 1986):

- *Mycelis muralis* (L.) DUM. (*Compositae*): weniger saure Böden;
- *Carex remota* L. (*Cyperaceae*): weniger saure Böden;
- *Galium harcynicum* WEIGEL (*Rubiaceae*): saure Böden

Tab. 1: Zusammensetzung der Grundnährlösungen.
(Konzentrationsangaben in µmol/l).

N-Form der Nährlösung	NO ₃	NH ₄ NO ₃
Nährstoffsalz		
Ca(NO ₃) ₂	1000	500
CaSO ₄	---	500
(NH ₄) ₂ SO ₄	---	500
MgSO ₄	220	220
K ₂ SO ₄	175	175
FeCl ₃	49	49
H ₃ BO ₄	9.70	9.70
MnSO ₄	3.52	3.52
ZnSO ₄	3.06	3.06
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄	0.30	0.30

Carex remota und *Mycelis muralis* wurden aus Samen, *Galium hircynicum* aus Kopfstecklingen angezogen. Nach 6 bis 10 Wochen Voranzucht wurden die jungen Pflänzchen in belüftete Nährlösungen (Tab.1) gesetzt. In 2.4 cm breiten Bohrungen der Deckel der Versuchsgefäße (lichtundurchlässige Polyethylen-Töpfe) waren von *Galium hircynicum* und *Mycelis muralis* 3, von *Carex remota* 4 Pflanzen pro Gefäß befestigt. Zur Erstellung von Al-Versuchsreihen wurde den in Tab. 1 dargestellten NO₃⁻- und NH₄NO₃-Grundnährlösungen Al₂(SO₄)₃ zugesetzt. Entsprechend den Variationen in Al-Konzentration und N-Form ergaben sich folgende Nährlösungsvarianten:

2 N-Form-Reihen gleicher N-Konzentration

- 1) NO₃⁻-N
- 2) NO₃⁻-N und NH₄⁺-N (1+1)

6(7) Al-Varianten pro N-Form-Reihe

- 1) 0 µmol Al/l
- 2) 40 µmol Al/l
- 3) 80 µmol Al/l
- 4) 200 µmol Al/l
- 5) 500 µmol Al/l
- 6) 1000 µmol Al/l
- 7) 2000 µmol Al/l (nur *Galium hircynicum*).

Da AlPO₄ zwischen pH3 und pH9 nur wenig löslich ist und ausfallen würde, befanden sich die Pflanzen je zwei Tage in einer Al-haltigen, P-freien und einer Al-freien, P-haltigen Nährlösung. Die P-Nährlösungen enthielten 352 µmol KH₂PO₄/l, wobei die Zugabe von K₂SO₄ entfiel. Die übrigen Nährstoffe waren in den Al- und P-haltigen Lösungen identisch. Nach NAIR u. PRENZEL (1978) liegt Al in Lösungen mit pH-Werten von 4 zu 90% als Al³⁺ vor. Aus diesem Grund wurden die Nährlösungen auf pH 3.8 eingestellt und an jedem zweiten Tag mit KOH oder H₂SO₄ nachreguliert. Bei der pH-Einstellung wurde verbrauchtes Wasser durch demineralisiertes Wasser ersetzt. Ein Wechsel der Nährlösungen fand im Abstand von 2 Wochen statt.

In der letzten Kulturwoche vor der Ernte (s.u.) wurden die Pflanzen in frische Al-Lösungen gesetzt, in denen N-Verbrauch und H⁺-Konzentrationsänderung gemessen wurden. Unmittelbar nach dem Umsetzen der Pflanzen wurden aus diesen auf pH 3.8 eingestellten Nährlösungen 20 ml zur N-Bestimmung entnommen. Nach 24 (*Galium hircynicum*, *Carex remota*) bzw. 48 Stunden (*Mycelis muralis*) wurden erneut Proben entnommen und die OH⁻(HCO₃⁻)- bzw. H⁺-Abgabe der Wurzeln durch Rücktitration mit ⁿ/₁₀ H₂SO₄ bzw. ⁿ/₁₀ KOH auf den Ausgangs-pH-Wert (3.8) ermittelt. In den Nährlösungsproben wurde der Mineral-N-Gehalt mittels fraktionierter Wasserdampf-Destillation bestimmt (KEENEY, BREMNER 1966). Aus der Differenz zwischen den N-Gehalten der Nährlösung der beiden Probenahmen ließ sich der N-Verbrauch berechnen.

Die Ernte der Versuchspflanzen erfolgte nach 62 Tagen Al/P-Wechselkultur. Nach einer Trocknung von mindestens 24 Stunden bei 105 °C wurden die Trockengewichte der Pflanzen pro Topf ermittelt. Im Anschluß daran wurden die Wurzeln mit einer Fliehkraft-Kugelmühle zermahlen und mit 5 ml 65-prozentiger HNO₃ aufgeschlossen. Nach entsprechender Verdünnung mit bidestilliertem Wasser wurden die Al-Gehalte der Wurzeln am AAS (aa/ae-Spektrophotometer Video 11 von Instrumentation Laboratory) gemessen. Von jeder Nährlösungsvariante wurden vier Parallelen angesetzt. Alle Meßangaben bezeichnen somit den Mittelwert aus vier Parallelen. Im Text angegebene signifikante Unterschiede beruhen auf der zweifachen Varianzanalyse mit mehrfacher Besetzung und anschließendem Tukey-Test.

3. Ergebnisse und Diskussion

Bereits in den unteren bis mittleren Al-Stufen der NO₃⁻-Reihe reagieren die Arten weniger saurer Böden empfindlich auf Al. Während *Carex remota* dabei eine mehr oder weniger gleichmäßige und erst ab 80 µmol Al/l signifikante Abnahme in der Biomasseproduktion erkennen läßt, wird *Mycelis muralis* schon durch 40 µmol Al/l Nährlösung sehr stark geschädigt. Das Wachstum des Säurezeigers *Galium hircynicum* (ELLENBERG 1986) wird dagegen selbst von sehr hohen Al-Konzentrationen kaum gehemmt (Al-tolerante Art) (Abb.1). Auch in der NH₄NO₃-Reihe erweist sich *Galium hircynicum* als äußerst Al-tolerant. Bei *Carex remota* wird die toxische Wirkung des Al mit NH₄NO₃-Ernährung im Vergleich zu den NO₃⁻-Ansätzen abgeschwächt, so daß erste signifikante Einbußen in der Biomasseproduktion erst mit 200 µmol Al/l auftreten. *Mycelis muralis* wird bereits in den Al-freien NH₄NO₃-Ansätzen sehr im Wachstum gehemmt, so daß der negative Einfluß des Al durch toxische NH₄⁺-Effekte überlagert wird. Dabei tritt sogar ein Antagonismus zwischen NH₄⁺ bzw. dem mit NH₄NO₃-Ernährung ausgeschiedenen H⁺ und Al³⁺ auf, der

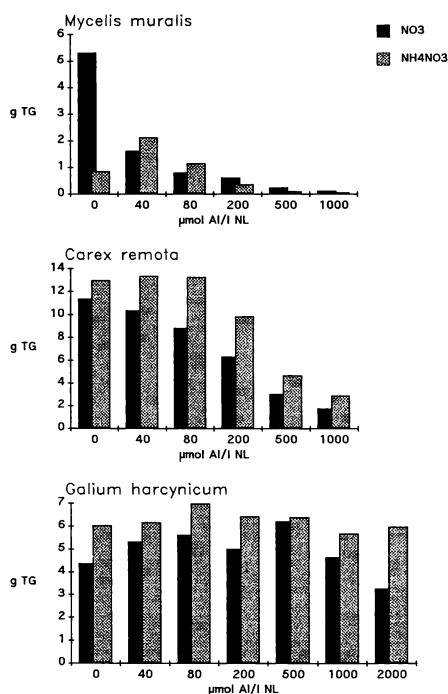


Abb. 1: Biomasseproduktion der Arten (in g Trockengewicht (TG)) während der Versuchsdauer (62 Tage) bei unterschiedlicher Al-Konzentration der Nährlösungen und unterschiedlicher Form der N-Ernährung.

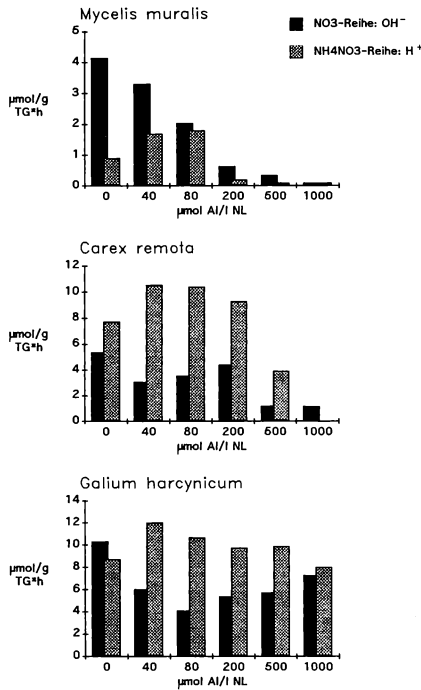


Abb. 2: OH⁻-Abgabe in der NO₃⁻-Reihe und H⁺-Abgabe in der NH₄NO₃-Reihe (in μmol/g Wurzelrockengewicht (TG) · h) bei unterschiedlicher Al-Konzentration der Nährlösungen.

bei niedrigem Al-Angebot zu einer Abschwächung der NH₄⁺-Toxizität führt: Bei 40 μmol Al/l Nährlösung ist die Biomasseproduktion signifikant höher als im Al-freien NH₄NO₃-Ansatz.

Den vorliegenden Untersuchungen vergleichbare Ergebnisse erhielt RORISON (1973, 1985) bei ähnlichen Versuchen mit anderen Arten. Dabei entsprechen die Reaktionen NO₃⁻- und NH₄⁺-ernährter Pflanzen von *Scabiosa columbaria* bzw. *Avenella flexuosa* denen von *Mycelis muralis* bzw. *Galium hircynicum*. Eine Abschwächung der Al-Toxizität durch NH₄⁺ im Vergleich mit NO₃⁻-ernährten Pflanzen, wie sie *Carex remota* zeigt, findet sich darüber hinaus in Versuchen von RORISON (1973, 1985) und McCAIN, DAVIES (1983) an *Holcus lanatus*.

Bei Untersuchungen über die Mechanismen, die einer unterschiedlichen Al-Toleranz von Arten oder Varietäten zu Grunde liegen, stellten FOY et al. (1965), MUGWIRA u. PATEL (1977) sowie MUGWIRA et al. (1978) fest, daß Al-tolerantes Getreide den Rhizosphären-pH-Wert mit NO₃⁻-Versorgung stärker anhebt als Al-empfindliches. Auf Grund der pH-abhängigen Löslichkeit des Al (NAIR, PRENZEL 1978; HAUG 1984), folgerten sie ebenso wie CLARKSON (1969) daraus, daß ein Mechanismus zur Al-Toleranz in einer Detoxifizierung des Al durch Ausfällung zu suchen sei. DODGE u. HIATT (1972) bestätigten diese Hypothese auch für NH₄⁺-haltige Lösungen, in denen von ihnen untersuchte Al-tolerante Weizenvarianten den pH-Wert weniger stark absenkten als Al-empfindliche.

In den vorliegenden Untersuchungen konnte ein derartiges grundsätzlich unterschiedliches Verhalten der Al-toleranten Art *Galium hircynicum* und der Al-empfindlichen Arten

Tab. 2: N-Aufnahme und OH⁻/H⁺-Abgabe der Wurzeln in Abhängigkeit von Al-Angebot und N-Form (μmol/g Wurzeltrockengewicht · h)

Art	μmol Al/l	NO ₃ ⁻ -Nährlösung		NH ₄ NO ₃ -Nährlösung		
		OH ⁻	NO ₃ ⁻	H ⁺	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
<i>Galium harcynicum</i>	0	10.32	38.53	8.71	21.79	32.47
	40	6.04	28.12	12.02	26.02	25.75
	80	4.09	25.04	10.67	23.02	22.67
	200	5.40	27.62	9.73	19.56	19.54
	500	5.74	22.16	9.87	20.68	20.57
	1000	7.25	20.25	8.01	16.57	16.65
<i>Carex remota</i>	0	5.39	11.72	7.73	11.65	8.52
	40	3.07	12.17	10.52	12.60	8.55
	80	3.53	13.29	10.39	12.15	7.70
	200	4.41	11.12	9.28	11.08	7.35
	500	1.21	7.57	3.93	3.71	2.23
	1000	1.17	3.36	-	-	-
<i>Mycelis muralis</i>	0	4.14	10.36	0.89	5.78	5.64
	40	3.31	3.63	1.75	5.32	5.17
	80	2.04	3.13	1.79	3.78	3.06
	200	0.64	2.30	0.16	3.05	1.88
	500	0.35	2.84	0.08	2.83	0.78
	1000	0.10	2.73	0.07	1.34	1.04

Carex remota und *Mycelis muralis* nicht nachgewiesen werden. Auch mit Al-Zusatz ändert sich das Verhalten der Versuchsarten bei der Veränderung des Rhizosphären-pH-Wertes in Abhängigkeit von der Form der N-Ernährung nicht wesentlich. Zwar zeigt *Galium harcynicum* sowohl in der Al-freien als auch in den Al-haltigen Nährlösungen der NO₃⁻-Reihe deutlich höhere OH⁻-Abgaben pro g Trockengewicht und Stunde als *Carex remota* und *Mycelis muralis*, doch weist die Art auf der anderen Seite mit NH₄NO₃-Ernährung die höchsten H⁺-Abgaberraten der untersuchten Arten auf (Abb.2). Al vermindert die OH⁻-Ausscheidung in der NO₃⁻-Reihe bei *Galium harcynicum* nicht so stark wie bei *Carex remota* und insbesondere bei *Mycelis muralis*, die Ursache dafür ist aber eher eine stärkere Behinderung der NO₃⁻-Assimilation der Al-empfindlichen Arten (Tab.2) als eine aktive Detoxifizierung des Al durch Ausfällung bei *Galium harcynicum*.

Die Hypothese, daß Al-tolerante Arten den pH-Wert der Rhizosphäre stärker regulieren und durch eine Erhöhung der pH-Werte die Al-Toxizität aktiv verringern (CLARKSON 1969), kann durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit somit nicht bestätigt werden. Zu demselben Schluß kommen McCAIN u. DAVIES (1983) nach vergleichbaren Versuchen mit *Holcus lanatus*. Gegen die Hypothese einer aktiven Detoxifizierung des Al durch Ausfällung (FOY et al. 1965; MUGWIRA, PATEL 1977) spricht auch die Beobachtung, daß sich bei allen Arten Al mit der den Rhizosphären-pH-Wert absenkenden NH₄NO₃-Ernährung nicht stärker auswirkt als in den pH-anhebenden NO₃⁻-Ansätzen.

Die Abgabe von OH⁻ oder H⁺ hat jedoch Konsequenzen für die Al-Akkumulation in der Wurzel. NO₃⁻-Ernährung führt unabhängig von der toxischen Wirkung des Al in den Wurzeln insbesondere von *Galium harcynicum*, aber auch von *Carex remota* zu einer hohen Al-Anreicherung schon in den niedrigsten Al-Stufen. Mit NH₄NO₃ kommt es mit zunehmender Al-Konzentration der Nährlösung dagegen nur zu einem allmählichen Anstieg der Al-Gehalte der Wurzeln auf einem erheblich niedrigeren Niveau (Abb.3).

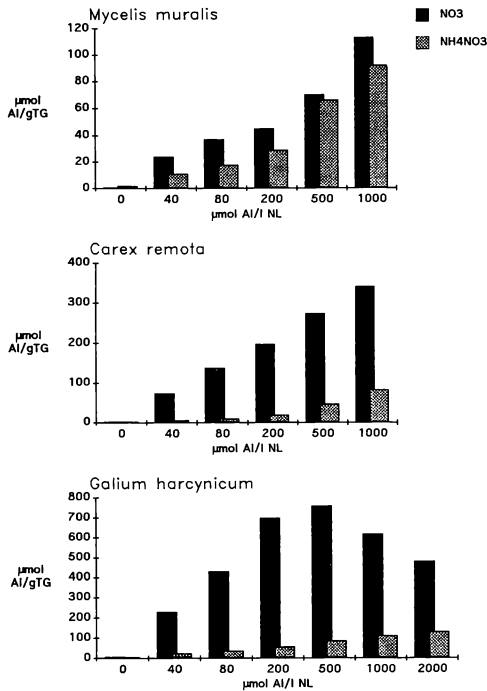


Abb. 3: Al-Gehalt der Wurzeln (in $\mu\text{mol Al/g}$ Trockengewicht (TG)) bei unterschiedlicher Al-Konzentration der Nährlösungen und unterschiedlicher Form der N-Ernährung nach einer Kulturdauer von 62 Tagen.

Erklärt wird diese Abhängigkeit der Al-Akkumulation von der Form der N-Ernährung durch die bereits erwähnte pH-abhängige Löslichkeit des Al. Unter diesen Voraussetzungen führt die Erhöhung des Rhizosphären-pH-Wertes mit NO_3^- -Ernährung zu einer Ausfällung von unlöslichem Al(OH)_3 (CLARKSON 1969) und/oder von Al-Hydroxidpolymeren (MATSUMOTO et al. 1977) an der Wurzeloberfläche und auf Grund eines sich aufbauenden pH-Gradienten (HÄUSLING et al. 1985; NYE 1986) noch mehr im 'free space' der Wurzel. Mit der pH-Absenkung bei NH_4NO_3 -Ernährung entfallen diese Reaktionen. Es bleiben die Anlagerung von Al an Zellwandmaterial (CLARKSON 1967; MATSUMOTO et al. 1977) und möglicherweise die Ausfällung von Al-Phosphaten (RORISON 1965; CLARKSON 1967). Daß die Unterschiede in der Al-Akkumulation der Wurzeln zwischen beiden N-Form-Reihen von *Mycelis muralis* relativ gering bleiben (Abb.3), liegt an der starken Einschränkung der OH^- -Abgabe in der NO_3^- -Reihe durch eine mit steigendem Al-Angebot erheblich verminderte NO_3^- -Assimilation (Tab.2).

Vergleicht man die Al-Akkumulation in den Wurzeln (Abb.3) mit dem Al-Toleranzverhalten der Arten (Abb.1), so stellt man fest, daß sich die Al-Toxizität bei den wenig Al in den Wurzeln festlegenden NH_4NO_3 -Varianten nicht stärker auswirkt als bei den NO_3^- -ernährten Pflanzen. Eine vermehrte Al-Ausfällung auf Grund einer pH-Anhebung in der Rhizosphäre besitzt daher im Gegensatz zu Vermutungen von MATSUMOTO et al. (1977) sowie von HUETT u. MENARY (1980) wohl kaum einen Einfluß auf die Al-Toleranz der Arten.

Literatur

- CLARKSON D.T., 1967: Interactions between aluminium and phosphorus on root surfaces and cell wall material. *Pl. Soil* 27: 347-356.
- CLARKSON D.T., 1969: Metabolic aspects of aluminium toxicity and some possible mechanisms for resistance. In: (Ed. RORISON I.H.): *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*. Oxford (Blackwell): 381-397.
- DODGE C.S., HIATT A.J., 1972: Relationship of pH to ion uptake imbalance by varieties of wheat (*Triticum vulgare*). *Agron. J.* 64: 476-481.
- ELLENBERG H., 1986: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 4. Aufl. Stuttgart (Ulmer).
- FOY C.D., BURNS G.R., BROWN J.C., FLEMING A.L., 1965: Differential aluminium tolerance of two wheat varieties associated with plant-induced pH-changes around their roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 29: 64-67.
- HÄUG A., 1984: Molecular aspects of aluminium toxicity. *Crit. Rev. Pl. Sci.* 1: 345-373.
- HÄUSLING M., LEISEN E., MARSCHNER H., RÖMHELD V., 1985: An improvement method for non-destructive measurements of the pH at the root-soil interface (rhizosphere). *J. Pl. Physiol.* 117: 371-375.
- HUETT D.O., MENARY R.C., 1980: Aluminium distribution in freeze-dried roots of cabbage, lettuce and kikuyu grass by energy-dispersive X-ray analysis. *Aust. J. Pl. Physiol.* 7: 101-111.
- KEENEY D.R., BREMNER J.M., 1966: Determination and isotope-ratio analysis of different forms of nitrogen in soils: 4. Exchangeable ammonium, nitrate and nitrite by direct distillation methods. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 30: 583-587.
- MATSUMOTO H., MORIMURA S., TAKAHASHI E., 1977: Less involvement of pectin in the precipitation of aluminium in pea root. *Pl. Cell Physiol.* 18: 325-335.
- McCAIN S., DAVIES M.S., 1983: The influence of background solution on root responses to aluminium in *Holcus lanatus* L. *Pl. Soil* 73: 425-430.
- MUGWIRA L.M., PATEL S.U., 1977: Root zone pH-changes and ion uptake imbalances by triticale, wheat and rye. *Agron. J.* 69: 719-722.
- MUGWIRA L.M., ELGAWHARY S.M., PATEL S.U., 1978: Aluminium tolerance in triticale, wheat and rye as measured by root growth characteristics and aluminium concentration. *Pl. Soil* 50: 681-690.
- NAIR N.D., PRENZEL J., 1978: Calculations of equilibrium concentrations of mono- and polynuclear hydroxylaluminium species at different pH and total aluminium concentrations. *Z. Pflanzenern., Boden.* 141: 741-751.
- NYE P.H., 1986: Acid-base changes in the rhizosphere. In: (Ed. TINKER P.B., LÄUCHLI A.): *Advances of plant nutrition* 2: 128-153. : New York (Praeger).
- RAVEN J.A., SMITH F.A., 1976: Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH-regulation. *New Phytol.* 76: 415-431.
- RORISON I.H., 1965: The effect of aluminium on the uptake and incorporation of phosphate by excised sainfoin roots. *New Phytol.* 64: 23-27.
- RORISON I.H., 1973: The effect of extreme soil acidity on nutrient uptake and physiology of plants. In: (Ed. DOST H.): *Acid sulphate soils. Proc. Int. Symp. on acid sulphate soils. Publ.* 18: 223-253. Wageningen (Int. Inst. Land Reclamation and Improvement).
- RORISON I.H., 1985: Nitrogen source and the tolerance of *Deschampsia flexuosa*, *Holcus lanatus* and *Bromus erectus* to aluminium during seedling growth. *J. Ecol.* 73: 83-90.
- RUNGE M., 1983: Physiology and ecology of nitrogen nutrition. In: (Ed. LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H.): *Physiological plant ecology III, Encyclopedia of plant physiology* 12C: 163-200. Berlin/Heidelberg (Springer).

Adresse

Dr. M. Rode
Lehrstuhl f. Geobotanik Univ.
Untere Karspüle 2
D-3400 Göttingen

Schwermetallverteilung in einem Fichtenwaldökosystem im Solling

Rüdiger Schultz und Norbert Lamersdorf

Synopsis

In this investigation the distribution of Cr, Co, Cu, Zn, Cd and Pb was studied in a spruce forest. Heavy metal content was analysed in different compartments of the ecosystem. Inventory of these elements was calculated for tree layer, humus layer and upper soil. A decrease in meter concentration in wood from root to shoot showed strong immobilization of heavy metals in roots. Increasing content of Cu in wood of branches can be explained as storage of this micronutrient. Atmospherically deposited Cr, Cu and Pb were strongly adsorbed to organic substances and accumulate in bark, dead fine roots and humus layer. On the other hand Zn and Cd are more mobile in the ecosystem. High amounts of these elements were found in biomass. Accumulation in bark probably can be a strategy of the tree to store these elements in physiologically inactive forms. Increasing mobilization of Zn, Cd and Co in soil led to intensified root uptake and to higher seepage output.

Accumulation, element cycle, element mobilization, forest ecosystem, heavy metal inventory, heavy metals, Norway Spruce.

1. Einführung

Der atmosphärische Eintrag potentiell toxischer Schwermetalle in Waldökosysteme führte in den letzten Jahrzehnten selbst an industriefernen Standorten zu einer Anreicherung in der Biomasse und im Auflagehumus (MAYER 1981). In neuerer Zeit ist dagegen eine zunehmende Mobilisierung festgelegter Schwermetalle besonders im Wurzelraum der Waldbestände zu beobachten (SCHULTZ 1987). Infolgedessen kann es zu einer verstärkten Wurzelaufnahme mit möglicher Schädwirkung kommen. Ein Austrag mobilisierter Spurenstoffe mit dem Sickerwasser läßt andererseits eine Unterversorgung mit Mikronährstoffen (Cu, Zn) nicht ausschließen. Um Anhaltspunkte über die Akkumulation verschiedener Schwermetalle und deren pflanzeninterne Verlagerung zu erhalten, wurde in einem 100jährigen Fichtenbestand im Solling die Biomasse verschiedener Organe ermittelt und auf ihre Schwermetallgehalte hin untersucht.

2. Methoden

Zur Erfassung der Elementgehalte in einem Fichtenbestand wurden im Solling in direkter Nachbarschaft zur ehemaligen IBP-Fläche F1 drei Bäume beprobt. Probenahmetermin war der 22.3.1984. Die Entnahme der Feinwurzeln (Bohrkernmethode) und deren Unterteilung (lebend - abgestorben) wurde nach MURACH (1984) durchgeführt. Der Aufschluß der Biomasse- und Humusproben erfolgte geschlossen in Teflongefäßen mit HNO_3 . Vom Mineralboden wurde ein EDTA-Auszug erstellt. Anschließend wurden die Schwermetallgehalte mittels AAS analysiert (HEINRICHS et al. 1985). Die ökosystemaren Vorräte für den Bestand sowie für die Humusaufgabe wurden an Hand der Trockensubstanzdaten (aus ELLENBERG et al. 1986), für den Boden über die Trockenraumdichte berechnet. Eine ausführliche Beschreibung der Methoden findet sich bei SCHULTZ et al. 1988.

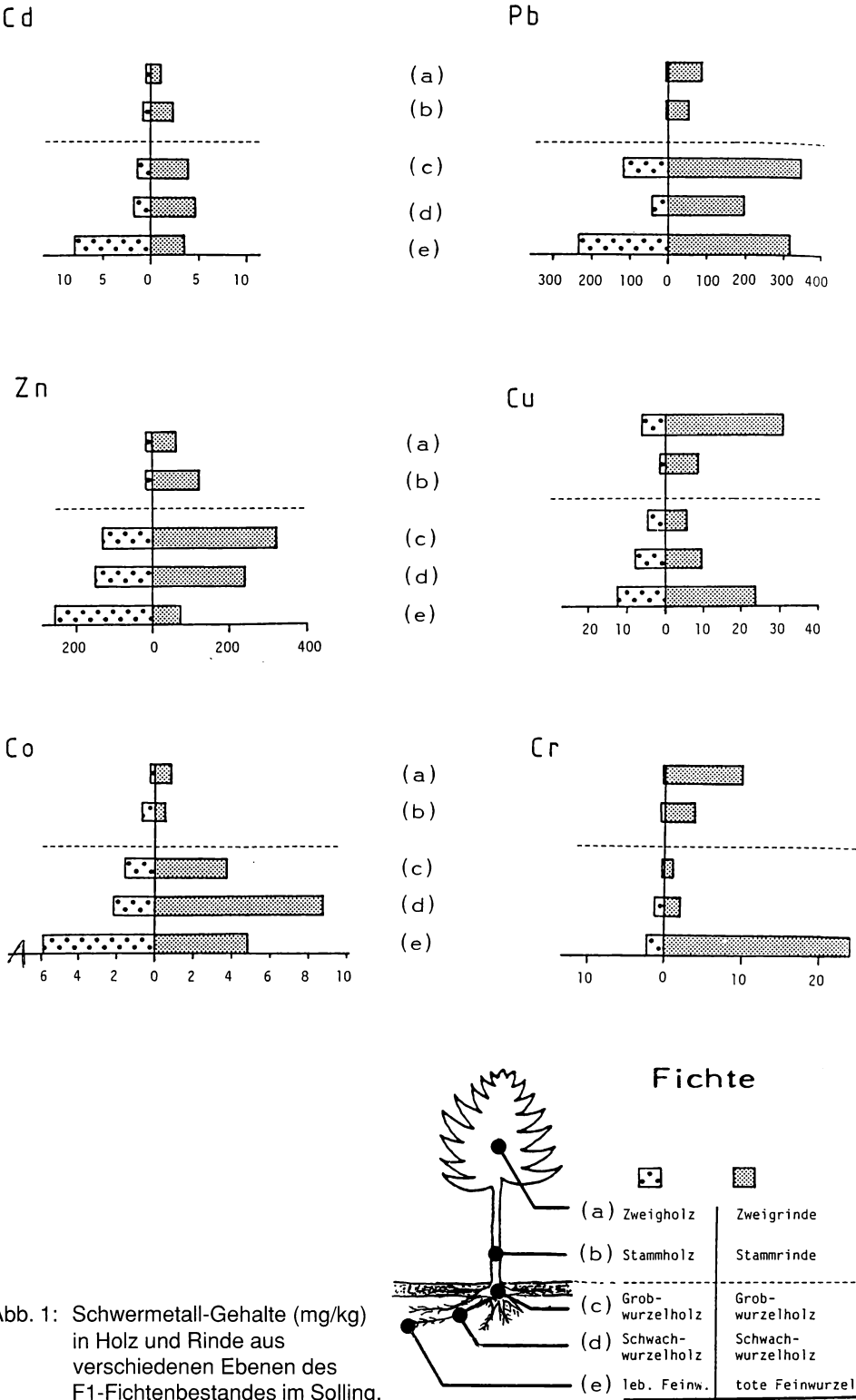


Abb. 1: Schwermetall-Gehalte (mg/kg) in Holz und Rinde aus verschiedenen Ebenen des F1-Fichtenbestandes im Solling.

3. Schwermetallverteilung in der Biomasse

In Abb. 1 ist die Verteilung der Schwermetallkonzentrationen in verschiedenen Ebenen des Bestandes dargestellt. Die Gehalte an Cd, Zn und Co nehmen von den lebenden Feinwurzeln bis zum Holz im Kronenbereich hin kontinuierlich ab. Der ausgeprägte Konzentrationsgradient zwischen der lebenden Feinwurzel (e) und dem Schwachwurzelholz (d) läßt erkennen, daß die durch die Wurzeln aufgenommenen Schwermetalle schnell festgelegt werden (Abb. 1). Schon bevor es zu einer Aufnahme in den Wurzelsymplasten kommt, erfolgt eine Immobilisierung der Schwermetalle in den Zellwänden des Apoplasten.

Die Gehalte an Cd, Zn und Co liegen in den Rinden durchweg höher als im Holz. Hierbei handelt es sich möglicherweise um eine Vermeidungsstrategie des Baumes, der diese Schwermetalle durch eine Festlegung in der Rinde von physiologisch aktiven Geweben fernhält (SCHULTZ et al. 1988). Im oberirdischen Teil des Bestandes sind die höchsten Gehalte an Pb, Cu und Cr in den Rinden des Kronenbereichs zu finden. Die Schwermetalle werden von den Baumkronen aus der Atmosphäre in erheblichem Maße herausgefiltert (Interzeptionsdeposition). Im Gegensatz zu den mobileren Schwermetallen wie Cd und Zn werden sie mit dem Niederschlag nicht wieder abgewaschen, sondern akkumulieren sich dort (SCHULTZ 1987).

Die vergleichsweise niedrigen Cr- und Pb-Gehalte im oberirdischen Holz, das nicht wie die Rinde direkt mit der Atmosphäre in Kontakt steht, weisen auf eine nur geringe Translokation dieser Schwermetalle in der Pflanze hin (Abb. 1). Eine geringe Translokationsrate von Cr und Pb ergibt sich auch aus der Flussebilanz des Kronenraumes (SCHMIDT 1987). Die - verglichen zum Stammholz - im Holz des Kronenraumes höheren Kupfergehalte deuten darauf hin, daß dieses Mikronährelement intern im Baum in größerem Ausmaß transloziert und im Kronenraum gespeichert wird.

4. Schwermetallgehalte in den Feinwurzeln

Die höchste Feinwurzeldichte findet sich in der organischen Auflage. In Tab. 1 werden die Schwermetallgehalte der lebenden und abgestorbenen Feinwurzeln den Gehalten des untersten Humushorizontes (OH-Lage) gegenübergestellt. In den lebenden Feinwurzeln werden hohe Gehalte an Co, Zn und Cd gefunden. Beim Absterben der Feinwurzeln nehmen die Zn- und Cd-Gehalte wieder ab (Tab. 1). Der Zusammenbruch des Protonengradienten zwischen Zellsaft und Bodenwasser während des Absterbevorganges führt zu einer schnellen pH-Absenkung im abgestorbenen Wurzelgewebe. Offensichtlich kommt es dadurch zu einer schnellen Mobilisierung dieser Schwermetalle, die mit organischer Substanz nur schwache Komplexe eingehen und deren Festlegung daher sehr pH-abhängig ist (KÖNIG et al. 1985). Ob die hohen Cd-Gehalte der lebenden Feinwurzeln zu deren Absterben beitragen, ist noch nicht geklärt. Die Schwermetalle Pb und Cu weisen dagegen höhere Gehalte in der OH-Lage sowie in den abgestorbenen Feinwurzeln auf als in den le-

Tab. 1: Schwermetallgehalte (mg/kg) in der OH-Lage sowie in lebenden und abgestorbenen Feinwurzeln (<2 mm).

	Cr	Co	Cu	Zn	Cd	Pb
OH-Lage	20	4	54	70	0.3	348
lebende Feinwurzeln	26	8	17	169	6.7	260
abgestorbene Feinwurzeln	61	9	30	83	2.7	430

benden Feinwurzeln. Pb, Cu und Cr bilden stabile Komplexe mit Humussubstanzen (KÖNIG et al. 1985). Durch das Absterben der Feinwurzeln und die anschließende Auswaschung mobilerer Elemente werden für diese drei Schwermetalle neue Bindungsplätze geschaffen.

5. Verteilung der Schwermetallvorräte im gesamten Ökosystem

Tab. 2 gibt die im Ökosystem mittelfristig (Jahre bis Jahrzehnte) verfügbaren Schwermetallvorräte wieder. Diese setzen sich zusammen aus dem Biomassevorrat, dem Humusvorrat und dem EDTA-löslichen Anteil des Mineralbodens (vgl. SCHULTZ et al. 1988). Der Schwermetallanteil, der fest in die Mineralstrukturen eingebaut ist und nur über Verwitterungsprozesse freigesetzt werden kann, wird hierbei nicht berücksichtigt.

Tab. 2: Ökosystemare Schwermetallvorräte (kg/ha) des F1-Fichtenbestandes (1984).

	Cr	Co	Cu	Zn	Cd	Pb
Bestandesbiomasse	0.4	0.4	1.0	25	0.34	17
Humusauflage	1.4	0.3	4.3	6	0.04	27
Mineralboden (*), 0-50 cm	2.8	4.9	3.2	22	0.31	42

(*) EDTA-extrahierbarer Anteil (= ökosystemar verfügbar)

Von den Schwermetallen Pb, Cu und Cr befindet sich der größte Vorrat in der organischen Auflage und im Mineralboden. Ein Großteil dieses Vorrates stammt aus atmosphärischer Deposition, wobei es Ende der siebziger Jahre zu einer meßbaren Verringerung der Depositionsraten im Solling auf Grund von emissionsmindernden Maßnahmen gekommen ist. Die Ökosystembilanz (jährlicher atmosphärischer Eintrag minus Sickerwasseraustrag) dieser drei Schwermetalle ist für 1983-85 dennoch positiv (SCHULTZ 1987), d.h. hier findet weiterhin eine Akkumulation dieser Schwermetalle statt.

Die Schwermetalle Zn, Cd und Co weisen geringe Vorräte in der Humusauflage auf. Sie bilden mit organischer Substanz nur schwache Komplexe, und ihre Festlegung im Boden ist in erster Linie pH-abhängig (KÖNIG et al. 1985). Die hohen Vorräte von Zn und Cd in der Biomasse weisen auf eine verstärkte Wurzelaufnahme und interne Translokation dieser Schwermetalle hin. Im Mineralboden werden Zn, Cd und Co zunehmend mobilisiert und mit dem Sickerwasser ausgetragen, so daß die Ökosystembilanz für diese Schwermetalle negativ ist (SCHULTZ 1987).

Die zunehmende Mobilisierung, die als Folge fortschreitender Bodenversauerung anzusehen ist, zeigt, daß der Boden nicht mehr nur als Senke für atmosphärisch deponierte Schwermetalle wirkt. Bei Fortdauer dieses Bodenzustandes muß langfristig mit einer Abnahme und Umverteilung der Vorräte dieser Elemente im Waldökosystem gerechnet werden. In gleichem Maße kommt es zu einer Belastung der Hydrosphäre.

Literatur

- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung - Ergebnisse des Soling-Projektes. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- HEINRICHS H., KÖNIG N., SCHULTZ R., 1985: Atom-Absorptions- und Emissionsspektroskopische Bestimmungsmethoden für Haupt- und Spurenelemente in Probenlösungen aus Waldökosystemuntersuchungen. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben 8: 92 S.
- KÖNIG N., BACCINI P., ULRICH B., 1985: Der Einfluß der natürlichen organischen Substanzen auf die Metallverteilung zwischen Boden und Bodenlösung in einem sauren Waldboden. Z. Pflanzenern. Bodenk. 149: 68-82.
- MAYER R., 1981: Natürliche und anthropogene Komponenten des Schwermetallhaushalts von Waldökosystemen. Gött. Bodenk. Ber. 70: 292 S.
- MURACH D., 1984: Die Reaktion der Feinwurzeln von Fichten (*Picea abies* KARST.) auf zunehmende Bodenversauerung. Gött. Bodenk. Ber. 77: 126 S.
- SCHMIDT M., 1987: Atmosphärischer Eintrag und waldökosystemer Umsatz von Schwermetallen. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben A 34: 175 S.
- SCHULTZ R., 1987: Vergleichende Betrachtung des Schwermetallhaushalts verschiedener Waldökosysteme Norddeutschlands. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben A 32: 218 S.
- SCHULTZ R., LAMERSDORF N., HEINRICHS H., MAYER R., ULRICH B., 1988: Raten der Deposition, der Vorratsänderungen und des Austrages einiger Spurenstoffe in Waldökosystemen. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben B 7: 145 S.

Adresse

Dr. R. Schultz
Landschaftsökologie, Fachbereich 13 GH
Henschelstr. 2
D-3500 Kassel

Dr. N. Lamersdorf
Inst. f. Bodenkunde u. Waldernährung Univ.
Büsgenweg 2
D-3400 Göttingen

Schwermetallgehalte des Mooses *Mnium hornum* in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht.

Marion Clement und Willy Werner

Synopsis

Samples of *Mnium hornum* (Hedw.), collected in beech forests of the Westphalian Bight and its adjoining fringe mountains (Teutoburger Wald, Eggegebirge), were analysed for Pb, Zn and Cd. It could be shown that heavy metal contents of *Mnium hornum* decrease with increasing distance to the Ruhr area, the main location of heavy metal emitting coal and steel industry in North Rhine-Westphalia. On the other hand the contents increase with altitude in the Teutoburger Wald and the Eggegebirge, which are the first north-eastern and eastern lying barriers for the main southwest and west winds from the Ruhr area.

Biomonitoring, heavy metals, *Mnium hornum*, mosses, Westfälische Bucht.

1. Einführung

Moose erwiesen sich als geeignete Akkumulatoren für Schwermetalle (z.B. MASCHKE 1981). In der vorliegenden Arbeit soll mit Hilfe der Messung der Schwermetallgehalte von *Mnium hornum* in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht die Immissionsituation in diesem Naturraum dargestellt und Unterschiede zwischen einzelnen Regionen relativ zueinander herausgearbeitet werden. Unter Hinzuziehung geographischer Parameter wird versucht, die Ursachen regionaler Differenzen zu interpretieren.

2. Methoden

Das Moos *Mnium hornum* wurde im Herbst 1984 in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht (Flattergras- und Perlgras-Buchenwälder) gesammelt, wobei nur der Zuwachs der aktuellen Vegetationsperiode geerntet wurde (vgl. CLEMENT, WITTIG 1987). Die Probenahme erfolgte an Stellen, die ausschließlich von der Kronentraufe der Buchenbestände erreicht werden. Gleichzeitig wurde darauf geachtet, daß die Probenahmeflächen in genügender Entfernung von befahrenen Autostraßen lagen (minimal 250 m), da der Kfz-Verkehr einen Hauptemittenten für Blei darstellt (KLOKE 1975).

Nach der Ernte wurde das Material von Fremdpartikeln gesäubert, bei 90 °C getrocknet und mit Hilfe einer PTFE-Kugelmühle pulverisiert. Zur Analyse der Schwermetallgehalte wurde das Material unter Zugabe von HNO₃ (konz.) und HClO₄ (konz.) im Verhältnis 3 : 1 naß verascht (THOMAS 1981, WANDTNER 1981). Die Blei- und Cadmiumgehalte wurden am Atomabsorptionsspektrometer mit Hilfe der Graphitrohrtechnik, die Zinkgehalte mittels der Flammentchnik gemessen.

3. Ergebnisse

Die Bleigealte liegen zwischen 24 und 245 mg/kg TS (Abb. 1), die Cadmiumgehalte zwischen 0.5 und 2.0 mg/kg TS (Abb. 2) und die Zn- Gehalte zwischen 56 und 327 mg/kg TS (Abb. 3). Für alle drei untersuchten Schwermetalle ergibt sich eine signifikant negative Korrelation mit der Entfernung der Probenahmeflächen von Essen (Pb: $r_s = -0.585$,

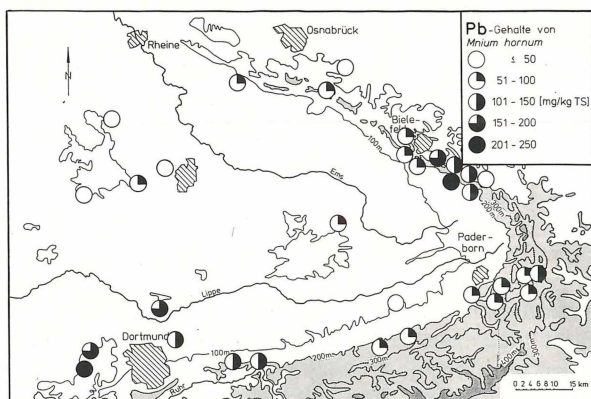


Abb. 1: Blei-Gehalte (in mg/kg TS) von *Mnium hornum* in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht.

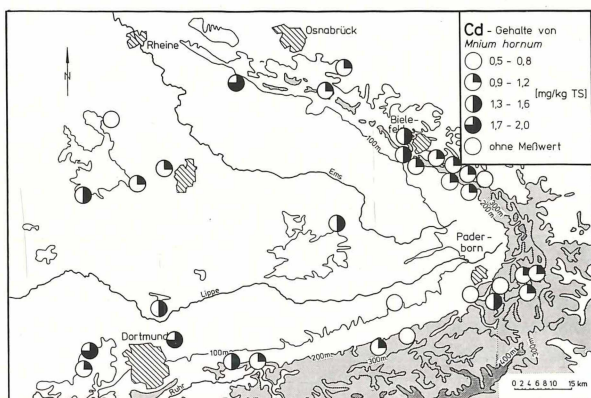


Abb. 2: Cadmium-Gehalte (in mg/kg TS) von *Mnium hornum* in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht.

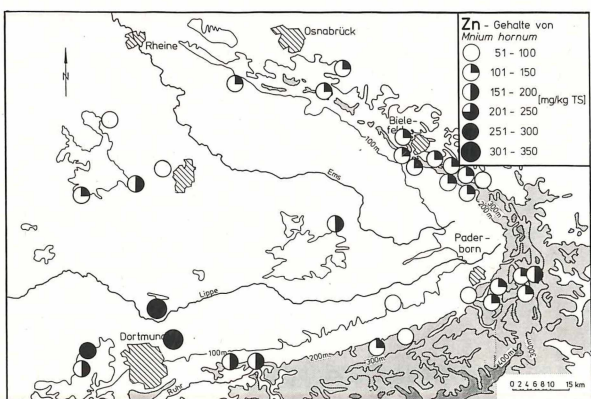


Abb. 3: Zink-Gehalte (in mg/kg TS) von *Mnium hornum* in Buchenwäldern der Westfälischen Bucht.

$p \leq 0.01$; Cd: $r_s = -0.409$, $p \leq 0.05$; Zn: $r_s = 0.685$, $p \leq 0.001$), wie sie exemplarisch für Blei in Abb. 4 dargestellt ist. Dabei nehmen die Schwermetallgehalte mit zunehmender Entfernung vom Ruhrgebiet zunächst stark, dann schwächer ab. In ca. 100 km Entfernung ist ein Niveau erreicht, bei dem die Werte um einen Grundgehalt schwanken. In den Randgebirgen nehmen mit zunehmender Luvlage die Schwermetallgehalte von *Mnium hornum* zu, was sich entlang eines Höhengradienten im Eggegebirge darstellen läßt (Abb. 5).

Die Ergebnisse der Messungen können in einer Karte der regionalen Immissionssituation zusammengefaßt werden (Abb. 6). Die Klassen errechnen sich folgendermaßen: Für jedes gemessene Element wird die Mitte (Mittelwert aus niedrigstem und höchstem gemessenen Wert) von allen Probenahme­flächen ermittelt und deren prozentuale Abweichung von der Mitte errechnet. Diese Abweichung wird in drei Klassen aufgeteilt, wobei die Klassengrenzen willkürlich gewählt sind:

- Klasse I: Probefläche mit geringem Schwermetallgehalt (unteres Drittel)
- Klasse II: Probefläche mit mittlerem Schwermetallgehalt (mittleres Drittel)
- Klasse III: Probefläche mit hohem Schwermetallgehalt (oberes Drittel)

Diese Art der Berechnung stellt einen relativen Vergleich der Immissionssituation der untersuchten Probenahme­flächen dar und ergibt folgendes Bild:

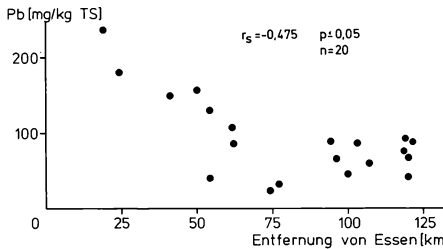


Abb. 4: Abhängigkeit des Bleigehaltes von *Mnium hornum* von der Entfernung von Essen für die Probenahme­flächen der Höhenlage von 75 bis 250 m ü.d.M. (r_s = Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient, p = Irrtumswahrscheinlichkeit in %).

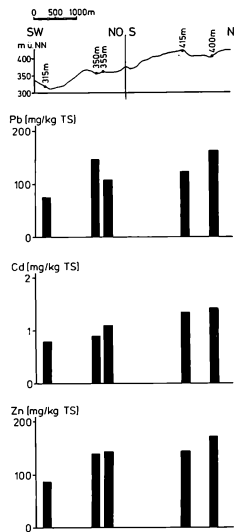


Abb. 5: Schwermetallgehalte von *Mnium hornum* im Höhentransekt Eggegebirge.

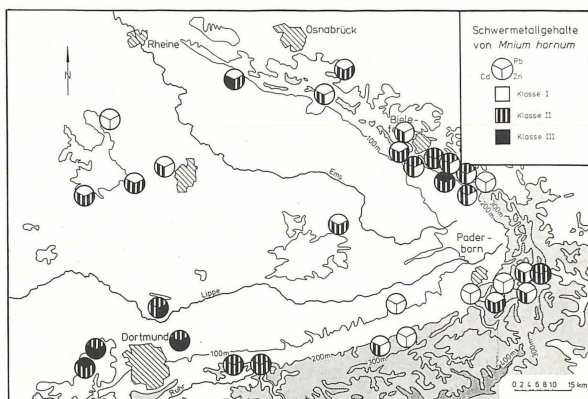


Abb. 6: Zusammenfassende Darstellung der Schwermetallgehalte von *Mnium hornum* in der Westfälischen Bucht.

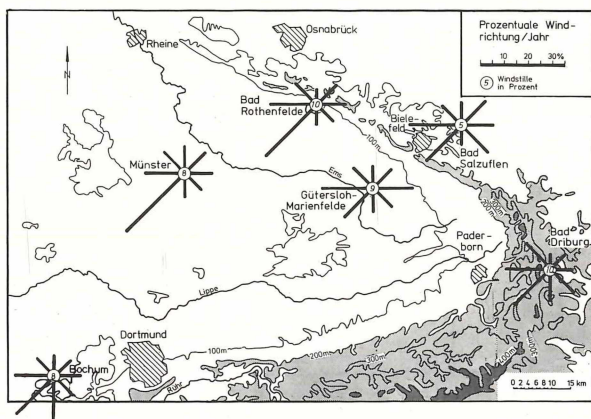


Abb. 7: Prozentuale Windrichtung (nach Angaben aus DWD 1960).

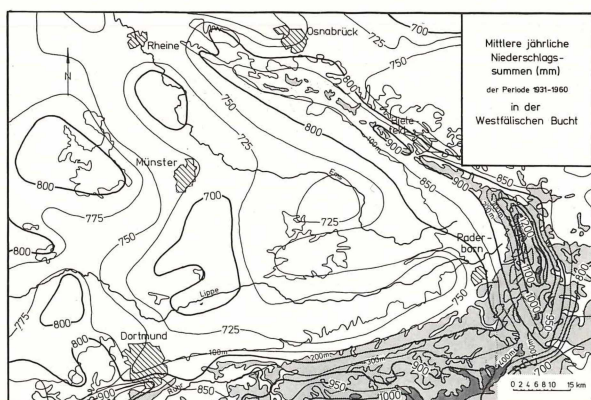


Abb. 8: Mittlere jährliche Niederschlagssummen in der Westfälischen Bucht (nach Angaben aus DWD 1960).

- Hohe Gehalte aller drei Schwermetalle im Ruhrgebiet.
- Niedrigste Werte im Raum Lippstadt-Paderborn, Baumberge und nördlicher Teutoburger Wald.
- Der mittlere Teutoburger Wald, südlich von Bielefeld, weist - insbesondere für Blei (Abb. 1 und 6) - erhöhte Werte auf, die mit denen im ruhrgebietsnahen Raum vergleichbar sind.

4. Diskussion

Bei einem Vergleich der in der vorliegenden Arbeit ermittelten Werte mit Angaben aus skandinavischen Arbeiten (vgl. Tab. 1) weisen die Moose aus der Westfälischen Bucht erheblich höhere Schwermetallgehalte auf. Eine bessere Übereinstimmung ergibt sich mit Arbeiten, die in stärker industrialisierten Gebieten durchgeführt wurden (vgl. Tab. 1). Probestflächen mit niedrigem bis mittlerem Schwermetallgehalt (Raum Lippstadt-Paderborn, Baumberge und nördlicher Teutoburger Wald) sind größenordnungsmäßig mit den Gebieten von Süd- und Mittelschweden zu vergleichen, Regionen, die von RÜHLING u. TYLER (1973) keineswegs als unbelastet bezeichnet werden. Ein Vergleich mit Schwermetallgehalten von Moosen aus Bayern (WANDTNER, LÖTSCHERT 1980; THOMAS 1984) weist die Westfälische Bucht als stärker belastet aus. Der Vergleich verschiedener Regionen wird erschwert, da die Autoren unterschiedliche Moosarten als Untersuchungsobjekt einsetzten (Tab. 1). Diese können in unterschiedlichem Maße akkumulieren (FOLKESON 1979).

Tab. 1: Blei-, Cadmium- und Zinkgehalte (in mg/kg TS) von Moosen aus verschiedenen Untersuchungsgebieten.

Untersuchungsgebiet	Moosart	Pb	Cd	Zn	Autoren
Südschweden	<i>Hypnum cupressiforme</i>	57-156	-	88-135	RÜHLING, TYLER (1969)
Mittelschweden	<i>Hypnum cupressiforme</i>	42- 172	0.6-1.4	78-184	RÜHLING, TYLER (1971)
Skandinavien unbelastete Gebiete	<i>Hylocomium splendens</i>	5- 10	0.8-1.0	30- 40	RÜHLING, TYLER (1973)
belastete Gebiete		100- 150	1.0-1.5	80-110	
Norwegen	<i>Hylocomium splendens</i>	7- 148	0.1-0.8	21- 80	STEINNES (1977)
Schwerindustrieregion in Großbritannien	<i>Hypnum cupressiforme</i>	52- 260	0.8-9.5	74-345	GOODMAN, ROBERTS (1971)
Schwerindustrieregion in Großbritannien	<i>Hypnum cupressiforme</i>	82-1060	1.0-2.6	47-328	ELLISON et al. (1976)
Nordosten der USA	diverse Spezies	27- 258	0.5-2.5	29-118	GROET (1976)
Stadtgebiet Frankfurt	diverse Spezies	104- 173	3.3-5.3	-	LÖTSCHERT et al. (1975)
Nationalpark Bayerischer Wald	<i>Sphagnum rubellum</i>	49	0.6	55	WANDTNER,
	<i>Polytrichum strictum</i>	13	0.7	52	LÖTSCHERT (1980)
Bayern	<i>Hypnum cupressiforme</i>	14- 166	-	23-255	THOMAS (1984)
Westfälische Bucht	<i>Mnium hornum</i>	24- 245	0.5-2.0	56-327	(vorliegende Arbeit)

Der Hauptemittent von Schwermetallen ist die Montanindustrie, die in Nordrhein-Westfalen vorwiegend im Ruhrgebiet angesiedelt ist (LA 1980). Für Blei ist als weiterer Emittent vor allem der Kraftfahrzeugverkehr zu nennen. Im überwiegenden Teil der Westfälischen Bucht liegt die Hauptwindrichtung im Südwesten (Abb. 7), so daß ein großer Teil der Emissionen des Ruhrgebiets direkt in die Westfälische Bucht transportiert wird. Entsprechend der zunehmenden Entfernung vom Ruhrgebiet (Abb. 4) nehmen die Schwermetallgehalte der Moose ab. Einen ähnlichen Verlauf als Funktion der Entfernung von einer Emissionsquelle fanden GROET (1976) für den Cu-Gehalt und WALLIN (1976) für den Hg-Gehalt von Moosen.

Der Anstieg in den Randgebirgen wird vermutlich durch einen höheren Luftmassendurchsatz verursacht (GLAVAČ 1986), wodurch mit einem höheren Anteil von Trockendeposition zu rechnen ist. Weiterhin nimmt mit zunehmender Höhe auch die nasse Deposition (ansteigende Jahresniederschlagssummen, Abb. 8) und die Häufigkeit der Nebeltage zu. Beides hat einen verstärkten Eintrag von Schwermetallen zur Folge. Bedingt durch die geringe Partikelgröße von bleihaltigen Stäuben und deren schlechte Löslichkeit im Regenwasser (MAYER 1981) ist, im Vergleich zu Zn und Cd, ein erhöhter Ferntransport und eine vermehrte trockene Deposition von Pb zu erwarten. Dies zeigt sich an den überproportional höheren Bleigehalten, im Vergleich zu den Zn- und Cd-Gehalten, im Raum Bielefeld. Der Ferntransport wird auch von SCHWELA u. RADERMACHER (1985) für die erhöhte Immission von Fluorid und Schwefel im Teutoburger Wald diskutiert.

Die vorliegende Arbeit wurde mit finanzieller Unterstützung des Gesamtverbandes des Deutschen Steinkohlebergbaus (GVSt), Essen, erstellt. Für die Überlassung von Datenmaterial danken wir Herrn Dipl.-Biol. Reinhard Hillmann.

Literatur

- CLEMENT M., WITTIG R., 1987: Heavy metal content of the moss *Mnium hornum* growing in the stem flow area of *Fagus sylvatica*. *Acta Oec./Oecol. Plant.* 8/22: 257-264.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (DWD), 1960: Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen. Offenbach (DWD).
- ELLISON G., NEWHAM J., PINCHIN M.J., THOMPSON I., 1976: Heavy metal content of moss in the region of Consett (North East England). *Environ. Poll.* 11: 167-174.
- FOLKESON L., 1979: Interspecies calibration of heavy metal concentration in nine mosses and lichens. *Water, Air Soil Poll.* 11: 253-260.
- GLAVAČ V., 1986: Die Abhängigkeit der Schwermetalldeposition in Waldbeständen von der Höhenlage. *Natur Landschaft* 61: 43-47.
- GOODMAN G.T., ROBERTS, T.M., 1971: Plants and soils as indicators of metals in the air. *Nature* 231: 287-292.
- GROET S.S., 1976: Regional and local variations in heavy metal concentrations of bryophytes in the northeastern United States. *Oikos* 27: 445-456.
- KLOKE A., 1975: Pb-, Zn-, Cd-enrichment in soil and plants. *VDI-Berichte* 203: 71-74.
- LA FÜR DATENVERARBEITUNG UND STATISTIK NORDRHEIN-WESTFALEN (Ed.), 1980: Bergbau und verarbeitendes Gewerbe in Nordrhein-Westfalen. Düsseldorf (Knipping): 80 S.
- LÖTSCHERT W., WANDTNER R., HILLER H., 1975: Schwermetallanreicherung bei Bodenmoosen in Immissionsgebieten. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 88: 419-431.
- MASCHKE J., 1981: Moose als Bioindikatoren von Schwermetall-Immissionen. *Bryophytorum Bibl.* 22: 492 S.
- MAYER R., 1981: Natürliche und anthropogene Komponenten des Schwermetallhaushalts von Waldökosystemen. *Gött. Bodenk. Ber.* 70:1-292.
- RÜHLING A., TYLER G., 1969: Ecology of heavy metals - a regional and historical study. *Bot. Notis.* 122: 248-259.
- RÜHLING A., TYLER G., 1971: Regional differences in the deposition of heavy metals over Scandinavia. *J. appl. Ecol.* 8: 497-507.

- RÜHLING A., TYLER G., 1973: Heavy metal deposition in Scandinavia. *Water, Air, Soil Poll.* 2: 445-455.
- SCHWELA D., RADERMACHER L., 1985: Untersuchungen zur Belastung durch Luftverunreinigungen in quellenfernen Gebieten mittels Bioindikatoren, IRMA- und Staubbiederschlagsmessungen. *Staub - Reinhalt. Luft* 45: 284-287.
- STEINNES E., 1977: Atmospheric deposition of trace elements in Norway studied by means of moss analysis. *Kjeller Rep.* 154: 1-13.
- THOMAS W., 1981: Entwicklung eines Immissionssystems für PCA, Chlorkohlenwasserstoffe und Spurenmetalle mittels epiphytischer Moose angewandt auf den Raum Bayern. *Bayreuther Geowiss. Arb.* 3: 1-143.
- THOMAS W., 1984: Statistical models for the accumulation of PAH, chlorinated hydrocarbons and trace metals in epiphytic *Hypnum cupressiforme*. *Water, Air, Soil Poll.* 22: 351-371.
- WALLIN T., 1976: Deposition of airborne mercury from six swedish chlor alkali plants surveyed by moss analysis. *Environ. Poll.* 10: 101-114
- WANDTNER R., LÖTSCHERT W., 1980: Schwermetallakkumulation in Hochmooren im Gebiet des Nationalparks Bayerischer Wald. *Verh. Ges. Ökol.* 8: 247-251.
- WANDTNER R., 1981: Indikatoreigenschaften der Vegetation von Hochmooren für die Schwermetallimmissionen. *Diss. Bot.* 59: 190 S.

Adresse

M. Clement	Dr. W. Werner
Abteilung Geobotanik Univ.	Geobotanik
Universitätsstr. 1	FB III Univ.
D-4000 Düsseldorf	Postfach 3825
	D-5500 Trier

Der Einfluß von Blei und Cadmium auf das Wachstum und den Kationengehalt von Buchenkeimlingen auf Waldboden

Ute Röder und Siegm-Walter Breckle

Synopsis

The influence of lead and cadmium on the growth and Ca, K and Mg contents of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.) was investigated. The seedlings were cultivated for three months on mineral soil of pH = 3.6 that was treated with various concentrations of either lead or cadmium or combinations of both. Growth was significantly reduced by levels of 280 ppm plant-available Pb and 5 ppm Cd in the soil. The reduction in growth seems to be synergistically affected by the treatment with the heavy metals. Cd decreased the contents of Ca and Mg in the plants while the concentration of K was not affected. Among other things there are two reasons discussed for this decrease: (I) the competition of Cd with Ca and Mg in uptake and translocation; (II) an inhibiting effect of Cd on transpiration. The addition of Pb to the Cd-treated plants weakened the influence of Cd on the Ca and Mg concentrations of the seedlings.

Beech, calcium, forest ecosystems, heavy metals, magnesium, potassium.

1. Einführung

Die auskämmende Wirkung der Bäume auf Luftschadstoffe führte in den letzten Jahrzehnten in Waldökosystemen zu einer Schwermetallakkumulation. So stellten KAZDA u. GLATZEL (1984) in Buchenbeständen des nordöstlichen Wienerwaldes in Stammnähe eine Anreicherung von Blei im Boden auf 500 bis mehr als 1200 mg/kg fest. Auch in industriellen Wäldern, wie z.B. dem Solling, waren Bleigehalte in der Humusaufgabe von 465 ppm zu finden (MAYER, HEINRICHS 1981). Die vielerorts festgestellte fehlende Waldverjüngung wurde bisher meist im Zusammenhang mit der Versauerung und den daraus resultierenden toxischen Wirkungen von Al-Ionen diskutiert (GEHRMANN, ULRICH 1983; NEITZKE 1984).

Es stellt sich nun auch die Frage, welchen Einfluß die in Waldökosystemen akkumulierten Schwermetalle bei infolge der Versauerung zunehmender Mobilisierung auf den Buchenjungwuchs haben. In den nachfolgend aufgeführten Versuchsansätzen wurde die Wirkung der Schwermetalle Blei und Cadmium auf die Keimlingsentwicklung der Buche untersucht. Da in der Regel mehrere Schwermetalle miteinander vergesellschaftet vorkommen, sollte ein besonderes Augenmerk auf die Effekte der kombinierten Wirkung von Pb und Cd fallen.

2. Material und Methoden

Der Versuchsboden für die Kultur der Buchenkeimlinge, Mineralboden einer nährstoffarmen Braunerde über Sandstein ($\text{pH}(\text{H}_2\text{O}) = 3.6$) wurde einem Buchenwaldstandort des Teutoburger Waldes entnommen, gesiebt, homogenisiert und mit verschiedenen Mengen an Pb und Cd in Form gelöster Nitratsalze versetzt. Nach vierwöchiger Inkubation der Schwermetalle wurden die Böden in 5 l Pflanzgefäße gefüllt und mit gerade ausgekeimten Bucheckern bepflanzt. Während der Kultur auf einem überdachten Innenhof des Universitätsgeländes wurde die Entwicklung der Keimlinge verfolgt. Nach

100 Tagen erfolgte die Ernte der Pflanzen. Anschließend wurden Biomassen, Blattflächen, Wurzel- und Stämmchenlängen bestimmt sowie der Gehalt der Pflanzen an Pb, Cd, Ca, K und Mg. Die Analyse der Ionengehalte erfolgte nach nasser Veraschung in Teflon-Druckaufschlußblöcken mit dem AAS 380 der Firma Perkin Elmer. Die nachfolgenden Angaben zur Schwermetallkonzentration im Boden beziehen sich auf die als pflanzenverfügbare Anteil definierte Fraktion im 1-N-NH₄Ac-Extrakt.

3. Ergebnisse

3.1 Einfluß von Pb und Cd auf die Biomasseproduktion

Die gesamte Biomasseproduktion der Buchen wurde signifikant erst durch 280 ppm Pb im Boden vermindert (Abb. 1a). 5 ppm Cd verringerte die Produktion um 20% gegenüber der Kontrollserie und 20 ppm Cd signifikant um 33% (Abb. 1b). 74 ppm pflanzenverfügbares Cd im Boden wirkte letal auf die Buchenkeimlinge. Eine synergistische Wirkung der beiden Schwermetalle auf die Biomasseproduktion kann bei der mittleren Behandlungsvariante 56 ppm Pb/20 ppm Cd angenommen werden (Abb. 1c). Hierbei wurde die Produktion um 56% im Vergleich zur Kontrollserie reduziert gegenüber 11% bei vergleichbarer Pb-Behandlung (55 ppm) und 33% bei vergleichbarer Cd-Behandlung (20 ppm).

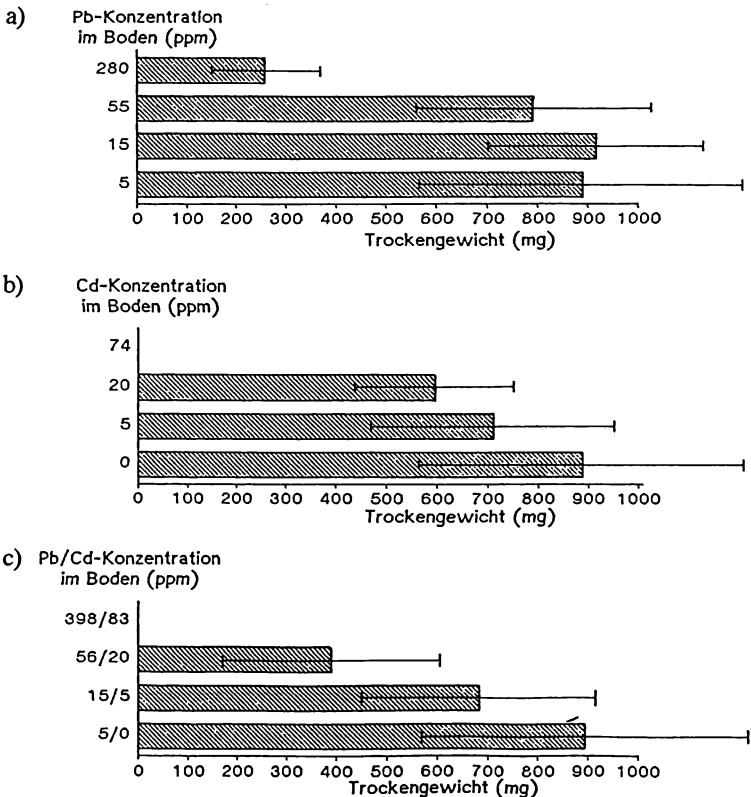


Abb. 1: Biomasseproduktion der Gesamtpflanzen (Summe der Trockengewichte der einzelnen Organe) bei verschiedenen Schwermetallkonzentrationen im Boden (n = 10) mit Angabe der Standardabweichung.

a) Pb-Behandlungsvariante b) Cd-Behandlungsvariante c) Pb/Cd-Kombinationsvariante.

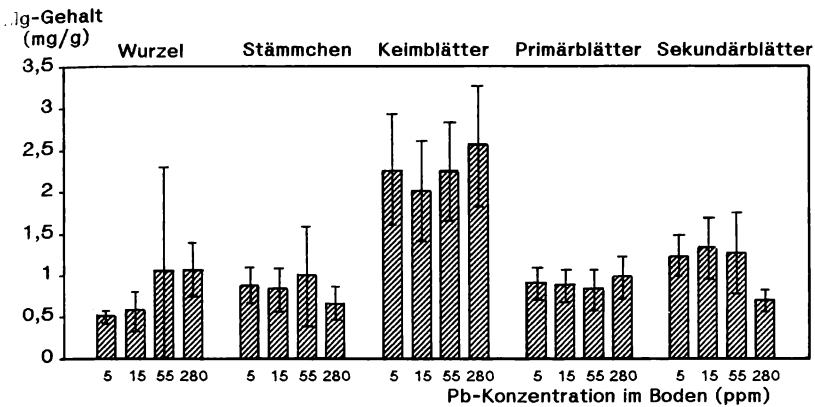


Abb. 2a: Mittlere Mg-Gehalte (mg/g TS) einzelner Organe der jungen Buchen in Abhängigkeit von der Pb-Konzentration im Boden (NH₄Ac-Extrakt).
n = 5, jeweils mit Angabe der Standardabweichung.

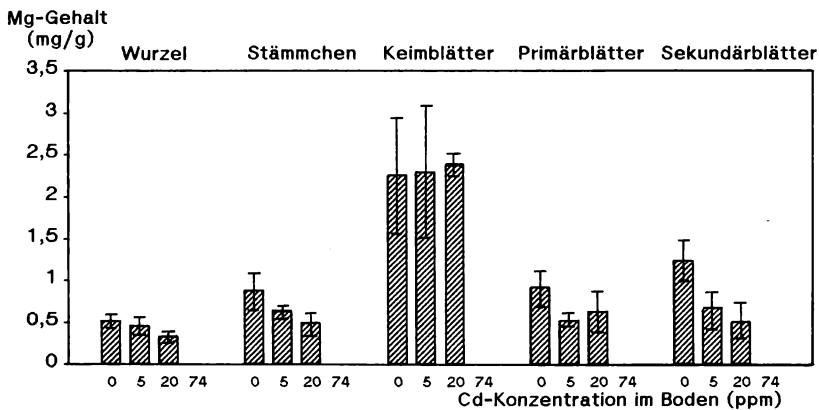


Abb. 2b: Mittlere Mg-Gehalte (mg/g TS) einzelner Organe der jungen Buchen in Abhängigkeit von der Cd-Konzentration im Boden (NH₄Ac-Extrakt).
n = 5, jeweils mit Angabe der Standardabweichung.

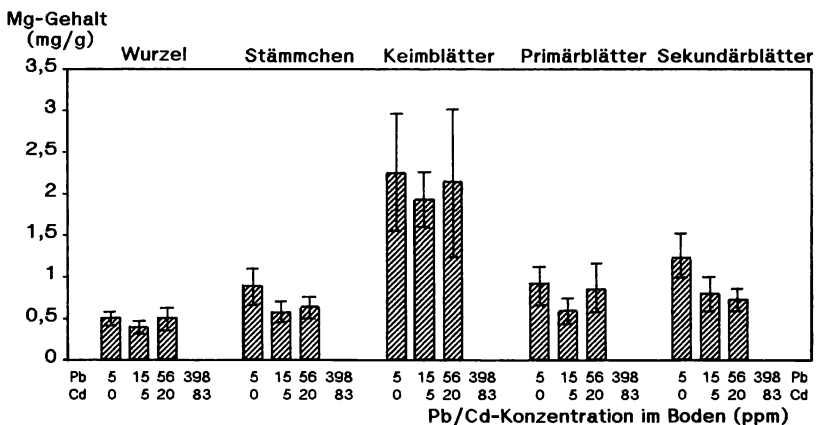


Abb. 2c: Mittlere Mg-Gehalte (mg/g TS) einzelner Organe der jungen Buchen in Abhängigkeit von der Pb/Cd-Konzentration im Boden (NH₄Ac-Extrakt).
n = 5, jeweils mit Angabe der Standardabweichung.

3.2 Einfluß der Schwermetalle auf die Ca-, K- und Mg-Gehalte der Pflanzen

Positiv korreliert war nur der Mg-Gehalt der Wurzeln mit steigenden Pb-Konzentrationen im Boden (Abb. 2a). Cd dagegen verminderte den Mg-Gehalt aller Organe mit Ausnahme der Keimblätter (Abb. 2b). Bei der kombinierten Applikation der Schwermetalle wurde die Mg-Konzentration z.B. der Sekundärblätter der Variante 15 ppm Pb/5 ppm Cd um 36% im Vergleich zur Kontrollserie verringert und bei 56 ppm Pb/20 ppm Cd um 41% (Abb. 2c). Während Pb bei der Einzelbehandlung keinen signifikanten Einfluß auf die Mg-Konzentration der Sekundärblätter hatte, wurde diese bei der 5 ppm Cd-Variante um 45% und bei der 20 ppm Cd-Variante um 60% vermindert. Die hemmende Wirkung des Cd auf den Mg-Gehalt der Keimlinge war bei der kombinierten Applikation mit Pb geringer als bei vergleichbaren Einzelbehandlungen mit Cd. Dieses antagonistische Verhalten zeigte sich auch bei den Primärblättern der Variante 15 ppm Pb/5 ppm Cd und bei Wurzel, Stämmchen, Primärblättern und Gesamtgehalt der Variante 56 ppm Pb/20 ppm Cd. Der Ca-Gehalt der Buchenpflanzen (vgl. Tab. 1) wurde in ähnlicher Weise wie das Mg durch Cd im Boden vermindert, wogegen der K-Gehalt durch Cd nicht deutlich beeinflußt wurde.

4. Diskussion

Durchschnittlich etwa 85% des Bleis in den Pflanzen wurde in den Wurzeln festgelegt. Hier kann es an den negativ geladenen Zellwänden adsorbiert (MOHR 1981), nach Anreicherung in den Dictyosomen, wenn diese mit der Zellwand verschmelzen, festgelegt oder auch in Form von Bleiphosphat in der Wurzelrinde ausgefällt werden (KOEPE 1977,

Tab. 1: Mittlere Ca-Gehalte einzelner Pflanzenorgane in ppm (bezogen auf Trockengewicht) in Abhängigkeit von der Schwermetallkonzentration im Boden.

Pb-Konz. i. Boden (ppm)	5	15	55	200	5	5	5	15	56	390	
Cd-Konz. i. Boden (ppm)	0	0	0	0	5	20	74	5	20	03	
Ca - Gehalte in der Pflanze (ppm)											
Wurzel	\bar{x}	750	921	1897	1533	746	650	-	536	855	-
	s	271	184	1684	1304	307	134	-	140	637	-
	n	6	6	6	5	5	5	-	5	5	-
Sproß	\bar{x}	2495	2920	3997	1993	4980	1739	-	1778	1761	-
	s	757	841	2598	556	3555	730	-	224	326	-
	n	6	6	6	5	5	5	-	5	5	-
Keimblätter	\bar{x}	8976	8962	8998	6550	7107	8367	-	8092	7473	-
	s	1076	2290	1162	1967	1829	1879	-	1307	1499	-
	n	5	5	5	5	5	6	-	5	5	-
Primärblätter	\bar{x}	3952	4942	3766	2068	2519	1827	-	9036	6677	-
	s	934	1197	1204	1035	485	498	-	1670	813	-
	n	5	5	7	5	5	5	-	5	5	-
Laubblätter	\bar{x}	2876	3540	2891	471	1757	667	-	1894	1493	-
	s	1606	908	841	0	1169	224	-	1137	304	-
	n	5	5	5	1	5	5	-	5	2	-
Gesamtgehalt	\bar{x}	2665	3035	3246	3802	2464	1851	-	3145	2825	-
	s	544	687	1437	1459	1607	303	-	2897	1442	-
	n	5	5	5	5	5	5	-	5	5	-

MALONE et al. 1974). Durch die Festlegung des Bleis im Apoplasten gelangt nur wenig in das Cytoplasma oder wird in oberirdische Pflanzenteile transportiert. Dieses ist als Ursache dafür anzusehen, daß bis 55 ppm an verfügbarem Blei im Boden keine signifikante Reduktion der Biomasseproduktion zu verzeichnen war. Dagegen wurden nur 76% des Cd (gemittelt über alle Behandlungsvarianten) in den Wurzeln der Buchenkeimlinge lokalisiert, und es gelangte mehr in den Sproß im Vergleich zum Blei, so daß bereits 5 ppm Cd zu einer deutlichen Einschränkung der Produktivität führte.

Der bei der mittleren Behandlungsstufe (56 ppm Pb/20 ppm Cd) festgestellte synergistische Effekt von Pb und Cd auf die Produktivität steht im Einklang mit Ergebnissen von HASSETT et al. (1976) sowie CARLSON u. BAZZAZ (1977). Ein gemessener erhöhter Cd-Gehalt in den Pflanzen der Kombinationsvariante im Vergleich zur Einzelapplikation kann diesen Effekt verursacht haben. Nach BITTELL u. MILLER (1974) könnte dabei Blei das Cadmium von den Austauscherrplätzen im Boden verdrängen und es somit verfügbarer machen.

Eine Minderung der Ca- und Mg-Gehalte durch Cadmium beobachteten auch WALKER et al. (1977), KHAN u. KHAN (1983) sowie GREGER u. LINDBERG (1987). Als Ursache ist die u.a. von HAGEMEYER et al. (1986) festgestellte transpirationsmindernde Wirkung von Cd zu diskutieren, wodurch die Aufnahme und Translokation von Ca und Mg mittels des Transpirationsstromes eingeschränkt würde. Eine weitere Erklärung für den Effekt von Cd auf die Ca- und Mg-Konzentrationen in den Pflanzen könnte in einer Konkurrenz der Ionen mit dem Schwermetall an Bindungsstellen im Xylem begründet sein, wenn von einem Transport dieser Ionen im Xylem im Sinne eines Austauschprozesses, wie von MARSCHNER (1983) beschrieben, ausgegangen wird. Ein erhöhter Efflux der Nährstoffe infolge von Wurzelschäden durch Cd ist ebenfalls als Ursache nicht auszuschließen. Daß demgegenüber der K-Gehalt nicht reduziert wird, könnte in der Tatsache begründet liegen, daß K vorwiegend im Phloem und Ca sowie Mg mit dem Transpirationsstrom transportiert werden.

Das antagonistische Verhalten von Pb und Cd bei der Beeinflussung der Ca- und Mg-Gehalte ist schwer zu begründen. Eine Verminderung des toxisch wirkenden Cadmiums in der Pflanze durch eine Konkurrenz mit Blei ist als Ursache auszuschließen, da die Cd-Gehalte der Buchen des Kombinationsansatzes höher waren als bei vergleichbaren Einzelbehandlungen. CARLSON u. BAZZAZ (1977) stellten bei *Platanus occidentalis* ein synergistisches Wirken von Pb und Cd bezüglich der Blattbiomasse, Stämmchen- und Wurzellänge fest, dagegen eine nur additive bis antagonistische Beeinflussung der Transpiration und Photosynthese. Dieser Effekt bei der Transpiration ist als Ursache für das beobachtete antagonistische Verhalten zu berücksichtigen. Eine gesteigerte Nitrataufnahme durch die erhöhte Schwermetallzugabe in Form von Nitraten bei der Kombinationsvariante könnte infolge von Ladungsausgleichsprozessen zu einer im Vergleich zur Einzelapplikation gesteigerten Kationenaufnahme führen. Ein membranstabilisierender Einfluß von Pb ist als weitere Ursache zu diskutieren. Pb könnte eventuell statt der in sauren Böden sich im Mangel befindlichen Ca^{2+} -Ionen (Ca-Gesamtgehalte im Laubblatt lagen bei 500-5000 ppm, vgl. Tab. 1) die Carboxylgruppen der Pektine vernetzen und somit deren Stabilität erhöhen. Ein solcher Effekt wird von NEITZKE (1984) an Pflanzen auch bei erhöhten Al-Konzentrationen in sauren Böden beobachtet. Ein eventuell erhöhter Efflux von Ca oder/und Mg durch Cd-geschädigte Membranen oder Zellwände könnte so eingeschränkt werden.

Literatur

- BITTELL J.E., MILLER R.J., 1974: Lead, cadmium, and calcium selectivity coefficients on a Montmorillonite, Illite, and Kaolinite. *J. Environ. Qual.* 3: 250-253.
- CARLSON R.W., BAZZAZ F.A., 1977: Growth reduction in American sycamore (*Platanus occidentalis* L.) caused by Pb-Cd interaction. *Environ. Poll.* 12: 243-253.
- GEHRMANN J., ULRICH B., 1983: Der Einfluß des sauren Niederschlages auf die Naturverjüngung der Buche. In: Immissionsbelastungen von Waldökosystemen. Mitt. LÖLF Sonderh. (erw. Aufl.): 32-36.
- GREGGER M., LINDBERG S., 1987: Effects of Cd^{2+} and EDTA on young sugar beets (*Beta vulgaris*). II. Net uptake and distribution of Mg^{2+} , Ca^{2+} and $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$. *Physiol. Plant.* 69: 81-86.
- HAGEMEYER J., KAHLE H., BRECKLE S.-W., WASEL Y., 1986: Cadmium in *Fagus sylvatica* L. trees and seedlings: Leaching, uptake and interconnection with transpiration. *Water, Air, Soil Poll.* 29: 347-359.
- HASSET J.J., MILLER J.E., KOEPPE D.E., 1976: Interaction of lead and cadmium on maize root growth and uptake of lead and cadmium by roots. *Environ. Poll.* 11: 297-302.
- KAZDA M., GLATZEL G., 1984: Schwermetallanreicherung und Schwermetallverfügbarkeit im Einsickerungsbereich von Stammablaufwasser in Buchenwäldern (*Fagus sylvatica*) des Wienerwaldes. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 147: 743-752.
- KHAN S., KHAN N.N., 1983: Influence of lead and cadmium on the growth and nutrient concentration of tomato (*Lycopersicum esculentum*) and egg-plant (*Solanum melongena*). *Plant Soil* 74: 387-394.
- KOEPPE D.E., 1977: The uptake, distribution and effects of cadmium and lead in plants. *Sci. total environ.* 7: 197-206.
- MALONE C., KOEPPE D.E., MILLER R.J., 1974: Localization of lead accumulated by corn plants. *Plant. Physiol.* 53: 388-394.
- MARSCHNER H., 1983: General introduction to the mineral nutrition of plants. In: *Encycl. Plant Physiol.* N.S. 15A: 5-60.
- MAYER R., HEINRICHS H., 1981: Gehalte von Baumwurzeln an chemischen Elementen einschließlich Schwermetallen aus Luftverunreinigungen. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 144: 637-646.
- MOHR H.D., 1981: Beziehungen zwischen dem Schwermetallgehalt von Boden und Pflanze - Zur Aussagefähigkeit von Wurzel- und Blattanalysen. *Mitt. Dt. Bodenk. Ges.* 32: 239-252.
- NEITZKE M., 1984: Der Einfluß von Aluminium auf die Keimung und Keimlingsentwicklung der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung von Wechselwirkungen mit Calcium und Stickstoffform. Diss. Univ. Münster.
- WALKER W.M., MILLER J.E., HASSETT J.J., 1977: Effect of lead and cadmium upon the calcium, magnesium, potassium and phosphorus concentration in young corn plants. *Soil Sci.* 124: 145-151.

Adresse

Dipl.-Biol. U. Röder
Prof. Dr. S.-W. Breckle
Abteilung Ökologie Univ.
Postfach 8640
D-4800 Bielefeld 1

Der Einfluß von Blei auf die Wurzelentwicklung von Buchenkeimlingen im Rhizotron

Gritli Noack und Siegmund-Walter Breckle

Synopsis

Lead belongs to the long-distance transported air pollutants. Thus it is found to accumulate even in forest soils. Acidification of the soil makes it more available for plants. Rising concentrations of lead in soil cause the following effects on the development of root systems of beech seedlings: the growth rates of main roots decrease, the development of root hairs is reduced and the lateral roots develop swollen tips. These symptoms indicate the beginning of damage to the root system. The consequence for the whole plant will be a loss of vitality and an increasing susceptibility to other stress factors.

Beech seedlings, *Fagus sylvatica*, heavy metals pollution, lead, root growth, root morphology.

1. Einführung

Schwermetalle gehören zu den emissionsbedingten Luftschadstoffen und werden durch atmosphärischen Transport auch in industrieferne Gebiete eingetragen. Baumkronen filtern Schwermetallaerosole aus der Luft aus, durch Auswaschung durch Niederschläge und Blattfall gelangen die Schwermetallionen in den Boden. Blei weist eine positive Stoffbilanz im Waldökosystem auf, da es in den oberen Bodenschichten in unlöslicher Form stark akkumuliert wird (MAYER 1981). Mit abnehmendem pH-Wert wird jedoch die Löslichkeit der Blei-Ionen im Boden und somit ihre Pflanzenverfügbarkeit erhöht (BRÜMMER, HERMS 1985).

Vielfach beobachtete Wurzelschäden bei Buchenkeimlingen, vor allem im Stammbereich von Buchen, könnten durch Säure- und Schwermetalleinwirkungen bedingt und für die Gefährdung der Buchennaturverjüngung mitverantwortlich sein (HÜTERMANN et al. 1983, GEHRMANN 1984). Zur Beantwortung der Frage, ob das Schwermetall Blei bei der Schädigung der Buchenkeimlingswurzeln eine Rolle spielen kann, wurde in einem Dosis/Wirkungsexperiment unter kontrollierten Bedingungen der Einfluß eines zunehmenden Bodenbleigehaltes auf die Wurzel- und Gesamtentwicklung der Keimlinge kontinuierlich untersucht.

2. Material und Methode

Saurer Mineralboden mit einem pH (H₂O)-Wert von 3.6 von einem Buchenstandort des Teutoburger Waldes wurde mit Bleinitratlösungen (80, 180 und 335 ppm Pb) versetzt. Als pflanzenverfügbare Fraktion wurde jeweils der mit dem NH₄Ac-Auszug extrahierte Bleianteil des Bodens definiert (10, 24 und 44 ppm Pb; Kontrollserie = 3). Die 4 Bodenvarianten wurden in Rhizotrone (Abb. 1) verfüllt und keimende Bucheckern (n = 9 pro Variante) mit einer Radikallänge von ca. 1 cm eingesetzt. In der Klimakammer (Tag/Nacht-Rhythmus: 14/10 h bei 25/15°C; Lichtintensität: 9 000 - 12 000 Lux; Luftfeuchtigkeit: 60-65%) wurden die Rhizotrone 45° nach vorn geneigt, so daß die Wurzeln an der abdeckbaren Glasscheibe entlangwuchsen. Über einen Zeitraum von 37 Tagen wurden in 72 h-Abständen die Zuwachsraten, Durchmesser und Wurzelhaardichten von Primär- und Seitenwurzeln ermittelt. Auch die Sproßentwicklung wurde verfolgt.

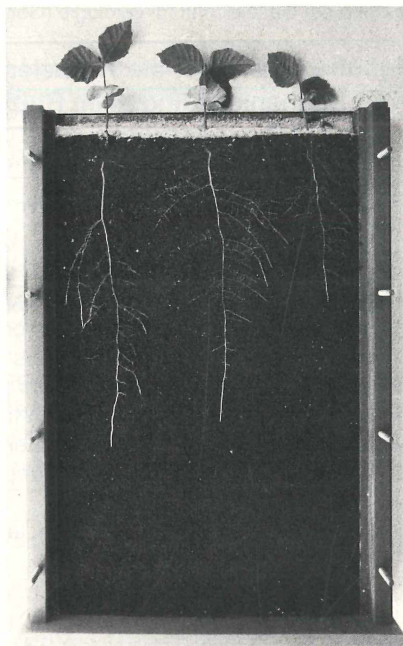


Abb. 1: Buchenkeimlinge in einem Rhizotron.

Innenmaße: 480 x 280 x 20 mm; 37 Tage nach Aussaat, verfügbarer Bodenbleigehalt: 44 ppm.

3. Ergebnisse

Die an jedem 3. Tag gemessenen mittleren Zuwachsraten der Primärwurzeln des unbehandelten Bodens (3 ppm Pb) und der 10-ppm- Pb-Variante liegen vom 10. Versuchstag an deutlich über den Werten der Wurzeln, die höheren Bleikonzentrationen ausgesetzt waren (Abb. 2). Der Unterschied ist hoch signifikant. Die Längenentwicklung der Primärwurzeln jeder Bodenvariante korreliert vom 13. Versuchstag an linear mit der Versuchsdauer ($r = 0.940 - 0.999$). Die Gesamtwurzellängen am Versuchsende zeigen ebenfalls die größten Differenzen zwischen den nicht bzw. gering bleibehandelten Buchenkeimlingen einerseits und den stärker bleibelasteten Keimlingen andererseits.

Die Durchmesser der Primärwurzeln, jeweils in der Mitte des Längenzuwachses zwischen 2 Meßterminen ermittelt, werden durch die Bleibehandlung nicht beeinflusst. Bei den Sei-

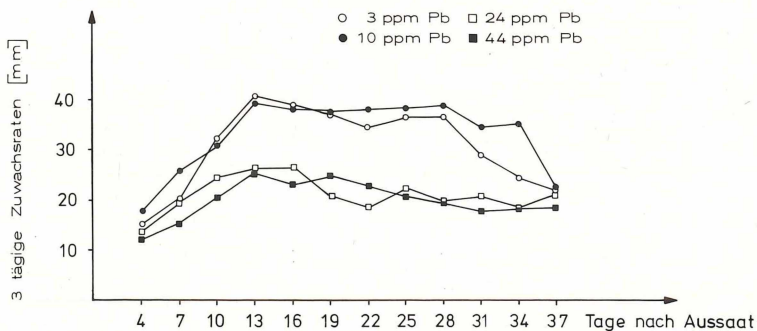


Abb. 2: 3tägige Zuwachsraten der Primärwurzeln (mm).

Tab. 1: Relative Anteile (%) der Wurzelhaardichtestufen (0-3) am Neuzuwachs der Primärwurzeln.
 Stufe 0: keine Wurzelhaare ausgebildet
 Stufe 1: nur vereinzelte, unregelmäßig ausgebildete Wurzelhaare
 Stufe 2: Wurzelhaare locker, aber gleichmäßig angeordnet, Rhizodermis noch sichtbar
 Stufe 3: sehr dichter Besatz mit Wurzelhaaren.

Pb [ppm]	3	10	24	44
Stufe 0	0	0	0	2.3
Stufe 1	0	0	4.3	37.2
Stufe 2	15.2	3.5	15.7	36.1
Stufe 3	84.8	96.5	80.0	24.4

tenwurzeln 1. Ordnung ist jedoch eine Zunahme der Durchmesser mit steigendem Bodenbleigehalt zu verzeichnen. Bei den 24- und 44-ppm-Pb-Varianten traten erstmals nach 22 Tagen keulenförmige Verdickungen an den normalerweise sich verjüngenden Wurzelspitzen der Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung auf. Die Wurzelhaardichte wird mit erhöhter Bleikonzentration des Bodens geringer (Tab. 1). Bei der 44-ppm-Pb-Variante weisen durchschnittlich 2.3% des Neuzuwachses keine Wurzelhaare auf. Bei den Seitenwurzeln 1. Ordnung ist eine noch stärkere Beeinträchtigung der Wurzelhaarentwicklung durch Bleieinwirkung zu beobachten.

Die Zahl der Seitenwurzeln 1. Ordnung nimmt mit steigendem Bodenbleigehalt parallel zur Primärwurzellänge ab, während sich die Anzahl der Seitenwurzeln 2. Ordnung zwischen den Varianten nur geringfügig unterscheidet (Tab. 2). Bei der Berechnung der Zahl der Seitenwurzeln 2. Ordnung pro cm Seitenwurzellänge 1. Ordnung zeigt sich deutlich eine erhöhte Seitenwurzel-dichte mit zunehmender Bleikonzentration im Boden. Ebenso weist der relative Anteil der Kurzwurzeln (2 mm) an der Gesamtzahl der Seitenwurzeln eine ansteigende Tendenz auf. Die Biomasseproduktion wird auf Grund der Verzögerung der Keimlingsentwicklung mit zunehmender Bleibelastung des Bodens negativ beeinflusst, am stärksten ist das Wurzelsystem betroffen.

Tab. 2: Anzahl der Seitenwurzeln (Sw) und Seitenwurzel-dichte am Versuchsende.
 37 Tage nach Aussaat; \bar{x} = arithmetisches Mittel, s = Standardabweichung.

Pb [ppm]	3		10		24		44	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
Seitenwurzeln								
1. Ordnung	109.5	(39.0)	86.8	(17.6)	69.7	(39.0)	47.4	(19.5)
Seitenwurzeln								
2. Ordnung	126.7	(97.4)	195.2	(104.6)	188.6	(144.4)	179.9	(111.3)
rel. Anteil								
Kurzw. an der Gesamtz. der Sw (%)	36.6	(6.4)	39.4	(12.8)	43.5	(10.7)	46.7	(5.8)
Anzahl Sw								
2. Ordn./cm Sw-Länge 1. Ordn.	0.6	(0.3)	0.8	(0.3)	1.6	(0.4)	2.0	(0.4)

4. Diskussion

Eine Reduktion des Wurzellängenwachstums unter Bleieinfluß wird von HASSETT et al. (1976) als erste sichtbare morphologische Veränderung bei Maiskeimlingswurzeln beschrieben und wurde bei den unterschiedlichsten Pflanzenarten bei verschiedenen Kulturmethoden festgestellt (u.a. CARLSON, BAZZAZ 1977; LANE, MARTIN 1980). Bei den

Buchenkeimlingen führen bereits 24 ppm Pb (pflanzenverfügbar) zu einer deutlichen Verminderung der Primärwurzelwachstumsraten. Als Ursache wird eine Blockierung der Zellstreckung diskutiert, da die Elastizität der Zellwände durch die starke Adsorption von Bleionen beeinträchtigt wird (LANE et al. 1978). Auch die geringere Wurzelhaardichte bei steigendem Bodenbleigehalt könnte durch die zunehmende Starrheit der Zellwände durch Bleianlagerung erklärt werden.

Keulig angeschwollene Wurzelspitzen sind Symptome für eine beginnende Schädigung des Wurzelsystems (GEHRMANN 1984). Sie könnten auf eine Expansion des Zellvolumens auf Grund verstärkter Zellwandbildung oder erhöhter Assimilatspeicherung im Rahmen von Kompensationsreaktionen zurückzuführen sein. Trotz einer Erhöhung der Dichte der Seitenwurzeln 2. Ordnung und einem steigenden Anteil von Kurzwurzeln wird die Wurzelfunktion mit zunehmendem Bleigehalt des Bodens herabgesetzt, was sich in einer Entwicklungsverzögerung, eingeschränkter Biomasseproduktion und verminderter Transpiration äußert.

Die dem Boden zugesetzten Bleikonzentrationen bis 335 ppm entsprechen durchaus aktuellen, in Waldböden gemessenen Gesamtbleigehalten (vgl. KAHLE, BRECKLE 1985). Die Versuchsergebnisse weisen darauf hin, daß das Schwermetall Blei bereits in relativ geringen pflanzenverfügbaren Konzentrationen (ab 24 ppm Pb) für Buchenkeimlingswurzeln einen ernstzunehmenden Streßfaktor darstellen kann, der sich vitalitätsmindernd für die Gesamtpflanze auswirkt. In Anbetracht dessen, daß Wurzelschäden eine Pflanze auch für andere Stressoren wie Bodentrockenheit, Schädlingskalamitäten oder akute Einwirkungen von Luftverunreinigungen disponieren können, darf das Gefährdungspotential, das das Schwermetall Blei mit fortschreitendem Eintrag in Waldökosysteme darstellt, nicht unterschätzt werden.

Literatur

- BRÜMMER G., HERMS U., 1985: Einflußgrößen der Schwermetall-Löslichkeit, -Bindung und Verfügbarkeit in Böden. In: (Ed. BRECKLE S.-W., KAHLE H.): Schwermetalle und saure Depositionen. Bielef. Ökol. Beitr. 1: 117-139.
- CARLSON R.W., BAZZAZ F.A., 1977: Growth reduction in American sycamore (*Platanus occidentalis* L.) caused by Pb-Cd interaction. Environ Poll. 12: 243-252.
- GEHRMANN J., 1984: Einfluß von Bodenversauerung und Kalkung auf die Entwicklung von Buchenverjüngungen (*Fagus sylvatica* L.) im Wald. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben 1.
- HASSET J.J., MILLER J.E., KOEPPE D.E., 1976: Interaction of lead and cadmium on maize root growth and uptake of lead and cadmium by roots. Environ. Poll. 11: 297-302.
- HÜTTERMANN A., BECKER A., GEHRMANN J., TISCHNER R., 1983: Einfluß von Schadstoffen und Kalkdüngung auf die Morphologie der Wurzeln von *Fagus sylvatica*: Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung. Int. Symp. Gumpenstein 1982: 637-652.
- KAHLE H., BRECKLE S.-W., 1985: Blei- und Cadmiumbelastung von Buchenwäldern In: (Ed. BRECKLE S.-W., KAHLE H.): Schwermetalle und saure Depositionen. Bielef. Ökol. Beitr. 1: 3-6.
- LANE S.D., MARTIN E.S., GARROD J.F., 1978: Lead toxicity effects on indole-3-ylacetic acid-induced cell elongation. Planta 144: 7984.
- LANE S.D., MARTIN E.S., 1980: An evaluation of the effect of lead on the gross morphology of *Raphanus sativus*. Z. Pflanzenphysiol. 98: 437-452.
- MAYER R., 1981: Natürliche und anthropogene Komponenten des Schwermetallhaushalts von Waldökosystemen. Gött. Bodenk. Ber. 70.

Adresse

Dipl.-Biol. G. Noack
Prof. Dr. S.-W. Breckle

Abteilung Ökologie
Fakultät für Biologie Univ.
Postfach 8640
D-4800 Bielefeld 1

Die Borke von *Tilia cordata* Mill. als Bioindikator für die Luftbelastung chilenischer Städte

Roberto Godoy, Lore Steubing und Reinhard Debus

Synopsis

Bark of *Tilia cordata* was sampled in 9 cities of Central and South Chile and analysed for sulfur content, conductivity, and pH values. The sulfur contents ranged from 785 to 3420 mg/kg. A good correlation was found between conductivity and sulfur content of the bark. The measured parameters can be used as an indicator of air quality.

Bark, bioindication, *Tilia cordata*.

1. Einführung

In Chile leben auf einer Fläche von 754 190 km² 12 Mill. Einwohner, 4 Mill. davon in der Hauptstadt Santiago. In Santiago befinden sich 400 Industrieanlagen und mehr als 2000 Heizkraftwerke. Seit einer Reihe von Jahren erfolgt in Santiago an verschiedenen Meßorten eine kontinuierliche Registrierung der Luftschadstoffe CO, SO₂ und NO_x sowie des Staubgehaltes der Luft (MUNOZ et al. 1985). Parallel zu diesen Messungen werden seit kurzer Zeit verschiedene Bioindikationsmethoden erprobt (GONZALEZ 1985). Bis heute fehlt es jedoch in Chile an einer Standardisierung der Bioindikationsmethoden, wie sie beispielsweise bei STEUBING u. JÄGER (1982) beschrieben ist.

Baumborke stellt ein natürliches Ad- und Absorptionsmedium für Luftschadstoffe dar. Die Analyse von Borke auf ihren Schwefelgehalt bietet die Möglichkeit, zurückliegende SO₂-Belastungen zu dokumentieren (LÖTSCHERT, KÖHM 1977; GRODZINSKA 1982;

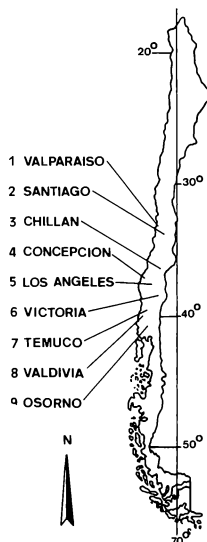


Abb. 1: Lage der neun Probestandorte in Zentral- und Südkile.

HÄRTEL 1982). An Hand der Analyse von Borke der Baumart *Tilia cordata* soll eine Aussage über die Schwefelbelastung von Städten in Zentral- und Südchile erfolgen.

2. Material und Methoden

Im April 1985 wurden in den bevölkerungsreichsten Städten von Zentral- und Südchile Borkenproben von *Tilia cordata* entnommen. Abb. 1 zeigt die Lage der neun Orte, in denen die Probenahme erfolgte. Die Borkenproben stammten aus 1.5 m Höhe von Bäumen mit einem Brusthöhendurchmesser von 40 bis 50 cm. Die Borke hatte eine Dicke von 2 mm und war frei von epiphytisch lebenden Kryptogamen (GRODZINSKA 1982). In jeder Stadt wurde von 10 Bäumen Borke entnommen. Die bei 105 °C über 24 Stunden getrocknete und anschließend pulverisierte Borke wurde in einem Leco-Sulfur-Determinator SC-32 auf ihren Schwefelgehalt analysiert. Im luftgetrockneten Material wurde der pH-Wert gemessen. Dazu wurden 2 g pulverisierte Borke in 8 ml aq. dest. über 48 Stunden extrahiert. Die Messung erfolgte anschließend mit einem pH-Meter Typ 531 (Knick, Berlin). Zur Messung der Leitfähigkeit wurden 4 g gemahlenes Material in 60 ml aq. dest. für 24 Stunden geschüttelt. Die Messung erfolgte an einem Meßgerät L-17 der Firma Hoezle & Chelius KG.

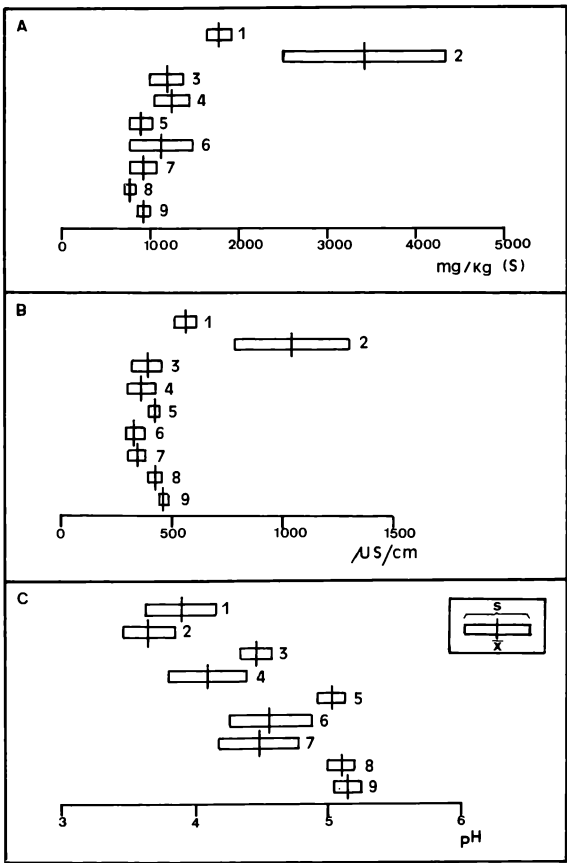


Abb. 2: A: Schwefelgehalt (mg/kg), B: Leitfähigkeit (s/cm) und C: pH-Wert in der Borke von *Tilia cordata* an neun Standorten von Zentral- und Südchile.
Standorte: 1 = Valparaiso, 2 = Santiago, 3 = Chillan, 4 = Concepción, 5 = Los Angeles, 6 = Victoria, 7 = Temuco, 8 = Valdivia und 9 = Osorno.

3. Ergebnisse

In den sieben südlich von Santiago gelegenen Städten (Abb.1) lagen die Schwefelgehalte in der Borke von *Tilia cordata* um 1000 mg/kg. Weit höhere Schwefelkonzentrationen fanden sich in den Borkenproben dieser Baumart aus den Städten Valparaiso (1790 mg/kg) und Santiago (3420 mg/kg) (Abb. 2a). Ähnliche Belastungstendenzen zeigten sich in den Leitfähigkeitswerten. Proben, die aus den sieben oben erwähnten Städten stammten, wiesen Werte um 400 $\mu\text{S/cm}$ auf. Die höchsten Leitfähigkeitswerte konnten in dem Material aus Valparaiso (600 $\mu\text{S/cm}$) und Santiago (1040 $\mu\text{S/cm}$) (Abb. 2b) gefunden werden. In den Borkenextrakten mit den geringsten Leitfähigkeitswerten wurden pH-Werte zwischen 4 und 5 gemessen. Bei den in Valparaiso und Santiago gesammelten *Tilia*-Borken lagen die pH-Werte bei 3.9 bzw. 3.7 (Abb. 2c). Für die drei Parameter Schwefelgehalt, Leitfähigkeit und pH-Wert ergaben sich die in Abb. 3 aufgetragenen Korrelationen. Auf Grund dieser Ergebnisse wird davon ausgegangen, daß die hohen Leitfähigkeitswerte vorwiegend durch eine erhöhte Ablagerung sauer reagierender, S-haltiger Emissionen hervorgerufen wurden.

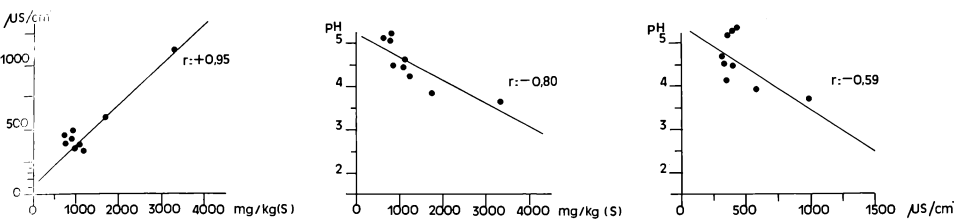


Abb. 3: Korrelation von Schwefelgehalt, Leitfähigkeit und pH-Werten in der Borke von *Tilia cordata* an neun Standorten in Zentral- und Südchile.

4. Diskussion

Nach GRODZINSKA (1982) und HÄRTEL (1982) ist Baumborke eine guter Akzeptor für Luftschadstoffe. Dies bietet die Möglichkeit, zurückliegende SO_2 -Belastungen an Hand von Schwefelanalysen in Borken zu dokumentieren. *Tilia cordata* ist ein häufiger Alleen- und Parkbaum in den größten Städten von Zentral- und Südchile. Während in den Borken aus den meisten Städten die Schwefelgehalte um 1000 mg/kg lagen, wurde in der Borke aus Santiago 3420 mg/kg gemessen. Dieser Wert ist auf die hohe SO_2 -Belastung in der Stadt zurückzuführen. Zu den Verursachern zählen Industrieanlagen, die Heiz- und Kochstellen der Bevölkerung sowie der Straßenverkehr. Zusätzlich wird die lufthygienische Situation durch die Kessellage von Santiago und klimatische Gegebenheiten negativ beeinflusst (RIESCO 1980, SANDOVAL 1985, TRIER et al. 1985). Die Einwohnerzahlen der anderen acht Städte liegen mit Ausnahme von Victoria (21000) zwischen 100000 und 200000. Santiago weist die geringsten Niederschlagsmengen der neun untersuchten Städte (450 mm) auf. Die dadurch bedingte geringe Auswaschung der Schadstoffe aus der Luft muß für die hohe Schwefeldeposition in Santiago mitverantwortlich gemacht werden. Die höchsten Regenmengen gehen in den südlich gelegenen Städten Valdivia (2500 mm) und Osorno (1400 mm) nieder. Die Ergebnisse belegen, daß es sich auf den *Tilia*-Borken um saure, schwefelhaltige Depositionen handelt. Die Höhe der Deposition ist abhängig von der Immissionssituation der Städte, die von der Einwohnerzahl, der Art und dem Umfang der angesiedelten Industrien und den klimatischen Gegebenheiten bestimmt wird.

Die Finanzierung der Studie erfolgte durch den DAAD.

Literatur

- CACERES T., Lissi E., Silo C., 1982: Particulas en suspensión en la atmosfera de Santiago: evaluación de contribucion de Caletones. Contr. Cient. y Tec.57 (Area de Química 19): 27-32.
- GONZALEZ S., 1985: 4. Simposio sobre contaminación ambiental orientado al recurso aire. I. Santiago-Chile (La Platina): 88 p.
- GRODZINSKA K., 1982: Monitoring of air pollutants by mosses and tree bark. In: (Ed. Steubing L., Jäger H.-J.): Monitoring of air pollutants by plants. The Hague (Junk): 33-42.
- HÄRTEL O., 1982: Pollutants accumulations by bark. In: (Ed. Steubing L., Jäger H.-J.): Monitoring of air pollutant by plants. The Hague (Junk): 137-147.
- LÖTSCHERT W., KÖHM H.-J., 1977: Characteristics of tree bark as indicators in high-immission areas. Oecologia 27: 47-64.
- MUNOZ M., SILO C., CARDENAS S., VOLLAIRE, BARRAZA E.J., 1985: Elaboración de indice de calidad del aire. In: IV Simposio sobre contaminación ambiental orientado al recurso aire. Santiago-Chile. (La Platina). Tomo II: 61-67.
- RIESCO R., 1980: Antecedentes preliminares sobre la relación entre "smog" de la ciudad de Santiago y la circulación general de la atmosfera. Rev. Univ. 3:9-31.
- SANDOVAL H., 1985: Contribución de las fuentes emisoras a la contaminación atmosférica de Santiago. In: 4. Simposio sobre contaminación ambiental orientado al recurso aire. II. Santiago-Chile (La Platina): 37-42.
- STUEBING L., Jäger H.-J., 1982: Monitoring of air pollutants by plants. Methods and problems. The Hague (Junk): 161 p.
- TRIER A., Cantillano M., Rojas P., Valdes L., 1985: Muestreo dicotómico de aire y caracterización del polvo atmosferico inhalable. In: 4. Simposio sobre contaminación ambiental orientado al recurso aire. I. Santiago-Chile (La Platina): 8183.

Adresse

Dr. R. Godoy
Prof. Dr. L. Steubing
Dr. R. Debus
Inst. f. Pflanzenökologie Univ.
Heinrich-Buff-Ring 38
D-6300 Gießen

Untersuchungen zum Stammabfluß bei Buchen und der Wirkung auf epiphytische Moose (*Hypnum cupressiforme*)

Armin Schopp-Guth

Synopsis

In four beech forests at varying distances from the urban area of Stuttgart, the influence of stemflow on the accumulation of the heavy metals cadmium and lead in epiphytic *Hypnum cupressiforme* Hedw. was investigated. A special device allowed collection of stemflow in four sections around the trunk. The lesser the amount of collected stemflow in a section, the higher was the ion concentration. Ion contents were lowest in sections fed by the main flow way. However, due to the large volumes of drainage water, these sections showed the highest amounts of total ion input. Moss samples taken from the two distinguished microhabitats - main flow way and the section with low draining - did not differ in cadmium content. In contrast, uptake of lead in *H. compressiforme* was more than four times higher in the main flow way. Differences in lead content between the study sites were low compared to differences between the two microhabitats. The suitability of the moss as indicator of stemflow pollution is discussed.

Beech, bioindication, cadmium, heavy metals, *Hypnum cupressiforme*, lead, pollution, stemflow.

1. Einführung

In Buchenbeständen gelangen auf Grund der glatten Rinde sowie der steilen, zum Stamm hin gerichteten Aststellung beträchtliche Mengen der Bestandesniederschläge mit dem Stammabfluß zu Boden. Im Vergleich zu Freilandniederschlag und Kronentraufe ist der Stammabfluß stark angesäuert und weist erhöhte Schadstoffgehalte auf, die auf die Ausfilterung aus der Atmosphäre zurückzuführen sind (ULRICH et al. 1979). Die resultierende Bodenversauerung und Schwermetallakkumulation im unmittelbaren Stammabflußbereich (KOENIES 1982, GLATZEL et al. 1983) äußert sich in der Zusammensetzung und Veränderung der Bodenvegetation (GLAVAC et al. 1971; WITTIG, NEITE 1983).

Wirkungen auf den epiphytischen Bewuchs, der zunehmend auch zur Waldschadenserfassung herangezogen wird (ARNDT et al. 1986), sind in ähnlicher Weise an Buchenstämmen zu erwarten. Von anderen Substraten als Buchenrinde erwies sich das epiphytische Moos *Hypnum cupressiforme* als guter Indikator der räumlichen Spurensatzverteilung (THOMAS 1981; YULE, LLOYD 1984). Da sich der Stammabfluß bei Buchen nicht gleichmäßig über den gesamten Stamm verteilt, sondern abhängig von Astansatz und Stammneigung meist in definierten und begrenzten Rinnen abfließt, ist ein Zusammenhang zwischen der Verteilung des Abflußwassers bzw. seiner Schadstoffkonzentration und der Schwermetallakkumulation sowie dem Vorkommen des Mooses *H. cupressiforme* am Stamm zu erwarten.

2. Untersuchungsgebiet und Methode

Im Großraum Stuttgart wurden vier Altbuchenbestände ausgesucht, die durch eine südöstliche bis südwestliche Hangneigung zur Hauptwindrichtung hin exponiert sind. Der Bestand Altbach liegt am

östlichen Rand des Ballungsraumes Mittlerer Neckar in rund 1500 m Entfernung vom Kohlekraftwerk Altbach. Der Bestand Edelmannshof befindet sich 30 km nordöstlich vom Zentrum Stuttgart und ist durch einen Mittelstreckentransport von Schadstoffen aus diesem Raum belastet (OBLÄNDER, HANSS 1985). Der Bestand Waldenbuch liegt 15 km südlich des Ballungsgebietes und weist damit bei vorherrschenden südwestlichen Winden eine geringere Schadstoffbelastung auf. Fernab eines Ballungsraumes auf der Schwäbischen Alb liegt der Bestand Münsingen. Während am Standort Münsingen Weißer Jura mit einer typischen, oberflächlich versauerten Terra fusca ansteht, stocken die übrigen drei Bestände auf Stubensandstein. Die darauf entstandene Braunerde ist an den Standorten Waldenbuch und Edelmannshof mehr oder weniger stark podsoliert, die Humusform ist Mull bis Moder, im besser mit Kalk versorgten Bestand Altbach Mull.

Um Aufschluß über die Konzentrations- und Mengenverhältnisse der Stammabflußlösungen zu erhalten, wurden an jeweils zwei Buchen der Bestände Altbach und Münsingen in 1.5 m Höhe Auffangvorrichtungen angebracht und der Abfluß in vier Sektoren am Stamm getrennt aufgefangen (Abb. 1). Die Probenahme erfolgte wöchentlich, die Schwermetallanalyse aus Monatsmischproben für den Zeitraum vom 18.7. - 4.12.1984.

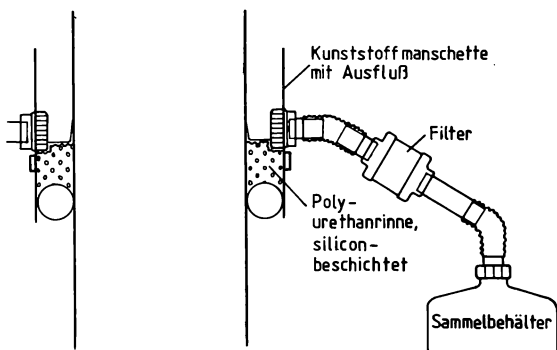


Abb. 1: Versuchsanordnung zum Auffangen des Stammabflusses in Sektoren (schematisch)

Ende Oktober 1984 wurden sowohl gedrungene als auch filiforme Varianten von *Hypnum cupressiforme* Hedw. aus Bereichen mit geringem Stammabfluß (Vergleichsbereich) abgeschnitten. Sofern in der eng begrenzten Abflußrinne Moosbewuchs auftrat, wurde auch dort eine Probe entnommen. Zur Analyse wurden nur überwiegend grün beblätterte Triebe verwendet. Die Probe wurde von groben Verunreinigungen befreit und 200 mg ungewaschen in halbkonz. HNO_3 bei 80-90°C über 9 Stunden aufgeschlossen. Die Bestimmung der Blei- und Cadmiumgehalte erfolgte mit einem AAS Perkin Elmer 420 mit Probendosierautomat.

3. Ergebnisse

In Abb. 2 sind exemplarisch für je eine Buche der Bestände Altbach und Münsingen die Abflußmengen sowie die Konzentrationen an Cadmium, Blei, Protonen, Kalzium, Sulfat und Nitrat in den vier Stammsektoren dargestellt. Die Schadstoffgehalte liegen im ballungsraumnahen Bestand Altbach höher als im Bestand Münsingen. Je geringer die Abflußmenge in einem Sektor, desto höher liegen im allgemeinen die Konzentrationen der untersuchten Stoffe. In den Hauptabflußsektoren (Altbach im Südwesten, Münsingen im Nordosten) treten die niedrigsten Konzentrationen auf. Vergleicht man jedoch die Gesamteinträge der Schwermetalle während des Meßzeitraumes, die sich aus dem Produkt von Konzentration und abgeflossener Wassermenge ergeben (Tab. 1), so zeigen sich in den Hauptabflußsektoren weit höhere Werte als in den Sektoren mit geringem Abfluß.

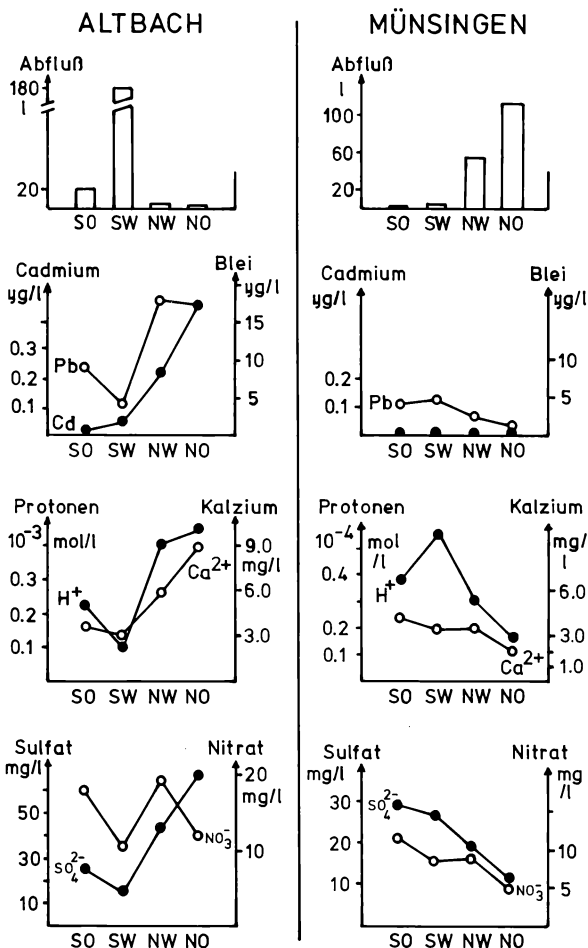


Abb. 2: Abflußmengen und Stoffkonzentrationen in den vier Stammsektoren von Buchen an den Stationen Altbach und Münsingen (Monatsmittelwerte).

Tab. 1: Cadmium- und Bleidepositionen über den Sektoren von Buchen im Meßzeitraum (18.7. - 4.12.84).

			SO	SW	NW	NO
Altbach	Abfluß	l	105	890	18	13
	Cadmium	µg	2.6	42.1	4.2	6.0
	Blei	mg	0.98	3.69	0.33	0.22
Münsingen	Abfluß	l	9	26	280	540
	Cadmium	µg	0.1	0.0	4.0	11.9
	Blei	mg	0.03	0.12	0.51	0.65

Tab. 2: Cadmiumgehalte (mg/kg) bei *H. cupressiforme* aus Abfluß- und Vergleichsbereich.

Bestand	Abflußbereich		Vergleichsbereich	
	Stichprobenzahl	Gehalt	Stichprobenzahl	Gehalt
Altbach	0	-	10	0.64 ± 0.16
Edelmannshof	4	0.67 ± 0.24	7	0.67 ± 0.16
Waldenbuch	8	0.54 ± 0.14	13	0.52 ± 0.12
Münsingen	5	0.59 ± 0.12	13	0.65 ± 0.12

Die Standortsmittelwerte der Cadmiumgehalte von *H. cupressiforme* sind für Abfluß- und Vergleichsbereich in Tab. 2 angegeben. Im Bestand Altbach konnte das Moos an keinem Baum im Bereich des Hauptabflusses gefunden werden. An den übrigen Standorten unterscheiden sich die Gehalte der Proben aus dem Abfluß- bzw. Vergleichsbereich nicht signifikant. Weder spiegeln sich die höheren Konzentrationen der Abflußlösungen in Bereichen mit geringem Abfluß wider, noch scheinen die hohen Einträge im Hauptabflußbereich eine Anreicherung im Moos zu bewirken. Ebenso gering sind die Unterschiede der Cadmiumgehalte zwischen den vier verschiedenen Beständen und lassen nicht auf einen Belastungsunterschied durch Deposition aus der Atmosphäre schließen.

Demgegenüber ergeben sich für Blei erhebliche Unterschiede zwischen Proben aus den Abflußrinnen und den weniger vom Abfluß betroffenen Bereichen (Tab. 3). Die Gehalte der Abflußproben können die der Vergleichsproben im Mittel um mehr als das Vierfache übersteigen. Darüber hinaus ergeben sich bei den Bleigehalten Differenzen zwischen den Standorten, die die erwartete Belastung durch Eintrag aus der Atmosphäre widerspiegeln dürften. So zeigte der am Rand des Ballungsraumes gelegene Bestand Altbach mit 102 mg/kg Trockensubstanz den höchsten Durchschnittswert für die Vergleichsproben. Der Bestand Waldenbuch, im Lee des Ballungsraumes Mittlerer Neckar gelegen, weist sowohl bei den Vergleichsproben mit 37 ppm als auch bei den Abflußproben mit 188 ppm die geringste Belastung auf. Der Transport von Schadstoffen aus dem Ballungsraum über die Atmosphäre äußert sich am Standort Edelmannshof in erhöhten Bleigehalten im Abfluß- und Vergleichsbereich. Der Bestand Münsingen zeigt im Vergleichsbereich geringe Gehalte, die Gehalte im Abflußbereich sind jedoch ebenso hoch wie im Bestand Edelmannshof. Möglicherweise offenbart sich hierin die Belastung durch Schwermetalle auf Grund hoher Stammabflußmengen in der niederschlagsreichen Höhenlage Münsingens.

Tab. 3: Bleigehalte (mg/kg) bei *H. cupressiforme* aus Abfluß- und Vergleichsbereich.

Bestand	Abflußbereich		Vergleichsbereich	
	Stichprobenzahl	Gehalt	Stichprobenzahl	Gehalt
Altbach	0	-	10	102 ± 107
Edelmannshof	4	263 ± 61	7	66 ± 33
Waldenbuch	8	188 ± 60	13	37 ± 12
Münsingen	7	263 ± 71	13	37 ± 12

4. Diskussion

Die Eignung von Moosen zur Bioindikation beruht nicht nur auf ihrem großen Verhältnis von Oberfläche zu Volumen, sondern auch auf ihrer Anreicherungs-effizienz auf Grund von Austauschkapazitäten in der Zellwand, die bei *Sphagnum* auf Polygalakturonsäuren oder verwandte Moleküle, bei anderen Moosen auch auf Proteine zurückgeführt werden (BROWN 1982). Die unterschiedliche Anreicherung von Blei und Cadmium bei *H. cupressiforme* im Abflußbereich läßt auf eine chemische Bindung an Austauschstellen schließen. Damit werden die Schwermetallgehalte von *H. cupressiforme* an der Stammbasis von Buchen weniger von der Deposition aus der Atmosphäre bestimmt; sie hängen vielmehr von der Menge und Konzentration des sie überflutenden Stammabflusses sowie der Belegung der Austauschstellen an der Moosoberfläche ab. Eine Indikation der Belastungssituation wird dabei für Cadmium durch das geringe Retentionsvermögen erschwert. Im Falle des Bleis dürfte die starke Abhängigkeit vom Stammabfluß zu den hohen Schwankungen um den Mittelwert führen. Dennoch scheint hier das Moos geeignet, die Belastung zu indizieren.

BARKMANN (1958) erklärt verstärkten Moosbewuchs in der Abflußrinne bei Buchen durch bessere Wasser- und Nährstoffversorgung, wobei die Kraft des abfließenden Wassers gelegentlich Epiphyten fortspülen kann. Im Bestand Altbach war *H. cupressiforme* an keinem Baum in der Abflußrinne zu finden. Am Standort Edelmannshof wuchs es an vier und in den weniger belasteten Beständen Waldbuch und Münsingen noch an jeweils sieben Buchen im Abflußbereich. Möglicherweise kann das Zurückweichen des Mooses aus der Abflußrinne an allen vier Standorten auf die Toxizität akkumulierter Schwermetalle zurückgeführt werden.

Bereits das Vorkommen und die Zonierung des Mooses am Stamm dürften daher Aufschluß über die Belastungssituation der Standorte geben. Bei Agar-Kultivaten von *H. cupressiforme* beobachtet PITKIN (1973) bei pH-Werten von 5 robuste dunkelgrüne Triebe, bei pH 4 dürre und bei pH 3 absterbende Triebe. Im Bestand Altbach, wo pH-Werte um 3 in den kaum vom Abfluß betroffenen Bereichen auftreten können, siedelte es meist nur an geschützten Stellen am Stamm oder auf Wurzelausläufern und zeigte dann niedrige Bleigehalte. Selten stieg es in stark filiformer Variante mit hohen Bleigehalten am Stamm empor. Im Bestand Edelmannshof wuchs das Moos kaum über 50 cm Stammhöhe und war nur an wenigen Stämmen zu finden. An den Standorten mit geringer belastetem Stammabfluß siedelte es an der Mehrzahl der Buchen und stieg teilweise über 2 m am Stamm empor. Dennoch verdeutlichen auch hier die Bleigehalte von *H. cupressiforme* im Abflußbereich, daß an emittentenfernen Standorten Wirkungen von Schadstoffen, die in geringen Konzentrationen auftreten, erheblich sein können.

Vorliegende Untersuchung wurde als Teil einer Diplomarbeit am Institut für Landeskultur und Pflanzenökologie der Universität Hohenheim durchgeführt. Herrn Prof. Dr. U. Arndt und Mitarbeitern sei für Betreuung und Unterstützung herzlich gedankt.

Literatur

- ARNDT U., BARTHOLMESS H., SCHLÜTER C., 1986: Bioindikatoren und ihr Einsatz in Waldschadensgebieten. Allg. Forstzeitschr. 41(1/2): 3-5.
BARKMANN J.J., 1958: Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen (Gorcum): 628 p.
BROWN D.H., 1982: Mineral nutrition. In: (Ed. SMITH A.J.E.): Bryophyte Ecology. London/New York: 383-444.

- GLATZEL G., SONDEREGGER E., KAZDA M., 1983: Bodenveränderungen durch schadstoffangereicherte Stammablaufniederschläge in Buchenbeständen des Wienerwaldes. Allg. Forstzeitschr. 38(26/27): 693-694.
- GLAVAC V., KRAUSE A., WOLFF-STRAUB R., 1971: Über die Verteilung der Hainsimse (*Luzula luzuloides*) im Stammabflußbereich der Buche im Siebengebirge bei Bonn. Schriftenr. Vegetationsk. 5: 187-192.
- KOENIES H., 1982: Über die Eigenart der Mikrostandorte im Fußbereich der Altbuchen unter besonderer Berücksichtigung der Schwermetallgehalte in der organischen Auflage und im Oberboden. Eine vegetations- und landschaftsökologische Studie. Diss. Univ. Kassel: 288 S.
- OBLÄNDER W., HANSS A., 1985: Zwischenbericht über Schadstoffmessungen in Waldgebieten Baden-Württembergs. Karlsruhe (LfU). Ber. 97: 18 S.
- PITKIN P.H., 1973: Aspects of the ecology and distribution of some widespread corticolous bryophytes. D. Phil. Thesis Univ. Oxford.
- THOMAS W., 1981: Entwicklung eines Immissionsmeßsystems für PCA, Chlorkohlenwasserstoffe und Spurenmetalle mittels epiphytischer Moose - angewandt auf den Raum Bayern. Bayreuth. Geowiss. Arb. 3: 144 S.
- ULRICH B., MAYER R., KHANNA P.K., 1979: Deposition von Luftverunreinigungen und ihre Auswirkungen in Waldökosystemen im Solling. Frankfurt (Sauerländer): 291 S.
- WITTIG R., NEITE H., 1983: Sind Säurezeiger im Stammfußbereich der Buche Indikatoren für immissionsbelastete Kalk-Buchenwälder? Allg. Forstzeitschr. 38 (45): 1232-1233.
- YULE F.A., LLOYD D.L., 1984: Metal content of an indigenous moss in Armadale, Central Scotland. Water, Air Soil Poll. 21: 261-270.

Adresse

Dipl.-Biol. A. Schopp-Guth
 Lehrgebiet Geobotanik
 Inst. f. Landschaftsökologie u. Geobotanik TU München
 D-8050 Freising-Weihenstephan

Gradientenanalyse der baumspezifischen Mineralstoffhaushalte von unterschiedlich stark immissionsgeschädigten Altbuchen

Hubert Jochheim, Horst Koenies, Michael Borgschulze, Karin Fehlberg, Antje Holzki, Ulrich Lütter, Volker Schäfer, Martina Schalles, Kristina Sinemus, Andrea Wehner, Christian Wriedt und Vjekoslav Glavač

Synopsis

In an old beech stand 20 differently damaged trees, arrayed along a damage-gradient, were investigated with regard to their mineral budget (Al, Mn, Ca, Mg, K, Zn) in soil and foliage and leachability of these elements from the leaves. The aim of this investigation was to discover correlations between the degree of damage to the beech trees and their mineral budget, from which hints might be derived about the causes of the observed decline in vitality. On one hand changes in the chemical soil condition as a possible cause of the vitality decline are indicated by a declining supply of Mg, K and Zn in the upper soil horizon. On the other hand, coincidences between Al- and Mn-content in the leaves and the degree of damage are pointing towards increasing acidification processes. Hints for an unbalanced provision of the photosynthetic organs could be drawn from the amounts of Mn, K and Mg in leaves. In contrast to this, the gradient analysis does not point to a deficiency of Mg- and K-supply or a surplus leaf content of Mn. The leaching experiments result in a higher rate of leaching of Al, Ca and Mg from leaves with progressing state of decline. In contrast, the leaching rate of K declines in damaged beeches.

Beech forest, gradient analysis, leaching, leaf mineral contents, mineral budget, soil, tree damage.

1. Einführung

Bei der Diskussion der Waldschadensursachen spielt die Hypothese eines gestörten Mineralstoffhaushaltes als prädisponierender Streßfaktor (MANION 1981) eine zentrale Rolle. Daß Säure-Immissionen daran zumindest beteiligt sind, kann als erwiesen gelten. Die Unterversorgung der Bäume kann dabei bedingt sein durch direkte Einwirkungen am Blatt (BOSCH et al. 1983; KRAUSE et al. 1985; SEUFERT, ARNDT 1986) mit der Folge von Nährstoffdisharmonien innerhalb der Photosynthese-Organen, oder indirekt über den Wirkungspfad 'Boden', der einerseits durch Al-Toxizität und Wurzelschädigungen (ULRICH, MATZNER 1983) andererseits durch Nährstoffauswaschungen aus dem Boden (ZECH, POPP 1983; HÜTTL 1987) gekennzeichnet ist.

Eine gradientenanalytische Untersuchung des baumspezifischen Mineralstoffhaushaltes von unterschiedlich stark geschädigten, nebeneinanderwachsenden Buchen bietet die Möglichkeit, die zum Tragen kommenden Wirkungspfade zu analysieren. Dabei geht der methodische Ansatz der Gradientenanalyse davon aus, daß das räumliche Nebeneinander der unterschiedlich stark immissionsgeschädigten Bäume dem zeitlichen Nacheinander der Zustände eines Krankheitsverlaufs gleichgestellt werden kann (BREDOW et al. 1986; GLAVAČ 1987a, b).

2. Zielsetzung

Ziel dieser Untersuchung ist das Auffinden von Koinzidenzen zwischen den Krankheitszuständen der Bäume einerseits und den Mineralstoffgehalten (Al, Mn, Ca, Mg, K, Zn) der Kompartimente Boden (GBL) und Kronendach (Blattgehalte, Auswaschbarkeit) andererseits. Hieraus lassen sich evtl. Hinweise über Ursachen, Folgen oder auch Begleiterscheinungen der bestehenden Vitalitätsrückgänge ableiten.

3. Material und Methoden

3.1 Der Untersuchungsbestand

Der Untersuchungsbestand ist ein ca. 170 Jahre alter, aufgelichteter, mittel bis stark geschädigter Buchenbestand der Bonität III mit einer Bestandeshöhe von ca. 30 m. Er stockt auf einem Pseudogley aus tertiärer Verwitterungsdecke über Basalt. Die Humusform ist Moder, die Pflanzengesellschaft ist als *Luzulo-Fagetum* mit *Deschampsia caespitosa* anzusprechen. Die Probefläche liegt auf einem schwach nach SSO geneigten Mittelhang 285 m ü.d.M. am Kanzelkuppel am Stadtrand von Kassel (Koordinaten: 56904/ 35303; TK 25: 4622). Die Entnahme der Boden- und Blattproben erfolgte in der Zeit von Ende Mai bis Anfang Juni 1987.

3.2 Der Krankheitszustandsgradient

Als Untersuchungsobjekt dienten 20 Altbuchen mit jeweils 5 typischen Vertretern der 4 Schadstufen 0-3. Mittels einer verfeinerten Schadansprache der Hessischen Forstlichen Versuchsanstalt wurden die Bäume innerhalb jeder Schadstufe nochmals nach ihrem Schädigungsgrad angeordnet, so daß ein durchgehender Krankheitszustandsgradient von 1-20 entstand. Dabei steht 1 für den vitalsten und 20 für den am meisten geschädigten Baum.

3.3 Bodenproben

Im Feinwurzelbereich jedes Baumes wurden 8 Bodenproben in Entfernungen von jeweils ca. 1.5 m zum Stamm aus 0-10 cm Bodentiefe entnommen, zu einer baumspezifischen Mischprobe vereinigt und zur weiteren Analyse der Gleichgewichtsbodenlösung (GBL) nach MEIWES et al. (1984) aufbereitet.

3.4 Blattprobenahme

Die Blattprobenahme aus dem oberen Kronenbereich der Buchen erfolgte mit Hilfe der 'Pfeil und Bogen/Angelschnur/Bergsteigerseil'-Methode (s. GLAVAČ 1987a).

3.5 Blattflächengrößen und -gehalte

Die mittleren Blattflächengrößen wurden mit der Papiergewichtsmethode ermittelt ($n = 40$ pro Baum) und einseitig in cm^2 ausgewiesen. Zur Bestimmung der Blattmineralstoffgehalte wurde bei 105°C getrocknete, mittels Achatkugelmühle pulverisierte Blattmasse in Teflondruckgefäßen mit konzentrierter HNO_3 aufgeschlossen.

3.6 Leaching-Experimente

Zur Bestimmung der aus den Blättern auswaschbaren Kationenmengen diente auf pH 2.9 bzw. pH 4 mit H_2SO_4 und HNO_3 im Verhältnis 2/3 : 1/3 angesäuertes dest. Wasser. Jeweils 4 Gefäße pro Blattprobe (2 x pH 2.9 und 2 x pH 4) wurden mit 100 ml der entsprechenden Säure und je 10 repräsentative

tiven Blättern eines Baumes bestückt und ca. 16 Std. geschüttelt, um dann die Extrakte zu filtrieren und deren Inhaltsstoffe zu analysieren.

3.7 Kationenkonzentrationen

Die Elementanalyse der Boden-, Blatt- und Leaching-Proben erfolgte mit einem AAS (Perkin-Elmer 3030) unter Verwendung der von HEINRICHS et al. (1985) beschriebenen Verfahren.

4. Ergebnisse

Im folgenden werden die Streudiagramme derjenigen Meßgrößen aufgeführt, die signifikant mit dem Krankheitszustand korrelieren (Spearman-Rangkorrelationstest).

4.1 Blattflächen

Die Blattflächengrößen des untersuchten Baumkollektivs nehmen mit schwindender Vitalität deutlich ab (Abb. 1a). Das besonders in den letzten Jahren beobachtbare Phänomen zunehmender Kronenverlichtung ist sicher nicht nur auf verminderte Belaubung, sondern auch wesentlich auf Blattflächenreduzierungen zurückzuführen. Die Blattgewichte (TS) nehmen demgegenüber pro Flächeneinheit tendenziell zu. Eine statistisch abgesicherte ($\alpha = 0.05$) negative Korrelation besteht zwischen der Blattfläche und dem flächenbezogenen Blattgewicht (Abb. 1b); d.h. die kleineren Blätter (der stärker geschädigten Buchen) erweisen sich als vergleichsweise dicker.

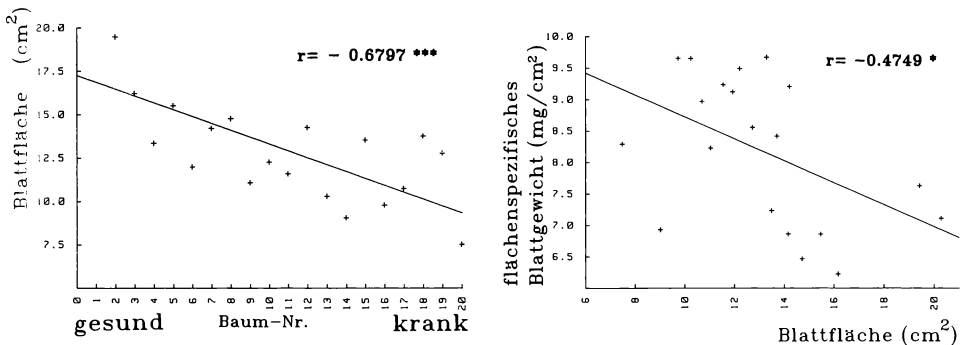


Abb. 1 Entwicklung der Blattflächen und der flächenspezifischen Blattgewichte innerhalb des Krankheitszustandsgradienten sowie das flächenspezifische Blattgewicht in Abhängigkeit von der Blattfläche.

4.2 Boden

Bei den Kenn- und Meßgrößen der Bodenversauerung wie pH-Wert, Al- Konzentration und Ca/Al-Verhältnis zeichnen sich im Oberboden keine eindeutigen Tendenzen entlang des Krankheitszustandsgradienten ab. Es ist aber denkbar, daß sie sich in tieferen Bodenschichten nachweisen lassen. Feinwurzelschädigungen durch Versauerungsschübe in den unterhalb des untersuchten Horizonts (0-10 cm) gelegenen Bodentiefen sind folglich nicht auszuschließen. Demgegenüber sinken die Mg-, K- und Zn-Gehalte der Gleichgewichtsbodenlösung mit zunehmender Schädigung ab und weisen auf eine verminderte Nährstoffversorgung der kranken Bäume aus dem Oberboden hin (Abb. 2).

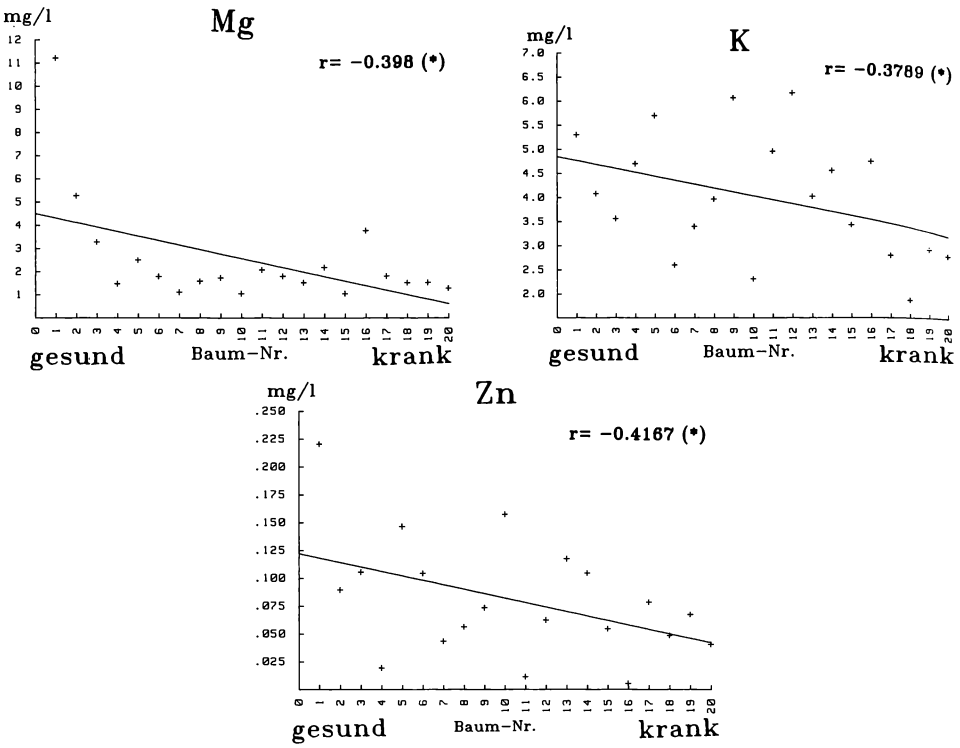


Abb. 2: Mg-, K- und Zn-Konzentrationen in der GBL des Feinwurzelsbereichs (0-10 cm Bodentiefe in ca. 1.5 m Entfernung vom Stamm) der 20 Altbuchen.

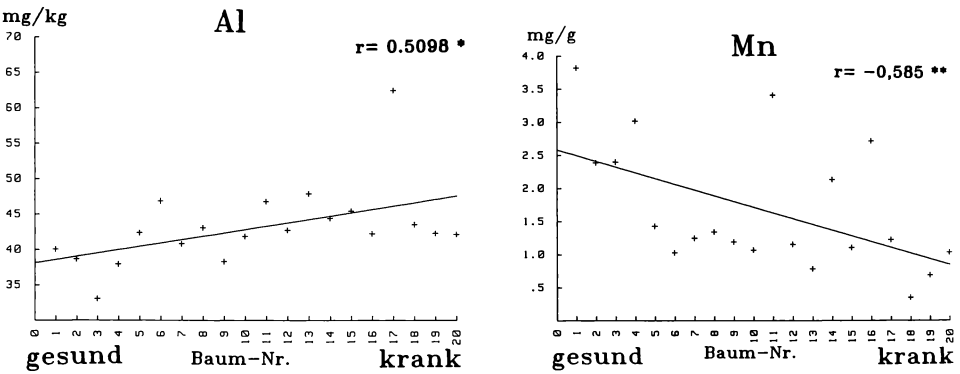


Abb. 3: Al- und Mn-Blattgehalte der 20 Altbuchen.

Tab. 1: Die in dieser Untersuchung ermittelten Blatt-Mineralstoffgehalte (Minimum und Maximum des Probenkollektivs) und die von BERGMANN (1983) für Buchen als ausreichend angegebenen Konzentrationen.

	Mn (mg/g)	Ca (%)	Mg (%)	K (%)	Zn (mg/g)
ermittelt	350-3800	0.39-0.73	0.08-0.19	0.22-0.63	20- 46
ausreichend	35- 150	0.3 -1.5	0.15-0.3	1.0 -1.5	15-150

4.3 Blattmineralstoffgehalte

Im Verlauf des Krankheitszustandsgradienten kann eine Zunahme der Aluminiumgehalte und eine Abnahme der Mangankonzentrationen in den Blättern der stark geschädigten Buchen nachgewiesen werden (Abb. 3). Für die übrigen Elemente (Ca, Mg, K, Zn) trifft dies nicht zu. Wenngleich hierbei also keine Kausalbezüge zu den Schädigungsgraden erwartet werden können, ergeben sich aus den in den Blattspiegelanalysen zum Ausdruck kommenden Mn-Überschüssen bzw. Mg- und K-Mängeln dennoch Hinweise auf eine un- ausgewogene Mineralstoffversorgung (Tab. 1).

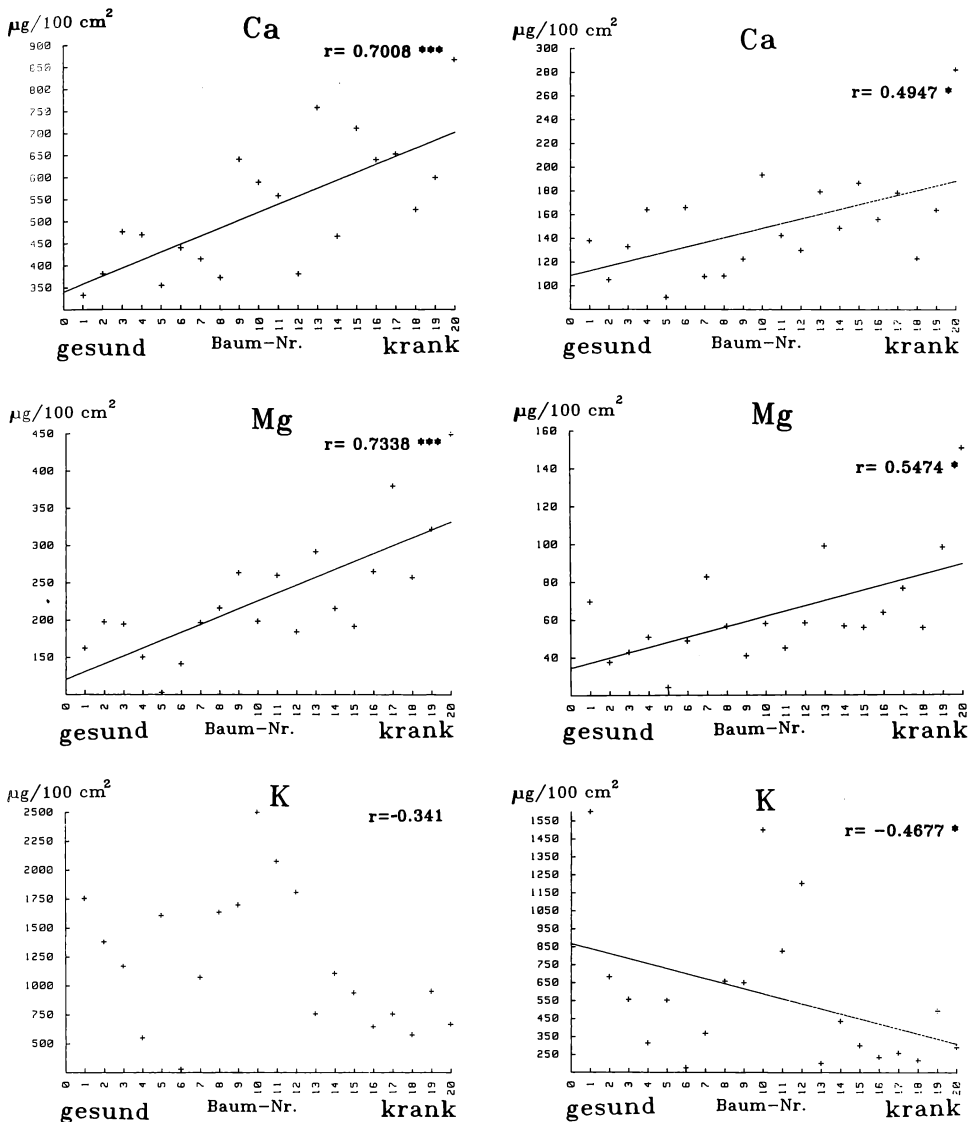


Abb. 4: Aus den Blättern der 20 Altbuchen mit 100 ml auf pH 2.9 bzw. pH 4.0 eingestellten Leaching-Extraktionslösungen ausgeschwemmte Ca-, Mg- und K-Mengen pro 100 cm^2 Blattfläche.

4.4 Blattauswaschung

Pro Blattflächeneinheit kann bei geschädigten Buchen mehr Ca und Mg, dagegen weniger K aus den Blättern ausgewaschen werden, obwohl sich die Gesamtblattgehalte dieser Elemente im Schadgradienten nicht ändern (Abb. 4). Es muß betont werden, daß die ermittelten Korrelationen zwischen den ausgeschwemmten Ca-, Mg- und K-Mengen auch dann bestehen bleiben, wenn als Bezugsgröße an Stelle der Blattfläche die Blatttrocken- substanz gewählt wird.

Entsprechend den zunehmenden Al-Blattgehalten steigt die Al- Auswaschbarkeit aus den Blättern mit wachsender Baumschädigung an. Dabei werden allerdings nur 0.6-1.2 % der Gesamtgehalte erfaßt (bei Behandlung der Blätter mit auf pH 2.9 eingestellten Lösungen). Keine Beziehung konnte bei Mn und Zn hinsichtlich ihrer Auswaschbarkeit und dem Krankheitszustand gesichert werden, obwohl die differierenden Mn-Blattgehalte dies hät- ten erwarten lassen. Das bei pH 4 mit Abstand am leichtesten mobilisierbare Kation ist Kalium, gefolgt von Mg > Ca > Mn > Zn > Al (ausschwemm- bare Kationenmenge prozen- tual zum Blattgehalt). Mit sinkendem pH-Wert der die Blätter umspülenden Lösungen wächst die Auswaschbarkeit der Kationen am deutlichsten bei Mn und Zn, während die K- Auswaschung nur auf den etwa doppelten Wert ansteigt (Tab. 2).

Tab. 2: Anteile der ausschwemm- baren Kationenmengen (bei pH 2.9 und pH 4) als Prozentsatz der Gesamtblattgehalte. Angegeben ist das Mittel aus allen 20 Bäumen oder bei signifikanten Korrelationen im Krankheitszustandsgradienten aus den Schadstufen 0 und 3.

	Al	Mn	Ca	Mg	K	Zn
pH 2.9	0.6-1.2	22	11 -16	19 -29	22-61	7.2
pH 4.0	---	3.1	3.3- 4.4	5.1- 7.6	9-35	1.1

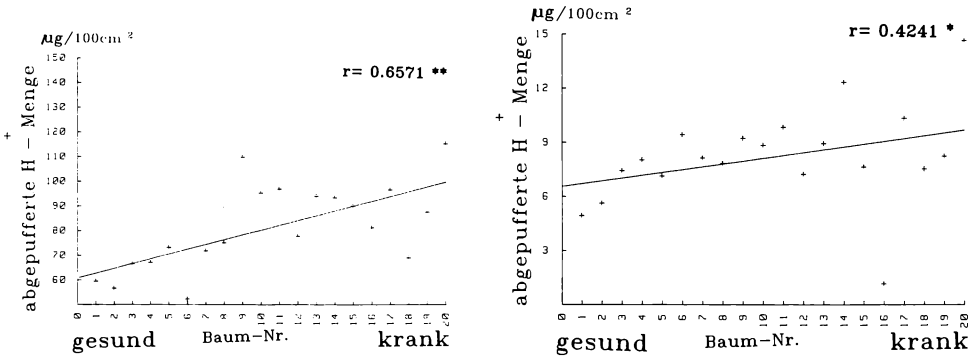


Abb. 5: Der Verlauf der von den Blättern aus den Leaching-Extraktionslösungen (bei pH 2.9 bzw. pH 4.0) abgepufferten Protonenmengen pro 100 cm² Blattfläche im Krankheitszustandsgradienten.

4.5 Protonenpufferung am Blatt

Abb. 5 demonstriert das erhöhte Puffervermögen der Blätter stärker geschädigter Bäume gegenüber denen der schwächer geschädigten. Die aus den angebotenen Säurelösungen abgepufferten Protonenmengen korrelieren bei beiden Versuchsansätzen eng mit den ausgeschwemmten Ca- und Mg-Mengen, in geringerem Ausmaß dagegen mit den K-Mengen.

5. Diskussion

Im folgenden steht die Frage im Vordergrund, ob die vorgestellten Ergebnisse Argumente für oder gegen bestimmte in der Waldschadensforschung diskutierte Hypothesen liefern können. Für die erste Hypothese *"Säureeinträge in den Boden führen durch Nährstoffverluste aus dem Boden bzw. durch Wurzelschäden zu Nährstoffdisharmonien der Bäume"* als der im Untersuchungsbestand zum Tragen kommenden Wirkungskette sprechen vor allem die ermittelten negativen Korrelationen der Mg-, K- und Zn-Konzentrationen (Abb. 2). Ebenso können die relativ niedrigen Mg- und K-Blattspiegel (Tab. 1) auf ein hohes Niveau an Säureeinträgen in den Probestand und deren Auswirkungen im Boden zurückgeführt werden. Die ermittelten Beziehungen zwischen dem Krankheitszustand und den Al- und Mn-Blattgehalten (Abb. 3) lassen sich vermutlich als Hinweise auf eine Veränderung des chemischen Bodenzustandes im Rhizosphärenbereich auffassen. Demnach müßte die Versauerung bei den erkrankten Buchen bereits in die Phase der Al-Freisetzung eingetreten sein (höhere Al-Gehalte), während hier das Maximum der Mn-Mobilisierung bereits überschritten wäre (niedrigere Mn-Gehalte).

Gegen das erste für die oben genannte Hypothese sprechende Argument steht der Befund, daß die Blattgehalte von Ca, Mg, K und Zn im Krankheitszustandsgradienten ohne erkennbaren Trend bleiben (Abschnitt 4.3). Denn geht man von der genannten Prämisse der Gradientenanalyse aus, scheidet ein Mangel an diesen Elementen als Ursache für den beobachteten Vitalitätsrückgang aus.

Für die zweite Hypothese *"hohe Schadstoffkonzentrationen der Luft führen nach Kutikulaschäden zu verstärktem Leaching und Mineralstoffwechsel-Störungen der Bäume"* als der im Untersuchungsbestand zum Tragen kommenden Wirkungskette spricht vor allem das Ergebnis der bei geschädigten Buchen erhöhten Auswaschbarkeit von Ca und Mg aus den Blättern (Abb. 4). Die eingangs gestellte Frage nach den im Untersuchungsbestand ablaufenden Wirkungspfaden kann nicht abschließend beantwortet werden, zumal sich einzelne Teilergebnisse widersprechen. Dennoch bieten sich einige Ansatzpunkte für weitergehende Untersuchungen.

Literatur

- BERGMANN W., 1983: Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Stuttgart (Fischer): 614 S.
BOSCH C., PFANNKUCH E., BAUM U., REHFUESS K.E., 1983: Über die Erkrankung der Fichte (*Picea abies* Karst.) in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. Forstw. Cbl. 102: 167-181.
BREDOW B. v., BUGGERT A., ECKHOFF A., HOLLSTEIN B., NEUMANN M., SCHINDEL R., WEBER A., ZECH S., GLAVAČ V., 1986: Vergleichende Untersuchung der Boden-, Wurzel- und Blatt-Mineralstoffgehalte von Bäumen verschiedener Schadstufen in einem immissionsbelasteten Altbuchenbestand. Allg. Forstzeitschr. 41: 551-554.
GLAVAČ V., 1987a: Calcium-, Magnesium-, Kalium- und Zink-Gehalte in Blättern eines immissionsgeschädigten Rendzina-Buchenwaldes. Allg. Forstzeitschr. 42: 303-305.

- GLAVAČ V., 1987b: Ist die Abnahme der Ca-, Mg-, K- und Zn-Gehalte in Blättern immissionsgeschädigter Altbuchen die Folge vergrößerter Blattauswaschung oder verminderter Mineralstoffversorgung? Verh. Ges. Ökol. 16: 253-266.
- HEINRICHS H., KÖNIG N., SCHULTZ R., 1985: Atom-Absorptions- und Emissionsspektrometrische Bestimmungsmethoden für Haupt- und Spurenelemente in Probelösungen aus Waldökosystem-Untersuchungen. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben 8: 92 S.
- HÜTTL R.F., 1987: "Neuartige" Waldschäden, Ernährungsstörungen und Düngung. Allg. Forstzeitschr. 42: 289-299.
- KRAUSE G.H.M., JUNG K.D., PRINZ B., 1985: Experimentelle Untersuchungen zur Aufklärung der neuartigen Waldschäden in der Bundesrepublik Deutschland. VDI Ber. 560: 627-656.
- MANION P.D. (Ed.), 1981: Tree disease concepts. New Jersey (Prentice-Hall): 399 p.
- MEIWES K.-J., KÖNIG N., KHANNA P.K., PRENZEL J., ULRICH B., 1984: Chemische Untersuchungsverfahren für Mineralboden, Auflagehumus und Wurzeln zur Charakterisierung und Bewertung der Versauerung in Waldböden. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/ Waldsterben 7: 1-67.
- SEUFERT G., ARNDT U., 1986: Beobachtungen in definiert belasteten Modellökosystemen mit jungen Waldbäumen. Allg. Forstzeitschr. 41: 545-548.
- ULRICH B., MATZNER E., 1983: Abiotische Folgewirkungen der weiträumigen Ausbreitung von Luftverunreinigungen. Umweltbundesamt, Forschungsber. 10402615, Berlin: 221 S.
- ZECH W., POPP E., 1983: Magnesiummangel, einer der Gründe für das Fichten- und Tannensterben in NO-Bayern. Forstw. Cbl. 102: 50-55.

Adresse

H. Jochheim	V. Schäfer
Dr. H. Konies	M. Schalles
M. Borgschulze	K. Sinemus
K. Fehlberg	A. Wehner
A. Holzki	C. Wriedt
U. Lütter	Prof. Dr. V. Glavač

Arbeitsgruppe f. Pflanzen-, Vegetations- u. Landschaftsökologie FB 19 GH
 Heinrich-Plett-Str. 40
 D-3500 Kassel

Auswirkungen der Kalkdüngung auf die Bodenfauna in Fichtenforsten

Peter Hartmann, Roland Fischer und Manfred Scheidler

Synopsis

Liming ($\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$) of different spruce forests in Upper Frankonia (Bavaria) influenced abundance and dominance in most taxa of the soil fauna. The density of the *Lumbricidae* rapidly increased one year after liming. *Collembola* also showed an increasing response, but it was due to one species (*Folsomia quadrioculata*). Liming decreased the density of *Enchytraeidae*, microphytophagous *Oribatei* and acidophilous *Collembola* spp. The decomposition rate increased in fertilized areas, especially under the influence of meso- and macrofauna.

Collembola, decomposition, *Enchytraeidae*, liming, *Lumbricidae*, *Oribatei*, spruce forest.

1. Einführung

In einem vom Bayerischen Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen geförderten Forschungsprojekt untersuchen wir seit 1984 den Einfluß von Düngungsmaßnahmen und Schadstoffbelastungen auf die Wirbellosenfauna oberfränkischer Nadelwälder.

2. Methodik und Untersuchungsgebiet

Untersuchungsgebiete waren 3 bodensaure, oligotrophe Altlichtenforste auf basenarmen Ausgangsgesteinen (Tab. 1). Die Düngung erfolgte nach der in der Region von forstamtlicher Seite vorgegebenen Praxis: 220 dt/ha Mg-Kalk (= 55% CaCO_3 , 40% MgCO_3) + 30 dt/ha Phosphat (mit der Hand gleichmäßig oberflächlich ausgestreut); Termine der Düngung: Untersuchungsgebiet WH im Oktober 1984, OW und WR im April 1986. Auswirkung: 6 Monate nach der Düngung war der pH-Wert in der OL-Schicht um ca. 1-2 pH-Einheiten erhöht.

Die Bodenmakro- und -mesofauna wurde quantitativ erfaßt durch monatliche, zufallsverteilte Entnahme und Extraktion von Streuproben (OL-OH-Horizont, n = 6 (für *Lumbricidae* Juli, November 1986: n = 12); Extraktion modifiziert nach Kempson, McFadyen, O'Connor). Die Streuabbaurate wurde mit rasch abbaubarem allochthonem Pflanzenmaterial (Brennesselblätter, Erlenlaub) in Streu - Gazebeuteln (Litterbags) mit Maschenweiten von 0.2, 0.9 und 5.0 mm untersucht (n = 10).

Tab. 1: Charakteristik der Untersuchungsgebiete.

	Bestandesalter	Höhe ü.d.M.	mm Niederschläge	Schadens- -klasse
Waldhütte (WH)	94	340	699	0.5
Wölfersreuth (WR)	100	660	1113	2.0
Oberwarmersteinach (OW)	110	567	1014	3.0

3. Ergebnisse

3.1 Enchytraeidae

Enchytraeidae (*Cognettia sphagnetorum* (VEJD.) - 80-95% aller Individuen -, *Mesenchytraeus pelicensis* NIELS. & CHRIST., *Achaeta* sp. VEJD. (cf. *brevivasa* GRAEFE)) reagierten in allen Untersuchungsgebieten nach der Kalkung mit einem deutlichen Dichterückgang. Beispiel OW 1986 (Abb. 1): Der Dichterückgang unmittelbar nach der Düngung ist nur in gekalkten Parzellen signifikant ($p < 0.05$, Mann-Whitney-U-Test). Die mittlere Dichte bleibt hier gegenüber ungedüngten Flächen signifikant niedriger (Vergleich der Mittelwerte Mai-Oktober, Vorzeichentest, $p < 0.05$). Am empfindlichsten reagiert die eudominante Art *Cognettia sphagnetorum*.

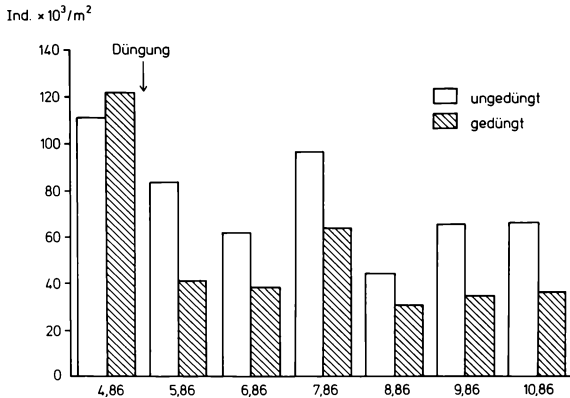


Abb. 1: Vergleich der Abundanzdynamik der *Enchytraeidae* auf gekalkten und ungekalkten Flächen (OW 1986).

3.2 Lumbricidae

Lumbricidae (*Dendrobaena octaedra* SAV., *Dendrobaena rubida* SAV., *Lumbricus rubellus* HFM) reagierten mit Verzögerung positiv auf die Kalkung im Gebiet WH: Ausgehend von einer etwa gleichen mittleren Dichte (Mai - August 1985) in beiden Teilflächen wurde in gedüngten Parzellen erstmals ca. 1 Jahr nach der Kalkung (September) ein deutlicher Dichteanstieg gegenüber ungedüngten Flächen registriert (gedüngt: $x = 297$ Ind./ m^2 ($s = 144$); ungedüngt: $x = 152$ Ind./ m^2 ($s = 97.9$), zahlreiche Jugendstadien, stark geklumpfte Verteilung). 1986 war die Dichte der *Lumbricidae* in gekalkten Parzellen signifikant höher als in ungekalkten (Juli 1986: gedüngt: $x = 116.3$, ungedüngt: $x = 30.7$; November 1986: gedüngt: $x = 108$, ungedüngt: $x = 26.2$ ($p < 0.05$; Mann-Whitney-U-Test).

3.3 Oribatei

Dominant sind folgende Arten: *Steganacarus spinosus* SELL., *Tectocepheus velatus* MICH., *Rhysotritia duplicata* GRAN., *Microtritia minima* BERL., *Nothrus silvestris* NIC., *Fuscozetes setosus* KOCH. Am Beispiel des Vergleichs der mittleren Dichte von gedüngten und ungedüngten Parzellen (Mann-Whitney-U-Test, Signifikanzniveau jeweils $p < 0.05$) im Bestand OW kann 1986 gezeigt werden, daß Kalkung die Abundanz streubewohnender *Oribatei* signifikant verringert. Diese Reduktion ist vor allem auf den Dichterückgang der bisher nicht näher identifizierten Nymphen und Larven zurückzuführen (Abb.

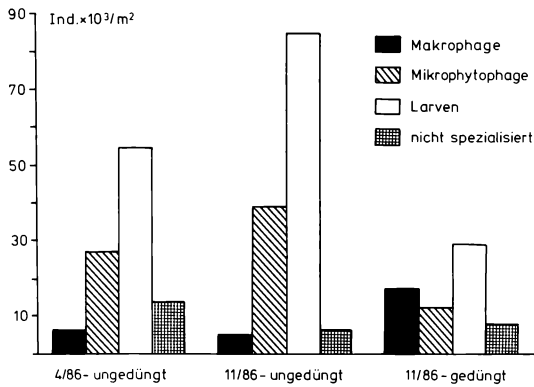


Abb. 2: Reaktionen unterschiedlicher Ernährungsformen der *Oribatei* auf Kalkdüngung (OW 1986).

2). Adulte *Oribatei*, die sich mikrophytophag ernähren (SCHUSTER 1956, MITTMANN 1980), wie z.B. *T. velatus*, gehen ebenfalls durch Kalkung signifikant in ihrer Dichte zurück. Die makrophagen Spezies, wie *S. spinosus*, *R. duplicata* und *M. minima*, verzeichnen dagegen einen signifikanten Dichteanstieg in den gedüngten Flächen. Nicht spezialisierte *Oribatei* (z.B. *N. silvestris*, *F. setosus*) werden durch Kalkung in ihrer Abundanz nicht beeinflusst.

3.4 Collembola

Dominant sind folgende Arten: *Folsomia quadrioculata* (TULLB.) (bis zu 75 %), *Isotomiella minor* (SCHÄFF.), *Tullbergia krausbaueri* s.l. (BÖRN.). Die Gesamtdichte der *Collembola* nimmt durch Düngung auf Grund eines Anstiegs von *F. quadrioculata* zu. Die nach HAGVAR u. ABRAHAMSEN (1984) acidophilen Arten *Micranurida pygmaea* (BÖRN.) und *Willemia anophthalma* BÖRN. werden durch Kalkdüngung in den Beständen WR und OW 1986 signifikant reduziert (Abb. 3) (Varianzanalyse, $p < 0.05$). Durch den Anstieg der eudominanten *F. quadrioculata* sowie den Rückgang der meisten sonstigen Arten ist die Diversität auf den gedüngten Flächen deutlich niedriger.

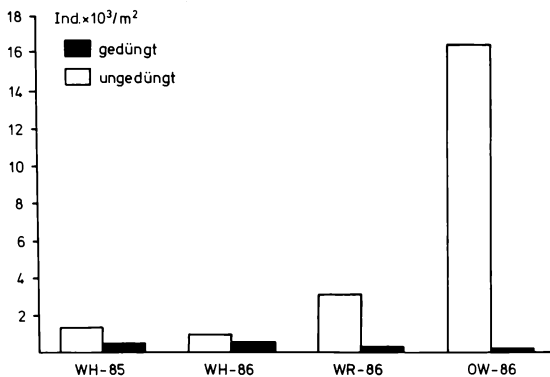


Abb. 3: Vergleich der Reaktion acidophiler *Collembola*-Arten auf Kalkung an unterschiedlichen Standorten.
Probenahmetermin jeweils Oktober/November.

3.5 Einfluß von Kalkdüngung auf die Streuzersetzung

Übereinstimmend zeigten alle Untersuchungen zur Streuzersetzung (Testsubstrate Brennessel- oder Erlenlaub) tendenziell folgende Effekte der Kalkung:

- I: geringe Steigerung (ca. 5%) der Zersetzungsleistung in Litterbags der kleinsten Maschenweite (vorwiegend abiotische und mikrobielle Zersetzung).
- II: hohe Steigerung der Abbaurate (> 40%) in Litterbags mittlerer und großer Maschenweite, also unter Einwirkung von Meso- und Makrofauna (Abb. 4).

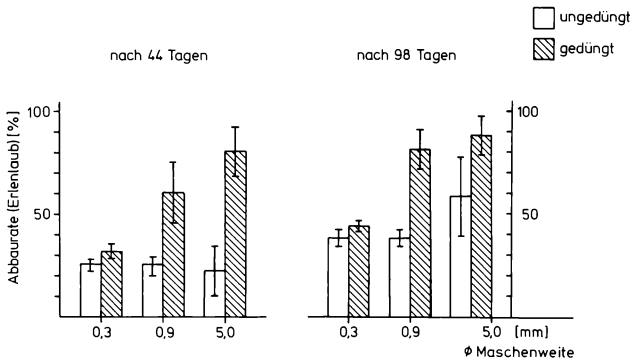


Abb. 4: Vergleich der Zersetzungsraten in Litterbags unterschiedlicher Maschenweiten auf gedüngten und ungedüngten Flächen (WH 1986).

4. Diskussion

Die Ergebnisse basieren auf Untersuchungen von 1-2 Vegetationsperioden nach einer Kalkdüngung. Trotz des relativ kurzen zeitlichen Abstands waren die Veränderungen in der Bodenfauna deutlich. Unsere Beobachtungen bestätigen weitgehend Untersuchungsergebnisse anderer Autoren. Es erscheint möglich, hier zu Verallgemeinerungen zu gelangen, auch wenn sich die einzelnen Untersuchungen in bezug auf die Ausgangssituation in den Ökosystemen und in der Durchführung der Experimente, vor allem in Düngermenge und -zusammensetzung unterscheiden.

Die positive Reaktion von *Lumbricidae* auf Kalkungen von Waldböden ist vielfach beschrieben worden (vgl. BÖSENER 1962, HUHTA 1979, SCHAUERMANN 1985, FUNKE 1986). Mit z.T. deutlich erhöhter Dichte und Umsatzleistung sind sie sogar in der Lage, die typischen Fichtenstreu-Rohhumusauflagen in Richtung auf dynamischere Mullböden zu verändern. Ausgangsdichte und auch die Düngerart und -menge sind ausschlaggebend für die Geschwindigkeit des Dichtezuwachses und ihrer Umsatzsteigerung.

Während makrosaprophage Organismen durch die Kalkung gefördert werden, erleiden Mikrophytophage (z.B. *Diptera*-Larven, juvenile *Oribatei*) in der Regel deutliche Dichteeinbußen (s.a. SCHAUERMANN 1985, FUNKE 1986). Besonders stark sind offensichtlich solche Tierarten betroffen, die an das stark saure Milieu der Fichtenstreu gut angepasst sind, wie die hochdominante Enchytraeide *Cognettia sphagnetorum*, verschiedene *Collembola*- und *Oribatei*-Spezies (vgl. HAGVAR, AMUNDSEN 1981; BÅÅTH et al. 1980; ABRAHAMSEN et al. 1980). Zwar zeigen manche - hier nicht vorgestellte - Tiergruppen in den verschiedenen Versuchsflächen uneinheitliche Reaktionen auf die Düngung, insge-

samt kommt es aber innerhalb der meisten Taxa zu deutlichen Dominanzverschiebungen. Ein Aussterben von Arten wurde von uns nicht beobachtet.

Die Gesamtleistung der Destruenten erfuhr in allen gekalkten Versuchsflächen eine deutliche Steigerung, vor allem unter Mitwirkung der Meso- und - wenn vorhanden - der Makrofauna. Die diesem Effekt zugrunde liegenden Wirkungszusammenhänge wurden von uns en detail noch nicht untersucht. Hypothetisch bleibt derzeit auch unser Wissen über Faktoren, die bei den einzelnen Organismen zu den dargelegten Veränderungen führen. Denkbar sind einerseits direkte Wirkungen des Düngers durch chemische Veränderungen der Bodenlösung (pH, Osmolarität) (evtl. wirksam bei *Enchytraeidae*, div. *Diptera*-Larven) und erhöhtes Ca-Angebot (evtl. Förderung von *Lumbricidae*). Andererseits dürften auch indirekt wirkende Mechanismen eine Rolle spielen, z.B. die Veränderung des Nahrungssubstrats (Rückgang der Pilzbiomasse, Zuwachs der Bakterienbiomasse) für Mikrophytophage oder Förderung einzelner Arten durch verminderte Konkurrenz oder Räuberdruck.

Literatur

- ABRAHAMSEN G., HOVLAND J., HAGVAR S., 1980: Effects of artificial acid rain and liming on soil organisms and the decomposition of organic matter. In: (Ed. HUTCHINSON T.C., HOWAS M.): Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. New York (Plenum): 341-362.
- BÄATH E., BERG B., LOHM U., LUNDGREN B., LUNDKVIST H., ROSSWALL T., SÖDERSTRÖM B., SOHLENIUS B., WIREN A., 1980: Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia* 20: 85-100.
- BÖSENER R., 1962: Die Lumbriciden gekalkter Fichtenbestände des Tharandter Waldes und ihre Bedeutung bei der Umwandlung der Humusaufgabe. Berlin (Ost) Tagungsber. Dt. Akad. Landwirtschaftswissensch. 50: 193-203.
- FUNKE W., 1986: Tiergesellschaften im Ökosystem "Fichtenforst" - Indikatoren von Veränderungen in Waldökosystemen. Projekt Europäisches Forschungszentrum für Maßnahmen zur Luftreinhaltung, Kernforschungszentrum Karlsruhe PEF-Ber. 9: 150 S.
- HAGVAR S., AMUNDSEN T., 1981: Effects of liming and artificial acid rain on mite (Acari) fauna in coniferous forest. *Oikos* 37: 7-20.
- HAGVAR S., ABRAHAMSEN G., 1984: Collembola in Norwegian coniferous forest soils. III. Relations to soil chemistry. *Pedobiologia* 27: 331-339.
- HUHTA V., 1979: Effect of liming and deciduous litter on earthworm (*Lumbricidae*) populations of a spruce forest, with an inoculation experiment on *Allolobophora caliginosa*. *Pedobiologia* 19: 340-345.
- MITTMANN. H.-W., 1980: Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. Diss. Univ. Karlsruhe: 117 S.
- SCHAUERMANN J., 1985: Zur Reaktion von Bodentieren nach Düngung von Hainsimsen-Buchenwäldern und Siebenstern-Fichtenforsten im Solling. *Allg. Forstzeitschr.* 40(43): 1159-1161.
- SCHUSTER, R., 1956: Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungs Vorgängen im Boden. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 45: 133.

Adresse

Dr. P. Hartmann
Dipl.-Biol. R. Fischer
Dipl.-Biol. M. Scheidler
Lehrstuhl Tierökologie I Univ.
Postfach 30 08
D-8580 Bayreuth

Der Einfluß einer Kalkmergelbehandlung auf die Bodenfauna dreier schleswig-holsteinischer Waldtypen

Ulrich Irmeler und Berndt Heydemann

Synopsis

Since 1985 investigations were executed concerning the influence of lime marl on the soil fauna of three different forest types in Schleswig-Holstein, North Germany. These are a beech-oak forest on Parabraunerde, and an oak forest and a spruce forest on podsol soil. Lime marl was added in concentrations 600 g/m² and 300 g/m² (0 g/m² as control). Nutrient reserves occur in a decreasing gradient from the beech-oak forest to the spruce forest. A similar gradient was determined for the population densities of various soil organisms, particularly the large saprophagous animals. The tipulid larvae and the *Lumbricidae* are also favoured by the lime marl supply. These animals and various other soil organisms are correlated with the pH of the soil. The small saprophagous soil fauna shows no increase in abundance in response to lime marl supply.

Collembola, forest, lime marl, *Lumbricidae*, soil fauna, *Tipulidae*.

1. Einführung

Im Zuge von zunehmender Versauerung der Böden und neuartigen Waldschäden wird von Forstämtern eine Düngung mit Kalkmergel empfohlen, um einerseits den pH-Wert der Böden zu verbessern bzw. den Säureeintrag zu kompensieren und andererseits dem Mg-Mangel der Bäume entgegenzuwirken. Dieser kompensativen Düngung wird zwar eine heilsame Wirkung auf die Bäume zugeschrieben (RSU 1983), doch war ihr Einfluß auf die Bodenfauna bislang nur ungenügend bekannt, so daß hier ein Forschungsbedarf vorlag. Das Ziel der Untersuchung lag daher darin, den Einfluß der Kalkmergeldüngung auf die wichtigsten Waldtypen Schleswig-Holsteins zu studieren.

Die Untersuchungen zu diesem Bereich wurden in Schleswig-Holstein in drei Waldökosystemen unterschiedlicher Ausprägung durchgeführt: einem Buchen-Eichen-Mischwald auf Parabraunerde in Ostholstein (Siggen) sowie einem Eichen- und einem Fichtenwald auf der schleswig-holsteinischen Geest westlich von Bad Segeberg auf Podsolböden. Diese Auswahl erfolgte, um die häufigsten Bestandestypen Buche, Eiche und Fichte und gleichzeitig die zwei wichtigsten Bodenarten Schleswig-Holsteins einzubeziehen.

2. Methodik

An den drei ausgewählten Standorten mit den drei unterschiedlichen Waldökosystemen wurden im Mai 1985 je drei Düngungspartzellen (ca. 500 m²) mit den Varianten 0 g/m², 300 g/m² und 600 g/m² Kalkmergel eingerichtet. Die Probenahme der Bodenfauna wurde in drei Schritten durchgeführt. In einem 1/10 m² Rahmen wurde mit einer Saugfalle die Oberfläche vorsichtig abgesaugt, danach die Streuschicht bis zum Ah-Horizont eingesammelt; darauf wurde noch Boden bis 5 cm Tiefe mit einem Ring der Fläche 1/360 m² entnommen. Die letztere Probe wurde in einem Berlese-Apparat zur Erfassung der kleinen Bodentiere gegeben. Aus der Probe mit der Streuschicht wurde zunächst im Labor per Hand die Makrofauna entnommen und danach ebenfalls mit einem Kempson-Tullgren-Apparat die übrige Fauna ausgetrieben.

Die Probenahme erfolgte 1985 14taglich von Juni bis November und 1986 monatlich von April bis November zu je drei Parallelproben. Einmal im Jahr wurden auch 5-6 Parallelproben zur besseren statistischen Absicherung entnommen. Der Boden-pH-Wert wurde in drei verschiedenen Tiefen (0-5 cm, 20-25 cm und 35-40 cm Tiefe) in dest. Wasser mit einer WTW-Elektrode gemessen. Die Proben wurden ebenfalls zu je drei Parallelproben monatlich von April bis November genommen.

3. Ergebnisse

Die drei untersuchten Waldokosysteme lassen sich an Hand ihrer Nahrstoffversorgung von bodenkundlichen Messungen aus deutlich in eine Reihenfolge gliedern, die vom Buchenwald auf Parabraunerde mit der besten Nahrstoffversorgung uber den Eichenwald zum Fichtenwald mit der geringsten Nahrstoffversorgung verlauft (BLUME et al. 1986). Eine Anzahl von Tierarten lat eine ahnliche Tendenz in ihrem Vorkommen erkennen, wobei sich haufig Artenpaare mit divergierenden okologischen Anspruchen herauschalen. Zwei solcher Artenpaare sind z.B. die Collembolen *Lepidocyrtus lignorum* und *Lepidocyrtus cyaneus* bzw. *Orchesella cincta* und *Orchesella flavescens* (Abb. 1). Diese Artenpaare scheinen die okologischen Gradienten, die durch die bodenkundlichen Messungen hervortraten, auch als Einflugroe auf die Bodenfauna zu bestatigen.

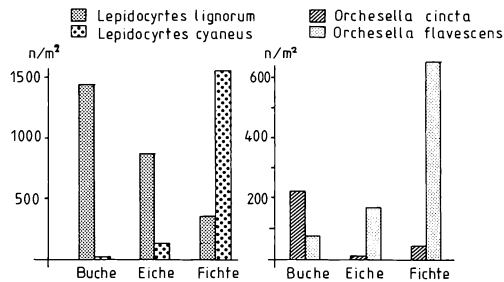


Abb. 1: Verteilung von vier Collembolen-Arten in den drei untersuchten Waldern im Jahre 1986.

Fur die Stoffumsatze in Waldokosystemen sind insbesondere die saprophagen Tiere wichtig, die die Aufarbeitung des Bestandesabfalls wesentlich mitgestalten. Nur wenige Tiergruppen sind daran beteiligt. Es ist daher besonders wichtig, die Verteilung dieser Tiergruppen auf die drei Waldokosysteme zu erfassen, um erste Einblicke in die Funktion dieser Systeme zu erhalten. Einige Tiergruppen, wie Asseln (*Isopoda*) und Tausendfuer (*Diplopoda*), sind nur im Buchenwald festgestellt worden. Drei andere saprophage Tiergruppen zeigen auch mehr oder weniger eine Verteilung innerhalb des Gradienten vom Buchen- zum Fichtenwald, wobei *Tipulidae*-Larven (Schnaken) und *Lumbricidae* (Regenwurmer) zum Fichtenwald hin abnehmen, wahrend die *Oribatei* (Hornmilben) zunehmen (Abb. 2).

Bei der Beurteilung der Auswirkungen der Kalkmergeldungung ist einerseits auf die Anhebung des pH-Wertes, andererseits aber auch auf die Mobilisierung von Nahrstoffen im Boden hinzuweisen. Beide Faktoren liegen in einem Gradienten, der bei den untersuchten drei Waldtypen vom Buchenwald zum Fichtenwald eine fallende Tendenz zeigt. Daher ist beim Einflu der Kalkmergeldungung insbesondere auf die Tiergruppen zu achten, die bereits ohne Eingriff eine gradientenartige Verteilung aufweisen.

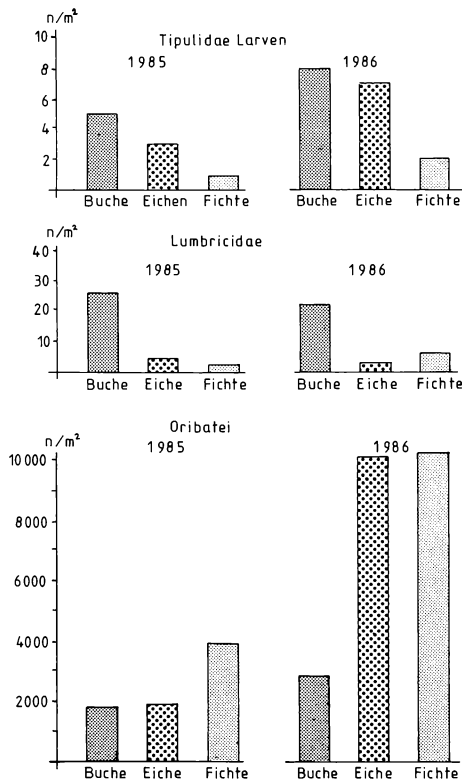


Abb. 2: Verteilung von drei saprophagen Tiergruppen der Laubstreu in den drei untersuchten Wäldern in den Jahren 1985 und 1986.

Die Abundanzmessungen in den einzelnen Düngungsparzellen deuten tatsächlich auf eine abundanzsteigernde Wirkung der Kalkmergeldüngung auf die *Tipulidae*-Larven und die *Lumbricidae* hin. Insbesondere der Anstieg der Populationsdichten von 1985 auf 1986 in den Düngungsparzellen bei relativ gleichbleibender Populationsdichte in den 0-Parzellen scheint die fördernde Wirkung der Düngung zu bestätigen (Abb. 3).

Für einige Tierarten bzw. -gruppen läßt sich eine positive Korrelation zwischen dem pH-Wert des Bodens (Jahresdurchschnitt des Oberbodens) und der durchschnittlichen Populationsdichte nachweisen. Darunter sind wieder die großen saprophagen Tiergruppen der *Tipulidae*-Larven und der *Lumbricidae*. Eine besonders enge Korrelation ergibt sich für die Populationsdichte der kleinen Federflügelkäfer *Acrotrichis* spp. (hauptsächlich *A. intermedia*) mit dem pH-Wert. Diese Tiere könnten sich daher auch als Bioindikatoren für den Boden-pH-Wert eignen (Abb. 4). Andererseits gibt es auch den gegenteiligen Fall bei dem Collembolen *Orchesella flavescens*, der mit steigendem pH-Wert in seiner Populationsdichte abnimmt.

Wieweit diese Korrelationen auch direkte ursächliche Zusammenhänge widerspiegeln, bleibt zunächst ungeklärt, da mit steigendem pH-Wert auch die Nährstoffversorgung zunimmt. Andererseits zeigen gerade säureempfindliche Gruppen wie die *Tipulidae*-Larven und die *Lumbricidae* eine positive Korrelation mit dem pH-Wert, so daß eine direkte Kausalität möglich ist.

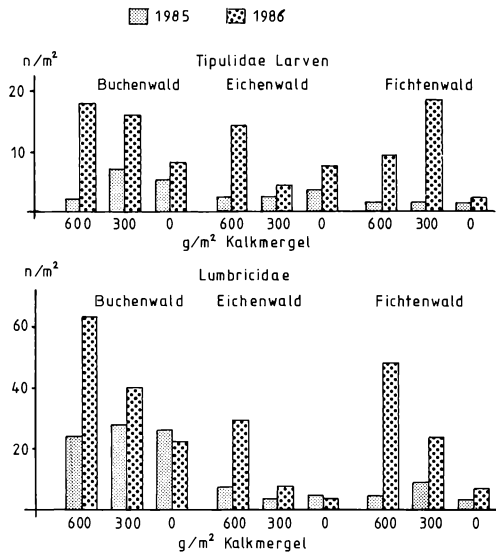


Abb. 3: Verteilung von *Tipulidae*-Larven (Schnaken) und *Lumbricidae* (Regenwürmer) in den einzelnen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder in den Jahren 1985 und 1986.

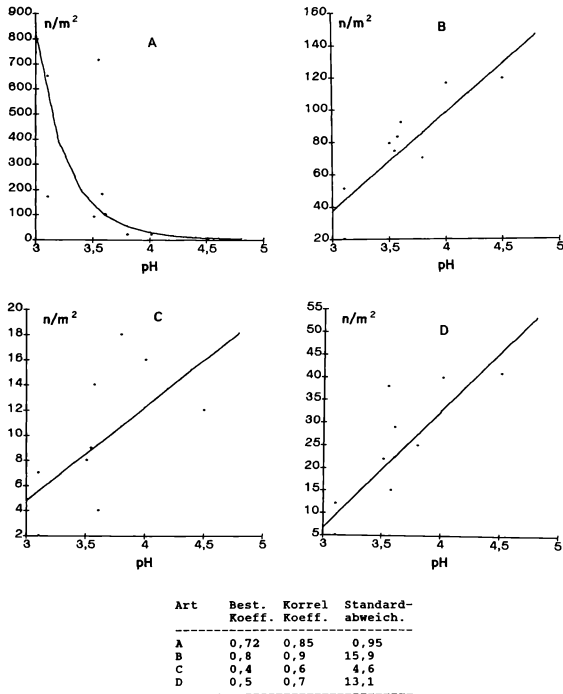


Abb. 4: Korrelation zwischen dem pH-Wert (Durchschnitt des Jahres 1986 im Oberboden) und den Populationsdichten von *Orchesella flavescens* (A) (*Collembola*), der Gattung *Acrotrichis* spp. (B) (*Ptiliidae*, *Coleoptera*), *Tipulidae*-Larven (C) (*Diptera*) sowie *Lumbricidae* (D).

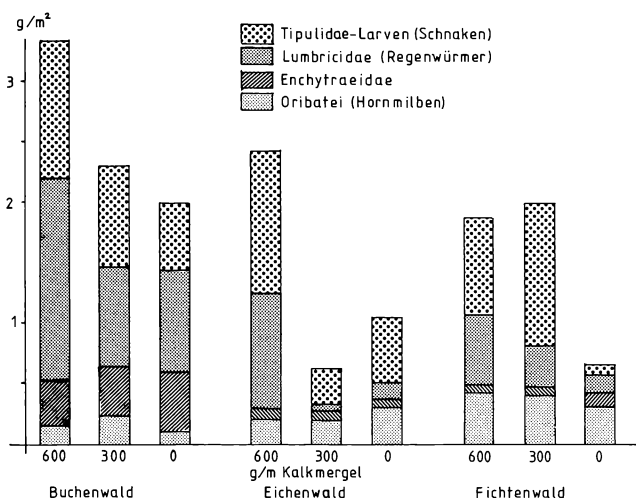


Abb. 5: Vergleich der durchschnittlichen Biomassen von vier saprophagen Tiergruppen der Laubstreu zwischen den einzelnen Düngungsvarianten der drei untersuchten Wälder im Jahre 1986.

Als letztes sollte noch geprüft werden, ob die Zunahme der großen saprophagen Tiergruppen auf Kosten anderer, besonders der kleinen, zustande gekommen ist. Dazu wurden neben den großen *Tipulidae*-Larven und den *Lumbricidae* die kleinen *Enchytraeidae* und die *Oribatei* ausgesucht (Abb. 5). Es ist ersichtlich, daß durch die Kalkmergeldüngung keine Abnahme dieser kleinen Saprophagen erfolgt, andererseits aber auch keine gravierende Zunahme dieser Gruppen zu verzeichnen ist. Zumindest nach den ersten zwei Jahren der Untersuchung läßt sich daher eine Zunahme von saprophagen Tieren durch die Kalkdüngung feststellen, die insbesondere auf das Konto der großen Tiere geht, während die kleinen keine entsprechende Zunahme zeigen.

4. Diskussion

Der schädliche Einfluß des Säureeintrages auf die Streuzersetzer in Waldökosystemen ist seit einiger Zeit bekannt (ABRAHAMSEN 1983, SCHAEFER 1986): Andererseits sind in Walddüngungsversuchen gute Ergebnisse zur Heilung der kranken Bäume erzielt worden (z.B. GEHRMANN 1984; KAUPENJOHANN, ZECH 1987). In der vorliegenden Untersuchung ist nach der 2jährigen Versuchszeit die abundanzfördernde Wirkung der Kalkmergeldüngung auf die großen saprophagen Tiergruppen des Waldbodens eindeutig nachweisbar. Eine schnellere und vollständigere Mineralisierung und Mobilisierung von Nährstoffen ist daher auf Grund der Tätigkeit der Bodentiere zu erwarten. Insbesondere durch die *Lumbricidae* ist neben dem schnelleren Abbau der Streu auch eine höhere Bioturbation möglich (SCHEU 1987a, b).

Problematisch bleibt die nachhaltige Wirkung dieser Düngungsmaßnahmen auf die Bodenfauna. Es ist möglich, daß mit der kurzfristigen Abundanzhöhung ein Abbau von Reservenahrung in der Streu verbunden ist, so daß nach ihrem Verbrauch ein Nahrungsmangel eintritt, der langfristig zu Abundanzrückgängen führen kann. In der Tat wiesen Standorte, deren Düngungsmaßnahmen längere Zeit zurückliegen, geringere Bodentierdichten auf als vergleichsweise ungedüngte Parzellen (FUNKE 1986). Weitere Untersuchungen zum Problem der Erhaltung einer 'natürlichen' Waldfauna in ihrer typischen Po-

pulationszusammensetzung müssen dazu beitragen, die Veränderungen durch die Kalkmergeldüngung zu erforschen.

Die hier vorgestellten Untersuchungen sind Teil eines vom Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) geförderten Projektes.

Literatur

- ABRAHAMSEN G., 1983: Effects of lime and artificial acid rain on the enchytraeid (Oligochaeta) fauna in coniferous forest. *Holarctic Ecol.* 6: 247-254.
- BLUME H.P., LAMP J., SCHNUG E., WIESE D., 1986: Typical soils and landscapes in Holstein. *Mitt. Dt. Bodenk. Ges.* 51: 14-42.
- FUNKE W., 1986: Tiergesellschaften im Ökosystem "Fichtenforst" (Protozoa, Metazoa, Invertebrata). - Indikatoren von Veränderungen in Waldökosystemen. KfK - PEF 9: 150 S.
- GEHRMANN J., 1984: Einfluß von Bodenversauerung und Kalkung auf die Entwicklung von Buchenverjüngungen (*Fagus sylvatica* L.) im Wald. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben* 1: 213 S.
- KAUPENJOHANN M., ZECH W., 1987: Walddüngung und neuartige Waldschäden: Ergebnisse aus Düngungs- und Kalkungsversuchen. In: *Möglichkeiten und Grenzen der Sanierung immissionsgeschädigter Waldökosysteme. Symposiumsber. Univ. Bodenkultur Wien: (im Druck).*
- RSU (Rat von Sachverständigen für Umweltfragen), 1983: Waldschäden und Luftverunreinigungen. Sondergutachten. Stuttgart/Mainz (Kohlhammer).
- SCHAEFER H., 1986: Streuabbauverzögerungen durch Akkumulation von Schadstoffen in Buchenwäldern. *Verh. Ges. Ökol.* 14: 309-318.
- SCHEU S., 1987a: The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a soil. *Oecologia* 72: 192-196.
- SCHEU S., 1987b: The influence of earthworms (Lumbricidae) on the nitrogen dynamics in the soil litter system of a deciduous forest. *Oecologia* 72: 197-201.

Adresse

Dr. U. Irmeler
Prof. Dr. B. Heydemann
Forschungsstelle f. Ökosystemforschung u. Ökotechnik (FSÖ) Univ.
Olshausenstr. 40
D-2300 Kiel

Der Einfluß von sauren Niederschlägen und Bestandeskalkungen auf die Enchytraeidenfauna in Waldböden

Ulfert Graefe

Synopsis

The development of the enchytraeid community has been observed in a Solling beech forest over a period of 11 years. Eight out of 18 formerly established species have disappeared in one decade. The connection to soil chemical changes due to atmospheric deposition is discussed. A comparison of adjoining beech and spruce stands revealed considerably lower species numbers under spruce. The community under beech is developing in the direction of the species community in the spruce stand. Liming affects changes in the dominance structure. Mesophilic species are favoured, acidophilic are repressed. In an oak-beech stand near Hamburg even the recolonization by previously absent species was observed. Liming experiments with 25, 50 and 100 dt CaCO_3/ha showed decreasing total abundance of enchytraeids proportional to the amount of lime. Species number, diversity and evenness increased with lime treatments up to 50 dt/ha.

Acid deposition, beech forest, *Enchytraeidae*, indicators, liming, soil acidification, species composition, spruce forest.

1. Einführung

In Sauerhumuswäldern gehören Enchytraeiden zu den dominanten tierischen Zersettern. Als feuchthäutige Tiere, die sich innerhalb des kapillaren Wasserfilms bewegen, sind sie chemischen Veränderungen in der Bodenlösung unmittelbar ausgesetzt. Die Beziehungen zwischen dem pH-Wert des Bodens und der Zahl und Häufigkeit der vorkommenden Arten sind gut dokumentiert (z.B. HEALY 1980). Um der Frage nachzugehen, ob sich die Enchytraeidenzönosen unter dem Einfluß saurer Depositionen verändert haben, wurden drei methodische Ansätze gewählt:

- I. Langzeitbeobachtungen,
- II. Vergleiche benachbarter Ökosysteme mit unterschiedlichen Depositionsraten,
- III. Kalkungsversuche zur Kompensation der Bodenversauerung.

2. Untersuchungsgebiete und Methoden

Die Untersuchungsflächen liegen im Solling (IBP-Versuchsflächen B1a und F1), im Rothaargebirge (LÖLF-Meßstation Hilchenbach-Elberndorf), im Eggegebirge (LÖLF-Meßstation Paderborn-Schwane), am Niederrhein (LÖLF-Meßstation Xanten-Marienbaum) und in Hamburg (Revier Wohldorf Abt. 10a und 17a). Die Flächen im Solling sind bei ELLENBERG et al. (1986) beschrieben. Angaben zu den LÖLF-Stationen finden sich bei BLOCK u. BARTELS (1986) und zu den Hamburger Flächen bei BUCH (1982).

Für die quantitativen Aufnahmen (Abundanz, Dominanz) wurden Stechzylinderproben mit einer Grundfläche von 25 cm^2 und 4 cm Tiefe in 10 Parallelen (auf den gekalkten Parzellen jeweils 5 Parallelen) entnommen. Für qualitative Aufnahmen (Artenspektrum, relative Häufigkeit der Arten) wurden flächenintegrierende Mischproben getrennt nach Auflage und oberem Mineralboden genommen. Die Extraktion der Enchytraeiden wurde mit einer vereinfachten Wassertauchmethode (GRAEFE 1989) durchgeführt.

3. Ergebnisse

3.1 Langzeitbeobachtungen

Im Solling wurden die Enchytraeiden zum ersten Mal 1974 auf der Buchenfläche B1a untersucht. Es wurden 17 Arten der Familie *Enchytraeidae* (*Annelida*, *Clitellata*) und *Hrabeiella periglandulata* (*Annelida*, *Polychaeta*) gefunden. Die relative Häufigkeit der Arten zeigt Tab. 1. Neben den typischen Bewohnern saurer Waldböden sind auch Arten dabei, die größere Häufigkeit in Mullhumuswäldern (z.B. Braunmull- oder Kalkbuchenwälder) haben. In Anlehnung an das Begriffspaar 'acidophil/calciophil' werden Arten, die in Braunmullbuchenwäldern (ELLENBERG 1978) am häufigsten sind, hier als 'mesophil' bezeichnet. Mesophile Arten sind z.B. *Enchytraeus norvegicus*, *Enchytronia parva*, *Stercutus niveus* und *Hrabeiella periglandulata*.

Auch in den folgenden Jahren wurde die Fläche regelmäßig beprobt. Es fiel aber schon 1979 auf, daß einige Arten immer seltener oder gar nicht mehr gefunden werden konnten. Zwei in den Jahren 1984 und 1985 flächenintegrierend durchgeführte Aufnahmen erbrachten nur noch einen Bestand von 10 Arten. Alle früher vertretenen mesophilen Arten fehlten (Tab. 1). Sollten diese Populationen ausgelöscht sein, entspräche das einem Schwund von 44% innerhalb eines Jahrzehnts.

Für andere Flächen liegen keine vergleichbaren Aufnahmen aus früherer Zeit vor. Es gibt aber Einzelbeobachtungen, die auf einen Artenrückgang hinweisen. Anfang der siebziger Jahre war *Mesenchytraeus flavus*, eine große, Laubstreu bewohnende Art, in Buchenwäldern um Hamburg regelmäßig anzutreffen. Heute scheint diese Art aus den Wäldern verschwunden zu sein.

Tab. 1: Artenspektrum und relative Häufigkeit der Enchytraeiden (*Annelida*, *Clitellata*) und Hrabeielliden (*Annelida*, *Polychaeta*) auf der Buchenfläche B1a im Solling in verschiedenen Untersuchungsjahren.

Untersuchungszeitraum	1974/75	1984/85
<i>Achaeta aberrans</i>	+	+
<i>Achaeta brevivasa</i>	++	++
<i>Achaeta camerani</i>	+++	+++
<i>Achaeta danica</i>	+++	++
<i>Achaeta eiseni</i>	+	
<i>Achaeta</i> sp.n.	+	
<i>Bryodrilus ehlersi</i>	+	
<i>Cognettia cognettii</i>	++	++
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	+++	+++
<i>Enchytraeus norvegicus</i>	+	
<i>Enchytronia parva</i>	+	
<i>Marionina cambrensis</i>	++	++
<i>Marionina clavata</i>	+++	+++
<i>Mesenchytraeus flavus</i>	+	
<i>Mesenchytraeus glandulosus</i>	++	++
<i>Mesenchytraeus pelicensis</i>	+	+
<i>Stercutus niveus</i>	+	
<i>Hrabeiella periglandulata</i>	+	
Artenzahl	18	10

3.2 Vergleich benachbarter Ökosysteme

Die Deposition von Luftverunreinigungen ist unter Fichte sehr viel höher als unter Buche (ULRICH et al. 1979; BLOCK, BARTELS 1986). Der größere Säureeintrag und die langsamere Zersetzung der Fichtenstreu führen gleichgerichtet zu ungünstigeren Humusformen und verstärken die systeminterne Säureproduktion (ULRICH et al. 1979). Enchytraeiden scheinen nicht an eine bestimmte Streuart gebunden zu sein. Fast alle auf der Buchenfläche im Solling vorkommenden Arten sind auch schon in Fichtenwäldern gefunden worden (z.B. ABRAHAMSEN 1972; FUNKE 1986). Der Vergleich von Buchen- und Fichtenflächen auf vergleichbaren Standorten ermöglicht deshalb eine Aussage über die Entwicklung der Enchytraeidenzönose bei anhaltenden Versauerungstendenzen.

Im Januar 1984 wurden an drei Meßstationen des Pilotprojekts 'Saure Niederschläge' des Landes Nordrhein-Westfalen unter Buche und Fichte getrennt qualitative Aufnahmen der Enchytraeidenzönose durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammen mit Daten aus dem Solling der Jahre 1984/85 dargestellt. Die Abnahme der Artenzahlen unter Fichte ist sehr deutlich. Das Artenspektrum im Rothaargebirge ist ähnlich wie im Solling. Die Waldgesellschaft auf beiden Flächen ist Hainsimsen-Buchenwald. Ein anderes Artenspektrum findet sich auf der Buchenfläche im Eggegebirge. Hier sind mesophile und calciphile Arten präsent. Die Waldgesellschaft ist ein Perlgras-Buchenwald auf Kalkgestein, die Humusform F-Mull.

Tab. 2: Arteninventar und relative Häufigkeit der Enchytraeiden und Hrabeielliden (*Annelida*) auf benachbarten Flächen mit unterschiedlicher Bestockung. Untersuchungszeitraum 1984/85.

Gebiet	Eggegb.		Ndrhein		Rothaargb.		Solling	
Bestockung	Bu	Fi	Bu	Fi	Bu	Fi	Bu	Fi
<i>Achaeta aberrans</i>							+	
<i>Achaeta affinoides</i>			+	+++				
<i>Achaeta bohemica</i>	+							
<i>Achaeta brevivasa</i>							++	+++
<i>Achaeta camerani</i>	+++		+++	++			+++	++
<i>Achaeta danica</i>					++		++	
<i>Cernosvitoviella atrata</i>	+							
<i>Cognettia cognettii</i>	+				+		++	
<i>Cognettia sphagnetorum</i>		++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Enchytraeus norvegicus</i>	+							
<i>Enchytronia parva</i>	+							
<i>Marionina cambrensis</i>	++	+	+++				++	
<i>Marionina clavata</i>		+++	++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Marionina</i> sp.n.	+							
<i>Mesenchytraeus gaudens</i>					+			
<i>Mesenchytraeus glandulosus</i>	+		++		++		++	
<i>Mesenchytraeus pelicensis</i>						+	+	+
<i>Stercutus niveus</i>	+++							
<i>Hrabeiella periglandulata</i>	++							
Artenzahl	11	3	6	4	6	3	10	5

Natürliche Waldgesellschaften
Eggegebirge: Perlgras-Buchenwald (LÖLF-Meßstation Paderborn-Schwaney)
Niederrhein: Traubeneichen-Buchenwald (LÖLF-Meßstation Xanten-Marienbaum)
Rothaargebirge: Hainsimsen-Buchenwald (LÖLF-Meßstation Hilchenbach-Elberndorf)
Solling: Hainsimsen-Buchenwald (IBP-Versuchsflächen B1a und F1).

Auf der benachbarten Fichtenfläche ist die Humusform zu einem rothumusartigen Moder 'umgekippt'. Der Ausdruck ist angebracht, weil der Übergang zwischen Mull und Moder/Rohhumus vom Vorhandensein oder Fehlen tiefgrabender Regenwürmer (anecische und endogäische Lebensformen) abhängt. Unter Säurestreß reagiert das System zunächst elastisch, und die Zustandsform Mull bleibt erhalten. Erst wenn die Regenwurmdichte so weit abnimmt, daß die Tiere mit der Einarbeitung der Streu in den Mineralboden nicht mehr fertig werden, springt das System in die Zustandsform Moder/Rohhumus über. In diesem Zustand verschwinden dann alle tiefgrabenden Regenwürmer. Ein solcher Prozeß muß irgendwann auf der Fichtenfläche im Eggegebirge abgelaufen sein. Die tiefgreifende Umwandlung spiegelt sich in der Enchytraeidenzönose wider. Mesophile und calciphile Arten sind verschwunden und durch zwei extrem säuretolerante Arten ersetzt worden.

3.3 Kalkungsversuche

1968 wurde auf der Buchenfläche B1a im Solling ein Kalksteigerungsversuch mit den Varianten 25, 50 und 100 dt CaCO_3/ha angelegt (GRAFF, GRAEFE 1989). Während die Regenwurmdichte proportional zur Kalkgabe stark zunahm, verringerte sich umgekehrt proportional die Zahl der Enchytraeiden (Abb. 1). Im Frühjahr 1974, fünfeinhalb Jahre nach der Kalkung, wurden die Enchytraeiden auf Artebene untersucht. In Tab. 3 sind die Ergebnisse zusammengefaßt. Bis zu einer Kalkgabe von 50 dt/ha beruht die Abnahme der Gesamtabundanz im wesentlichen auf dem Rückgang der beiden eudominanten Arten *Marionina clavata* und *Achaeta camerani*. 8 von 12 Arten reagierten mit Abundanzzunahme. Mesophile Arten, die in der Kontrollfläche nicht gefunden wurden, konnten sich auf den gekalkten Parzellen wieder ausbreiten. Erst bei einer Kalkgabe von 100 dt/ha ging die Siedlungsdichte aller Enchytraeidenarten zurück. Artenzahl, Diversität und Äquität sind auf den mittleren Kalkungsstufen gegenüber der Kontrolle und der stärker gekalkten Parzelle deutlich erhöht.

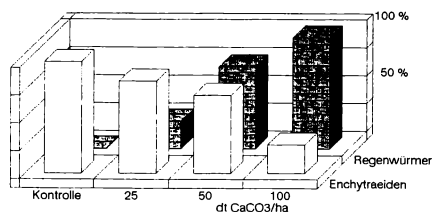


Abb. 1: Die Gesamtabundanz der Regenwürmer und Enchytraeiden haben sich nach verschieden hohen Kalkgaben umgekehrt proportional verändert (Solling B1a).

Die Wiederausbreitung von Arten nach der Kalkung konnte in einem 170jährigen Eichen-(Buchen-)Bestand im Hamburger Revier Wohldorf (Abt. 10a) beobachtet werden. Der Bestand fiel durch den Gegensatz zwischen der sehr guten Ertragsklasse der Eichen einerseits und der degradierten Humusform und schlechten Bewurzelung andererseits auf (BUCH 1982). Bei einer qualitativen Untersuchung der Enchytraeidenzönose wurden nur drei als säuretolerant eingestufte Arten gefunden. Auch zwei Monate nach der Kalkung mit 50 dt CaCO_3/ha war die Zönose unverändert. Zwei Jahre später wurden 9 Arten gefunden. Die Dominanzstruktur hatte sich umgekehrt (Tab. 4). Die jetzt häufigste Art war vor der Kalkung überhaupt nicht nachzuweisen.

Tab. 3: Abundanz (Ind./m²) und Dominanz (in Klammern) der Enchytraeiden und Hrabeielliden (*Annelida*) auf den Versuchsparzellen im Solling (B1a) fünf Jahre nach der Kalkung.

Behandlung dt CaCO ₃ /ha	Kontrolle	25	50	100
<i>Achaeta camerani</i>	54 920 (45.5)	45 520 (45.4)	39 280 (46.7)	20 000 (63.3)
<i>Marionina clavata</i>	43 440 (36.0)	19 680 (19.6)	16 960 (20.2)	3 040 (9.6)
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	11 360 (9.4)	19 440 (19.4)	11 120 (13.2)	2 000 (6.3)
<i>Achaeta brevivasa</i>	4 280 (3.5)	160 (0.2)	80 (0.1)	
<i>Achaeta danica</i>	3 520 (2.9)	9 440 (9.4)	10 560 (12.5)	5 760 (18.2)
<i>Marionina cambrensis</i>	1 680 (1.4)	2 080 (2.0)	1 120 (1.3)	80 (0.3)
<i>Mesenchytraeus glandulosus</i>	1 120 (0.9)	720 (0.7)	560 (0.7)	
<i>Achaeta aberrans</i>	360 (0.3)	1 280 (1.3)	160 (0.2)	
<i>Cognettia cognettii</i>	80 (0.1)	1 920 (1.9)	800 (1.0)	
<i>Enchytraeus norvegicus</i>		80 (0.1)	1 920 (2.3)	320 (1.0)
<i>Enchytronia parva</i>			1 200 (1.4)	240 (0.8)
<i>Hraabeiella periglandulata</i>			320 (0.4)	160 (0.5)
Total	120 760	100 320	84 080	31 600
Artenzahl	9	10	12	8
Dominanzindex nach McNaughton	81.5	65.0	66.9	81.5
Diversität (Shannon-Index)	1.295	1.477	1.528	1.140
Äquität (Evenness)	0.589	0.641	0.615	0.519

Tab. 4: Veränderungen der Enchytraeidenzönose (Zahl und relative Häufigkeit der Arten) auf einer im April 1982 gekalkten Fläche.
170jähr. Eichen-(Buchen-)Bestand, Hamburg, Revier Wohldorf Abt. 10a.

Datum der Probenahme	22.7.81	23.6.82	22.8.84
<i>Achaeta aberrans</i>			++ 18 %
<i>Achaeta abulba</i>			+ 2
<i>Achaeta affinoides</i>			+++ 33
<i>Achaeta brevivasa</i>	+	+	+ 4
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	+	+	+++ 23
<i>Enchytraeus norvegicus</i>			+ 3
<i>Marionina cambrensis</i>			+ 4
<i>Marionina clavata</i>	+	+	++ 11
<i>Mesenchytraeus glandulosus</i>			+ 2
Artenzahl	3	3	9

Die neue Artengemeinschaft entspricht der Zönose, die auf den nährstoffreicheren Standorten des Wohldorfer Waldes (z.B. Abt. 17a) allgemein verbreitet ist. Möglicherweise konnten sich Restpopulationen in kleinen Refugien im Bestand erhalten, oder die Arten sind aus der nahen Umgebung eingewandert. Jedenfalls ist die schnelle Regeneration der Enchytraeidenzönose nach der Kalkung ein weiterer Beleg für die Annahme, daß Artenverarmung und Humusdegradation erst in den letzten Jahrzehnten unter dem Einfluß saurer Niederschläge abgelaufen sind (BUCH 1982).

4. Diskussion

Die hier vorgestellten Untersuchungen zeigen, daß die Enchytraeiden sehr sensitiv auf Veränderungen reagieren und sich als Indikatoren für immissionsbedingte Belastungen eignen. Vor allem die Mannigfaltigkeit und Artenzusammensetzung der Zönose besitzt Indikatorwert. Weniger Aussagekraft haben die Gesamtabundanzen. Diese können im Jah-

resverlauf erheblich schwanken und von der Nahrungskonkurrenz der sapro- und mikro-phytophagen Organismen mitbestimmt sein. Gerade in stark sauren Böden können wenige Enchytraeidenarten auf Grund geringer Konkurrenz sehr hohe Abundanzwerte erreichen. Der im Kalkungsversuch beobachtete Antagonismus zwischen Regenwürmern und Enchytraeiden beruht wahrscheinlich primär auf dem veränderten Nahrungsangebot durch die Verschiebung von mehr pilzlich zu mehr bakteriell dominierten Zersetzungsprozessen.

Das Vorhandensein von mesophilen Enchytraeidenarten auf der Buchenfläche im Solling bis in die siebziger Jahre zeugt davon, daß hier früher günstigere Bedingungen geherrscht haben müssen. Das Vorkommen dieser Arten hatte zuletzt reliktartigen Charakter. Ihr Rückgang und schließlich ihr Verschwinden fällt etwa in die Zeit, in der auch deutliche Veränderungen in der Bodenlösung gemessen worden sind (MATZNER 1988). Im Gegensatz hierzu konnte SCHAUERMANN (1986, 1987) bei Untersuchungen an Arthropoden keine gerichteten Veränderungen der Artenzusammensetzung und Populationsstruktur in den letzten zwanzig Jahren feststellen.

Der im Kalkungsversuch beobachtete Rückgang der Enchytraeiden-Gesamtabundanz steht im Einklang mit den Ergebnissen anderer Autoren (z.B. BÅÅTH et al. 1980; ABRAHAMSEN 1983; FUNKE, JANS 1986). Die Kalkdüngung wird in diesem Zusammenhang oft als problematisch diskutiert und teilweise negativ bewertet (Funke 1986). Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß die meisten Untersuchungen in bereits stark verarmten oder von Natur aus artenarmen Nadelholzbeständen durchgeführt worden sind. Die hier vorgestellten Ergebnisse zeigen andererseits, daß die Kalkung auch sehr positive Auswirkungen auf den Erhalt und die Vermehrung der weniger säuretoleranten Arten haben kann, wenn diese noch vorhanden sind. Bei der geringen Verbreitungsmöglichkeit der feuchthäutigen Bodenmesofauna ist das Erlöschen einer Population praktisch ein irreversibler Prozeß. Die Kalkung kann solchen Prozessen vorbeugen und damit einen Beitrag leisten zum Erhalt der Stabilität und Elastizität des Ökosystems in der Definition von ULRICH (1987). Der Kalksteigerungsversuch im Solling zeigt, daß eine Menge zwischen 25 und 50 dt CaCO_3/ha in diesem Sinne am günstigsten wirkt.

Die Untersuchungen an den Meßstationen des Landes Nordrhein-Westfalen wurden von der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung (LÖLF) finanziell unterstützt.

Literatur

- ABRAHAMSEN G., 1972: Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia* 12: 26-82.
- ABRAHAMSEN G., 1983: Effects of lime and artificial acid rain on the enchytraeid (Oligochaeta) fauna in coniferous forest. *Holarct. Ecol.* 6: 247-254.
- BÅÅTH E., BERG B., LOHM U., LUNDGREN B., LUNDKVIST H., ROSSWALL T., SÖDERSTRÖM B., WIREN A., 1980: Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia* 20: 85-100.
- BLOCK J., BARTELS U., 1986: Stoffeintrag in Waldökosystemen - Ergebnisse aus dem Depositionsmeßprogramm des Landes Nordrhein-Westfalen. *Verh. Ges. Ökol.* 14: 257-264.
- BUCH M.-W. von, 1982: Humusformen umweltbelasteter Bestände Hamburger Waldungen. *Forstarchiv* 53: 46-51.
- ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 982 S.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J. (Ed.), 1986: Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. Stuttgart (Ulmer): 507 S.

- FUNKE W., 1986: Tiergesellschaften im Ökosystem "Fichtenforst" (Protozoa, Metazoa-Invertebrata) - Indikatoren von Veränderungen in Waldökosystemen. Kernforschungszentrum Karlsruhe - PEF-Ber. 9: 150 S.
- FUNKE W., JANS W., 1986: Der Einfluß von Kalk-, Mineraldüngergaben und künstlicher Beregnung auf die Bodenfauna in Fichtenforsten. IMA-Querschnittseminar "Restabilisierungsmaßnahmen - Düngung". Kernforschungszentrum Karlsruhe - PEF (Juli 1986): 50-56.
- GRAEFE U., 1989: Eine vereinfachte Extraktionsmethode für terrestrische Enchytraeiden. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.: (im Druck).
- GRAFF O., GRAEFE U., 1989: Untersuchung der Lumbriciden- und Enchytraeidenpopulationen auf einer Kalkungsversuchsfläche im Buchenwald des Sollings. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.: (im Druck).
- HEALY B., 1980: Distribution of terrestrial Enchytraeidae in Ireland. Pedobiologia 20: 159-175.
- MATZNER E., 1988: Der Stoffumsatz zweier Waldökosysteme im Solling. Ber. Forschungszentr. Waldökosysteme/Waldsterben A 40: 217 S.
- SCHAUERMANN J., 1986: Belastung und Belastbarkeit streuzersetzender Tiere durch Deposition von Luftverunreinigungen in Waldökosystemen. Berlin (Umweltbundesamt) Texte 18/86: 90-100.
- SCHAUERMANN J., 1987: Tiergesellschaften der Wälder im Solling unter dem Einfluß von Luftschadstoffen und künstlichem Säure- und Düngereintrag. Verh. Ges. Ökol. 16: 53-62.
- ULRICH B., MAYER R., KHANNA P.K., 1979: Deposition von Luftverunreinigungen und ihre Auswirkungen in Waldökosystemen im Solling. Schr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. Nieders. Forstl. VA 58: 291 S.
- ULRICH B., 1987: Stability, elasticity and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance. Ecol. Stud. 61: 11 - 49.

Adresse

Dipl.-Biol. U. Graefe
 IFAB (Institut f. Angewandte Bodenbiologie) GmbH
 Sodenkamp 62
 D-2000 Hamburg 63

Veränderung der Enchytraeidenfauna in einem Sauerhumus-Buchenwald nach Bestandeskalkung

Joachim Schoch-Bösken und Hartmut Greven

Synopsis

A survey of the enchytraeid fauna before and two years after liming of a beech forest and comparison with an untreated area (*Luzulo-Fagetum*) reveal changes in the number of individuals/m², number of species, Shannon-Weaver-Index and Evenness, particularly when individual soil horizons are considered. These changes obviously are related to the elevated pH of the soil after liming. pH-preferences of enchytraeids, whose dominances are strongly affected by liming, are shown.

Bioindicators, *Enchytraeidae*, liming, moder soil, pH.

1. Einführung

In zwei Sauerhumusbuchenwäldern und zwei Kalkbuchenwäldern des stark immissionsbelasteten Eggegebirges (Westfälische Bucht) verfolgen wir seit Oktober 1984 unter anderem auch die Entwicklung von Enchytraeiden-Populationen (BALLACH et al. 1985, 1986; SCHOCH-BÖSKEN, GREVEN 1988). Als in einem der Sauerhumusbuchenwälder im November 1984 eine Bestandeskalkung (30 dt/ha kohlensaurer Kalk) durchgeführt wurde, brachen wir hier zunächst unsere Untersuchungen ab, nahmen sie aber nach fast zwei Jahren, im Oktober 1986, wieder auf. Kalkungen führen offenbar zu starken Veränderungen des Bodenmilieus, in deren Folge sich auch Abundanzen und Dominanzen von Enchytraeiden erheblich ändern können (LUNDKVIST 1977, ABRAHAMSEN et al. 1978, BÄÄTH et al. 1980, HUHTA 1984).

Im folgenden beschreiben wir die Enchytraeidenfauna in diesem Gebiet vor und nach der Kalkung und vergleichen sie mit der eines zweiten, in der Nähe liegenden ungekalkten *Luzulo-Fagetum*. Besondere Beachtung haben wir dabei den Veränderungen der Enchytraeidenfauna in den einzelnen Bodenhorizonten sowie möglichen pH-Präferenzen der Tiere geschenkt.

2. Material und Methoden

Die beiden Untersuchungsgebiete liegen im Forstbezirk Schwaney (Forstabteilung 200: 'Kalkungsgebiet' (K), Forstabteilung 175: 'Vergleichsgebiet' (V); vgl. auch BALLACH et al. 1986; SCHOCH-BÖSKEN, GREVEN 1989). Die Laub- (OL) und Fermentationsschicht (OF) wurden mittels eines Rahmens von 10x10 cm Kantenlänge entnommen. Für die Humusschicht (H1: OH+AH 0-5 cm; H2: AH 5-10 cm) wurde ein Bodenstecher mit 5.8 cm Durchmesser benutzt. Die Bodenproben wurden im Kühlschrank bei 5°C bis zu vier Wochen aufbewahrt. Die Extraktion von H1-, H2- und OF-Schicht erfolgte nach der Methode von O'CONNOR (1955). Die Blätter der OL-Schicht wurden mit einer Pasteur-Pipette abgespritzt (Bestimmungsliteratur s. SCHOCH-BÖSKEN, GREVEN 1987). Nach der Extraktion wurden die Bodenproben bei 105°C getrocknet und gewogen. Zur Ermittlung des pH-Wertes wurden von der Trockensubstanz 0.5 g (OL- und OF-Schicht) oder 1 g (H-Schicht) entnommen, mit 10 ml 0.1 N KCl übergossen, 24 h stehengelassen, filtriert und das Filtrat mit einem Labor-pH-Meter gemessen.

3. Ergebnisse

3.1 pH-Werte der Bodenschichten

Aus dem Zeitraum vor der Kalkung (bis Oktober 1984) liegen nur wenige pH-Meßwerte für die Forstabteilung 200 vor; der pH-Wert der H1-Schicht lag zwischen 3.1 und 4.5. Umfangreichere pH-Messungen von Bodenproben wurden von Juli 1986 bis Juni 1987 durchgeführt. Die Proben wurden 1986 aus den oberen drei (OL; OF, H1), ab 1987 auch aus der H2-Schicht entnommen. Tab. 1 zeigt die Anzahl der pH-Meßwerte und ihre Schwankungsbreite. Es wird deutlich, daß nach der Kalkung der pH-Wert vor allem in der OF-Schicht gestiegen ist. In der H1- und H2-Schicht liegt der größte Teil der Meßwerte im 'ursprünglichen' pH-Bereich (pH 3.3 - 5.0). Im Vergleichsgebiet sind die pH-Werte, insbesondere in der OL- und OF-Schicht niedriger. Das wird durch das arithmetische Mittel noch deutlicher als durch das logarithmische (Tab. 1).

Tab. 1: pH-Werte der Bodenproben.
OL: Laubschicht, OF: Fermentationsschicht,
H1: Humusschicht und humoser Oberboden (0-5 cm),
H2: humoser Oberboden (6-10 cm).

Gebiet	Horizont	Anzahl der Meßwerte	Minimum	Maximum	Arithmetische(r) Mittelwert	Standardabweichung	logarithmischer Mittelwert
Kalkungsgebiet	OL	31	4.8	6.2	5.61	0.41	5.52
	OF	37	5.1	6.9	6.11	0.69	5.82
	H1	40	3.4	6.8	4.80	1.02	4.40
	H2	20	3.5	6.4	4.41	0.85	4.16
Vergleichsgebiet	OL	38	4.3	6.2	5.14	0.51	5.02
	OF	43	3.6	6.6	5.15	0.79	4.86
	H1	45	3.4	8.1	4.84	1.25	4.31
	H2	19	3.1	7.2	4.76	0.96	4.38

Tab. 2: Verschiedene ökologische Parameter im Kalkungs- und Vergleichsgebiet sowie die prozentuale Änderung 1986 gegenüber 1984 (1984 = 100%).
Den Berechnungen liegen 120 Proben zugrunde (weiteres s. Text).

		Kalkungsgebiet			Vergleichsgebiet		
		1984	1986	Änderung	1984	1986	Änderung
Enchytraeiden	ges	343	133		346	179	
	OL	65	25		109	41	
	OF	173	44		206	114	
	Anzahl H1	105	64		31	24	
Individuen pro m²	ges	9687	3494	- 63.9%	14149	5489	- 61.2%
	OL	3092	1067	- 65.5%	5322	1529	- 71.3%
	OF	4104	989	- 75.9%	7672	3271	- 57.4%
	H1	2491	1438	- 42.3%	1155	689	- 40.3%
(S) Artenzahl	ges	10	11	+ 10.0%	12	14	+ 16.7%
	OL	5	3	- 40.0%	5	6	+ 20.0%
	OF	7	12	+ 71.4%	10	14	+ 40.0%
	H1	6	10	+ 66.7%	8	9	+ 12.5%
(H) Shannon-Weaver Index	ges	1.33	2.13	+ 60.2%	1.35	1.89	+ 40.0%
	OL	1.15	0.84	- 27.0%	1.03	1.37	+ 33.0%
	OF	0.56	2.14	+282.1%	0.55	1.69	+207.3%
	H1	1.23	1.98	+ 61.0%	1.77	1.73	- 2.3%
(e) Evenness	ges	0.53	0.83	+ 56.6%	0.51	0.67	+ 31.4%
	OL	0.72	0.76	+ 5.6%	0.64	0.76	+ 18.8%
	OF	0.29	0.86	+196.6%	0.24	0.64	+166.7%
	H1	0.69	0.86	+ 24.6%	0.85	0.79	- 7.1%

3.2 Ökologische Indizes und Artenspektrum

Durch die unterschiedlichen Jahreszyklen der verschiedenen Enchytraeiden-Arten ändern sich deren Dominanzen ständig. Daher werden im folgenden nur vergleichbare Monate (Oktober, November 1984; Oktober, November 1986) berücksichtigt. Wahrscheinlich durch Witterungseinflüsse bedingt war die Individuenzahl in allen Gebieten 1986 geringer als 1984. Um die Wirkung der Bestandeskalkung von anderen Faktoren zu trennen, sind den Änderungen im Kalkungsgebiet die Änderungen im Vergleichsgebiet gegenübergestellt (Tab. 2). Wenngleich sich die Parameter für alle drei Bodenschichten insgesamt nur relativ wenig geändert haben, so zeigt die getrennte Betrachtung der Bodenhorizonte doch deutliche Unterschiede, die wahrscheinlich auf die Kalkung zurückzuführen sind.

In der von der Kalkung offenbar am stärksten beeinflussten OL-Schicht ging die Artenzahl von fünf auf drei zurück; dadurch fielen Diversität und Evenness stark ab. In der OF-

Tab. 3: Dominanzen der im Kalkungs- und Vergleichsgebiet gefundenen Enchytraeiden-Arten.

Enchytraeiden-Art	Kalkungsgebiet		Vergleichsgebiet	
	1984	1986	1984	1986
<i>Achaeta spec.</i>	1.4%	3.3%	1.3%	1.1%
<i>A. affinis</i>	1.4%	4.6%	1.3%	1.6%
<i>A. camerani</i>	0.8%	-	0.3%	-
<i>A. eiseni</i>	-	-	0.8%	-
<i>Buchholzia appendiculata</i>	-	8.5%	-	-
<i>Cernosvitoviella atrata</i>	-	2.0%	-	-
<i>Cognettia cognettii</i>	2.5%	2.6%	0.6%	4.2%
<i>C. sphagnetorum</i>	62.3%	16.9%	55.8%	47.3%
<i>Enchytraeus spec.</i>	-	17.7%	-	13.4%
<i>Enchytronia minor</i>	0.5%	7.2%	-	1.6%
<i>Fridericia spec.</i>	0.5%	1.3%	-	1.6%
<i>F. bulbosa</i>	-	0.7%	-	2.6%
<i>F. leydigi</i>	-	-	-	0.5%
<i>F. paroniana</i>	-	-	-	1.1%
<i>Marionina argentea</i>	-	-	0.3%	-
<i>M. cambrensis</i>	11.5%	1.3%	3.0%	.5%
<i>M. clavata</i>	0.3%	-	0.3%	2.1%
<i>Mesenchytraeus spec.</i>	1.4%	-	1.1%	2.1%
<i>M. armatus</i>	-	-	0.5%	2.4%
<i>M. glandulosus</i>	13.1%	7.5%	23.1%	4.8%
<i>M. pelicensis</i>	-	-	0.4%	0.7%
<i>Stercutus niveus</i>	4.4%	26.4%	11.3%	12.4%

Schicht, in der der pH-Wert am höchsten war, ging die Individuenzahl überproportional zurück, die Artenzahl stieg jedoch von sieben auf zwölf; auch Evenness und Diversität waren erhöht. In der H1-Schicht änderte sich die Individuenzahl kaum, aber Artenzahl, Shannon-Weaver-Index und Evenness stiegen deutlich an (Tab. 2).

Tab. 3 zeigt die Dominanzen der im genannten Zeitraum gefundenen Enchytraeiden-Arten. In Tab. 4 sind die Arten gesondert aufgeführt, deren Dominanz sich durch die Kalkung stark verändert hat. Daneben werden die pH-Bereiche angegeben, in denen sich die gefundenen Enchytraeiden-Arten aufhielten, die offenbar von Art zu Art unterschiedliche pH-Präferenzen anzeigen (vgl. auch SCHOCH-BÖSKEN, GREVEN 1987). Die neu im Kalkungsgebiet auftretenden Arten scheinen pH-Werte > 5.5 zu bevorzugen. Die Arten, deren Dominanz angestiegen ist, bevorzugen zwar offenbar ebenfalls pH-Werte um 5.0, sind aber wahrscheinlich toleranter gegenüber der Bodenazidität. Bei vier Arten war ein Rückgang der Dominanz festzustellen; diese Arten scheinen besser an saurere Waldböden angepaßt zu sein. Zwei davon wurden 1986 nicht mehr aufgefunden; sie sind möglicherweise weniger tolerant gegenüber den registrierten Veränderungen.

Tab. 4: Bevorzugter pH-Bereich und bevorzugte Bodenschicht der Enchytraeiden-Arten, die nach der Kalkung neu hinzugekommen sind (+) oder nicht mehr gefunden wurden (-) und deren relative Dominanz stark gestiegen (>) oder gesunken (<) ist.

Enchytraeiden-Art	Änderung	pH-Bereich, in dem sich 80% der Tiere befanden	bevorzugter Horizont	Anzahl der Tiere aus n=4310	Anzahl der Proben aus n=589
Enchytraeiden-Art	+	5.3 - 6.7	O _F , H1	39	23
	+	5.3 - 6.8	O _F	77	21
<i>Fridericia bulbosa</i>	+	4.5 - 6.6	O _F	247	94
<i>Buchholzia appendiculata</i>	+	5.3 - 6.2	O _F	40	16
<i>Enchytraeus spec.</i>					
<i>Cernosvitoviella atrata</i>	>	5.1 - 6.1	O _L	282	58
<i>Stercutus niveus</i>	>	4.0 - 5.9	H1	185	66
<i>Enchytronia minor</i>	>	3.8 - 5.9	H1	119	54
<i>Achaeta affinis</i>					
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	<	3.9 - 5.7	O _F , H1	1600	236
<i>Marionina cambrensis</i>	<	3.6 - 4.9	H1	143	48
<i>Marionina clavata</i>	-	3.7 - 5.0	O _F , H1	194	53
<i>Achaeta camerani</i>	-	3.7 - 4.9	H2	24	14

4. Schlußbemerkungen

Enchytraeiden reagieren deutlich auf Veränderungen ihres Lebensraumes (z.B. Trockenheit, pH-Änderungen, Bodenverdichtung). Toxische Stoffe können fast ungehindert durch das zarte, feuchte Integument eindringen oder gelangen über den Magen-Darm-Trakt in den Körper. Kalkung verändert die Lebensbedingungen für Enchytraeiden in den Bodenschichten offenbar in unterschiedlichem Maße. Ein wesentlicher Effekt dieser Maßnahme

ist die Erhöhung des pH-Wertes, so daß sich nun auch weniger säuretolerante Enchytraeiden-Arten ansiedeln können. Auf diese Weise kann der Artenzuwachs erklärt werden.

In sauren Waldböden (z.B. ABRAHAMSEN 1972) und in den von uns untersuchten Sauerhumusbuchenwäldern (SCHOCH-BÖSKEN, GREVEN 1987) ist *Cognettia sphagnetorum* oft eudominant. Da ihr Dominanzanteil nach Kalkung zurückgeht (z.B. BÄÄTH et al. 1980), erhöhen sich Diversität und Evenness. Auf pH-Veränderungen scheinen auch andere Enchytraeiden unmittelbar und artspezifisch zu reagieren, so daß eine Aufschlüsselung nach Arten auf jeden Fall aussagekräftiger ist als eine rein quantitative Erfassung.

Da Enchytraeiden im Boden nur kleine Strecken zurücklegen können, sind sie auch zur Bewertung kleinflächiger Veränderungen geeignet (z.B. in den oft besonders belasteten Stammfußbereichen von Altbuchen). An solchen Sonderstandorten sind je nach Entfernung vom Stammfuß deutliche und spezifische Veränderungen der Dominanzen zu erkennen (Losse, Greven in Vorb.).

Enchytraeiden zählen offenbar zu den Bodentieren, die sich in besonderem Maße als Indikatoren für pH-Wert-Veränderungen und möglicherweise andere anthropogene Änderungen des Bodens anbieten.

Wir danken dem Gesamtverband des deutschen Steinkohlenbergbaus, Essen, für finanzielle Unterstützung.

Literatur

- ABRAHAMSEN G., 1972: Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia* 12: 26-82.
- ABRAHAMSEN G., HOVLAND J., HAGVAR S., 1978: Effects of artificial acid rain and liming on soil organisms and the decomposition of organic matter. In: (Ed. HUTCHINSON T.C., HAVAS M.): Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. New York/London (Parey): 341-362.
- BÄÄTH E., BERG B., LOHM U., LUNDGREN B., LUNDKVIST H., ROSSWALL T., SÖDERSTRÖM B., SOHLENIUS B., WIREN A., 1980: Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia* 20: 85-100.
- BALLACH H.-J., GREVEN H., WITTIG R., 1985: Biomonitoring in Waldgebieten Nordrhein-Westfalens. Überblick und erste Ergebnisse. *Staub - Reinhalt. Luft* 45: 567-573.
- BALLACH H.-J., ELLING W., GREVEN H., WITTIG R., 1986: Studies of biocoenosis, individual organisms and deposition rates in the Egge mountains, an area heavily affected by forest decline. In: (Ed. GEORGII H.V.): Deposition and interception of atmospheric substances in forest areas. Amsterdam (Reidel): 412-423.
- HUHTA V., 1984: Response of *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) to manipulation of pH and nutrient status in coniferous forest soil. *Pedobiologia* 27: 245-260.
- LUNDKVIST H., 1977: Effects of artificial acidification on the abundance of Enchytraeidae in a Scots pine forest in northern Sweden. *Oecologia* 35: 365-367.
- O'CONNOR F.B., 1955: Extraction of enchytraeid worms from a coniferous forest soil. *Nature* 175: 815-816.
- SCHOCH-BÖSKEN J., GREVEN H., 1987: Artenspektrum und Dominanzstruktur von Enchytraeiden einiger Buchen- und Fichtenwälder Nordrhein-Westfalens. *Verh. Ges. Ökol.* 16: 79-84.

Adresse Dr. J. Schoch-Bösken
 Prof. Dr. H. Greven
 II. Zool. Inst. Univ.
 Universitätsstr. 1
 D-4000 Düsseldorf

Untersuchungen zur Bleibelastung von Kleinsäugetern (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*, *Sorex araneus*) in urbanen und ruralen Gebieten

Marianne Demuth und Bruno Streit

Synopsis

Lead concentrations in liver and femurs of 188 rodent and insectivorous mammals (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*, *Sorex araneus*) were measured using a graphite furnace atomic absorption spectrometer for the analysis of solid materials. The animals were caught in two separate habitats: I. a large suburban mixed forest, adjoining a heavily-used highway; and II. a rural habitat with a seasonally-used nearby automobile racetrack. The species of the first habitat had significantly higher lead concentrations than those of the second habitat. In the two habitats, lead concentrations in femurs differed in the following order, with significant differences found in all cases except between the two *Apodemus* species in habitat II [median value, mg Pb/kg bone on a dry weight basis; in habitat I and II, respectively]: *S. araneus* (43.2, 2.9) *C. glareolus* (6.0, 0.7) *A. sylvaticus* (4.0, 0.4) *A. flavicollis* (2.4, 0.4). In habitat I, Pb concentrations in the liver differed in the following order: *C. glareolus* (2.9) *S. araneus* (1.6) *A. sylvaticus* (1.4) *A. flavicollis* (1.2); and in habitat II: *C. glareolus* (2.0) *A. sylvaticus* (0.4) and *S. araneus* (0.4) *A. flavicollis* (0.3). For the liver *C. glareolus* had the significantly highest lead concentrations with respect to the other species. Within habitat I, intraspecific comparisons were made resulting in the following: those *C. glareolus* and *A. flavicollis* individuals which lived within 30 m from the road had significantly higher femur lead concentrations than those which lived more than 500 m away from the road. There were no such differences for *A. sylvaticus* and *S. araneus*. In the case of liver, only *S. araneus* individuals that had lived within 30 m from the road had significantly higher lead concentrations than those which lived more than 500 m away from the road. In addition, those *C. glareolus* individuals which showed the highest liver Pb values in habitat II were caught directly at the edge of the automobile racetrack. Thus, environmental influences such as lead emissions from automobiles are important in determining lead concentrations as well as species specific and organspecific differences in accumulating lead, resource differences among habitats, and differences in metabolic rate.

Apodemus, bone, *Clethrionomys*, heavy metals, lead, liver, *Sorex*.

1. Einführung

Der anthropogene Pb-Eintrag in die Umwelt ist in den letzten Jahrzehnten um ein Vielfaches angestiegen, obwohl die Gesundheitsgefährdung von Organismen unumstritten ist (u.a. MERIAN 1984). Inzwischen liegen viele Messungen von Schwermetall-Konzentrationen in Pflanzen und Tieren vor. Freilebende Kleinsäuger finden in der Bundesrepublik Deutschland jedoch erst seit kurzer Zeit Interesse (LUBER 1985; MÜLLER 1987; KÜHNAST et al. 1987). Lediglich VAUK et al. (1979) untersuchten neben Vögeln auch einige Säuger auf ihre Schwermetallgehalte. In der vorliegenden Arbeit wird die Pb-Belastung einer carnivoren und dreier herbivorer Kleinsäugerarten aus verschiedenen Lebensräumen untersucht. Ein Teil der Tiere lebte an einer stark befahrenen Landstraße bzw. an einer Moto-Cross-Rennstrecke.

2. Material und Methode

Es wurden Leber und Knochen (Femur) von insgesamt 188 Kleinsäugetern auf Blei untersucht: 69 Rötelmäuse (*Clethrionomys glareolus*, *Arvicolidae*), 54 Waldmäuse (*Apodemus sylvaticus*), 45 Gelbhalsmäuse (*A. flavicollis*, *Muridae*) und 20 Waldspitzmäuse (*Sorex araneus*, *Soricidae*). Rötel- und Waldmaus erreichen im Freiland ein Höchstalter von etwa 12 Monaten, Gelbhals- und Waldspitzmaus von etwa 18 Monaten (GAFFREY 1961; NIETHAMMER, KRAPP 1978, 1981). Die Tiere wurden 1984 und 1985 an zwei Standorten gefangen:

- I. Frankfurter Stadtwald; zum einen bis 30 m und zum anderen über 500 m von einer Landstraße (25 000 Kfz/Tag) entfernt.
- II. Schlüchtern-Paradiesweiher, großstadtf fern, mit angrenzender Moto-Cross-Rennstrecke (unregelmäßige Benutzung während der Sommermonate) und Mülldeponie.

Die Säuger wurden biometrisch vermessen, die Organe zunächst tiefgefroren, schließlich getrocknet und gemörsert und mittels Feststoffanalyse an einem Atomabsorptionsspektrometer (SM 20, Fa. Grün) auf Pb untersucht. Alle eigenen Angaben sind auf Trockenmasse (TM) bezogen. Zum Vergleich von Literaturdaten wird auch die Angabe in Frischmasse (FM) verwendet. Sämtliche Stichprobengruppen wurden an Hand des U-Tests von Mann u. Whitney auf Signifikanz geprüft (SACHS 1984).

3. Ergebnisse

3.1 Knochen (Femur)

Die ermittelten Pb-Konzentrationen des Femurs lagen zwischen 0.21 und 99.93 ppm (auf TM bezogen). Wie aus der Abb. 1a hervorgeht, unterschieden sich die Pb-Konzentrationen der Kleinsäugerknochen zwischen den Untersuchungsgebieten und den verschiedenen Arten. Die Tiere des Gebietes I (Frankfurter Stadtwald) wiesen signifikant höhere Pb-Werte auf als die des Gebietes II (Schlüchtern-Paradiesweiher). Auch die Tiere, die im Gebiet I in über 500 m von der Landstraße entfernt gefangen wurden, hatten signifikant höhere Pb-Werte als die Tiere des Gebietes II.

Innerhalb der Arten hatten die Femuren der *S. araneus*-Individuen in beiden Untersuchungsgebieten mit Abstand die höchsten Pb-Konzentrationen; dann folgten *C. glareolus*, *A. sylvaticus* und *A. flavicollis*. Bis auf *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* im Gebiet II unterschieden sich alle Arten signifikant in der genannten Reihenfolge. Die *C. glareolus*- und *A. flavicollis*-Individuen, die im Frankfurter Stadtwald im Bereich der Landstraße (Entfernung bis 30 m) gefangen wurden, hatten signifikant höhere Pb-Konzentrationen im Femur als jene, die in über 500 m Entfernung lebten. Bei *A. sylvaticus* und *S. araneus* konnten hier keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden.

3.2 Leber

Die ermittelten Pb-Konzentrationen der Leber lagen zwischen 0.16 und 9.26 ppm (auf TM bezogen). Aus Abb. 1b wird ersichtlich, daß sich die Pb-Konzentrationen der Kleinsäuger-Leber ebenfalls zwischen den Untersuchungsgebieten und den verschiedenen Arten unterschieden. Die Tiere des Gebietes I zeigten signifikant höhere Pb-Werte als die des Gebietes II. Auch die Tiere, die im Gebiet I in über 500 m von der Landstraße entfernt gefangen wurden, hatten signifikant höhere Leber-Pb-Werte als die Tiere des Gebietes II. Im Falle der Leber hatte nicht mehr *S. araneus*, sondern *C. glareolus* die höchsten Pb-Konzentrationen. Sie waren signifikant höher als bei irgend einer anderen Art.

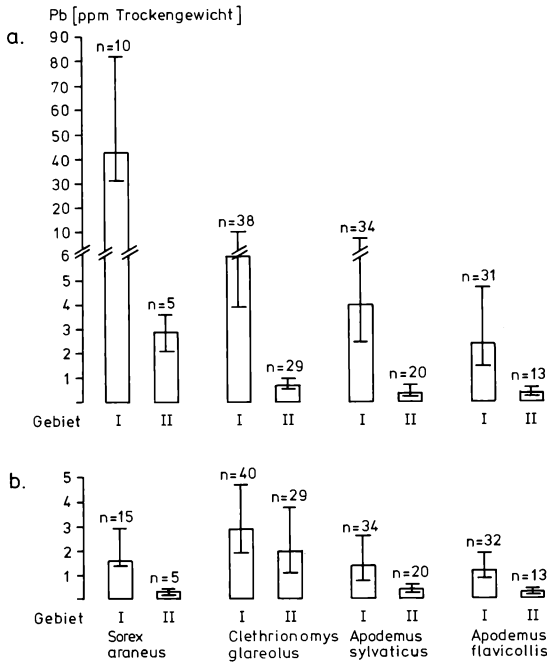


Abb. 1: a) Knochen (Femur), b) Leber.
 Pb-Konzentration [ppm; Trockengewicht] in Leber und Knochen (Femur) bei den untersuchten Kleinsäugern in den 2 Gebieten. Angegeben sind Median und Quartile.
 Abkürzungen: I = Frankfurter Stadtwald, II = Schlüchtern-Paradiesweiher.

Die *S. araneus*-Individuen, die im Gebiet I im Bereich der Landstraße (Entfernung bis 30 m) gefangen wurden, zeigten signifikant höhere Pb-Konzentrationen in der Leber als jene, die in über 500 m Entfernung lebten. Bei den drei Nagerarten wurden hier jedoch keine signifikanten Unterschiede festgestellt. Während im Gebiet I die Pb-Werte des Femurs stets höher als die der Leber waren, trat im Gebiet II Gegenläufiges auf. Die Femur-Pb-Konzentrationen der *S. araneus* lagen signifikant über den Leber-Pb-Konzentrationen; bei den beiden *Apodemus*-Arten waren die Pb-Konzentrationen der beiden Organe gleich hoch, und die Leber der *C. glareolus* hatte hier sogar signifikant höhere Pb-Werte als der Femur.

4. Diskussion

4.1 Artspezifische Pb-Belastung:

4.11 Pb-Gehalte im Knochen: Vergleich Spitzmäuse (*S. araneus*) und Nager (*C. glareolus*, *Apodemus spec.*)

Die Femuren der von uns untersuchten Spitzmäuse (*S. araneus*) wiesen in beiden Gebieten die mit Abstand höchsten Pb-Konzentrationen gegenüber den Nagern auf. CHMIEL u. HARRISON (1981) untersuchten ebenfalls verschiedene Organe von *S. araneus*, *A. sylvaticus* und *C. glareolus* auf ihren Pb-Gehalt: Die Knochen der Spitzmäuse hatten auch hier die höchsten Konzentrationen. DRESCHER-KADEN et al. (1978), die Spitzmäuse und Nager auf Pestizide untersuchten, nahmen an, daß die carnivore Lebensweise und

die höhere Stoffwechselrate der Spitzmäuse gegenüber den herbivoren Nagern die Ursache für die größeren Schadstoffanreicherungen sind. HUNTER et al. (1987), die die Nahrung von Spitzmäusen (*S. araneus*) und Nagern (*Microtus agrestis*, *A. sylvaticus*), sowie deren gesamtem Körper auf Kupfer und Blei untersuchten, fanden bei *S. araneus* jeweils die höchsten Schwermetallgehalte.

Wir konnten die Nahrung bzw. die Mageninhalte der Spitzmäuse und Nager bisher nicht auf ihren Pb-Gehalt untersuchen, doch wir nehmen ebenfalls an, daß die carnivore Lebensweise (höhere Trophiestufe) und größere Stoffwechselrate (u.a. VOGEL 1976) der Spitzmäuse gegenüber den Nagern die Ursache für die mit Abstand höchsten Pb-Konzentrationen im Knochen sind.

4.12 Pb-Gehalte in der Leber: Vergleich Spitzmäuse (*S. araneus*) und Nager (*C. glareolus*, *Apodemus* spec.)

Im Falle der Leber hatte nicht mehr *S. araneus*, sondern *C. glareolus* die höchsten Pb-Konzentrationen. Auch in der Literatur finden sich gegensätzliche Ergebnisse: Bei WILLIAMSON u. EVANS (1972) liegen die Leber-Pb-Werte der *S. araneus* nur geringfügig über jenen der *C. glareolus*. CHMIEL u. HARRISON (1981) geben für ihr Gebiet I folgende Reihenfolge an: *S. araneus* < *C. glareolus* < *A. sylvaticus*, für Gebiet II hingegen: *A. sylvaticus* < *S. araneus* (*C. g.* wurde hier nicht gefangen).

Während der Knochen (Hauptakkumulationsort für Pb) langfristige Pb-Kontaminationen widerspiegelt, gibt die Leber (Organ des mobilen Körperbleis) Aufschluß über momentane Pb-Belastungen. Die Leber-Pb-Werte sind daher starken Schwankungen unterworfen. Die Pb-Werte der Leber können sogar die des Knochens übertreffen, wie im Fall der von uns untersuchten *C. glareolus* im Gebiet II (vgl. Abb. 1a Knochen mit 1b Leber; zur Ursache s.u.: gebietsspezifische Pb-Belastung); das heißt, man kann nicht davon ausgehen, daß die Spitzmäuse auch im Falle der Leber die höchsten Pb-Konzentrationen gegenüber den Nagern aufweisen. Möglicherweise liegen hier auch artspezifische Unterschiede im Pb-Metabolismus vor, die in den gegenüber den restlichen Arten höheren Leber-Pb-Konzentrationen der von uns untersuchten *C. glareolus* zum Ausdruck kommen.

4.13 Pb-Gehalte im Knochen: Vergleich innerhalb der Nager (*C. glareolus*, *Apodemus* spec.)

Die Knochen-Pb-Werte von *C. glareolus* decken sich ebenfalls mit den Ergebnissen anderer Autoren, die in verschiedenen Organen von *C. glareolus* höhere Schwermetallkonzentrationen feststellten als in *Apodemus*-Arten (JEFFERIES, FRENCH 1972; WILLIAMSON, EVANS 1972; ROBERTS, JOHNSON 1978; LUBER 1985; MÜLLER 1987). Diese Unterschiede können wiederum auf das abweichende Nahrungsspektrum und die Lebensweise zurückzuführen sein. Während sich die *Apodemus*-Arten überwiegend von Samen ernähren, nimmt *C. glareolus* mehr grüne Pflanzenteile auf (NIETHAMMER, KRAPP 1978, 1981). Nach ERNST (1982) ist der Pb-Gehalt von Blüten und Samen im allgemeinen niedriger als der von grünen Pflanzenteilen. Zusätzlich könnte hier eine größere Kontamination der *C. glareolus* über die auf den Blättern abgesetzten Pb-Stäube vorliegen (relativ größere Oberfläche im Vergleich zu Samen; SUCHODOLLER 1967). Die meisten Mäusehöhlen der gefangenen *C. glareolus* führten 5-10 cm von jungen Laubbäumen entfernt in den Boden, also unmittelbar im Bereich der Wurzeln. Pflanzen halten den größten Teil des im Boden aufgenommenen Bleis im Wurzelwerk zurück (u.a. ERNST 1982). Sollte sich *C. glareolus* zu einem guten Teil auch von Wurzeln ernähren (wie von uns vermutet), würde sie auch dadurch mehr Pb aufnehmen als die übrigen Nager.

4.2 Gebietsspezifische Pb-Belastung

Obwohl die Pb-Konzentrationen des Femurs im allgemeinen höher als die der Leber sind, ist die Leber der *C. glareolus*-Individuen des Gebietes II sogar signifikant stärker belastet als der Femur (vgl. Abb. 1a Knochen mit 1b Leber). Betrachtet man die Leber-Pb-Werte der einzelnen Röteldmaus-Individuen, zeigt sich, daß die Tiere, die unmittelbar am Rande der Moto-Cross-Rennstrecke gefangen wurden, die höchsten Pb-Konzentrationen der Gesamttrangliste einnehmen. Zur Zeit der Fangaktivität in Schlüchtern herrschte große Trockenheit, und die Moto-Cross-Rennstrecke wurde häufig befahren. Hierbei wurde sehr viel Staub aufgewirbelt, der sich in der näheren Umgebung absetzte. Daher wird eine direkte Pb-Kontamination der Kleinsäuger und ihrer Nahrung durch Pb-haltigen Staub vermutet. Das Alter der Tiere konnten wir noch nicht prüfen; doch da im Herbst gefangen wurde, ist ein großer Anteil an Jungtieren zu erwarten. Handelt es sich bei den Röteldmäusen um Jungtiere der Saison, könnte dies die Erklärung für die hohen Pb-Konzentrationen der Leber (Organ des mobilen Körperbleis) mit gleichzeitig niedrigen Pb-Konzentrationen im Knochen (Hauptakkumulationsort für Pb) sein.

Unterschiede in der Schwermetallbelastung von Organismen aus urbanen und ländlichen Gebieten wurden vielfach untersucht. KÖTH (1983), BREITSCHWERDT (1984), FISCHER (1986) und NEUMANN (1986) analysierten Eier bzw. verschiedene Organe von Kohlmeisen (*Parus major*) u.a. auf Pb und verglichen speziell Frankfurter Stadtbiotope mit dem Gebiet Schlüchtern-Paradiesweiher. In allen Fällen wiesen die Proben aus Frankfurt signifikant höhere Pb-Konzentrationen auf als jene aus Schlüchtern. Diese Befunde decken sich also mit unseren Ergebnissen. Die höheren Schwermetallgehalte der Frankfurter Tiere entsprechen der allgemein stärkeren Schadstoffbelastung der Großstadt. Daß den Kraftfahrzeugen dabei eine große Bedeutung zukommt, beweisen unsere Ergebnisse. Die im Gebiet I bis 30 m von der Landstraße entfernt gefangenen *C. glareolus* und *A. flavicollis* bzw. *S. araneus* wiesen signifikant höhere Pb-Gehalte im Femur bzw. in der Leber auf als jene, die in über 500 m Entfernung lebten; die im Gebiet II unmittelbar am Rande der unregelmäßig benutzten Moto-Cross-Rennstrecke gefangenen *C. glareolus* wiesen die höchsten Leber-Pb-Werte der Gesamttrangliste des Gebietes auf.

4.3 Gesamtbeurteilung

Für die Bundesrepublik sind uns bisher nur drei Untersuchungen auf Pb-Konzentrationen in freilebenden Kleinsäufern bekannt (VAUK et al. 1979; LUBER 1985; MÜLLER 1987). Ein direkter Vergleich der Daten ist allerdings nur begrenzt möglich (die Unterschiede liegen u.a. im Probenaufschlußverfahren, in den Konzentrationsangaben, die auf FM oder TM basieren, in der Verwendung des arithmetischen Mittels oder des Medians). Lediglich MÜLLER (1987) führte wie wir Feststoffanalysen durch (Vorteile s. KURFÜRST 1982). JEFFERIES u. FRENCH (1972) berechneten den Wassergehalt der Leber von *Apodemus* und *Clethrionomys* und geben einen Faktor von etwa 3.5 an ($\text{ppm Pb FM} \times 3.5 = \text{ppm Pb TM}$). Im folgenden Literaturvergleich wurden Konzentrationsangaben entsprechend dieser Formel von FM in TM umgerechnet.

LUBER (1985) und MÜLLER (1987) untersuchten ebenfalls die Leber von *C. glareolus* auf Pb, und die Größenordnung ihrer Ergebnisse deckten sich etwa mit unseren. Zieht man allerdings die Probenmessungen des BUNDESGESUNDHEITSAMTES (1979) an Rinder- und Kalbslebern ($x = 0.28 \text{ ppm Pb FM} = 0.97 \text{ ppm Pb TM}$) bzw. Schweinelebern ($x = 0.15 \text{ ppm Pb FM} = 0.52 \text{ ppm Pb TM}$) und die daraus resultierenden Richtwerte (jeweils $0.8 \text{ ppm Pb Leber FM} = 2.8 \text{ ppm Pb TM}$) zum Vergleich heran, so ergibt sich, daß die Lebern der *C. glareolus* aus dem Gebiet I (Frankfurter Stadtwald) 3.7 mal stärker als die in der BRD

gehaltenen Rinder und Kälber und sogar 6.9 mal stärker als Schweine Pb-belastet sind. Selbst für das ländliche Gebiet II sind die Faktoren 2.6 bzw. 4.9. Im Gebiet I liegen 52.5% und im Gebiet II 31.0% der *C. glareolus*-Individuen mit ihren Leber-Pb-Werten über dem Richtwert.

HAPKE (1975) hält 10 ppm Pb TM in der Leber von Schlachttieren beweisend für eine Pb-Vergiftung. Dieser Wert wurde zwar nicht überschritten (der maximale Leber-Pb-Wert einer *C. glareolus* betrug 9.26 ppm), doch kann man in der vorliegenden Arbeit durchaus von einer Pb-Belastung der untersuchten Kleinsäuger sprechen. Als Hauptemittenten dürften die Kraftfahrzeuge gelten. Unter anderem auf Grund ihrer mittleren Akkumulationsraten von Pb, ihrer Abundanz und weiten Verbreitung halten wir die Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) für einen geeigneten Biomonitor (gemäß der Definition und weiteren Anforderungen an einen Biomonitor bei ELLENBERG 1982). Dies soll an anderer Stelle eingehender diskutiert werden (siehe auch LUBER 1985).

Wir danken jenen, die Marianne Demuth bei der Arbeit im Wald begleiteten. Unser Dank gilt außerdem R. Kissner für die Einführung in die Probenaufbereitung und Meßtechnik und M. Mort für ihre Hilfe bei der Übersetzung der Synopsis.

Literatur

- BREITSCHWERDT G., 1984: Die Kohlmeise als Biomonitor für die Schwermetallbelastung der Umwelt. Diplomarb. FB Biologie J.W.Goethe-Universität Frankfurt.
- BUNDESGESUNDHEITSAMT, 1979: Richtwerte '79 für Blei, Cadmium und Quecksilber in und auf Lebensmitteln. Bundesgesundheitsblatt 22: 282-283.
- CHMIEL K., HARRISON R.M., 1981: Lead content of small mammals at a roadside site in relation to the pathways of exposure. Sc. total Environ. 17: 145-154.
- DRESCHER-KADEN U., HUTTERER R., LEHMANN E. von, 1978: Rückstände von Organohalogen-Verbindungen in Kleinsäufern verschiedener Lebensweise im Rheinland. Decheniana 131: 266-273.
- ELLENBERG H., 1982: Was ist ein Bioindikator? Sind Vögel Bioindikatoren? Seevögel, Sonderband: 153-158.
- ERNST W.H.O., 1982: Schwermetallpflanzen. In: (Ed. KINZEL H.): Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Stuttgart (Ulmer): 472-506.
- FISCHER G., 1986: Blei- und Cadmiumkonzentrationen in Organen nestjunger Kohlmeisen (*Parus major*) in Abhängigkeit von Alter, Geschlecht und Biotop. Diplomarb. FB Biologie J.W.Goethe-Universität Frankfurt: 98 S.
- GAFFREY G., 1961: Merkmale der wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas. Leipzig (Akad. Verlagsges.)
- HAPKE H.J., 1975: Toxikologie für Veterinärmediziner. Stuttgart (Enke): 304.
- HUNTER B.A., JOHNSON M.S., THOMPSON D.J., 1987: Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. III. Small mammals. J. appl. Ecol. 24: 601-614.
- JEFFERIES D.J., FRENCH M.C., 1972: Lead concentrations in small mammals trapped on roadside verges and field sites. Environ. Poll. 3: 147-156.
- KÖTH T., 1983: Zum Eisen-, Blei- und Zinkgehalt in Eiern von Kohlmeisen (*Parus major*), Blaumeisen (*Parus caeruleus*) und Feldsperlingen (*Passer montanus*). Luscinia 45: 23-61.
- KÜHNAST O., HOFFMANN C., ZUNK B., 1987: Untersuchungen zur Cadmium-Belastung von drei Kleinsäugerarten eines Hafenschlickspülfeldes und einer Vergleichsfläche in Hamburg. Verh. Ges. Ökol. 16: 437-440.
- KURFÜRST U., 1982: Automatisierte Schwermetallanalyse mit der AAS, naßchemisch oder direkt aus dem Feststoff? Fachz. Lab. 26: 825-830.
- LUBER B., 1985: Toxische und essentielle Spurenelemente in Lebern und Mageninhalten einheimischer wildlebender Mäusearten. Diss. Fak. f. Biologie Univ. München: 100 S.
- MERIAN E. (Ed.), 1984: Metalle in der Umwelt. Verteilung, Analytik und biologische Relevanz. Weinheim (Verl. Chemie).

- MÜLLER K., 1987: Die Schwermetallbelastung der Kleinsäuger im Ökosystem der Oker (Ost-Niedersachsen). Diplomarb. TU Braunschweig: 151 S.
- NEUMANN V., 1986: Untersuchungen zur aktuellen Schwermetallbelastung am Blut von Kohlmeisen (*Parus major*). Diplomarb. FB Biologie J.W. Goethe-Universität Frankfurt: 92 S.
- NIETHAMMER J., KRAPP F. (Ed.), 1978: Handbuch der Säugetiere Europas, Bd.1., Wiesbaden Wiesbaden (Akad. Verlagsges.).
- NIETHAMMER J., KRAPP F. (Ed.), 1981: Handbuch der Säugetiere Europas, Bd.2/1., Wiesbaden (Akad. Verlagsges.).
- ROBERTS R.D., JOHNSON M.S., 1978: Lead contamination of small mammals from abandoned metalliferous mines. *Environ. Poll.* 15: 61-69.
- SACHS L., 1984: Angewandte Statistik. 6. Aufl. Berlin, Heidelberg (Springer).
- SUCHODOLLER A., 1967: Untersuchungen über den Bleigehalt von Pflanzen in der Nähe von Straßen und über die Aufnahme und Translokation von Blei durch Pflanzen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 77: 266-308.
- VAUK G., LOHSE H., ZUNK B., 1979: Untersuchungen zur Schwermetallbelastung Helgoländer Land- und Seevögel sowie einiger Säuger der Insel. *Veröff. Überseemus. Bremen E/2*: 3-25.
- VOCEL P., 1976: Energy consumption of European and African shrews. *Acta Theriol.* 21: 195-206.
- WILLIAMSON P., EVANS P.R., 1972: Lead: Levels in roadside invertebrates and small mammals. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 8: 280-288.

Adresse

M. Demuth
 Prof. Dr. B. Streit
 Zoologisches Institut Univ.
 Stessmayerstr. 70
 D-6000 Frankfurt

Fluoridbelastung von Böden, Vegetation und Bodentieren in der unmittelbaren Umgebung eines Emittenten

Jürgen Vogel, Richard F. Breimer und Johannes C.G. Ottow

Synopsis

Fluoride analyses (F_t = total F; F_w = water soluble F and F_{HCl} = HCl-extractable F) of different soils, vegetation samples and soil fauna (*Helix pomatia*, *Lumbricus* spp., arthropodes) in a locally polluted area (for nearly 65 years) clearly revealed an F-accumulation in top soil, vegetation and animals. Based on 1N HCl-extractable fluoride, two contamination zones around the emitting industry could be identified. In the calcareous soils, leaching of fluoride seems to be insignificant because of a strong immobilization as CaF_2 . A highly significant correlation between the F_{HCl} content of soils and *Lumbricus* spp. (with and without gut content) or *Helix pomatia* shells was found. Fluoride concentrations in washed leaves of *Hedera helix* and in decaying grass reached levels of 306 and 997 $\mu gF/g$ respectively. Saprophagous soil arthropods contained high fluoride levels, up to 732 $\mu gF/g$ in *Armadillidium vulgare*.

Arthropods, bio-accumulation, earthworms, fluoride, pollution, snails, soils, vegetation.

1. Einführung

Neben der Fluoridkontamination von Böden durch fluoridhaltige Phosphatdünger sowie aus der Luft (Verbrennung fossiler Energieträger) kommt vor allem der lokalen Fluoridkontamination (durch chemische und metallverarbeitende Industrie, Ziegeleien etc.) eine große Bedeutung zu, weil langfristige Belastungen des relativ toxischen Fluorids zu Bioakkumulationen führen oder es eventuell durch Auswaschung ins Grundwasser gelangen kann. Um langjährige Kontamination durch Fluoride beurteilen zu können, sind genaue Kenntnisse über deren Verhalten in Böden und pflanzlichen sowie tierischen Organismen von großer Bedeutung. Am Beispiel eines seit ca. 65 Jahren in der Fluorchemie ununterbrochen tätigen Unternehmens sollte untersucht werden, inwieweit die umliegenden Böden, die Vegetation und die Bodenfauna mit Fluoriden belastet wurden.

2. Material und Methoden

2.1 Böden und Probenahme

Als Untersuchungsobjekte wurden die Böden der Landschaft um das Werk Kali-Chemie AG in Bad Wimpfen am Neckar gewählt. Zur Erfassung der Fluoridkontamination wurden vom Emittenten ausgehend in regelmäßigen Abständen (ca. alle 500 m, alle vier Himmelsrichtungen) über 60 Probestellen ausgewählt. Die Bodenproben wurden mit dem Bohrstock gewonnen (Mischproben aus drei Einzelproben, 0-10 cm). Die Fauna wurde entweder direkt oder mit Bodenfallen (Lebendfallen) gesammelt, die Lumbriciden mit Formalin (0.5% auf 0.5 m²) an den gleichen Standorten ausgetrieben.

2.2 Analysen

Das Bodenmaterial wurde luftgetrocknet, gesiebt (2 mm) und die Fluoridkontamination in drei Fraktionen analysiert. Dazu wurde das Gesamt-Fluorid (F_t) nach HOPKINS (1977), das wasserlösliche Fluorid (F_w) nach POLOMSKI et al. (1982) und das säurelösliche Fluorid (1N HCl, F_{HCl}), verändert nach EYDE (1983), bestimmt. Ebenfalls nach EYDE (1983) wurden die Gehäuse der Schnecken analysiert. Zuvor wurde dazu die Columella entfernt und verworfen, da die erdigen Verunreinigungen darin nicht sicher zu entfernen waren. Die Vegetationsproben wurden ungewaschen und gewaschen (0.25% CDTA-Lösung und dest. Wasser, zur Entfernung äußerlicher Verunreinigungen) getrocknet (80 °C, 24 h). Auch die Tiere wurden vor dem Trocknen (60 °C, 72 h) mit 0.25% CDTA-Lösung und dest. Wasser gewaschen. Die trockenen Proben wurden gemahlen (Achatmörser) und eine Oxygenveraschung nach LEVAGGI et al. (1971) durchgeführt. Bei den Lumbriciden erfolgte zusätzlich eine Unterscheidung in Tiere mit und ohne Darminhalt. Dazu wurde der Darminhalt nach Sektion entfernt und das Körperinnere mit 0.25% CDTA-Lösung und dest. Wasser gespült. Alle Messungen der Fluoridkonzentrationen erfolgten mit einer ionensensitiven Elektrode (WTW F 500) und einem Ionometer (WTW PMX 2000). Die Fluoridgehalte beziehen sich auf die Trockensubstanz (TS) bzw. auf den getrockneten Boden (TB).

3. Ergebnisse

3.1 Fluoridbelastung in den Oberböden

Auf Grund der Fluoridgehalte in der säurelöslichen Fraktion lassen sich die Böden um das Werk in zwei deutlich abgegrenzte Belastungszonen aufteilen (Abb. 1). Die Analysen bestätigen, daß die Belastung in östlicher Richtung am weitesten fortgeschritten ist. Die untere Belastungsgrenze von 100 µg F_{HCl} /g TB ergibt sich aus der Variabilität der F_{HCl} -Werte unbelasteter Gebiete mit 65 ± 38 µg F_{HCl} /g (n = 60). Höchstwerte an F_t erreichen in Werksnähe 2547 bzw. 1541 µg F_{HCl} /g TB. Die wasserlöslichen Werte hierzu liegen bei 9.4 bzw. 141.9 µg F_{HCl} /g TB.

3.2 Fluoridbelastung der Vegetation.

Wenn natürliche Fluoridgehalte von 2-20 µgF/g in Pflanzen zugrundegelegt werden (WEINSTEIN 1977), dann läßt sich eine deutliche Fluoridaufnahme an Hand von Gras-

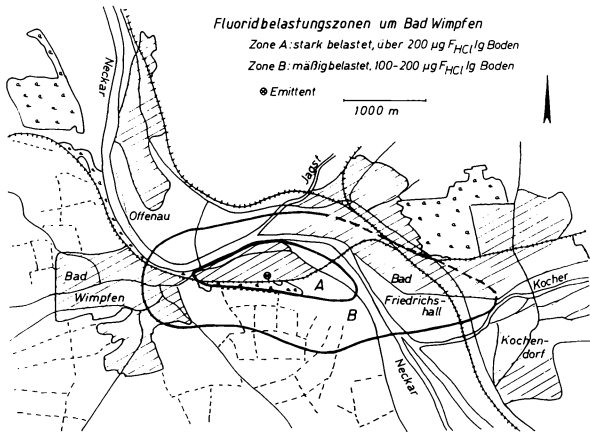


Abb. 1: Fluoridbelastungszonen der Oberböden (0-10 cm) um den Emittenten in Bad Wimpfen.

Mischproben in Werksnähe erkennen (Abb. 2). Diese F-Anreicherung ist offenbar in Waldstandorten relativ hoch und erreicht dort etwa das 20fache der natürlichen Werte (gewaschene Proben). Die Belastung nimmt mit zunehmender Entfernung vom Emittenten rasch ab und erreicht nach etwa 3 km in östlicher Richtung wieder normale Werte. Extreme Fluoridkonzentrationen konnten auch in anderen Vegetationsproben (z.B. abgestorbenes Gras, Laubstreu) in der stark belasteten Zone A nachgewiesen werden (Tab. 1).

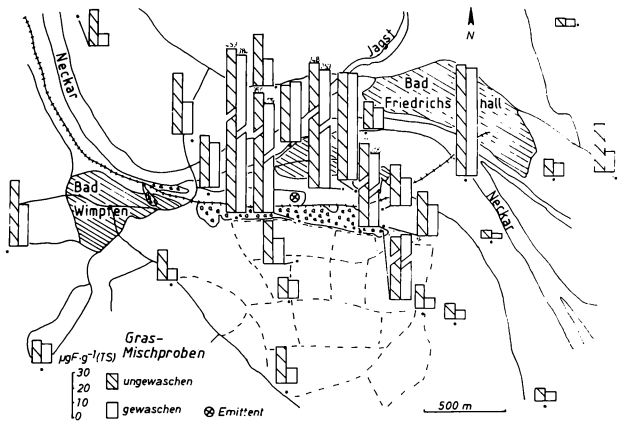


Abb. 2: Fluoridgehalte in ungewaschenen und gewaschenen Gras-Mischproben in unmittelbarer Nähe des Emittenten in Bad Wimpfen.
In µgF/g Trockensubstanz (TS).

Tab. 1: Fluoridgehalte der Vegetation (µgF/g TS, gewaschene Proben)

	stark belastet (Zone A)	unbelastet (Kontrolle)	Faktor der Anreicherung
'Laubstreu'	799.2 ± 76.3	27.0 ± 3.9	30
Gras	57.9 ± 1.0	1.0 ± 0.7	58
Gras (abgestorben)	997.8 ± 31.2	36.7 ± 2.7	27
<i>Taraxacum officinale</i> Blätter	125.5 ± 9.4	5.4 ± 3.4	23
<i>Sambucus nigra</i> Blätter	93.7 ± 5.7	7.0 ± 2.7	13
<i>Lamium galeobdolon</i> Sproß und Blätter	149.0 ± 2.0	14.1 ± 4.2	11
<i>Hedera helix</i> Blätter	306.0 ± 9.4	0.5 ± 0.0	612
<i>Picea spec.</i> Nadeln	27.0 ± 5.3	1.8 ± 0.0	15

3.3 Fluoridgehalte in *Helix pomatia* L.

Ein klares Bild der engumgrenzten, lokalen Fluoridbelastung ergeben die Fluoridgehalte in *Helix pomatia*-Gehäusen, in denen Anreicherungen bis zum Faktor 16 auftreten, wenn man von Grundgehalten von etwa 6.5 µgF/g TS ausgeht. Zugleich besteht eine hochsignifikante Korrelation ($r = 0.859$; $p \leq 0.001$) zwischen den Fluoridwerten in den Gehäusen (aus CaCO₃) und den 1N HCl-löslichen Fluoridkonzentrationen der Oberböden (Abb. 3). Dies bedeutet, daß Fluorid besonders in Kalkablagerungen immobilisiert (CaF₂) und somit akkumuliert werden kann.

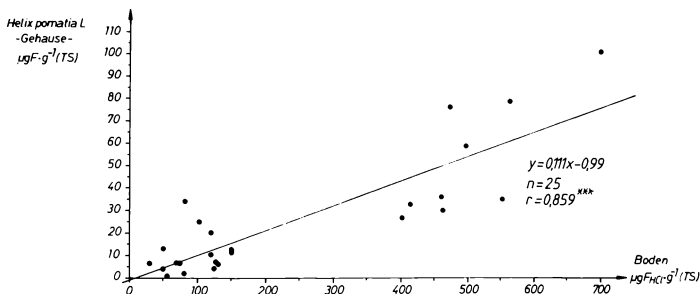


Abb. 3: Zusammenhang (Korrelation und Regression) zwischen den Fluoridgehalten in *Helix pomatia*-Gehäusen (y) und der säurelöslichen Fluoridfraktion der zugehörigen Böden (x).
In µgF/g Trockensubstanz (TS).

3.4 Fluoridgehalte in *Lumbricus* spp.

Eine hochsignifikante Korrelation ($r = 0.754$; $p \leq 0.001$) kann auch zwischen den F_t-Gehalten in *Lumbricus* spp. (ohne Darminhalt) und der 1N HCl-löslichen Fluoridfraktion der Böden nachgewiesen werden (Abb. 4). Signifikante Korrelationen treten auch zwischen den F_t-Gehalten in *Lumbricus* spp. (mit Darminhalt) und den drei Bodenfraktionen (F_t, F_w, F_{HCl}) auf, da hier der Boden mit in die Analysen eingeht. Bemerkenswert hoch liegen die F_t-Grundgehalte aus unbelasteten Gebieten. So konnten in Tieren mit Darminhalt noch

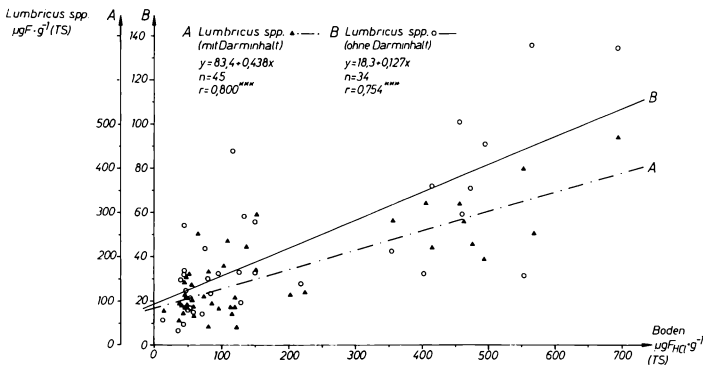


Abb. 4: Zusammenhang (Korrelation und Regression) zwischen den Fluoridgehalten in *Lumbricus* spp. mit Darminhalt (yA) und ohne Darminhalt (yB) und der säurelöslichen Fluoridfraktion der zugehörigen Böden (x).
In µgF/g Trockensubstanz (TS).

150 µgF/g festgestellt werden, während nach Entfernung des Darminhaltes die Grundgehalte bei 6.1 - 14.1 µgF/g liegen. Die Fluoridgehalte in *Lumbricus* spp. (ohne Darminhalt) aus der Zone A liegen mit max. 135 µgF/g deutlich über den Grundwerten und dürften eine Bioakkumulation bestätigen.

3.5 Fluoridgehalte in Arthropoden

In Tab. 2 sind einige Beispiele für Fluoridgehalte in Arthropoden-Imagines zusammengestellt. Danach haben Arthropoden aus der stark belasteten Zone A deutlich höhere Fluoridgehalte gegenüber Arthropoden aus unbelasteten Gebieten (Faktor 2-24). Auch ist die Fluorid-Akkumulation in saprophagen Arthropoden sowohl aus der stark belasteten Zone als auch aus unbelasteten Gebieten deutlich höher als in zoophagen Spezies.

Tab. 2: Fluoridgehalte in Arthropoden (µgF/g TS)

Art	stark belastet (Zone A)	unbelastet (Kontrolle)	Faktor der Anreicherung
<i>Nebria brevicollis</i>	61.8	5.3	12
<i>Abax parallelus</i>	26.7 ± 0.3	3.2 ± 1.5	12
<i>Litnobius</i> spec.	29.1	5.6	5
<i>Ligidum hypnorum</i>	345.5	141.6	2
<i>Porcellio scaber</i>	375.3 ± 13.9	60.0 ± 5.9	6
<i>Oniscus asellus</i>	466.4 ± 9.2		
<i>Armadillidium vulgare</i>	732.3	30.4 ± 3.0	24
<i>Folydesmus</i> spec.	523.2	187.5	3
<i>Cylindroiulus nitidus</i>	403.9 ± 20.6	45.5	9
<i>Cylindroiulus londinensis</i>	301.5 ± 31.5	138.5 ± 23.6	2

4. Diskussion

Für die Beurteilung einer langfristigen, lokalen Bodenbelastung mit Fluoriden ist nicht nur die Gesamtkonzentration, sondern vor allem auch die wasser- und säurelösliche Fluorid-Fraktion von Bedeutung, weil diese Fraktionen als mobil bzw. leicht mobilisierbar gelten können. Wie die Untersuchungen am Beispiel der Böden um Bad Wimpfen zeigen, stellen die wasserlöslichen Konzentrationen einen sehr geringen, die säurelöslichen Konzentrationen jedoch einen relativ hohen Anteil an den Gesamtgehalten der Fluoride. Ob die Gesamtgehalte (F_t) tatsächlich anthropogenen Ursprungs sind, ist schwer zu beantworten, da dazu die natürlichen Grundgehalte der betreffenden Böden bekannt sein müßten. Diese dürften für die Böden (Pararendzinen) aus Muschelkalk und Keuper im Bereich von etwa 500 mg/kg trockener Boden liegen. Der Gesamtgehalt (F_t) verringert sich in einigen Böden der Zone B (Löß-Parabraunerde, Brauner Auenboden) bis zu einer Tiefe von 2 m kaum, während dieser Teil in vergleichbaren Bodentypen der Zone A in einer Tiefe von ca. 1 m signifikant zurückgegangen ist (BREIMER et al. 1987). In den letztgenannten Böden besteht eine deutliche Parallelität zwischen dem Verhalten von F_t und F_{HCl} , was darauf hinweisen könnte, daß die Fluoridgehalte der Zone A zu etwa 50-60% anthropogenen Ursprungs sind. Somit dürfte die potentiell leicht mobilisierbare F_{HCl} -Fraktion in den Böden ein geeigneter Parameter für die Bewertung einer Kontamination darstellen, zumal diese Fraktion deutlich mit der Entfernung zum Emittenten korreliert ist.

Die F_{HCl} -Fraktion ist auch bei der Beurteilung für eine eventuelle Pflanzenverfügbarkeit des Fluorids von Bedeutung, weil die HCl-löslichen Fluoride im Wurzelbereich leicht aufgelöst werden könnten (H_2CO_3 -Bildung, Ausscheiden organischer Säuren). Daß Fluorid, vermutlich überwiegend über die Stomata (DRURY et al. 1980), jährlich in relativ hohen Konzentrationen aufgenommen wird, bestätigen die Gras- und Blattanalysen (Abb. 2, Tab. 1). Die gefundenen Werte (Tab. 1) liegen im kritischen Bereich, da bereits geringe Konzentrationen (ab ca. 20 $\mu gF/g$ TS) an Fluoriden in Pflanzen bei empfindlichen Arten wie Gladiolen, verschiedenen *Pinus*-Arten oder Mais zu Nekrosen führen können (WEINSTEIN 1977, DRURY et al. 1980). Bei *Picea*-Arten können schon 25 $\mu gF/g$ zu einer Reduzierung der Nettoassimilation und damit zur verminderten Wuchsleistung führen (BERGMANN 1983). Solche und ähnliche Werte werden aber in Werksnähe durchaus erreicht (Tab. 1).

Für die Beurteilung der Bioakkumulation von Fluoriden in Nahrungsketten dürften die Gehalte in Blättern und Streumaterial, das generell höhere Werte aufweist (vgl. auch FANGMEIER et al. 1986), sehr wichtig sein. Es wundert daher nicht, daß so hohe Fluoridgehalte ihren Niederschlag in saprophagen Vertretern der Bodenfauna finden. Gerade bei Isopoden und Diplopoden könnten hochbelastete Nahrungspartikel im Darmtrakt zu einer starken Akkumulation geführt haben (vgl. auch BUSE 1986). Eine zusätzliche Möglichkeit besteht in der Festlegung der aufgenommenen Fluoride in der mit Ca^{++} inkrustierten Kutikula dieser Arthropoden (WALTON 1987a).

Die hohe Affinität von Fluoriden zu Ca^{++} wird auch aus den Untersuchungen der Gehäuse von *Helix pomatia* deutlich. Das Gehäuse übernimmt die Funktion einer 'biologischen Senke' für Fluoride, welche dann als immobiles CaF_2 vorlägen. Gerade bei *Helix pomatia* sollte auch mit einer aktiven Anreicherung via Atmungskohlensäure - Fuß - Hämolymphe - Schale gerechnet werden, da die Aufnahme von Ca^{++} über diesen Weg schon nachgewiesen wurde (FRICK 1965). Der gleiche Mechanismus könnte auch die hohe Korrelation zwischen den F -Gehalten der Schalen und der säurelöslichen Fluoridfraktion der Böden erklären (Abb. 3).

Insgesamt wird die säurelösliche Fluoridfraktion (F_{HCl}) in Böden, neben ihrer hohen Aussagekraft über anthropogene Fluorid-Anreicherungen, zu einem wertvollen Indikator für einen möglichen Fluorid-Transfer und damit für eine potentielle Belastung der Bodenfauna. Auch rezente Untersuchungen von WALTON (1987a) weisen auf die sichere Voraussagbarkeit der Fluorid-Akkumulation in Isopoden auf Grund des säurelöslichen Fluorid-Gehaltes von Böden hin. Daß eine Fluorid-Aufnahme über den Verdauungstrakt stattfindet, bestätigen die Analysen bei den Lumbriciden. Hier liegen die für Prädatoren wie Vögel und Kleinsäuger relevanten F -Gehalte in Würmern mit Darminhalt deutlich über denen ohne Darminhalt (Abb. 4). Eine mögliche Anreicherung in den genannten Prädatoren dürfte in erster Linie über das Fluorid im Darmtrakt der Beute durch die Magensäure des Räubers erfolgen (SEEL, THOMSON 1984; WALTON 1987b).

Diese Untersuchungen werden mit Mitteln des Landes Baden-Württemberg (Projekt Wasser-Abfall-Boden PWAB Nr. 85006) gefördert. Wir danken Frau Astrid Schroff für ihre wertvolle technische Hilfe.

Literatur

- BERGMANN W. (Ed.), 1983: Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Entstehung und Diagnose. Stuttgart (Fischer): 614 S.
- BREIMER R.F., VOGEL J., OTTOW J.C.G., 1987: Fluorbelastung von Böden und Bodenfauna in Emittentennähe. Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 55: 481-486.

- BUSE A., 1986: Fluoride accumulation in invertebrates near an aluminium reduction plant in Wales. Environ. Pollut. A41: 199-217.
- DRURY J.S., ENSINGER J.T., HAMMONS A.S., HOLLEMAN J.W., LEWIS E.B., PRESTON E.L., SHRINER C.R., TOWILL L.E., 1980: Reviews of the environmental effects of pollutants: IX. Fluoride. Oak Ridge (ORNL): 440 p.
- EYDE B., 1983: Bestimmung von säurelöslichem Fluorid in Böden mit Hilfe einer ionen-selektiven Elektrode. Fresenius Z. Anal. Chem. 316: 299-310.
- FANGMEIER A., STEUBING L., GNITTKE J., 1986: Analyse der Schadstoffbelastung verschiedener Kompartimente eines Waldökosystems. Verh. Ges. Ökol. 14: 269-278.
- FRICK W., 1965: Der Kalziumstoffwechsel bei *Helix pomatia* unter dem Einfluß wechselnder Kohlen-säureatmosphären. Mitt. Zool. Mus. (Berlin) 41: 96-120.
- HOPKINS D.M., 1977: An improved ion-selective electrode method for the rapid determination of fluorine in rocks and soils. J. Res. U.S. Geol. Survey 5: 589-593.
- LEVAGGI D.A., OYUNG W., FELDSTEIN M., 1971: Microdetermination of fluoride in vegetation by oxygen bomb combustion and fluoride ion electrode analysis. J. Air Pollut. Control Assoc. 21: 277-279.
- POLOMSKI J., FLÜHLER H., BLASER P., 1982: Accumulation of airborne fluoride in soils. J. Environ. Qual. 11: 457-461.
- SEEL D.C., THOMSON A.G., 1984: Bone fluoride in predatory birds in the British isles. Environ. Poll. A36: 367-374.
- WALTON K.C., 1987a: Factors determining amounts of fluoride in woodlice *Oniscus asellus* and *Porcellio scaber*, litter and soil near an aluminium reduction plant. Environ. Poll. 46: 1-9.
- WALTON K.C., 1987b: Effects of treatment with sodium fluoride and subsequent starvation on fluoride content of earthworms. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 38: 163-170.
- WEINSTEIN L.H., 1977: Fluoride and plant life. J. Occup. Med. 19: 49-78.

Adresse

Dipl.-Biol. J. Vogel
 Prof. Dr. J.C.G. Ottow
 Inst. f. Mikrobiologie u. Landeskultur Univ.
 Senckenbergstr. 3
 D-6300 Gießen

Dipl.-Ing. agr. R.F. Breimer
 Inst. f. Bodenkunde u. Standortslehre
 Universität Hohenheim
 Emil-Wolff-Str. 27
 D-7000 Stuttgart 70

**Landschaftsinformationssystem:
Methodischer Beitrag zur Ökosystemforschung
am Beispiel von vier Schwerpunktforschungsräumen
in der Bundesrepublik Deutschland**

Kai Tobias, Reinhard Bachhuber und Michael Großmann

Synopsis

Geographic Information Systems (GIS) are being processed on a scale of 1:10 000 and 1:200 000 for four main research areas within the Federal Republic of Germany. In their relationally organized data bases they store a variety of spatial data concerning geology, soils, land using, emissions and climatic factors. Putting several single maps upon another enables every detail of the data sets as well as any combination of details to be picked out. A connection between these spatial data and a dynamic feedback model shall be a means to check the essential hypotheses concerning the development of the latest forest decline.

Ecosystem research, feedback model, forest decline, geographic information system, time maps.

1. Einführung

Trotz verstärkter Anstrengungen verschiedener Wissenschaftsdisziplinen konnten nach 7 Jahren intensiver Forschung die komplexen Ursachen der neuartigen Waldschäden nicht geklärt werden. Bund und Länder waren bei der Forschungsförderung darauf bedacht, Koordinierungsstellen einzurichten, um Parallelforschung zu vermeiden und die gewonnenen Erkenntnisse zusammenzufassen. Jedoch hat bisher eine Verknüpfung der vielfältigen Daten nur bedingt stattgefunden. Lediglich der Forschungsbeirat Waldschäden/Luftverunreinigungen hat eine interdisziplinäre Betrachtung der Waldschadenssituation an der Baumart Fichte in den verschiedenen Schwerpunktforschungsräumen der Bundesrepublik Deutschland vorgenommen und kommt zu dem Ergebnis, daß anthropogen bedingte Emissionen und Depositionen von Luftschadstoffen mit hoher Wahrscheinlichkeit zu den auf verschiedenen Standorten beobachteten Schäden geführt haben (FBW 1986, KFA 1986).

Um die verwirrende Vielfalt der von der Waldschadensforschung gewonnenen Daten und aufgestellten Ursachenhypothesen analysieren und bewerten zu können, eignen sich neue Methoden und Instrumente der Ökosystemforschung (DEUTSCHES NATIONALKOMITEE MAB 1983, HABER 1988). Mit Hilfe eines dynamischen Rückkoppelungsmodells können die verschiedenen Waldschadenshypothesen nachgezeichnet und auf Plausibilität hin überprüft werden sollen (LENZ, SCHALL 1989). Die für derartige Modellberechnungen benötigten Daten und Informationen werden flächenbezogen in einem Landschaftsinformationssystem aufbereitet (BACHHUBER 1987). Durch Anknüpfung des Modells an das Informationssystem (soft coupling) können dynamische Prozesse (Wachstum und Schädigung eines Fichtenwaldes) in ihrer räumlichen Ausprägung ('Zeitkarten') dargestellt werden.

2. Aufbau des Landschaftsinformationssystems

Für die vier Schwerpunktforschungsräume Nationalpark Berchtesgaden, Fichtelgebirge, Südschwarzwald und Hils werden in den Maßstäben 1:10 000 (Gebietsgröße ca. 40 km²) und 1:200 000 (Gebietsgröße ca. 6000 km²) computergestützte Landschaftsinformationssysteme erstellt, in denen eine Vielzahl verschiedener Daten in ihrer räumlichen Verteilung digital erfaßt und gespeichert werden. Die Gebietsauswahl erfolgte unter dem Gesichtspunkt, verschiedene Standortseigenschaften derjenigen Gebiete in der Bundesrepublik Deutschland zu berücksichtigen, in denen die neuartigen Waldschäden besonders massiv auftreten und in denen von verschiedenen Fachwissenschaftlern unterschiedliche Daten gewonnen wurden. Die in den einzelnen Gebieten aufzubereitenden Geometrien sind in Abb. 1 dargestellt. Neben topographischen Informationen werden Daten zu Geologie, Böden, aktueller Nutzung, klimatischen Parametern, Emission und Immission flächenscharf aufbereitet und können bei Bedarf abgefragt werden. Durch Überlagerung der erfaßten Geometrien kann auf jede Ausprägung im Gesamtdatensatz, aber auch auf Kombinationen von Merkmalen zurückgegriffen werden, wodurch eine hohe räumliche Differenzierung erreicht wird.

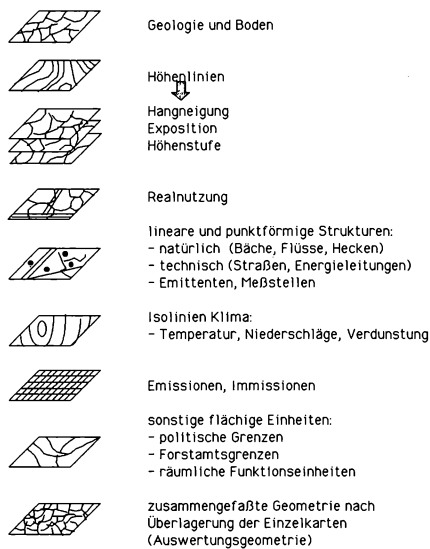


Abb. 1 Aufbau der geometrischen Informationsbasis.
Quelle: BACHHUBER (1987, verändert)

Neben diesen flächig ausgeprägten Merkmalen können auch Linien- und Punktinformationen (Straßen, Fließgewässer, Klima- und Immissionsmeßstationen) verarbeitet werden. Die Speicherung der Informationen erfolgt über eine relationale Datenbank, d.h. daß neben einer der Geometrie zugeordneten Merkmalsausprägung weitere Informationen zu diesem Merkmal gespeichert und bei Bedarf überlagernd ausgewertet werden können (SITTARD 1988).

Neben der Ausprägung 'Waldbestand' werden Daten über die Baumartenzusammensetzung dieses Waldes, seine Altersklassenverteilung, den Bestandeszuwachs sowie Angaben der Terrestrischen Waldschadensinventur aufgenommen (UBA 1986). Diese Informationen können auf Grund ihrer Verbindung mit der Merkmalsausprägung auch als themati-

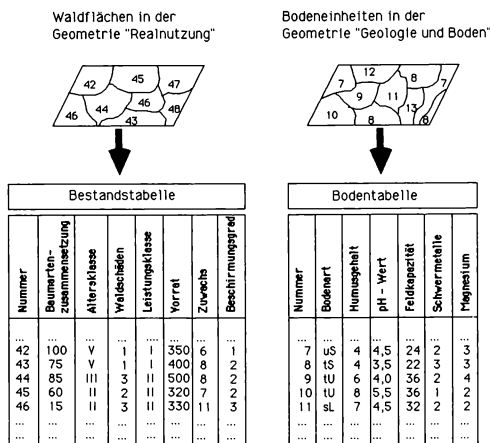


Abb. 2: Aufbau der relationalen Datenbank.

sche Karte ausgegeben werden, oder es können flächenstatistische Aussagen bezüglich verschiedener Merkmalsausprägungen gemacht werden (Abb. 2).

Mit einer sog. Bestandestabelle und einer Bodentabelle können somit die flächenscharf abgegrenzten Waldbestände und Bodeneinheiten näher charakterisiert werden. In die Bodentabelle werden Angaben über pH-Werte, Humusanteil, Bodenmächtigkeit und Nährstoffverfügbarkeit als Absolutwerte oder in Wertstufen aufgenommen. So wird die Feldkapazität in mm gespeichertem Niederschlag pro dm Boden und die Magnesium-Nachlieferung aus dem Boden in 5 Stufen angegeben, wobei Stufe 1 = geringe und Stufe 5 = hohe Nachlieferung bedeutet. Während die räumlich erfaßten Einheiten aus vorhandenen Karten entnommen wurden, werden die Werte der Boden- und Bestandestabelle in Zusammenarbeit mit Geologen, Bodenkundlern und den einzelnen Forstbehörden der Länder erarbeitet.

Zur Gewinnung topographischer Informationen werden die Höhenschichtlinien digitalisiert, d.h. computerlesbar gemacht. Anschließend werden unter Verwendung eines entsprechenden Programms die Hangneigungen und Expositionen automatisch ermittelt und müssen nicht mehr manuell ausgeschieden werden. Sie dienen u.a. zur Ermittlung des potentiellen Strahlungsgenusses (HEYNE 1969) und ermöglichen Aussagen über das Depositionsrisiko einzelner Flächen in Abhängigkeit der Windrichtungsverteilung. Die klimatischen Daten wurden den Klimaatlanten entnommen. Als Isolinien werden Angaben zu Temperatur, Niederschlägen, Verdunstung sowie die Anzahl der Tage mit Nebel aufgenommen, ebenso wie die von einigen Klimameßstationen vorhandenen Windrosen (DWD 1952; BAYERISCHE LANDESSTELLE FÜR GEWÄSSERKUNDE 1971; GOLCHERT 1981).

Zur Beschreibung der lufthygienischen Situation in den einzelnen Untersuchungsgebieten dienen Rasterdaten des Umweltbundesamtes (UBA 1986). Sie charakterisieren die Emissionen und Immissionen an Hand großer Rasterflächen, die ins Informationssystem aufgenommen werden. Die Straßen werden entsprechend ihrer Verkehrsmengen klassifiziert. Unter Verwendung einfacher Rechenverfahren können die von den Kraftfahrzeugen ausgehenden Emissionen ermittelt werden, so daß auch Aussagen hinsichtlich der Wirksamkeit emissionsmindernder Maßnahmen (Tempo 100, Katalysatorverwendung) möglich werden (MURL 1987). Mit Hilfe dieser für die Waldschadensforschung bisher umfassend-

sten Datenbasis können durch regionalstatistische interdisziplinäre Auswertungen diejenigen Parameter ermittelt werden, die die neuartigen Waldschäden beeinflussen (PUFF 1987).

3. Erstellung von 'Zeitkarten'

Die flächenbezogenen Datensätze dienen weiterhin als Grundlage für verschiedene Berechnungen mit einem dynamischen Rückkoppelungsmodell, mit dem die Wachstumsdynamik eines Fichtenbestandes in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Standortseigenheiten in den vier Testgebieten nachgezeichnet werden soll (LENZ, SCHALL 1989). Für eine derartige Anknüpfung des dynamischen Modells an das Landschaftsinformationssystem müssen die gespeicherten Daten teilweise aggregiert und zusammengefaßt werden. Während Angaben über die Jahresdurchschnittstemperatur oder die jährliche Niederschlagsmenge direkt aus der Merkmalsdatei des Informationssystems ins Modell einfließen, wird der potentielle Lichtgenuß der einzelnen Bestände in Abhängigkeit von der Geländemorphologie und der Anzahl der Nebeltage rechnerisch ermittelt und kann erst anschließend für entsprechende Modellberechnungen herangezogen werden.

Mit dem Modell sollen auch verschiedene Streßwirkungen wie die Beeinflussung der Nettoprimärproduktion (Bildung von Nadel-, Wurzel- und Holzbiomasse) durch Luftschadstoffe oder Veränderungen der Nährstoffaufnahme durch Versauerungsprozesse im Boden simuliert werden. Dazu gehen die im Landschaftsinformationssystem gespeicherten Daten über Immissionen und Depositionen verschiedener Schadstoffe sowie die Merkmalsausprägungen der Bodentabelle ins Modell ein.

Die im Modell berechneten Veränderungen des Bestandswachstums lassen sich in ihrer räumlichen Ausprägung in Form von 'Zeitkarten' ausgeben (GROSSMANN et al. 1984; DEUTSCHES NATIONALKOMITEE MAB 1984), in denen die Entwicklung der einzelnen Bestände für die nächsten Jahrzehnte in Abhängigkeit von den sie beeinflussenden Standort- und Streßfaktoren dargestellt sind. Auf diese Weise können durch die Verknüpfung der Daten aus dem Landschaftsinformationssystem mit dem dynamischen Modell unter Verwendung der regionalstatistischen Auswertungen die möglichen Ursachen und Folgewirkungen der neuartigen Waldschäden näher untersucht und die aktuellen Waldschadenshypothesen auf ihre Plausibilität hin überprüft werden. Weiterhin soll die aufbereitete sehr komplexe Datenbasis den Fachleuten vor Ort eine Überprüfung ihrer eigenen Hypothesen ermöglichen.

Literatur

- BACHHUBER R., 1987: Prüfung von Hypothesen zum Waldsterben mit Einsatz dynamischer Feedback-Modelle und flächenbezogener Bilanzierungsrechnung für vier Schwerpunktforschungsräume in der Bundesrepublik Deutschland. 1. Zwischenber. Jülich(KfA).
- BAYERISCHE LANDESSTELLE FÜR GEWÄSSERKUNDE, 1971: Karten der mittleren jährlichen Niederschlagshöhen und mittleren jährlichen Verdunstungshöhen für Bayern, M.: 1:500 000.
- DEUTSCHES NATIONALKOMITEE MAB (Ed.), 1983: Ziele, Fragestellungen und Methoden. MAB-Mitt. (Bonn) 16.
- DEUTSCHES NATIONALKOMITEE MAB (Ed.), 1984: Szenarien und Auswertungsbeispiele aus dem Testgebiet Jenner. 2. Aufl. MAB-Mitt. (Bonn) 17.
- DWD (DEUTSCHER WETTERDIENST), 1952: Klimaatlas von Bayern, M.: 1:1 000 000.
- FBW (FORSCHUNGSBEIRAT WALDSCHÄDEN/LUFTVERUNREINIGUNGEN), 1986. 2. Bericht vom Mai 1986. Mühlacker (Elser).

- GOLCHERT H.J., 1981: Mittlere monatliche Globalstrahlungsverteilungen in der Bundesrepublik Deutschland. Meteor. Rundsch. 34: 143-151.
- GROSSMANN W.D., SCHALLER J., SITTARD M., 1984: "Zeitkarten": eine neue Methodik zum Test von Hypothesen und Gegenmaßnahmen bei Waldschäden, Allg. Forstzeitschr. 39(34): 837-842.
- HABER W., 1988: MAB-Projekt 6: Ökosystemforschung Berchtesgaden. Zwischenbericht der Projektleitung. Berlin (Umweltbundesamt).
- HEYNE H., 1969: Diagramme zur Bestimmung der extraterrestrischen Hangbestrahlung. Mitt. Inst. f. Geophysik u. Meteor. Univ. Köln 10.
- KFA-JÜLICH, 1986: Waldschäden, Ursachenforschung in der Bundesrepublik Deutschland und den Vereinigten Staaten von Amerika. Köln (Kopp).
- LENZ R., SCHALL P., (1989): Darstellung der waldschadensrelevanten Systembeziehungen in Waldökosystemen als Grundlage einer Hypothesensimulation. Verh. Ges. Ökol. 17: 633-641.
- MURL (MINISTER FÜR UMWELT, RAUMORDNUNG UND LANDWIRTSCHAFT DES LANDES NORDRHEIN-WESTFALEN), 1987: Luft-Reinhalteplan Ruhrgebiet Mitte, 1. Fortschreibung 1987-1991.
- PUFF H., 1987: Waldschadensinterpretation und Auswertung der Ergebnisse mit dem Geographischen Informationssystem im Testgebiet Jenner. Ökosystemforschung Berchtesgaden. Diplomarb. FH Weihenstephan (Fachrichtung Landespflege).
- SITTARD M., 1988: Projektinformationssystem - Das Datenmodell und seine Anwendung. In: HABER W., 1988: MAB-Projekt 6: Ökosystemforschung Berchtesgaden. Zwischenbericht der Projektleitung. Berlin (Umweltbundesamt): 88-111.
- UBA (Umweltbundesamt), 1986: Daten zur Umwelt 1986/87. Berlin (Schmidt).

Adresse

K. Tobias
 Lehrstuhl für Landschaftsökologie der TU-München-Weihenstephan
 Hohenbachener Str. 19-21
 D-8050 Freising 12

R. Bachhuber / M. Großmann
 Fa. ESRI
 (Gesellschaft für Systemforschung und Umweltplanung GmbH)
 Ringstr. 5
 D-8051 Kranzberg

Darstellung waldschadensrelevanter Ökosystembeziehungen als Grundlage von dynamischen Modellen und Hypothesensimulationen am Beispiel der Stickstoffhypothese

Roman Lenz, Peter Schall

Synopsis

Putting together the hypotheses concerning the new forest decline, which are known at present, leads to the conclusion that ecosystem relationships are increasingly taken into consideration and that, in addition, some common lines of effect can be found. Moreover, the intensive research on forest decline during the past few years has made an essential contribution to better knowledge of forest ecosystems. In order to point out the ecosystem relationships with regard to the specific region, the specific symptoms of forest decline and to the time, combinations of geographical information system (GIS) and dynamic feedback models are suitable methods. On this basis a simulation of the above-mentioned hypotheses can be obtained. If the results are compared with the existing forest decline, the relevance of the known hypotheses can be clarified. The example of nitrogen-magnesium interactions, including leaching from needles, shows the consequences for spruce stocks and thus preliminary simulation results as far as the essential part of the so-called nitrogen hypothesis is concerned.

Dynamic feedback model, ecosystem, forest decline, geographic information system, simulation.

1. Problemstellung

Im Rahmen eines derzeit laufenden Forschungsvorhabens sollen Methoden und Verfahren zur Simulation und Darstellung flächen- und zeitpunktbezogener Entwicklungen der 'neuartigen Waldschäden' in Fichtenbeständen erarbeitet werden. Die derzeitigen Waldschadenshypothesen bilden dabei Vorgaben in der Gewichtung von Wechselbeziehungen. Die Arbeitsmittel sind ein geographisches Informationssystem und dynamische Modelle, die in 4 Schwerpunktforschungsräumen Deutschlands (Berchtesgadener Alpen, Fichtelgebirge, Südschwarzwald und Südniedersächsisches Bergland) Anwendung finden.

Die Ergebnisse der Simulation werden dann als hypothesenabhängige Waldschadenskarten mit den kartierten realen Waldschäden verglichen. Dies verdeutlicht deren jeweilige Relevanz in verschiedenen Regionen und zeigt sowohl hypothesenabhängige Auswirkungen als auch Auswirkungen anzunehmender Gegenmaßnahmen flächen- und zeitpunktbezogen auf (vgl. TOBIAS et al. 1989).

Als besonders wichtige Teilbereiche dieses Gesamtprojekts stellen sich die waldschadensrelevanten Ökosystembeziehungen als Grundlage von dynamischen Modellen und Hypothesensimulationen dar. Auch wenn diese Beziehungen nur unvollständig geklärt sind, existieren zahlreiche Forschungsergebnisse, die eine vertiefte Erkenntnis ermöglichen. Derzeit mehren sich z.B. Untersuchungsergebnisse zu einer möglichen Belastung der Waldökosysteme durch Stickstoff bei gleichzeitigem Mg- (oder auch K-) Mangel (vgl. z.B. GLATZEL et al. 1987).

2. Material und Methoden

Der methodische Rahmen wurde am Lehrstuhl für Landschaftsökologie der TU München in Zusammenarbeit mit dem Systemanalytiker Großmann entwickelt (vgl. SCHALLER, SPANDAU 1987). Dabei wird mit einer Karten- und Datenbasis gearbeitet, die in einem Geographischen Informationssystem gespeichert ist und im wesentlichen thematische Karten zu den Bereichen Relief, Landnutzung (=Bestand), Boden, Klima und Luftchemie enthält. Diese Daten wurden aus einer Fülle verschiedener Quellen - vom Forschungsergebnis eines Waldschadensprojekts bis zu Revierbuchangaben - fragestellungsbezogen erhoben, wie auch bereits bei der Testgebietsauswahl Schwerpunktforschungsräume der Waldschadensforschung herausgegriffen wurden, um eine möglichst gute Datenbasis zu erhalten.

Die zweite Betrachtungsebene ist die der Systemzusammenhänge im Zeitverlauf, also die dynamische Ebene, deren methodisches Instrumentarium Rückkopplungsmodelle darstellen. Derzeit wird sowohl die mögliche Verwendung eines Fichtenmodells nach BOSSEL (1986) als auch das "collapse"- Modell von Großmann (in: UNESCO 1984) getestet. Ebenso müssen fragestellungsbezogene Verknüpfungswege der fachlichen Informationen zu Eingangsgrößen (Anknüpfungsvariablen) in ein Modell entwickelt werden. Aus der dritten Ebene, der sogenannten strategischen Ebene, können in Form von Szenarien Vorgaben einfließen, z.B. veränderte Emissionssituationen. Die Waldschadenshypothesen mit ihrer jeweiligen Auswahl und Gewichtung von Zusammenhängen sind dabei auf der dynamischen Ebene anzusiedeln.

3. Waldschadenshypothesen

Seit den ersten Beobachtungen der neuartigen Waldschäden wurden Hypothesen aufgestellt, die dieses Phänomen zu erklären versuchten. Insgesamt haben sich dabei die ersten Aussagen früherer Jahre, z.B. des FBW (1984), daß es *den* Waldschaden und *die* Schadensursache nicht gibt, sondern daß es sich um eine Art Komplexerkrankung der Bäume oder gar um eine Destabilisierung gesamter Waldökosysteme handelt, an der Luftschadstoffe maßgeblich beteiligt sind, verfestigt (FBW 1986, ULRICH 1987).

Cowling, Krahel-Urban und Schimansky stellten im Auftrag des BMFT 1986 sechs Haupthypothesen zusammen. Davon können in einem ersten Ansatz zur Simulation ausgewählt werden (vgl. KFA Jülich 1986):

- Die Bodenversauerungshypothese von Ulrich u.a.,
- die komplexe Hochlagenerkrankung von Prinz, Zöttl, Rehfuess und
- die Stickstoffhypothese von Schulze u.a.

Überlagert man nun diese von den Autoren ursprünglich einzeln schematisierten Schädigungsabläufe (vgl. Abb. 1), zeigen sich einige gemeinsame Hypothesenstränge, insbesondere der Weg von einer Störung der Nährstoff- und Wasseraufnahme zum entsprechenden Mangel an Mg, Ca und K bis zu Blattschädigungen und Blattverlust. Auch fällt bei genauerer Betrachtung auf, daß sich diese Hypothesen gut ergänzen und insgesamt fast alle wesentlichen Einflußfaktoren auf einen Baum berücksichtigen. Diese Hypothesendarstellung zeigt allerdings nur einen Ökosystemausschnitt mit einer Gewichtung waldschadensrelevanter Beziehungen und nicht die dem Ökosystem zugrunde liegende Struktur und dessen Produktionsökologie.

4. Ökosystembetrachtung

Abb. 2 zeigt ein stark verändertes allgemeines Schema der Beziehungen in einem terrestrischen Ökosystem (nach ELLENBERG et al. 1986). Die schraffiert markierten Komponenten werden über gebietsbezogene Datensätze aufbereitet und finden über themenbezogene Verknüpfungswege als aggregierte Größen Eingang in den Bereich der eigentlichen dynamischen Modellierung. Dieser stellt im wesentlichen das Kompartiment der Primärproduktion dar, wobei im folgenden lediglich Fichtenbestände berücksichtigt werden.

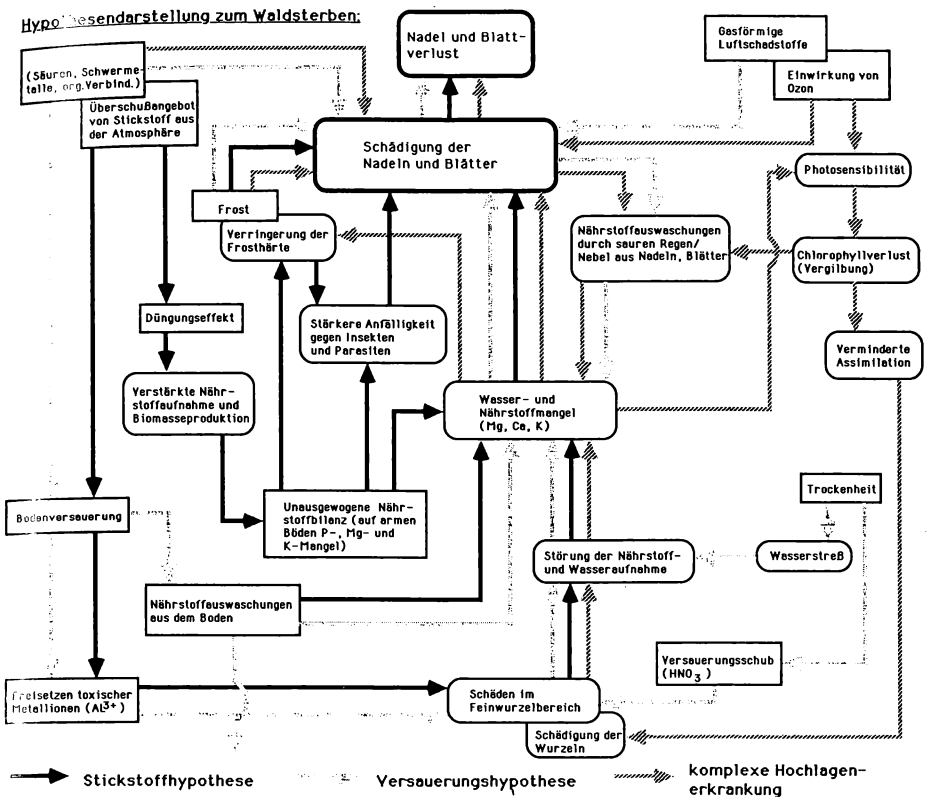


Abb. 1: Hypothesendarstellung zum Waldsterben. Quelle: BMFT (1986, verändert)

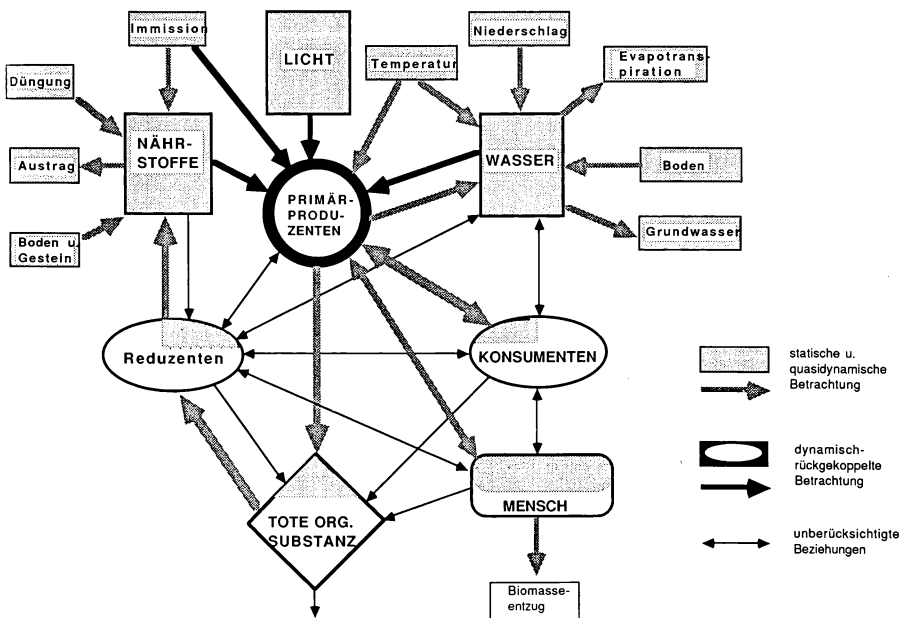


Abb. 2: Ökosystemkompartimente und -beziehungen: Datenbereiche und ihre Bearbeitungsmethoden.

Kennzeichnung von Daten und Bearbeitungsmethoden auf der Grundlage einer Ökosystemdarstellung nach ELLENBERG et al. (1986).

Vernachlässigt wird dabei zum Großteil die Rolle der Reduzenten und Konsumenten (teilschraffiert), da hierfür zu wenig flächenübertragbare Informationen vorhanden sind. Dies ist sicherlich ein Manko, wenn man bedenkt, daß in Waldökosystemen Nährstofffreisetzungen aus organischem Material, z.B. beim Stickstoff, Wachstum und Vitalität entscheidend beeinflussen.

Ein wesentlicher Teil der Hypothesenstränge ist an den Grenzflächen des Baums und/oder in ihm selbst angesiedelt. Viele der schädigenden Einflußfaktoren wirken direkt auf die Nettophotosyntheseleistung oder auf die Atmung. Ebenso können Assimilate für Feinwurzelregenerationen oder Reparaturprozesse anderer Art benötigt werden. Hieraus wird deutlich, daß für eine hypothesenabhängige Abbildung der Waldschäden das System 'Baum' und insbesondere dessen Assimilat- und Mineralstoffhaushalt sinnvollerweise in den Mittelpunkt einer Simulation gestellt werden muß.

Vielsprechend ist hierzu das von BOSSEL (1986) veröffentlichte und sehr gut dokumentierte 'SPRUCE-Modell', das um die fehlenden hypothesenbezogenen Bereiche zu erweitern war, soweit diese Hypothesenstränge dynamisch formulierbar und durch neue Untersuchungsergebnisse in Funktionen übersetzbar sind. Dieses Modell betrachtet den Einzelbaum, der eine Durchschnittsfichte unterschiedlichen Alters darstellt, wobei sich die Modellparameter auf Flächen beziehen, also z.B. Biomasse in t/ha.

5. Verknüpfungswege von Daten zum Modell

In Abb. 3 sind Verknüpfungswege gebietsbezogener Daten, die Formulierung der beabsichtigten Anknüpfung und die wesentlichen Modellbestandteile enthalten. Von links nach rechts werden dabei aus Karten- und Datensätzen der Bereiche Luftschadstoffe, Klima, Landnutzung und Boden, Verknüpfungen mit z.B. orographischen Informationen oder bereits aggregierten Daten (z.B. Gebietswasserhaushalt) vorgenommen, um sie als solche entweder weiter zu verarbeiten oder als Kontrolldatensatz (z.B. Nährstoffungleichgewicht) von Simulationsergebnissen zu halten. Ein kritischer Punkt dabei ist die Definition der Anknüpfungsvariablen. Hier sind Faktoren und Funktionen quantifiziert, die auf Erkenntnissen und Annahmen insbesondere der Forschergruppen basieren, die die zu betrachtenden Hypothesen formuliert haben; für die Bodensauerungshypothese z.B. ULRICH et al. (1984).

In der Spalte 'Anknüpfung mit' finden sich also die den 3 Hypothesen entsprechenden Einflußgrößen wie 'Nadelbiomassesteigerung durch N', Frostschädigung u.a.. Diese knüpfen nach der jeweiligen gebietsbezogenen Risikoabschätzung an den Kohlenstoff- und Magnesiumhaushalt im Modell an. Gibt man die jeweiligen Startwerte wie Biomasse, Nadeljahrgänge, Magnesium-Nadelgehalte und natürliche Standortfaktoren vor, so können Veränderungen der Haushaltsgrößen und der Biomassekompartimente im Zeitverlauf errechnet werden.

Abb. 4 zeigt als konkretisierten Ausschnitt aus dem vorigen Verknüpfungsschema die Vorgehensweise für die Simulation eines Hypothesenstranges der Stickstoffhypothese. Der hier abgebildete Modellteil ist vereinfacht und zeigt lediglich einen Ausschnitt aus dem Gesamtmodell. Im Fachbereich Boden werden für die jeweiligen Bodeneinheiten der Testgebiete Bodentabellen erstellt. Für den Bearbeitungsmaßstab 1:10000 finden dabei forstliche Standortkarten und Ergebnisse dortiger Bodenuntersuchungen Verwendung. Für das Magnesium können aus diesen Bodenkennwerten potentielle Nährstoffversorgungsstufen abgeleitet werden, die unter Berücksichtigung des derzeitigen Bodenzustandes, insbesondere des Puffervermögens, zusammen mit Angaben z.B. zum Bodenwasser-

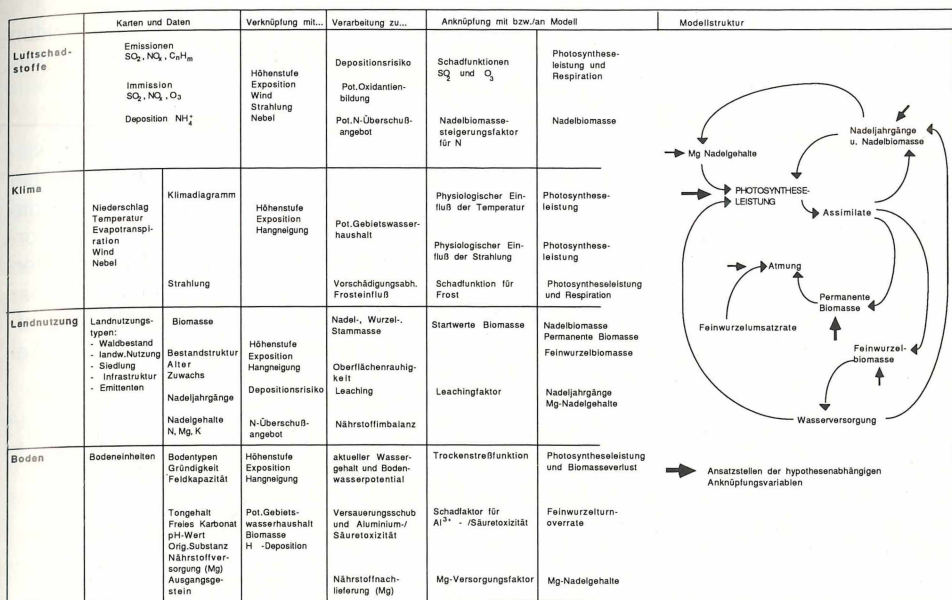


Abb. 3: Verknüpfungsweg von Karten und Datensätzen mit dem dynamischen Rückkopplungsmodell.

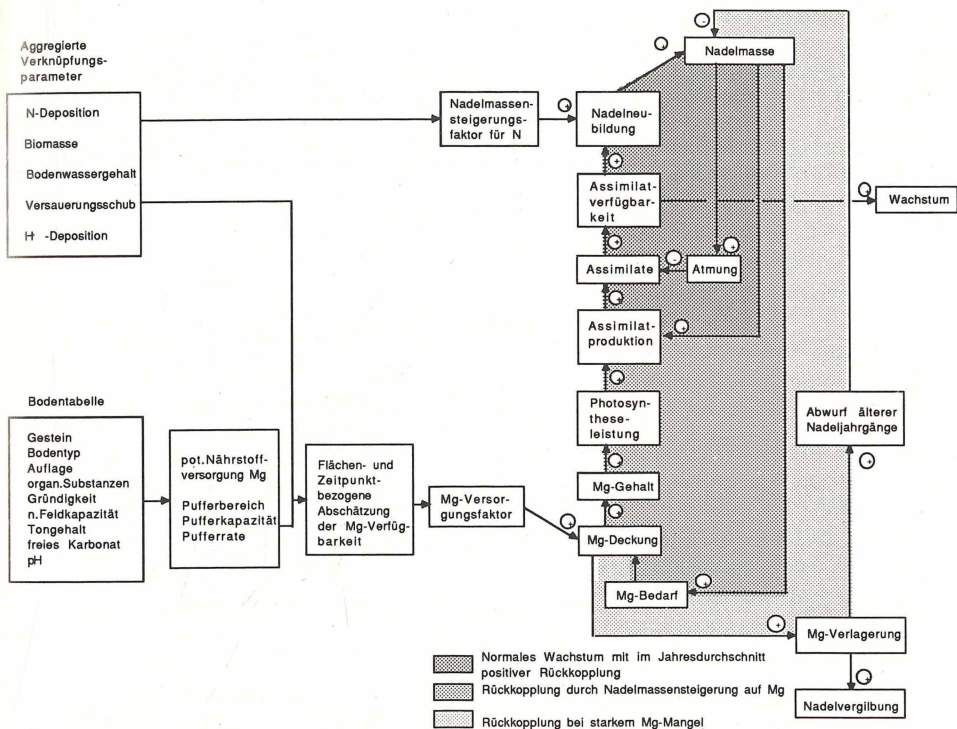


Abb. 4: Verknüpfungsweg und Modellteil des Hypothesenstranges N-Düngungseffekt/Mg-Mangel.

haushalt und zum Säureeintrag, als flächen- und zeitpunktbezogene Mg-Verfügbarkeiten abgeschätzt und eventuell durch vorliegende Meßwerte untermauert werden. Als Mg-Versorgungsfaktor geht diese Information dann in das Modell ein.

Prinzipiell ist diese Teilmodellstruktur so aufgebaut, daß die im Jahresdurchschnitt positive Rückkopplung der normal zunehmenden Nadelmasse die Photosyntheseleistung (bei ausreichender Mg-Versorgung) erhöht und damit sowohl das Baumwachstum als auch die Nadelneubildung steigert (hell schraffierter Bereich). Wird bei gleichbleibender Mg-Versorgung die zusätzliche Rückkopplung einer N-bedingten Nadelmassensteigerung auf den Mg-Bedarf in Gang gesetzt, können bereits Mg-mangelbedingte Einschränkungen der Photosyntheseleistung mit Verlusten älterer Nadeljahrgänge entstehen (dunkler schraffiert). Erneut negativ verstärken kann dies eine sehr geringe Mg-Nachlieferung (dunkel schraffiert).

Dem vorgestellten Teilmodell liegen Funktionen zugrunde, von denen als wesentliche genannt seien:

- Der Mg-Gehalt der Nadeln erhöht in einer Logarithmusfunktion die Photosyntheseleistung (vgl. LANGE et al. 1986).
- Der Neuaustrieb wird möglichst gut mit Mg versorgt, wobei Mg-Transfer aus älteren Nadeljahrgängen in Abhängigkeit von deren Mg-Konzentration stattfindet.
- Die 'Zwangsernährung' durch Stickstoff erhöht nur die neuzubildende Nadelmasse, ohne die Photosyntheseleistung zu verändern. Dies gilt allerdings nur für ältere Fichten (nach MITSCHERLICH 1975 in SCHMIDT-VOGT 1986).
- Als ausreichender Mg-Nadelgehalt wird 1g/kg TS vom Baum angestrebt (vgl. LANGE et al. 1986), wobei auch höhere Gehalte zu finden sind (vgl. FBW 1986).
- Vergilbungen finden stufenlos von 600 mg Mg/kg TS der Nadeln = 0 % Vergilbung bis 100 mg Mg/kg TS = 100 % Vergilbung statt. Nadeln mit 100 mg Mg und weniger werden abgeworfen (vgl. FBW 1986, LANGE et al. 1986).

6. Ergebnisse der Simulation

Die Simulation erfolgt nach den Prinzipien von 'System Dynamics' (FORRESTER 1972) mit dem Simulator 'Dysys' (BOSEL et al. 1985).

Abb. 5 zeigt einen Normallauf einer Fichte vom Alter 80 bis 90 Jahre. Der unter normalen Wachstumsbedingungen benötigte Mg-Bedarf kann ausreichend gedeckt werden (Mg-Nachlieferung 14 kg/ha · a). Hier wie in den folgenden Läufen beträgt die Auswaschung 100%, das heißt, die ausgewaschenen Mg-Mengen entsprechen dem durchschnittlichen Nadelgehalt eines Nadeljahrganges pro Jahr (nach SCHULZE 1986 für ca. 100 Nebelergebnisse im Fichtelgebirge). Das Wachstum von Biomasse und Laubmasse ist normal, ebenso bleibt der Mg-Gehalt hoch und Vergilbungen treten nicht auf.

Der zweite Lauf (Abb.6) zeigt bei einer kritischen Mg-Versorgung folgende Unterschiede zu Lauf 1 (Abb. 5): Biomasse und Laubmasse werden in den ersten Jahren leicht reduziert und pendeln sich auf niedrigerem Niveau ein. Der Mg-Gehalt der Nadeln sinkt auf etwa 0.5 g /kg TS, bleibt aber innerhalb der 10 Jahre ziemlich stabil. Der Vergilbungsanteil pendelt sich auf ca. 20 % ein.

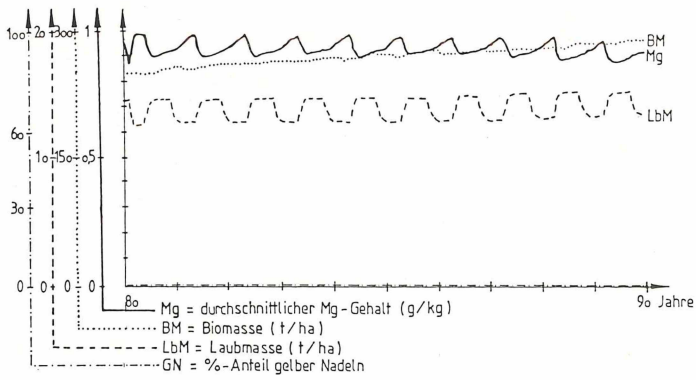


Abb. 5 Hypothesensimulation mit dem erweiterten Fichtenmodell nach BOSSEL (1986) bei ausreichender Mg-Versorgung.

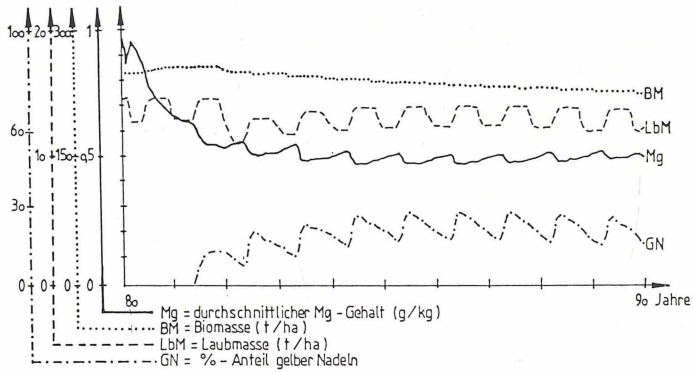


Abb. 6: Hypothesensimulation bei kritischer Mg-Versorgung.

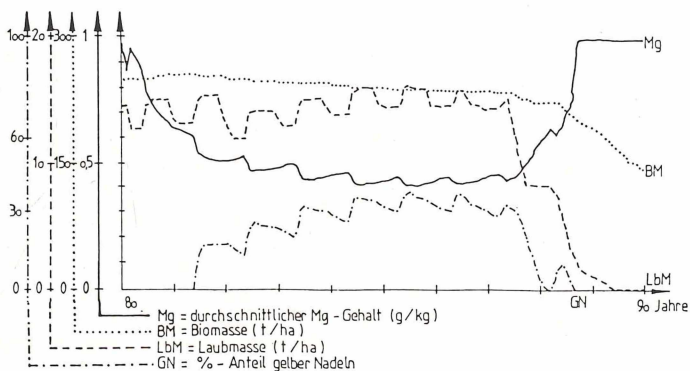


Abb. 7: Hypothesensimulation bei kritischer Mg-Versorgung und 'N-Zwangsernährung'.

Der dritte Lauf (Abb.7) zeigt ebenfalls bei kritischer Mg-Versorgung den Einfluß einer 'Stickstoffdüngung': nach sechs Jahren leicht steigender Laubmassenbildung erfolgt innerhalb von 3 Jahren der Zusammenbruch. Dieser geht einher mit sinkenden Mg-Gehalten auf unter 0,5 g/ kg TS, die nach Nadelabwürfen zwar nochmals ansteigen, aber offensichtlich kann infolge fehlender Laubmasse eine ausreichende Assimilatproduktion nicht mehr gewährleistet werden. Die Vergilbung liegt bei durchschnittlich 35 %. In sicherlich noch etwas begrenztem Maße ist das erweiterte Modell also auch in der Lage, die N/Mg-Beziehungen im Baum plausibel zu simulieren.

7. Diskussion

Die vorgestellte Methode auf der Basis eines in drei Ebenen hierarchisierten Instrumentariums am Beispiel *einer* Waldschadenshypothese, der sog. Stickstoffhypothese, kann hier lediglich den Weg skizzieren, wie eine Kombination aus Raum (geographisches Informationssystem) und Zeit (dynamisches Rückkopplungsmodell) für diese Fragestellung auf einem sich ständig erweiternden Kenntnisstand möglich ist. Diese Vorgehensweise ermöglicht prinzipiell eine Abschätzung des Erklärungswertes von Ursachenhypothesen, die zusammen mit der Bestimmung des Wahrheitsgehaltes aus den mosaikartig auf verschiedenen Organisationsebenen vorhandenen kausalanalytisch erarbeiteten Erkenntnissen eine empirische Bewertungsmöglichkeit der sehr komplexen Waldschadenshypothesen ergibt. Insgesamt sind hierzu langfristige und intensive Forschungsanstrengungen notwendig. Dieses Ziel bedeutet im Rahmen des Forschungsvorhabens folgende Schwerpunktsetzung:

- Weitere Modellläufe insbesondere mit verschiedenen Datensätzen aus den jeweiligen Testregionen, um das Modellverhalten zu validieren (eine echte empirische Validierung ist nicht für alle Modellparameter möglich). Gegebenenfalls müssen daraufhin noch Veränderungen im Modell vorgenommen werden.
- In den jeweiligen Bereichen Luftschadstoffe, Klima, Landnutzung und Boden müssen jetzt die bislang nur skizzierten Schadfunktionen bzw. -faktoren festgelegt werden.
- Im GIS werden gleichartige Flächen zusammengefaßt, um über diesen die Hypothesensimulation durchzuführen und als errechnete Schadenskarten für einzelne Zeitpunkte wieder abzubilden (vgl. GROSSMANN et al. 1984).
- Der Vergleich errechneter Schadenskarten mit der Realität verdeutlicht die jeweilige Relevanz verschiedener Hypothesen und bietet Ansätze sowohl für flächenbezogene Maßnahmen als auch für weitere waldökosystembezogene Forschungsanstrengungen.

Dem BMFT für die finanzielle Unterstützung und den freien Mitarbeitern in den Bereichen Boden (C. Bosch), Geologie (E. Langenscheid), Physiologie (P. Dohmen) sowie den Projektmitarbeitern selbst für ihre Anregungen und ihre Diskussionsbereitschaft sei herzlich gedankt.

Literatur

- BOSSEL H., METZLER W., SCHAEFER H. (Ed.), 1985: Dynamik des Waldsterbens - Mathematisches Modell und Computersimulation. Berlin (Springer): 276 S.
- BOSSEL H., 1986: Dynamics of forest dieback: Systems analysis and Simulation. Ecol. Modelling 34: 259-288.

- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung - Ergebnisse des Solingprojekts 1966 1986. Stuttgart (Ulmer): 507 S.
- FORRESTER I.W., 1972: Grundzüge einer Systemtheorie. Wiesbaden (Gabler).
- FBW (Forschungsbeirat Waldschäden/Luftverunreinigungen), 1984: 1. Bericht (Dez. 1984). Mühlacker (K. Elstner).
- FBW, 1986: 2. Bericht (Mai 1986). Mühlacker (K. Elstner): 229 S.
- GROSSMANN W.D., SCHALLER J., SITTARD M., 1984: "Zeitkarten": Eine neue Methodik zum Test von Hypothesen und Gegenmaßnahmen bei Waldschäden. Allg. Forstzeitschr. (34): 837-842.
- GLATZEL G., KAZDA M., GRILL O., HALBWACHS G., KATZENSTEINER K., 1987: Ernährungsstörungen bei Fichte als Komplexwirkung von Nadel Schäden und erhöhte Stickstoffdeposition - ein Wirkungsmechanismus des Waldsterbens? Allg. Forst-Jagdzeitung (5/6): 91-97.
- KFA (Kernforschungsanlage Jülich ,Ed.), 1986: Waldschäden. Ursachenforschung in der Bundesrepublik Deutschland und den Vereinigten Staaten von Amerika. Köln (Kopp): 137 S.
- LANG E., GEBEL I., ZELLNER H., SCHRAMMEL P., 1986: Photosynthesekapazität und Magnesiumgehalte verschiedener Nadeljahrgänge bei der Fichte in Waldschadensgebieten des Fichtelgebirges. Ber. Jül. Spez. 369: 127-147.
- MITTSCHERLICH G., 1975: Wald, Wachstum und Umwelt. Bd. 3. Frankfurt a.M. (Sauerländer): 352 S.
- SCHALLER J., SPANDAU L., 1987: MAB-Projekt 6: Der Einfluß des Menschen auf Hochgebirgsökosysteme. Verh. Ges. Ökol. 15: 35-47.
- SCHMIDT-VOGT H., 1986: Die Fichte. Bd. II/1 Hamburg/Berlin (Parey): 562 S.
- SCHULZE E.-D., 1986: Die Wirkung sekundärer Luftschadstoffe im Regen und im Nebel. Ber. Jül. Spez. 369: 382-390.
- TOBIAS K., BACHHUBER R., GROSSMANN M., 1989: Landschaftsinformationssystem: Methodischer Beitrag zur Ökosystemforschung am Beispiel von vier Schwerpunktforstungsräumen in der Bundesrepublik Deutschland. Verh. Ges. Ökol. 17: 627-631.
- ULRICH B., MEIWES K.J., KÖNIG N., KHANNA P.K., 1984: Untersuchungsverfahren und Kriterien zur Bewertung der Versauerung und ihrer Folgen in Waldböden. Forst- Holzwirt 39: 278-286.
- ULRICH B., 1987: Stability, elasticity, and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance. In: (Ed. SCHULZE E.-D., ZWÖLFER H.): Potentials and limitations of ecosystem analysis. Ecol. Stud. 61: 11-49.
- UNESCO, 1984: Man and the biosphere program. Ökosystemforschung Berchtesgaden. MAB-Mitt. 17.

Adresse

Dipl.-Agrarbiol. R. Lenz
 Dipl.-Ing. P. Schall
 Lehrstuhl für Landschaftsökologie TU München
 D-8050 Freising 12

Struktur und Funktion von Hecken in tierökologischer Sicht

Helmut Zwölfer und Dirk-Heinrich Stechmann

Synopsis

This contribution analyses structure and functions of hedgerows for animals. Hedgerows are a man-made type of vegetation that constitutes an intermediate stage in succession. They are dominated by a high diversity of shrub species and provide predictable and diverse resources for animals. Faunal exchanges between hedges and their environment (e.g. migrations of aphidophagous species) are facilitated by the particular geometry of hedgerows. The fauna of hedgerows is the result of an accumulation process and it comprises a relatively high proportion of generalists and ubiquitous species. There exist logarithmic relationships between species richness of hedgerow herbivores and the number of shrub species. Hedges are impuls-driven ecological systems: primary production starts in April/May and leads to a peak of secondary production (herbivores) in late May and June, which is followed by a pronounced tertiary production (entomophages) in late June and July. Folivorous insects consume between 15 and 40% of the leaf biomass; Thus, their resource utilization is much higher than in most forest ecosystems. Certain phytophagous and entomophagous insect species in hedges are typical 'equilibrium species' which are stabilized at density levels far below the carrying capacity of the system. The fauna of hedgerows offers an opportunity to study species interactions such as exploitative and interference competition and density-dependent predation.

Entomophagous insects, fauna, hedgerow, phytophagous insects, population density, resource utilization.

1. Einführung

Ziel dieses Beitrages ist es, Feldhecken als ökologische Systeme offener Landschaften so zu charakterisieren, daß für die Tierwelt wesentliche Eigenschaften deutlich werden. Angesichts der außerordentlichen Tierartenvielfalt in Hecken - TISCHLER (1980) nennt für Wallhecken Nordwestdeutschlands eine Artenzahl von 1800 - müssen wir uns dabei auf ausgewählte Tiergruppen beschränken.

Ein Wegbereiter tierökologischer Forschung an Hecken war Prof. Dr. Wolfgang Tischler in Kiel, dem diese Tagung gewidmet ist. Seine grundlegenden Untersuchungen in Schleswig-Holstein (TISCHLER 1948, 1950, 1951, 1958) sind noch immer wesentlich für das Verständnis der Heckenfauna. Sehr wichtig sind weiterhin die englischen Untersuchungen von Pollard und seinen Mitarbeitern (POLLARD 1968, 1971; POLLARD et al. 1977). Eine Fülle von in Nordfrankreich erarbeiteten tierökologischen Daten sind in dem Werk "Les Bocages" (LEFREUVRE et al. 1976) zusammengefaßt. ROTTER u. KNEITZ (1977), BORCHERT (1980) und TISCHLER (1980) geben jeweils einen Überblick über die reichhaltige Literatur, die sich mit zoologisch-faunistischen Aspekten von Feldhecken befaßt.

Unsere hier gegebene Darstellung benützt diese und weitere Literatur, sie stützt sich aber naturgemäß vor allem auf die bei ZWÖLFER et al. (1984) zusammengefaßten Untersuchungen des 'Bayreuther Heckenprojektes'. Diese Untersuchungen beziehen sich vorwiegend auf die in Süddeutschland in Muschelkalk-, Keuper- und Trias-Landschaften weitver-

breiteten Hecken der *Rhamno-Cornetum*-Assoziation und der *Prunus spinosa-Prunetalia*-Gesellschaft (REIF, 1983; SCHULZE, REIF 1984).

Hecken sind ursprünglich vom Menschen gepflanzt bzw. als an Feldgrenzen, Lesesteinwällen oder Böschungen spontan auftretende Strauchvegetation geduldet worden. Erhalten werden sie durch ein in bestimmten Zeitabständen erfolgendes Zurückschneiden bzw. 'auf Stock setzen'. Daraus ergeben sich die in tierökologischer Sicht wesentlichen Merkmale:

- Hecken sind eine anthropogen entstandene und durch die Einwirkung des Menschen erhaltene Vegetationsform.
- Hecken stellen ein mehr oder minder stabil gehaltenes, mittleres Sukzessionsstadium dar, in dem die Strauchschicht vorherrscht.
- Hecken sind eine bandförmige Vegetationsform, die mit großer Oberfläche an offenes Gelände angrenzt.
- Hecken werden vom Menschen nicht oder nur in sehr geringem Grad genutzt.

Im folgenden soll ein Überblick gegeben werden, wie sich diese Merkmale der Hecke auf die Tierwelt auswirken.

2. Hecken als junge, anthropogen geprägte Vegetationsform

2.1 Herkunft und Zusammensetzung der Fauna

Da Hecken keine natürliche, eigenständige Vegetationsform, sondern - evolutionsökologisch gesehen - einen sehr jungen, anthropogen bestimmten Vegetationstyp darstellen, gibt es keine autochthone Heckenfauna. Die Tierwelt der Hecken stellt, wie etwa TISCHLER (1980) ausführt, eine Akkumulation von Faunenelementen dar, die ursprünglich an andere Vegetationsformen (Wald, Waldränder, Waldlichtungen, Flußufer, Steppe) gebunden waren. Dabei wechselt, je nach der geographischen Lage der Hecken und der untersuchten Tiergruppen, das Gewicht der einzelnen Anteile. Als Beispiele seien hier die im Bayreuther Raum untersuchte Schneckenfauna (FUCHS 1987) (Abb. 1) und Wanzenfauna (ZWÖLFER 1984) (Abb. 2) gebracht.

Das Fehlen von ausgeprägten, autochthonen Tierarten der Hecke bedeutet nicht, daß im Bereich der Hecke keine evolutiven Anpassungsvorgänge stattfinden. Es gibt Hinweise, daß auch in dem jungen ökologischen System Hecke Mikroevolutionsprozesse ablaufen, die zur Entstehung von Kleinarten bei Heckengehölzen - etwa in den Gattungen *Rubus*, *Crataegus* oder *Rosa* (REIF 1983) - geführt haben. Ebenfalls in diesem Zusammenhang sind bestimmte Arten und Wirtsrassen der in Hecken lebenden Gespinnstmotten-Gattung *Yponomeuta* zu sehen, für die MENKEN (1981) eine sympatrische Speziation bzw. derzeit sich im Heckenbereich abspielende populationsgenetische Differenzierungsvorgänge diskutiert.

Der besondere Charakter von Feldhecken als nicht-natürlicher Vegetationsform dürfte dafür verantwortlich sein, daß die Heckenfauna durch einen relativ hohen Anteil von 'Generalisten', d.h. von nicht eng habitat- oder nahrungsspezialisierten Tierarten gekennzeichnet ist. Dies betrifft insbesondere neu gepflanzte Hecken, wie SCHÄFER (1987) im Verlauf ihrer eingehenden faunistischen Bestandsaufnahme in Baden-Württemberg feststel-

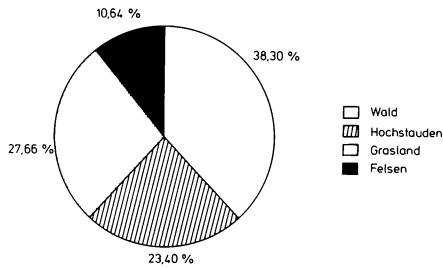


Abb. 1: Ursprungshabitate der Schneckenfauna oberfränkischer Hecken
Nach Daten von FUCHS 1987.

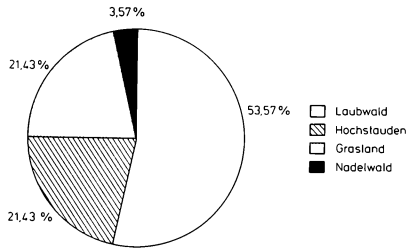


Abb. 2: Ursprungshabitate der Wanzenfauna oberfränkischer Hecken.
Nach Daten von ZWÖLFER 1984.

len konnte. Ubiquistische Tierarten überwogen in der Fauna solcher Hecken deutlich den Anteil der Wald - und Feldelemente. Bei unseren Untersuchungen von Hecken im Bayreuther Umland ergab sich ein Vorherrschen von ökologischen Generalisten etwa für die Vogelfauna (HEUSINGER 1984), für phytophage Insekten und ganz besonders für Entomophagengruppen wie Coccinelliden, Anthocoriden, Miriden, Chrysopiden oder Syrphiden, bei denen eine Reihe von Arten als 'mobile Breitbandprädatoren' von Feldhecken in das Umland ein - und von dort wieder in Hecken zurückwandern (STECHMANN 1982; ZWÖLFER, STECHMANN 1986). Als Beispiel für den hohen Anteil von Generalisten in der Heckenfauna der Phytophagen wird in Abb. 3 ein Vergleich zwischen der Schmetterlingsfauna der Wildrosen in Hecken (ZWÖLFER et al. 1984) und der Schmetterlingsfauna von Disteln (Unterfamilie *Cynaroideae*, Familie Asteraceen) (Untersuchungsergebnisse im Rahmen des SFB 137 an der Universität Bayreuth) gebracht. Bei den Wildrosenlepidopteren der Hecke (74 Arten) überwiegen eindeutig polyphage Formen (an mehreren Pflan-

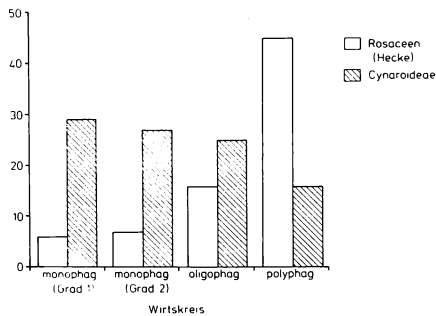


Abb. 3: Vergleich der Wirtsspezifität der Schmetterlingsfauna von Heckengehölzen (Rosaceen) und Disteln.
Erläuterungen im Text.

zenfamilien auftretend), bei den 'Distelschmetterlingen' (97 Arten) herrscht dagegen Monophagie 1. Grades (nur an einer oder wenigen nah verwandten Wirtsarten) und 2. Grades (an einer Wirtsgattung) vor.

2.2 Einfluß des Heckenalters

Für die Heckenfauna kann das Alter einer Hecke eine bedeutende Rolle spielen. So konnte BAUER (1984) zeigen, daß in isolierten Hecken, deren Alter unter 10 Jahre lag, die Weißdornfauna relativ artenarm ist, und daß die Phytophagendichte an Wildrosen mit zunehmendem Alter der Hecke zunimmt (Neupflanzungen, 8- und 15jährige Flurbereinigungshecken, über 20 Jahre bestehende Althecken). Zu ähnlichen Ergebnissen kam SCHÄFER (1987) bei ihren Untersuchungen in Baden-Württemberg. Neu angelegte Hecken (2-5 Jahre alt) zeigten im Vergleich mit 'alten' Hecken (*Prunus spinosa*-*Ligustrum*-Assoziation) eine weniger stabile Artenzusammensetzung der Fauna, einen geringeren Artenreichtum der Arthropoden und eine geringere Abundanz der Entomophagen.

Aus England sind Hecken bekannt, deren Alter tief ins Mittelalter zurückreicht. So ist die 'sussex hedge' nach STREETER u. RICHARDSON (1982) zwischen 1086 und 1220 entstanden. Möglicherweise gehen einige englische Hecken sogar auf die Bronze- und frühe Eisenzeit zurück (POLLARD et al. 1977). CAMERON et al. (1980) untersuchten bei datierbaren Hecken die Schneckenfauna und fanden einen Zusammenhang zwischen der Artenzahl von Schnecken in Hecken und dem Alter der Hecken (Hecken des 20. Jahrh.: 0 bis 2 Schneckenarten; Hecken aus dem 16. bis 19. Jahrh.: 5.4 bis 6.8 Schneckenarten; Hecken aus dem 11. bis 16. Jahrh.: 7 bis 9.9 Schneckenarten). Die in ihrem Verbreitungsbild konservativen Gehäuseschnecken sind in England auch als Hilfsmittel für die Bestimmung der Herkunft von Hecken benutzt worden: Hecken, die sich aus Waldresten entwickelt haben, weisen eine reichere Schneckenfauna - mit Indikatorarten wie *Discus rotundatus* (Müller) - auf als im offenen Gelände neugepflanzte Hecken (CAMERON et al. 1980).

3. Hecken als stabil gehaltenes intermediäres Sukzessionsstadium

3.1 Gehölzartenreichtum

In Mitteleuropa ist ein Großteil der Bodenfläche landwirtschaftlich genutzt, d.h. künstlich in einem ökologischen Unreifezustand gehalten. Ein weiterer bedeutender Anteil ist mit Wald bestockt und befindet sich damit in einem späten Sukzessionsstadium. Feldhecken nehmen hier ein ökologisch bedeutsames Zwischenstadium ein: im Gegensatz zum Wald fehlt ihnen weitgehend die Baumschicht und damit der Konkurrenzdruck der Bäume. Es können sich strauchartige Gehölze mit jeweils unterschiedlichen Wettbewerbsstrategien in großer Artenzahl entwickeln: Im Bayreuther Umland fanden SCHULZE u. REIF (1984) im Heckenbereich 80-100 verschiedene Gehölzarten, also einen wesentlich höheren Artenreichtum als im mitteleuropäischen Wald.

Die hohe Gehölzartenzahl in Hecken ist bedeutsam für die faunistische Vielfalt, die mit der Gehölzartenzahl der Hecke ansteigt. Eine für Kleinschmetterlinge, Blattwespen, Bockkäfer, Rüsselkäfer, Wanzen und Blattläuse durchgeführte Literaturanalyse (ZWÖLFER et al. 1984) ergab die in Tab. 1 und Abb. 4 wiedergegebene Beziehung zwischen potentiellen Tierartenzahlen und der Gehölzartenzahl. Diese Beziehungen dienen der entomofaunistischen Bewertung von Pflanzengesellschaften der Hecken, indem aus den Korrelationen ein Gehölzartenfaktor abgeleitet wird, vgl. ZWÖLFER et al. (1984, S. 25 und Anh. X). Besonders steil steigt die 'Phytophagen-Wirtspflanzen-Kurve' bei Kleinschmetterlingen an.

Tab 1: Beziehungen zwischen potentiellen Phytophagen-Artenzahlen und der Gehölzartenzahl von Hecken.

Phytophagengruppe	Korrelationskoeffizient	Regressionsgerade	P	Datenquelle
Kleinschmetterlinge	0.997	$y = 219.5 \cdot \log(x) + 70.1$	0.001	Eckstein (1933)
Blattwespen	0.98	$y = 94.3 \cdot \log(x) + 37.7$	0.001	Kraus, Lorenz (1957)
Rüsselkäfer	0.976	$y = 67.9 \cdot \log(x) + 59.2$	0.001	Hoffmann (1964)
Blattläuse	0.997	$y = 68.8 \cdot \log(x) + 11.8$	0.001	Börner (1952)
Wanzen	0.948	$y = 36.7 \cdot \log(x) + 42.7$	0.001	Wagner (1967)
Eckkäfer	0.92	$y = 27.7 \cdot \log(x) + 44.8$	0.001	Demelt (1966)
Mittel		$y = 85.8 \cdot \log(x) + 44.4$		

Erläuterung: y ist die auf Grund der betreffenden Literaturquelle zu erwartende potentielle Artenzahl der betreffenden Phytophagengruppe. x gibt die Gehölzartenzahl (nach abnehmender Rangfolge geordnet) wieder. Berücksichtigt wurden *Crataegus* spp., *Salix caprea*, *Corylus*, *Rubus* spp., *Acer campestre*, *Prunus avium*, *Rosa* spp., *Prunus spinosa*, *Cornus sanguinea*, *Ligustrum*, *Sorbus aucuparia*, *Ribes* spp., *Viburnum* spp., *Euonymus*, *Lonicera* spp., *Frangula*, *Rhamnus*, *Humulus*, *Sambucus*.

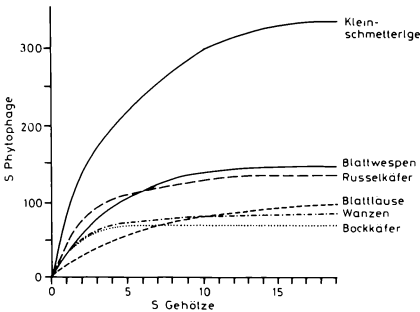


Abb. 4: Beziehungen zwischen der potentiellen Artenzahl (S) verschiedener in Hecken auftretender Phytophagengruppen und der Gehölzartenzahl einer Hecke.

Hier ergeben die Literaturdaten bei 15 und mehr Gehölzarten ein Plateau der theoretisch möglichen Artenzahl an Kleinschmetterlingen, das über 300 liegt. Natürlich werden in einer einzelnen Hecke oder in einem einzelnen Beobachtungsgebiet diese Zahlen nicht erreicht. Andererseits ist aber zu berücksichtigen, daß mit den einzelnen Phytophagenpopulationen der Hecke und insbesondere den Kleinschmetterlingen (BAUER 1985a) jeweils eigene Parasitoiden- und Prädatorenkomplexe assoziiert sind. Damit ergibt sich für die Phytophagen der Hecke im Hinblick auf den faunistischen Artenreichtum ein ausgesprochener Multiplikatoreffekt.

3.2 Strukturstabilität

Im Gegensatz zum landwirtschaftlich genutzten Umland zeichnen sich Hecken für die Tierwelt durch relativ stabile Strukturen und eine zuverlässig verfügbare und sehr vielfältige Primärproduktion aus. Dabei spielt nach Untersuchungen des Bayreuther Heckenprojektes (ZWÖLFER et al. 1984) die Altersstruktur der Heckengehölze für die faunistische Vielfalt eine große Rolle. Besonders günstige Verhältnisse liegen vor, wenn als Folge einer fachmännisch durchgeführten Pflege Gehölze in den Altersklassen von 1 bis über 50 Jahre vertreten sind. Zwar ist die Pflege der Hecke, das 'Auf-den-Stock-setzen', ein gravierender Eingriff für den oberirdisch lebenden Teil der Heckenfauna, jedoch stellt es eine unabdingbare Voraussetzung für das Erhalten eines mittleren Sukzessionsstadiums dar. Da bei einer sachgemäßen Heckenpflege stets nur Teile einer Hecke oder einzelne Hecken einer Heckenlandschaft von dieser Maßnahme betroffen werden, ist eine Wiederbesiedlung der verjüngten Heckenabschnitte gewährleistet.

Die spezielle Position von Feldhecken innerhalb der unter mitteleuropäischen Bedingungen sich entwickelnden Sukzessionsreihe bietet damit durch die Kombination von relativ hoher Strukturstabilität und außerordentlich mannigfacher pflanzlicher Produktion besonders günstige Bedingungen für die hohe Artenvielfalt der Heckenfauna.

4. Einfluß der Geometrie und Position von Hecken

Als bandförmige Vegetationsform bieten Feldhecken ein großes Oberflächen/Volumen-Verhältnis. Das wirkt sich einerseits auf die Primärproduktion fördernd aus, da ein hoher Blattflächenindex (assimilierende Blattfläche bezogen auf die Bodenfläche) gegeben ist. Nach LANGE (1982) beträgt er an der Heckenflanke bei der Schlehe 10.2, bei der Wildrose 9.5 und beim Weißdorn 23.0 und liegt somit 2 bis 3 mal höher als im Wald.

Das große Oberflächen/Volumen-Verhältnis sowie der Umstand, daß Hecken zumeist räumlich markante Strukturen im offenen Gelände bilden, erleichtert bei der Tierwelt Austauschprozesse, da große Kontaktflächen vorliegen. Dies gilt einerseits für aktiv bewegliche Tiere (Vögel, viele Arthropodengruppen) und andererseits für den Import passiv verfrachteter Tiere (Blattläuse, Kleindipteren), die für Prädatoren der Hecke (etwa die Spinnenfauna (HARTMANN 1984)) eine wichtige Nahrungsgrundlage darstellen. Solche Austauschprozesse können auch zwischen Einzelhecken stattfinden, sofern diese räumlich nicht zu stark isoliert sind. Dies konnte beispielsweise für Heckenarthropoden (HEUSINGER 1982) und Heckenvögel (HEUSINGER 1984) gezeigt werden.

Ein besonders eindruckliches Beispiel für Austauschprozesse zwischen Hecken und der Vegetation des Umlands stellen heterözische Blattläuse dar, etwa *Metopolophium dirhodum* (Wlk) und *Sitobion fragariae* (F.) (Hauptwirt in der Hecke: Wildrosen), *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hauptwirt in der Hecke: *Prunus padus*), *Anoecia* spp. (Hauptwirt in der Hecke: *Cornus sanguinea*), die zu Gramineen migrieren, oder der *Aphis fabae*-Komplex (Hauptwirt in der Hecke: *Euonymus*), die auf zahlreiche krautige Pflanzen überwandert. Bei den drei erstgenannten Arten konnte STECHMANN (1986) zeigen, daß einerseits einer hohen Dichte an Getreide im Heckenumland im Herbst auch eine hohe Dichte der an Heckengehölze zurückwandernden Sexualis-Generation entsprach, daß aber andererseits die Dichten von in der Hecke überwinternden Blattläusen negativ mit den Dichten der nachfolgenden Sommergeneration am Getreide korreliert waren. Für diese inverse Relation sind aller Wahrscheinlichkeit nach mobile Prädatoren verantwortlich, die zunächst die in den Hecken überwinternden Hauptwirtsgenerationen von Blattläusen ausbeuten und später im Umland die Nebenvirtsgenerationen befallen. Nach unseren Untersuchungen in Oberfranken gehören vor allem Vertreter der Coccinelliden-Gattungen *Coc-*

cinella, *Calvia* und *Adalia*, der Syrphiden-Gattungen *Episyrphus* und *Syrphus*, der Anthocoriden-Gattung *Anthocoris*, der Miriden-Gattungen *Atractotomus* und *Deraeocoris*, der Chrysopiden-Gattung *Chrysoperla* sowie der Forficuliden-Gattung *Forficula* zu diesen zwischen der Hecke und dem Umland wechselnden Aphidophagen, (STECHMANN 1982, 1984, 1986; ZWÖLFER et al. 1984; STECHMANN, ZWÖLFER 1988).

5. Strukturfunktion und trophische Funktion von Feldhecken

5.1 Strukturfunktionen der Hecke

Da die mannigfachen ökophysikalischen Funktionen, die Hecken für die Tierwelt ausüben, vielfach dargestellt worden sind (z.B. TISCHLER 1965, 1980; POLLARD et al. 1977), sollen sie hier nur stichwortartig aufgezählt werden:

- Mikroklima: Hecken bieten Windschutz, erhöhen Luft- und Bodenfeuchtigkeit, verzögern das Abschmelzen des Schnees und bewirken eine mosaikartige Verteilung von Sonne und Schatten.
- 'Gerüstfunktion': Im offenen Gelände stellen Heckenpflanzen Aussichtswarten (etwa zur Revierkontrolle) und Singplätze für eine Reihe von Vogelarten; für fliegende Insekten geben sie Landeplätze ab und manchen Insektenarten dienen sie als 'Rendez-vous'-Platz zur Partnerfindung; Netzspinnen benützen Heckenpflanzen als Gerüst für die Befestigung ihrer Netze.
- Schutzfunktion: Als Sichtschutz gewähren Hecken vielen Tierarten, insbesondere Vögeln und Säugern, Versteckplätze (Tagesverstecke, Schlafplätze) und geschützte Brutplätze. Bei Eingriffen in das Umland durch landwirtschaftliche Maßnahmen bieten sie Refugien. Außerdem erhalten im Bodenbereich von Hecken viele Tierarten Überwinterungsmöglichkeiten.

5.2 Vielfalt der trophischen Funktionen der Hecke

Auf die Vielfalt der Primärproduktion, welche sich durch die hohe Zahl von Heckengehölzarten ergibt, wurde bereits hingewiesen. Das Angebot für herbivore Organismen vervielfacht sich, da neben Knospen und Blättern, Blüten mit Pollen- und Nektarangebot sowie dem Phloemsaft auch Früchte und Samen, Rinde, Bast, Holz und Wurzeln von zahlreichen Tierarten genutzt werden können. Diese Primärproduktion ist im Gegensatz zu einem großen Teil der Pflanzenproduktion im landwirtschaftlich bearbeiteten Umland eine für Primärkonsumenten berechenbare und während einer ausgedehnten Zeitspanne verfügbare Ressource. Selbst im Winter können bestimmte Strukturen der Hecke, wie der oft intensive Verbiß durch Mäuse, Hasen und Rehe und das Eintragen von Früchten zeigt, durch Warmblüter als Nahrungsquelle verwertet werden.

5.3 Nutzungsraten von Nahrungsressourcen im Heckenbereich

READER u. SOUTHWOOD (1981) haben gezeigt, daß bei Pflanzen des Klimaxstadiums die allgemeine Ausnutzbarkeit von Blättern ('palatability') durch phyllophage Insekten wegen einer Zunahme von Abwehrstoffen (insbesondere Tannine und ähnliche Verbindungen) absinkt. Damit kann die These aufgestellt werden, daß Blätter von Waldgehölzen (Klimax) weniger ausnutzbar wären als Blätter von Heckengehölzen (mittleres Sukzes-

sionsstadium). Im Rahmen unseres Heckenprojektes haben von LANGE (1982) an Schlehe, Wildrosen und Weißdorn durchgeführte Untersuchungen in der Tat ergeben, daß mit durchschnittlichen Nutzungsraten zwischen 15 und 40% und maximalen Raten von 100% (Kahlfraß bei Befall durch *Yponomeuta padellus* (L.), HEUSINGER 1984b) der Blattkonsum im Heckenbereich um den Faktor 5 bis 10 höher liegt als etwa im Buchenwald des Sollings (FUNKE 1973). Nach LANGE (1982) übertrifft der Konsum von Blattbiomasse im Heckenbereich deutlich den Durchschnitt der in Wäldern gefundenen Werte (auf Grund von 33 Literaturangaben berechneter Mittelwert des apparenten Blattkonsumes in Wäldern: 7.4%); er liegt teilweise im Bereich der Nutzungsraten, die auf Agrarflächen und in Grasökosystemen gemessen worden sind.

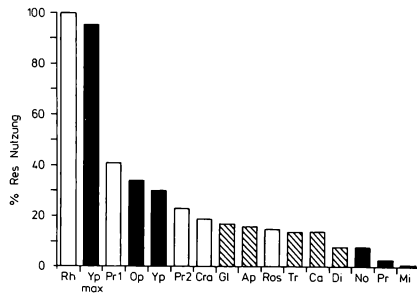


Abb. 5: Ressourcen-Nutzung von phytophagen (schwarz) und entomophagen (schraffiert) Heckeninsekten und Gesamtblattkonsum (gepunktet) an Schlehe (Pr1 = Frühjahr, Pr2 = Sommer), Weißdorn (Cra) und Wildrosen (Ros). Rh = *Rhagoletis alternata* Fall.; Yp max = *Yponomeuta padellus* (L.), Kahlfraß; Yp = *Yponomeuta padellus* (L.), Durchschnitt; Gl = *Glypta similis* (Brid); Ap = *Apanteles* sp.; Tr = *Trichogramma* sp.; Ca = *Campoplex* sp.; Di = *Diadegma praerogator* (L.); No = *Notocelia roborana* D. & S.; Pr = *Pardia tripunctana* Schiff.; Mi = Blattminierer (nach Daten von LANGE 1982 und BAUER 1983).

Abb. 5 gibt eine Übersicht über das Ausmaß, in dem phytophage und entomophage Insekten in den Hecken des Bayreuther Umlands (ZWÖLFER et al. 1984) ihre jeweiligen Nahrungsressourcen während der von 1979 bis 1982 durchgeführten Untersuchungen genutzt haben. Es ergibt sich eine große Bandbreite. Sie reicht von gelegentlicher, fast völliger Kapazitätsausnutzung (mit daraus resultierender innerartlicher und zwischenartlicher Nahrungskonkurrenz) beim Frostspanner, Gespinstmotten und der Hagebuttenfliege (BAUER 1985b, 1986) über mittlere Ressourcennutzungsraten (10-20%) bei Tortriciden und mit ihnen assoziierten Schlupfwespen bis zu minimalen Nutzungsraten (0.1-10%, Mittelwert aller Arten = 0.96%, Abb. 6) bei den an Rosaceen lebenden Blattminierern (PAINTNER 1983). Diese in bezug auf die Ressourcennutzung unbedeutende, aber der Artenzahl nach wichtige Lebensform weicht von den übrigen Phytophagen, insbesondere den Blattfressern, phänologisch ab. Wie Abb. 7 für das Beispiel der Minerer an Weißdorn zeigt, beginnt die Produktion von Blattminieren erst im Juni und Juli, wenn die Häufigkeit der Phyllophagen im Heckenbereich stark zurückgeht.

5.4 Die jahreszeitliche Dynamik von Produktion und Biomasse

Die von STECHMANN et al. (1981) mit der Klopfschirmmethode an drei Gehölzarten der Hecke (Schlehe, Weißdorn, Wildrosen) durchgeführte Erfassung von phytophagen und entomophagen Arthropoden und der von LANGE (1982) analysierte Konsum von Blattbiomasse an Heckengehölzen lassen erkennen, daß Hecken produktionsbiologisch ein ausgesprochenes 'impuls-getriebenes' ökologisches System darstellen. Der Produktionsan-

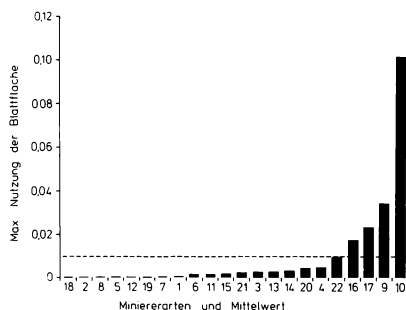


Abb. 6: Maximale Nutzung der Blattbiomasse oberfränkischer Heckengehölze (Rosaceen) durch Blattminierer.

(bezogen auf die Blattfläche von je 100 Blättern, nach Daten von PAINTNER 1983).

1 = *Bucculatrix crataegi* (Zell.); 2 = *Lyonetia clerkella* (L.) (Weißdorn); 3 = *L. clerkella* (Schlehe); 4 = *L. clerkella* (Kirsche); 5 = *L. clerkella* (Apfel); 6 = *Stigmella oxycanthea* (Staint.); 7 = *Stigmella hybnerella* (Hübner); 8 = *Stigmella malella* (Staint.); 9 = *Ramphus oxycanthea* (Marsh.) (Schlehe); 10 = *Ramphus oxycanthea* (Weißdorn); 11 = *Stigmella plagiocella* (Staint.) (Schlehe); 12 = *S. plagiocella* (Zwetschge); 13 = *Phyllonorycter pomonella* (Zell.) (Schlehe); 14 = *Ph. pomonella* (Zwetschge); 15 = *Phyllonorycter oxycanthea* (Frey); 16 = *Parornix anglicella* (Staint.); 17 = *Parornix finitimella* (Zell.); 18 = *Stigmella ? aenella* (Heinem.); 19 = *Trifurcula pulverosella* (Staint.); 20 = *Phyllonorycter cerasicella* (H.S.); 21 = *Phyllonorycter blankardella* (F.); *Ornix guttea* (Hw.)

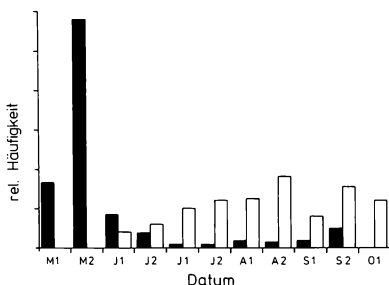


Abb. 7: Zeitliche Einnischung in der Aktivität von Blattfressern (schwarz) und Blattminierern (weiß) an Heckengehölzen (Rosaceen).

Abszisse: Halbmonate von M1 = 1. Maihälfte bis O1 =

1. Oktoberhälfte. Ordinate: 1 Teilstrich bei Phyllophagen = 30 Lepidopterenlarven pro Klopfsprobe, bei Minierern = 5 Minen/100 Blätter.

stoß, der im Frühjahr (bei oberfränkischen Hecken vor allem im April) vom Austreiben und Blühbeginn der Heckengehölze ausgeht, führt im Mai und Juni zunächst zu starkem Konsum und einem damit verbundenen Anwachsen der Biomasseproduktion von phytophagen Insekten. Diese Sekundärproduktion verursacht dann vom Juni und Juli an einen Wachstumsimpuls bei entomophagen Arthropoden. Dabei spielt hier für viele entomophage Insektengruppen auch die Honigtauproduktion durch Blattläuse, Blattflöhe und Schildläuse und für die Spinnen der Hecke ein Nahrungsimport an Kleininsekten aus dem Umland eine Rolle. Für den Jahresgang der über Klopfschirmfänge an Schlehe untersuchten Arthropoden ist dieses Aufeinanderfolgen von Maxima der Sekundär- und Tertiärproduktion in Abb. 8 dargestellt. Weitere Daten geben ZWÖLFER et al. (1984). Diese 'Wachstumsschübe' bleiben nicht auf den Bereich der Hecke beschränkt. Es wurde bei der Erwähnung faunistischer Austauschprozesse zwischen Hecke und Umland bereits darauf

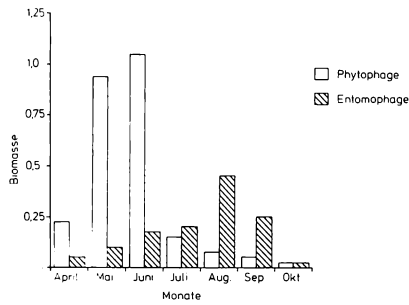


Abb. 8: Mit Klopffproben von April bis Oktober an Schlehen in Hecken erfaßte Insektenbiomasse von Phytophagen und Entomophagen.
Skala der Ordinate: g Biomasse (Frischgewicht) pro Klopffprobe.

hingewiesen, daß etwa bei Blattläusen und Blattlausprädatoren von der Hecke ausgehende Produktionsimpulse sich bis in das Umland hinein auswirken.

Für eine Reihe von Vogelarten (HEUSINGER 1984a), aber auch für manche Säuger (beispielsweise die Rötelmaus) ist ein weiterer Impuls, nämlich die im Spätsommer und Herbst in der Hecke stattfindende Produktion von Früchten, wichtig. Im Gegensatz zum Wald treten in der Hecke besonders viele Holzgewächse mit fleischigen, von Vögeln verwertbaren Früchten auf. Hecken bieten damit bis in den Winter hinein eine Nahrungsressource für fruchtefressende Vögel und Säuger, die durch die Verbreitung von Samen ihrerseits zur Gehölzartenvielfalt in Hecken beitragen.

Die von Hecken ausgehenden, von der Tierwelt nutzbaren Produktionsimpulse liegen im Jahreslauf teilweise vor und teilweise auch nach der Hauptproduktionsphase des landwirtschaftlich genutzten Umlands. Damit stellen Hecken in der bäuerlichen Kulturlandschaft ein Element dar, das nicht nur zur räumlich-strukturellen Vielfalt, sondern in hohem Maße auch zur zeitlichen Kontinuität biologischer Produktionsprozesse beiträgt.

6. Zur Populationsdynamik von Heckenphytophagen

Die Bayreuther Untersuchungen an der Heckenfauna (ZWÖLFER et al. 1984) haben neben einem breiten Spektrum hinsichtlich der Intensität der Ressourcennutzung (Abb. 5, 6) auch beträchtliche Unterschiede in der populationsdynamischen Stabilität bei einzelnen Phytophagen- und Entomophagenarten ergeben. In Abb. 9 sind für von BAUER (1982, 1983, 1985a, 1985b, 1985c, 1986) analysierte Phytophage (Hagebuttenfliege, Frostspanner und zwei Tortricidenarten) und Entomophage (Vertreter der Schlupfwespengattungen *Glypta*, *Diadegma*, *Campoplex*, der Brackwespengattung *Apanteles* und der Erzwespengattung *Trichogramma*) der Variationskoeffizient ($CV = \text{Standardabweichung des Mittelwerts der Populationsdichten}$) und der mittlere Fluktuationskoeffizient (= Antilog der dreifachen Standardabweichung der logarithmisch transformierten Populationsdichten) dargestellt. Beide Parameter geben die durchschnittliche Abweichung vom Mittelwert der Populationsdichte an, der mittlere Fluktuationsfaktor ist überdies ein Maß für den Unterschied zwischen der durchschnittlichen Minimaldichte und der durchschnittlichen Maximaldichte. Dabei erwiesen sich die Wickler *Notocelia roborana* D. & S. und *Pardia tripunctana* Schiff. sowie ihre Parasitoiden *Campoplex* sp. und *Diadegma praerogator* (L.) als ausgesprochene 'equilibrium'-Arten (Arten, die weit unterhalb ihrer Ressourcenkapazität stabilisiert sind), während die Bohrflye *Rhagoletis alternata* Fall., die Schlupfwespe *Glypta similis*

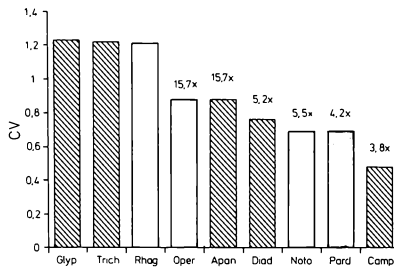


Abb. 9: Dichteschwankungen und mittlerer Fluktuationsfaktor bei Phytophagen- (grau) und Entomophagen- (schraffiert) Populationen von Heckeninsekten.

Glyp = *Glypta*; Trich = *Trichogramma*; Apan = *Apanteles*; Diad = *Diadegma*; Noto = *Notocelia roborana*; Pard = *Pardia tripunctana*; Camp = *Campoplex*. Fluktuationsfaktor für die sehr stark fluktuierenden Populationen von *Glypta*, *Trichogramma* und *Rhagoletis* nicht angegeben. Weitere Erläuterungen im Text.

(Brid.) und der Eiparasit *Trichogramma* sich durch starke Dichteschwankungen und gelegentlich hohe Ressourcennutzungsgrade auszeichnen. Die oben angeführten Untersuchungen haben gezeigt, daß unregelmäßige Ausbeutungskonkurrenz (z.B. bei *Yponomeuta* und dem Frostspanner), Interferenzkonkurrenz (z.B. bei Eiablage und Larvalverhalten von *Rhagoletis* sowie bei vielen Parasitoiden) und dichteabhängig wirkende Puppenprädatoren (z.B. bei *Pardia*, *Notocelia* und lokal auch *Yponomeuta*) im Heckenbereich wichtige Steuer- und Regelmechanismen sein können. Bei der Populationsdynamik der Blattminierer vermuten wir einen wesentlichen Einfluß von dichteabhängigen Parasitoiden, jedoch stehen hierzu Untersuchungen noch aus. Die bisher erzielten Ergebnisse legen den Gedanken nahe, daß die Heckenfauna ein günstiges Objekt für vergleichende Untersuchungen der Dichteregulation von Tierpopulationen bietet.

7. Ausblick

Hecken sind im Gegensatz zur ursprünglichen Naturlandschaft eine durch menschliche Tätigkeit gestaltete und beeinflusste Vegetationsform. Die Heckenfauna ist dementsprechend nicht autochthon, sondern aus Faunenelementen unterschiedlicher Herkunft zusammengesetzt. Viele Arten der Hecke sind Generalisten und teilweise Ubiquisten. Zwar gehört auch nur ein relativ geringer Anteil der Heckenfauna zu den in ihrem Bestand gefährdeten Arten der 'Roten Listen', doch werden dabei z.B. die zahlreichen Arten von landwirtschaftlich wichtigen Nutzarthropoden noch kaum berücksichtigt. Für diese Arten sind Hecken aber offensichtlich besonders wichtig (STECHMANN, ZWÖLFER 1988). Daher kommt den Hecken besondere Bedeutung für die Erhaltung der Tierartenvielfalt in Mitteleuropa zu, vor allem angesichts des sich hier abspielenden tiefgreifenden ökologischen Strukturwandels.

Als stabil gehaltene intermediäre Sukzessionsstadien mit hoher Gehölzartenzahl sind Hecken ökologische Systeme, die sowohl Strukturen wie auch Nahrungsressourcen für eine außerordentlich artenreiche und vielgestaltige Tierwelt bieten. Auf der Basis einer hohen Artendiversität an Phytophagen baut sich ein reich gegliedertes und engmaschiges Nahrungsnetz auf, in dem vor allem entomophage Arthropoden stark vertreten sind (ZWÖLFER et al. 1984). Das hohe Oberflächen/Volumen-Verhältnis von Hecken begünstigt Austauschprozesse zwischen der Hecke und ihrem Umland. Dabei überwiegt der Export von Nutzarthropoden die Rolle der Hecke als Reservoir von potentiellen Schadorganismen (BASEDOW 1987, STECHMANN, ZWÖLFER 1988). Wichtig ist ferner, daß im

Heckenbereich im Gegensatz zu land- und forstwirtschaftlichen Flächen die Tierwelt keine Ressourcen in Konkurrenz zum Menschen nutzt. Dieses Fehlen von Nutzungskonflikten macht Hecken gerade auch für herbivore Organismen zu einem der wenigen in der Kulturlandschaft noch verfügbaren Freiräume.

Auch für die zoologische Forschung und insbesondere für die Populationsökologie sind Hecken mit ihrer Fauna von Interesse. Sie stellen ein relativ gut zugängliches und einigermaßen übersehbares ökologisches System dar, in dem Interaktionen zwischen Tieren und Pflanzen, Ressourcennutzung und dichteregulierende Prozesse experimentell beeinflußt und analysierend beschrieben werden können.

Literatur

- BASEDOW T., 1987: Die Bedeutung von Hecken, Feldrainen und pflanzenschutzmittelfreien Ackerlandstreifen für die Tierwelt der Äcker. *Gesunde Pflanzen* 39: 421-429.
- BAUER G., 1982: Zur Regulation phytophager Insektenpopulationen in Hecken. *Laufener Seminarbeiträge* 5/82: 73-78.
- BAUER G., 1983: Populationsökologische Untersuchungen an Phytophagen-Entomophagen-Komplexen der Heckenrose: Eine vergleichende Analyse von Ressourcennutzung und Dichteregulation. *Diss. Univ. Bayreuth*: 130 S.
- BAUER G., 1984: Einfluß des Alters und der räumlichen Verteilung von Weißdornbüschen auf Phytophage und ihre Parasiten. In: (Ed. ZWÖLFER H., BAUER G., HEUSINGER G., STECHMANN D.-H.): *Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken*. *Ber. ANL Beih.* 3/2: 52-54.
- BAUER G., 1985a: Strategies in parasitoid associations utilizing the same development stages of two rose tortricids. *Entomol. exp. appl.* 37: 275-281.
- BAUER G., 1985b: Population ecology of *Pardia tripunctana* and *Notocelia roborana* (Lep.: Tortricidae) - an example of "equilibrium species". *Oecologia* 65: 437-441.
- BAUER G., 1985c: Populationsökologische Untersuchungen an Phytophagen-Entomophagen-Komplexen der Heckenrose. Eine Vergleichende Analyse von Ressourcennutzung und Dichteregulation. *Verh. Ges. Ökol.* 13: 579-585.
- BAUER G., 1986: Life-history strategy of *Rhagoletis alternata* (Diptera: Trypetidae), a fruit fly operating in a "non-interactive" system. *J. Anim. Ecol.* 55: 785-794.
- BÖRNER C., 1952: *Europae centralis Aphides*. Die Blattläuse Mitteleuropas. *Mitt. Thür. Bot. Ges. Beih.* 3: 484 S.
- BORCHERT J., 1980: Bibliographie über Hecken und Feldgehölze. *Natur Landschaft* 55: 388-389.
- CAMERON R.A.D., DOWN K., PANNETT D.J., 1980: Historical and environmental influences on hedgerow snail faunas. *Biol. J. Linn. Soc.* 13: 75-87.
- DEMELT C. v., 1966: Bockkäfer oder Cerambycidae. I. Biologie mitteleuropäischer Bockkäfer unter besonderer Berücksichtigung der Larven. In: Ed. DAHL M., PEUS F.: *Die Tierwelt Deutschlands*, 52. Teil. Jena (Fischer): 115 S.
- ECKSTEIN K., 1933: *Die Schmetterlinge Deutschlands*. Bd. 5: *Die Kleinschmetterlinge Deutschlands*. Stuttgart: 223 S.
- FUCHS K., 1987: Ökologische und faunistische Untersuchungen an Landgehäuseschnecken (Gastropoda, Pulmonata) Oberfrankens. *Diplomarb. Lehrstuhl f. Tierökologie Univ. Bayreuth*: 82 S.
- FUNKE W., 1973: Die Rolle der Tiere in Waldökosystemen des Solling. In: (Ed. ELLENBERG H.): *Ökosystemforschung*. Berlin (Springer): 143-64.
- HARTMANN P., 1984: Ökologische Übersicht über die Spinnen und Weberknechte der Hecke. In: (Ed. ZWÖLFER H., BAUER G., HEUSINGER G., STECHMANN D.-H.): *Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken*. *Ber. ANL Beih.* 3/2: 67-84.
- HEUSINGER G., 1982: Ökologie der Gespinnstmotte *Yponomeuta padellus* L. in Heckensystemen. *Laufener Seminarbeitr.* 5/82: 67-72.
- HEUSINGER G., 1984a: Untersuchungen zum Brutvogelbestand verschiedener Heckengebiete. In: (Ed. ZWÖLFER H., BAUER G., HEUSINGER G., STECHMANN D.-H.): *Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken*. *Ber. ANL Beih.* 3/2: 99-122.

- HEUSINGER G., 1984b: Untersuchungen zum Verhalten, zur Biologie und zur Populationsdynamik von *Yponomeuta padellus* (L.) auf der Schlehe. In: (Ed. ZWÖLFER H., BAUER G., HEUSINGER G., STECHMANN D.-H.): Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. Ber. ANL Beih. 3/2: 67-84.
- HOFFMANN A., 1958: Coleoptères Curculionides. Faune de France 52, 59, 62 [Paris]: 1839 S.
- KRAUS M., LORENZ H., 1957: Die Larvalsystematik der Blattwespen (Tenthredinoidea und Megalodontoidae). Abh. Larvalsyst. Insekten 1 [Berlin (Akademieverlag)]: 339 S.
- LANG N., 1982: Blattkonsum in Heckenökosystemen. In: Hecken und Flurgehölze - Struktur, Funktion und Bewertung. Laufener Seminarbeitr. 5/82: 64-66.
- LEFREUVRE J.C., MISSIONIER J., ROBERT Y., 1976: Rapport de synthèse. In: Les Bocages (Table ronde CNRS: Aspects physiques, biologiques et humains des écosystèmes bocagers des régions tempérées humides). (I.N.R.A., E.N.S.A.), Rennes (Université): 586 p.
- MENKEN S.B.J., 1981: Host races and sympatric speciation in small Ermine Moths, Hyponomeutidae. Ent. exp. appl. 30: 280-291.
- PAINTNER M., 1983: Untersuchungen zum Vorkommen und zur Ökologie von Blattminierern an Heckensträuchern und Obstbäumen (Rosaceen). Diplomarb. Lehrst.f. Tierökologie Univ. Bayreuth: 117 S.
- POLLARD E., 1968: Hedges II. The effect of removal of the bottom flora of a hawthorn hedgerow on the fauna of the hawthorn. J. appl. Ecol. 5: 109-23.
- POLLARD E., 1971: Hedges. VI. Habitat diversity and crop pests: a study of B. brassicae and its syrphid predators. J. appl. Ecol. 8: 751-780.
- POLLARD E., HOOPER M., MOORE N.W., 1977: Hedges. London (Collins): 256 p.
- READER P.M., SOUTHWOOD T.R.E., 1981: The relationship between palatability to invertebrates and the successional stage of a plant. Oecologia 51: 271-75.
- REIF A., 1983: Nordbayerische Heckengesellschaften. Hoppea 41: 3-204.
- ROTTER M., KNEITZ G., 1977: Die Fauna der Hecken und Feldgehölze und ihre Beziehung zur umgebenden Agrarlandschaft. Waldhygiene 12: 1-82.
- SCHÄFER A., 1987: Entomofauna alter und neugepflanzter Feldhecken. Diss. Univ. Tübingen: 142 S.
- SCHULZE E.D., REIF A., KÜPPERS M., 1984: Die Pflanzenökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. Ber. ANL Beih. 3/1: 159 S.
- STECHMANN D.-H., BAUER G., DREYER W., HEUSINGER G., ZWÖLFER H., 1981: Die Erfassung der Entomofauna von Heckenpflanzen (Wildrose, Schlehe, Weißdorn) mit Hilfe der Klopfproubennethode. Mitt. dt. Ges. allg. Ent. 3: 12-16.
- STECHMANN D.-H., 1982: Zur Ökologie aphidophager Insekten in Hecken und Feldern Oberfrankens: Beobachtungen an Coccinelliden in den Jahren 1978/79. Jahresb. naturw. Ver. Wuppertal 35: 38-42.
- STECHMANN D.-H., 1984: Hecken in der Agrarlandschaft. Laufener Seminarbeitr. 7/84: 17-24.
- STECHMANN D.-H., 1986: Cereal aphids - Aphidophaga associations in hedges and fields: can habitat interaction contribute to integrated pest management? In: (Ed. HODEK I.): Ecology of Aphidophaga. Prag (Academia) & Dordrecht (Junk): 273-278.
- STECHMANN D.-H., ZWÖLFER H., 1988: Die Bedeutung von Hecken für Nutzarthropoden in Agrarökosystemen. Schriftenr. BMELF A 365: 31-55.
- STREETER D., RICHARDSON R., 1982: Discovering hedgerows. London (BBC): 160 p.
- TISCHLER W., 1948: Biocönotische Untersuchungen an Wallhecken. Zool. Jb. Syst. 77: 283-400.
- TISCHLER W., 1950: Vergleichend biozönotische Untersuchungen an Waldrand und Feldhecke. Zool. Anz. Suppl. 45: 1000-1015.
- TISCHLER W., 1951: Die Hecke als Lebensraum für Pflanzen und Tiere, unter besonderer Berücksichtigung ihrer Schädlinge. Erdkunde 5: 125-132.
- TISCHLER W., 1958: Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. Z. Morph. Ökol. Tiere 47: 54-114.
- TISCHLER W., 1965: Agrarökologie. Fischer (Jena): 76-86.
- TISCHLER W., 1980: Biologie der Kulturlandschaft. Stuttgart/New York (Fischer): 253 S.
- WAGNER 1967:
- ZWÖLFER H., 1984: Ökologische Übersicht über die Wanzenfauna der Hecken. In: (Ed. ZWÖLFER H., BAUER G., HEUSINGER G., STECHMANN D.-H.): Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. Ber. ANL Beih. 3/2: 88-92.
- ZWÖLFER H., BAUER G., HEUSINGER G., STECHMANN D.-H., 1984: Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. ANL Ber. Beih. 3/2: 155 S.

ZWÖLFER H., STECHMANN D.-H., 1984: Feldhecken und Integrierter Pflanzenschutz: Zoologische Aspekte. Laufener Seminarbeiträge 4/86: 16-21.

Adresse

Dr. D.-H. Stechmann
Prof. Dr. H. Zwölfer
Lehrstuhl f. Tierökologie I Univ.
Postfach 101251
D-8580 Bayreuth

Nordbayerische Hecken - abiotische Standortsfaktoren und Bewirtschaftung -

Albert Reif

Synopsis

Hedgerows are semi-natural ecosystems. Two structural types can be distinguished, one type with only a shrub tier, and another type having a shrub and a tree tier. Hedgerows are relatively young ecosystems, some of them not older than 50 years. The ecology of the main species dependence upon geological substrate and climate, the resulting different communities, and anthropogenic influences are discussed. Recommendations for hedgerow management are given.

Bavaria, habitat management, hedgerow.

Hecken sind lineare, Gebüsche flächige Formationen, die von Sträuchern oder auch ausschlagfähigen Bäumen aufgebaut werden. Hecken können aus nur einer Strauchschicht bestehen. Diese niederwaldartigen Strauchhecken unterscheiden sich strukturell von den mittelwaldartigen Baumhecken, bei denen zur Strauchschicht noch eine Baumschicht hinzutritt.

1. Entstehung der Hecke

Die natürlichen Standorte der Heckenarten sind vor allem im Unterwuchs der Wälder zu suchen, also vor allem an den Standorten, an denen das Kronendach aus irgendwelchen Gründen weniger dicht ist. Durch das Einwirken des Menschen konnten diese Arten sekundär die Heckenstandorte besiedeln; die Hecke ist also ein relativ junges Ökosystem. In manchen Gebieten, z.B. des Bayerischen Waldes, haben sich Hecken erst in den letzten 50 Jahren auf neu angelegten Lesesteinriegeln eingestellt (REIF 1985). Von den knapp 100 Arten an Holzgewächsen, die in nordbayerischen Hecken gefunden wurden, sind etwa 30 als Kleinarten der Gattung *Rubus* und weitere 10 der Gattung *Rosa* zuzurechnen (REIF 1983). Von diesen wiederum wurde eine sehr große Anzahl lokaler Varietäten und Formen beschrieben (z.B. KELLER 1931, WEBER 1972). Diese Arten vermehren sich in der Regel apomiktisch, und es kann vermutet werden, daß diese Formenfülle sich erst in jüngerer Zeit herausgebildet hat.

Die nordbayerischen Hecken entstanden zumeist von selbst entlang der Flurgrenzen, auf Rainen, Lesesteinriegeln und Ackerterrassen. Sie wurden - im Unterschied zu vielen maritimen Grünlandhecken Norddeutschlands - nicht gepflanzt. In den rasenartigen Beständen der Feldraine oder zwischen den Steinen von Lesesteinriegeln siedeln sich erste Holzgewächse an. Hieraus können zunächst artenarme Heckenstadien entstehen; oftmals sind dies Schlehen-, Rosen- oder Brombeer-Polykormone. Diese können sich dann in der Folgezeit zu artenreicheren Strauchbeständen weiterentwickeln. Werden diese von Zeit zu Zeit auf den Stock gesetzt oder - was heute verboten ist - abgebrannt, so stabilisieren sie sich, und die weitere Sukzession zum Wald hin wird unterbrochen. Viele Hecken sind auf diese Weise entstanden und oftmals schon Jahrhunderte alt. Bei Verlängerung der Umtriebszeit nimmt der waldartige Charakter zu, und es entstehen sog. Altersstadien. Mit

der Einwanderung von Waldarten steigt die Artenzahl an, und ausschlagfähige schatten-tolerante Baumarten drängen die lichtliebenden *Prunetalia*-Arten an den Rand.

2. Vegetation und Standort

Die Vegetation der Hecken Nordbayerns weist eine große Vielfalt auf. Von besonderer Bedeutung für die vegetationskundliche Differenzierung sind (I) die unterschiedlichen Böden, bedingt durch eine Vielzahl geologischer Substrate; (II) eine auffallende Abnahme der Ozeanität vom Westen (Spessart) nach Osten hin sowie eine starke Zunahme des Montanklimas in den Hochlagen (REIF 1983, 1985).

Schlehe, Rose und Weißdorn bilden den Grundstock der Heckenartengarnitur. Die in Nordbayern dominante Heckenart ist die Schlehe (*Prunus spinosa*; Abb. 1). Sie kommt in einer Vielzahl von Heckentypen und oftmals mit hoher Deckung vor. Reine Schlehenheken ("*Prunus spinosa*-Gesellschaft") entstehen bei intensivem Bewirtschaftungsdruck; vermutlich spielte hier der Faktor Feuer die entscheidende Rolle. Vor allem in intensiv genutzten Ackerlandschaften kann Schwarzer Holunder (*Sambucus nigra*) eine dominierende Art werden. Bei abnehmendem Bewirtschaftungsdruck wirken sich vor allem Klima und Boden zunehmend auf die Zusammensetzung der Hecken aus.

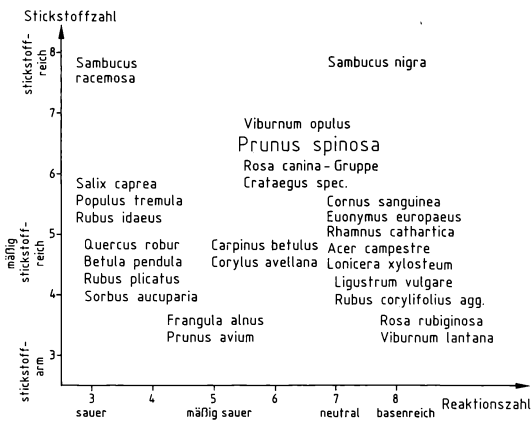


Abb. 1: Standorte wichtiger Holzgewächse der Hecken in Abhängigkeit von unterschiedlichem Basen- und Nährstoffgehalt der Böden der verschiedenen geologischen Substrate Nordbayerns.

Auf basenreichen Böden kommen Roter Hartriegel (*Cornus sanguinea*), Feld-Ahorn (*Acer campestre*), Kreuzdorn (*Rhamnus cathartica*), Pfaffenhütchen (*Euonymus europaeus*), Wolliger Schneeball (*Viburnum lantana*) und Brombeeren der Sektion *Corylifolii* hinzu. In Wärmegebieten finden sich Liguster (*Ligustrum vulgare*) und Weinrose (*Rosa rubiginosa*).

Auf basenärmeren Böden, oftmals sandige Lehme des Keupers, werden die *Berberidion*-Arten seltener. Hasel, Hainbuche, Stieleiche sowie im Unterwuchs Hain-Rispengras (*Poa nemoralis*) werden zunehmend häufiger. Auf sauren Böden kommen Faulbaum (*Frangula alnus*), Trauben-Holunder (*Sambucus racemosa*) und ausschlagfähige Baumarten wie Eiche (*Quercus robur*), Birke (*Betula pendula*) und Salweide (*Salix caprea*) zur Vorherrschaft.

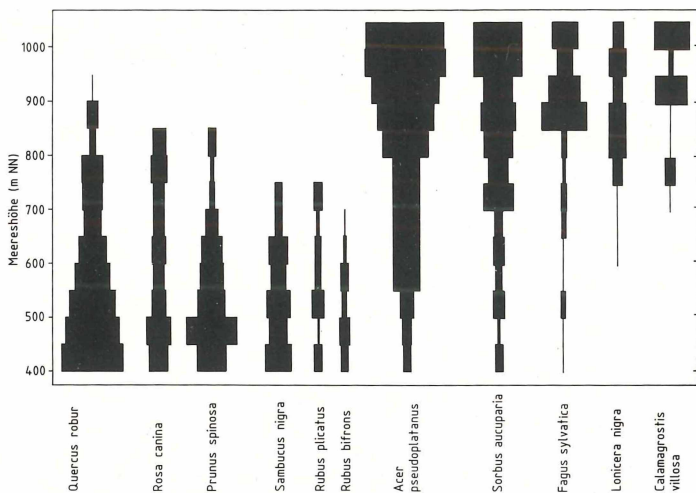


Abb. 2: Höhenverbreitung einiger wichtiger Arten am Beispiel der Hecken des Bayerischen Waldes.

In den tieferen Lagen besitzen Eiche und Schlehe, in den höheren Lagen Bergahorn und Vogelbeere ihren Schwerpunkt (verändert, nach REIF 1985).

Einige subatlantisch verbreitete Brombeerarten (*Rubus al biflorus*, *R. vestitus*) erreichen in den 'subatlantischen' Hecken des Westens die Grenze ihres Areals. Nach Osten zu treten innerhalb Bayerns kaum 'neue' Arten auf; die Hecken verarmen also floristisch.

Mit Zunahme der Meereshöhe bestimmt nicht mehr die Schlehe den Aspekt (Abb. 2), vielmehr werden Waldarten wie Hasel (*Corylus avellana*), Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*) und auch Esche (*Fraxinus excelsior*) auf Heckenstandorten zunehmend häufiger, die 'eigentlichen' Heckenarten der *Prunetalia* werden zunächst in die Mantelbereiche verdrängt und fallen dann ganz aus. Insgesamt steigt so die Artenzahl an. Auf basenreichen Böden kommen montane Rosenarten wie Vogesen-Rose (*Rosa vosagiaca*) und Leder-Rose (*Rosa caesia*) vor. In den höheren Lagen des Bayerischen Waldes und Fichtelgebirges (oberhalb ca. 800 m ü.d.M.) bilden schließlich auf sauren Böden Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*) und Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*), zusammen mit Alpen-Heckenrose (*Rosa pendulina*), Schwarzer Heckenkirsche (*Lonicera nigra*) und Traubenkirsche (*Prunus padus* ssp. *petraea*) das floristische Grundgerüst der Hecken auf den Lesesteinriegeln.

Insgesamt lassen sich über 10 verschiedene Gesellschaften unterscheiden (Abb. 3). Bei Dominanz der Schlehe und Fehlen vieler weiterer Holzgewächse kann von einer ranglosen *Prunus spinosa*-*Prunetalia*-Gesellschaft gesprochen werden. Auf basenreichen Böden geht diese zunächst in das *Rhamno-Cornetum*, in sommerwarmen Gebieten in das *Pruno-Ligustretum* über. Auf bodensaurer Standorten entsteht eine Eichen-Birken-Hecke bzw. das *Frangulo-Rubetum plicati*. An etwas stickstoffreicheren Stellen gehen die *Prunetalia*-Gesellschaften in das vorwaldartige *Epilobio-Salicetum capreae* über. In den etwas ozeanischeren Gebieten des Spessarts kommt das *Carpino-Prunetum* vor. In den ebenfalls relativ wintermilden, doch sommerwärmeren Gebieten tritt ein *Pruno-Rubetum bifrontis* (mit *Rubus bifrons*) auf. In höheren Lagen wird die Hasel dominant, beispielsweise im *Corylo-Rosetum vosagiaceae*. In den höchsten Lagen der ostbayerischen Mittelgebirge fällt auch die Hasel aus, dort sind die Lesesteinriegel nur mehr von einem lückigen *Piceo-Sorbetum aucupariae* besiedelt.

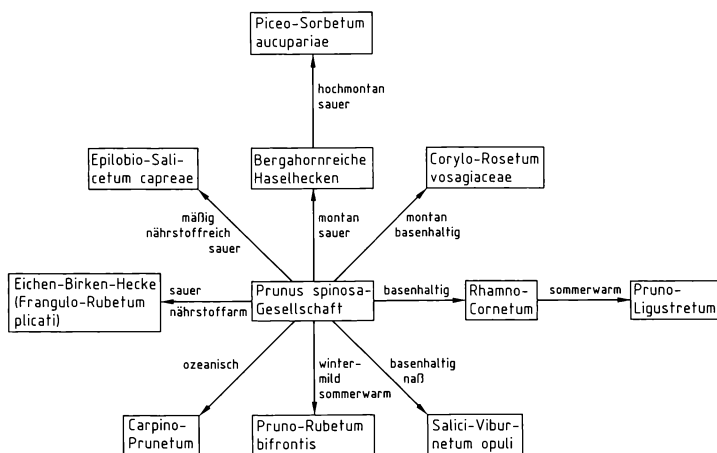


Abb. 3: Schematische Darstellung der wichtigsten in Nordbayern vorkommenden Heckenengesellschaften und ihrer Standorte.
(In Anlehnung an REIF 1983, 1985).

3. Die Bewirtschaftung von Hecken

Hecken verdanken - im Unterschied zum Wald - ihre Existenz der menschlichen Bewirtschaftung; sie stellen anthropogene Ersatzgesellschaften dar. Hecken wurden früher in Abständen auf den Stock gesetzt, d.h. dicht über dem Boden abgehackt oder abgebrannt. In Hecken herrscht so ein ständiger Wechsel zwischen einer Licht- und einer Schattenphase.

Das Abhacken der Hecke bewirkt eine Erneuerung der Straucharten, es fördert das Zusammenleben vieler verschiedener Straucharten und schafft wieder günstigere Brutmöglichkeiten für Vögel. Nicht ausschlagfähige Holzarten wie die Nadelbäume sowie langsamwüchsige schattentolerante Arten wie die Buche werden hierdurch eliminiert. Das arbeitsintensive Abhacken unterbleibt heute oftmals, viele Hecken sind heute überaltert ('Altersstadien'), sie werden waldähnlicher.

Abbrennen dagegen führt zu einer Förderung von Schlehe und einigen wenigen anderen Arten, die recht widerstandsfähig gegen Feuer sind, sowie zur Ausmerzungen vieler anderer Holzgewächse; es entstehen 'verarmte' Schlehenhecken. Diese Entwicklung ist aus ökologischer Sicht ungünstig und sollte daher vermieden werden; das Abbrennen von Hecken ist daher heute verboten.

Aus den vorgenannten Gründen sollten, ja müssen Hecken auch heute noch bewirtschaftet werden. Die Wuchskraft der Sträucher schwankt von Gebiet zu Gebiet, doch können folgende allgemeine Empfehlungen zur ordnungsgemäßen Bewirtschaftung von Hecken und Gebüsch gegeben werden:

I. Hecken sollten etwa alle 10 Jahre während des Winterhalbjahres dicht über dem Boden abgehackt werden.

II. Das tote Holz sollte nicht in der Hecke zur Verrottung zurückgelassen werden, bevor die Vögel im Frühjahr mit dem Nestbau beginnen. Läßt man das Totholz in der Hecke verrotten, so führt dies

- zu einer Anreicherung von unerwünschten Nährstoffen und damit zu einer unerwünschten Begünstigung von Brennesseln und anderen nährstoffliebenden Arten. Diese behindern die Regeneration der Hecke.
- Weiterhin hemmt die dichte Bedeckung das Austreiben der Wurzelstöcke im darauffolgenden Sommer und wirkt sich so ungünstig auf die Regeneration der Hecke aus. Es wird empfohlen, das Totholz zu beseitigen bzw. auf einem Acker oder einem Weg neben der Hecke noch während des Winters zu verbrennen, wenn keine weitere Nutzungsmöglichkeit besteht.

III. Die Lichtphase, also die Zeit unmittelbar nach dem Abhacken, ist eine kritische Zeit für die Tier- und Pflanzenwelt einer Hecke. An Schatten angepaßte Pflanzen und Tiere, etwa Waldinsekten, ziehen sich während dieser Periode zurück bzw. sterben lokal sogar ganz aus. Erst wenn nach etwa 2 bis 3 Jahren das Kronendach wieder geschlossen ist, kann eine Wiederbesiedlung erfolgen, sofern ein Rückzugsgebiet in der Nähe vorhanden war. Daher wird empfohlen, in heckenarmen Gebieten die Hecke nur abschnittsweise (= nicht mehr als die Hälfte der Hecke) und in heckenreichen Gebieten nicht alle Hecken des Gebiets auf einmal abzuhacken.

IV. Aus arbeitsökonomischen Gründen vernachlässigen die Landwirte die Pflege der auf ihrem Grund stehenden Hecken heute in zunehmendem Umfang. Neu gepflanzte Hecken stehen oftmals auf öffentlichem Grund und werden bestenfalls noch plenterartig bewirtschaftet, da die Zuständigkeit hierfür oftmals ungeregelt ist und ein traditionelles periodisches Abhacken zu aufwendig erscheint. Als Folge hiervon überaltern viele Hecken und werden zunehmend waldähnlicher. Daher wird empfohlen, die Heckenpflege grundsätzlich neu zu organisieren. Eine mögliche Lösung wäre die Koordinierung derartiger Pflegemaßnahmen durch regionale Landschaftspflegeverbände wie etwa den bereits existierenden Landschaftspflegeverband Mittelfranken.

V. Neupflanzungen von Hecken sollten sich an den im Gebiet vorhandenen naturnahen Artbeständen orientieren. So sollte z.B. die Artenkombination der Liguster-Schlehen-Hecke nicht in Hochlagen auf sauren Granitböden gepflanzt werden. Auch sollte nicht nur *Crataegus monogyna* gepflanzt werden, eine Art, die in Hecken recht selten ist. Wenn möglich, sollten vor allem die Rosaceen-Sträucher aus bodenständigem Saatgut gewonnen werden.

Literatur

- KELLER R., 1931: Synopsis rosarum spontaneorum Europae mediae. Übersicht über die mitteleuropäischen Wildrosen mit besonderer Berücksichtigung ihrer schweizerischen Fundorte. Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 65: 796 S.
- REIF A., 1983: Nordbayerische Heckengesellschaften. Hoppea 41: 3-204.
- REIF A., 1985: Flora und Vegetation der Hecken des Hinteren und Südlichen Bayerischen Waldes. Hoppea 44: 179-276.
- WEBER H.E., 1972: Die Gattung Rubus (Rosaceae) im nordwestlichen Europa vom Nordwestdeutschen Tiefland bis Skandinavien mit besonderer Berücksichtigung Schleswig-Holsteins. Phanerog. Monogr. 7: 504 S.

Adresse

Dr. A. Reif
Lehrstuhl Pflanzenökologie Univ.
Postfach 101251
D-8580 Bayreuth

Entwicklung von Hecken in der Kulturlandschaft Nordwestdeutschlands

Richard Pott

Synopsis

The origin and history of hedges in the rural landscape are described in general. Most hedges date from prehistoric times and increased steadily during the Middle Ages. The maintenance of living hedges, as opposed to fences and walls, continues in North-Western Germany. Here we commonly find moundhedges with closed-set pollarded trees and many deformed hedgerow trees as living relics of an extensive cultivation. But the destruction of hedges is now widespread and the growth of timber and pollards in them is now declining rapidly.

Ancient woodland, hedgerow trees, hedges, rural landscape.

1. Einführung

Noch heute gehören in vielen Gegenden Nordwestdeutschlands, in denen ein maritimes Klima lang andauernde oder gar ganzjährige Austriebszeiten für das Weidevieh ermöglicht, die Hecken zu den prägenden Strukturen der Kulturlandschaft. Ihre planmäßige Anlage war erforderlich, um das auf der Allmende weidende Vieh von ackerbaulich genutzten Flächen oder Privatparzellen fernzuhalten und auszuzäunen.

Lebende Hecken als Einfriedungen von Ackerflächen, als Besitzumgrenzungen, Landwehren oder gar als Wehr-, Sperr- und Wildhecken wurden in Nordwestdeutschland zeitlich und regional verschieden angelegt. Ihre Entwicklung und ihre Bedeutung läßt sich für verschiedene Naturräume oder Landschaften typisieren und bestimmten zeitlichen Epochen zuordnen. Hecken entstanden entweder subsontan durch natürlichen Gehölzanflug auf Steinriegeln und Lesesteinwällen am Rande unbeackelter Feldraine oder wurden angepflanzt (s. u.a. JESSEN 1937; MARQUARDT 1950; HARTKE 1951; TROLL 1951; WEBER 1967; REIF 1983; HESSE, HOLTMEIER 1986).

2. Heckenanlagen vor den Markenteilungen

Die Einhegung des Privatlandes oder gemeinschaftlich genutzter Ackerfluren geschah von prähistorischer Zeit an während der Epochen extensiver Land- und Holzwirtschaft vom Mittelalter bis in die frühe Neuzeit hinein. Zunächst nutzte man Reiser oder tote Holz- und Lattenzäune (Scheitzäune, Staketten, Planken-, Palisaden- und Flechtzäune; GEHREN 1951; HESMER, SCHROEDER 1963), die in relativ kurzen Abständen immer wieder neu gesetzt wurden. In dieser Zeit waren im Bereich der nordwestdeutschen Pleistozänlandschaft neben Steinwällen mit subsontanem Gehölzbewuchs auch wallartige, gehölzfreie Umfriedungen aus geschichteten Rasensoden oder Heideplaggen (Heidzäune) zur Abgrenzung von Hof- und Weideparzellen verbreitet, wie sie noch heute in der friesischen Marsch bzw. im Geestkern der holländischen Insel Texel zu finden sind und dort als 'Tuinwallen' bezeichnet werden (Abb. 1).

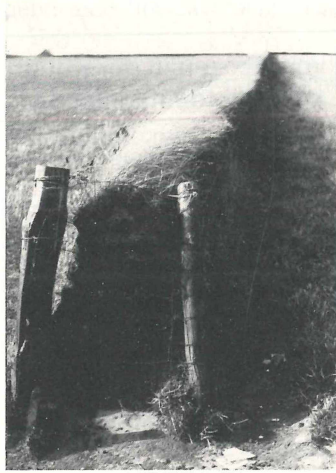


Abb. 1: Erdwall aus geschichteten Gras- und Heidesoden mit einer Firstkappe von Heidekraut auf der Insel Texel; dort als 'Tuinwallen' bezeichnet.
(Foto A. Schwabe-Kratochwil, Freiburg 1986).

Bei mittelalterlicher Gründung von Esch-, Streu- oder Kampsiedlungen in Nordwestdeutschland sollten zusätzlich planmäßig angelegte, lebende, spalterartige Flechthecken, Gastringwälle und Wallhecken (vgl. Bewirtschaftung und Abbildungen bei POTT 1989) vor allem die entwaldeten und devastierten Markengebiete vor Sandverwehungen und Erosion schützen, außerdem Feuchtgebiete entwässern und den steigenden Holzbedarf decken; sie sind für Westfalen urkundlich bereits im Jahre 1448 erwähnt (SIEBELS 1954). Zum Schutz von Laubholzpflanzungen bzw. frisch angelegten Wirtschaftsflächen gegen das Weidevieh wurden seit dem 14. Jahrhundert und vor allem in der Zeit vom 16. - 18. Jahrhundert mit Zäunen oder Palisaden versehene Wälle und Gräben angelegt (vgl. HESMER, SCHROEDER 1963); eine preußische Forstordnung von 1761 bestimmt:

"Damit das Vieh dem jungen Aufschlag keinen Schaden thun könne, müssen die Kämpfe mit tüchtigen Gräben und Zäunen wohl verwahret werden."
(Kriegs- und Domänenkammer Minden VII, Nr. 365)

In Schleswig-Holstein werden die Knicks als Wälle und Wallhecken auch schon im Jahre 1555 genannt (MARQUARDT 1950).

Heute verbindet man mit dem Begriff des Knicks, des Gastrings oder der Wallhecke Vorstellungen eines mit Hecken gekrönten Erdwalls. Dieser Aufbau ist erst seit dem Mittelalter schriftlich belegt; prähistorisch nachgewiesene Wallstrukturen (GROENMAN 1970/71; HOHENSCHWERT 1978) und frühmittelalterlich belegte, lineare Gehölzstrukturen mit Zaunfunktion, welche ohne Wall auf den flachen Boden gesetzt sind, bezeugen eine parallele oder auch sukzessive Entwicklung echter Wallhecken seit prähistorischer Zeit, wobei sich Einzelkomponenten in Form von Erdwällen, Biegehecken und Flechthecken bis heute in einigen Regionen Nordwestdeutschlands gehalten haben.

Die Entstehungsgeschichte des Wallaufbaus läßt sich unterschiedlich erklären; es gibt ungleichseitige Wall- und Heckenanlagen, deren Front mit Böschung und Graben zum Schutz von Eschfluren oder Gasten der gemeinen Mark zugewandt war. Derartige Gastringwälle mit aufgeschüttetem Flugsandkern haben BAASEN (1927), SIEBELS (1954) sowie DIEKMANN (1960) auf der Geest Ostfrieslands und Oldenburgs untersucht und be-

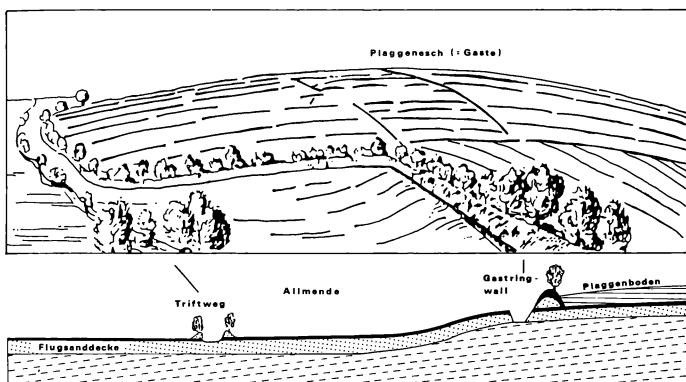


Abb. 2: Plaggeneesch (= Gaste), der als Ganzes von einer ungleichseitigen Wallhecke (Gastring) zum Schutz der Langstreifen-Ackerflur umgeben ist.

Der aus Flugsanden aufgeschüttete Gastringwall bildet eine mit Gräben versehene geböschte Front gegen das Weidevieh auf der Allmende. Auch die Trittwwege der Feldmark sind mit Wallhecken versehen (verändert nach SIEBELS 1954).

schrieben (Abb. 2). Beiderseits gleich geböschte, von zwei Seiten aufgeworfene und zur Erhöhung mit Doppelgraben versehene, oftmals jüngere Hecken wurden zwecks Befestigung des aufgeworfenen Böschungsmaterials zunächst mit Grassoden, Torf und Heideplaggen versehen und dann bepflanzt. Die Fertigkeit des Knickens und Verflechtens der Gehölze zur Festigung der Hecken (s. GEHREN 1951, POTT 1989) war dabei offensichtlich schon frühzeitig bekannt.

Während dieser ersten Phase von Heckenanlagen in der Periode der Extensivwirtschaft dienten solche lebenden Feldgehölzstrukturen neben ihrer Drainage- und Zaunfunktion als Holzentnahmequelle für Nutz- und Brennholz sowie als Laubheulieferanten für die Winterfütterung des Viehs (vgl. BURRICHTER, POTT 1983).

3. Heckenanlagen während und nach den Markenteilungen

In der Periode der Servitutenablösungen des 17. und 18. Jahrhunderts mit ihren Verkopelungen und dauerhaften Einfriedungen, als die Marken- und Allmendflächen in Privatbesitz übergingen (TROLL 1951; MÜLLER-WILLE 1952), erfuhren die Hecken einen Bedeutungswandel; sie dienten neben ihrer althergebrachten Form als Holzreservoir nunmehr in erster Linie dazu, das private Eigentum abzugrenzen und das Vieh auf den Weideflächen einzuzäunen. Zur Urbarmachung und Bewirtschaftung von Feuchtfächen war außerdem eine andauernde Entwässerung notwendig, so daß nach Möglichkeit an jeweiligen Besitz- oder Nutzungsgrenzen Grabensysteme angelegt wurden, deren Aushub wiederum zur Errichtung von Wallstrukturen diene. Bäuerliche Gebiete mit kleinen Besitzflächen, Erbteilung und schmalen Weidekoppeln erweisen sich noch heute heckenreicher als Gebiete mit geschlossenem Großgrundbesitz.

Die Folge dieser Entwicklung war eine beträchtliche Vergrößerung des Heckenbestandes nicht nur im nährstoffarmen oder feuchten Geestbereich des *Quercion roburi-petraeae*, sondern auch im Dauergrünlandbereich von potentiellen *Carpinion*- Landschaften Nordwestdeutschlands über staufeuchten Lehm Böden. In diese Zeit fällt die extreme Ausweitung planmäßiger Heckenanlagen bis in die Mittelgebirgsregionen hinein. Der Heckenbestand dürfte somit in zahlreichen Landschaften seine größte Dichte in der Zeit des 17. und 18. Jahrhunderts besessen haben.

Im Zusammenhang mit der Siedlungsform und den jeweiligen agrarischen Nutzungen lassen sich auch heute noch Form und Anlage von Hecken oder Heckenstrukturen den Naturräumen Nordwestdeutschlands zuordnen.

Wuchsbereiche von *Quercion robori-petraeae*-Waldgesellschaften auf der Geest mit lokaler Streu-, Dorf- oder Drubbelsiedlungen und Eschfluren weisen unregelmäßige Heckensysteme auf, mit denen insbesondere permanente Ackerflächen der Plaggenesche als Ganzes gegen das benachbarte Weideland abgegrenzt wurden (vgl. Abb. 2 und 3). Außerdem hatte man die Kämpe regellos in die Feldmark bzw. Allmendflächen hinein erweitert. Neben Haus, Garten und Eschflur versah man zusätzlich die Triftwege sehr frühzeitig mit doppelreihig angelegten Wallhecken, besonders dort, wo das Vieh durch bewohnte



Abb. 3: Ausschnitt einer Eichen- Birkenwald-Landschaft (*Quercion robori-petraeae*) des Münsterlandes mit Eschfluren und charakteristischer, unregelmäßiger Verteilung von Wallhecken, die kranzförmig die alten Ackerflächen umgeben (Aus DGK 5 Forstamt Münster, R²⁵98 H⁵⁷60).



Abb. 4: Doppelreihig angelegte Wallhecken an einem Wirtschaftsweg bei Münster/Dor-
baum 1960.
(Foto G. Hellmund, Fotoarchiv Westf. Museum f. Naturk., Münster).



Abb. 5: Aussehen einer typischen Eichen-Hainbuchen-Waldlandschaft (*Carpinion*) des
Münsterlandes mit Kamp-Fluren und engmaschigem Wallheckennetz
(Aus DGK 5 Forstamt Münster R³⁴⁰⁰ H⁵⁷⁶⁴). Zeichenerklärung vgl. Abb. 3.

500 m

Parzellen oder entlang höher gelegener Wirtschaftsflächen in die Allmendweiden getrieben wurde. Solche wegbegleitenden Schutzhecken sind noch heute in vielen Landstrichen zu finden (Abb. 4) und für Niedersachsen (SIEBELS 1954) bzw. Schleswig-Holstein (JESSEN 1937) auch schriftlich belegt. In Bach- oder Flußtälern gelegene Feuchtwiesen, die der Heumahd dienten, wurden durch erlen- bzw. weidenbestockte Wallhecken von der Allmende ausgesondert und sind archivalisch für das Ammerland nachgewiesen (BAA-SEN 1927). Auch Waldparzellen wurden zum Schutz vor dem Weidevieh durch Wälle eingefriedigt; die aufgeworfenen Wälle waren Standorte für spontanen Gehölzbewuchs oder wurden bepflanzt.

In *Carpinion*-Gebieten dagegen haben wir die typische Form des Kampes mit Streusiedlungen, wo einzelne kleine, in sich geschlossene Parzellen als Kämpfe durch Gräben, Hecken oder Zäune in regelmäßig angelegtem Netz eingefriedigt waren (Abb. 5). Auf ackerfähigen Lößböden findet man verbreitet Gewannfluren mit geschlossenen Ackerbürgersiedlungen; dort fehlen die Hecken fast völlig oder zeigen nur in Tallagen bzw. an feuchten Hängen kampähnliche Parzellierungen mit einreihig angeordneten Flecht- oder Biegehecken (vgl. POTT 1989). Von diesen alten Gehölzstrukturen zeugen noch heute auf den Wallhecken, Gastringen und Knicks Nordwestdeutschlands abgebogene Stockausschläge, wie sie in rezenten Flechthecken angelegt werden. Reliktformen von Gebüchsstämmen, Verbund-Stockreihen, Pfosten-Kopfbäumen sowie anderen im Wuchs manifestierten Baumdeformationen verdeutlichen weiterhin die Bewirtschaftung und Anlage solcher wichtigen Formelemente in der Kulturlandschaft (Abb. 6).

In den Höhenlagen der geschlossenen Mittelgebirge Nordwestdeutschlands findet man zwischen den Waldungen bisweilen kleine Weiler oder Einzelhöfe mit umliegenden, kampähnlichen Dorffluren (MARTINY 1926, ENGELHARDT 1964), die seit dem Mittelalter mit Landwehren und Hecken ausgestattet sind (vgl. Abb. 7). Hier treten neben den heckenbestockten Landwehren vor allem heckenreiche Berghänge im Sauerland und Bergischen Land hervor, wobei im Wuchsgebiet potentieller *Luzulo-Fagetum*-Wälder heckenumschlossene Weideflächen oder hangparallel ausgerichtete, subspontane Gehölzstrukturen die Lesesteinrücken alter Ackerraine markieren. Haselreiche Hecken mit *Corylus avellana* finden sich dabei an windgeschützten, feuchten Nordhängen oder über nährstoffreicheren, kolluvialen Böden der Hangfüße. Brombeergebüsche mit hohen Anteilen an



Abb. 6: Reste einer ehemals typischen Wallhecke mit kopfgeschnittenen Eichen und Eschen an den Außenseiten als lebende Pfosten-Kopfbäume, als Laubheu-, Schneitelloden- und Kleinholzlieferanten.
(Foto G. Hellmund 1960, Fotoarchiv Westf. Museum f. Naturk., Münster).

Rubus plicatus und *Sarothamnus scoparius* kennzeichnen noch heute die Lesesteinriegel im Bereich ehemaliger Waldfeldbauareale (s. POTT 1985, 1986). Zusammen mit gepflanzten Hecken aus *Crataegus*-Arten verleihen diese der Feldflur eine regelmäßige, schematische Aufteilung von heckenumgebenen Weideparzellen und Ackerflächen.



Abb. 7: Ausschnitt einer Heckenlandschaft des nordwestlichen Südergebirges bei Ebbinghausen im submontanen *Luzulo-Fagion*-Wuchsgebiet mit kampähnlichen Blockfluren und entsprechendem Heckennetz.
(Kreiskarte 1:50 000 Blatt 4710, Hagen, R⁶⁶00, H⁵⁶80). Zeichenerklärung vgl. Abb. 3.

4. Rückgang von Hecken seit dem 19. Jahrhundert

Die regionale Verbreitung und charakteristische Anordnung der Hecken Nordwestdeutschlands im Landschaftsbild verschiedener Naturräume (vgl. Abb 3, 5 u. 7) ist heute noch vielfach gut erkennbar. Trockenlegungen von feuchten Grünländereien, Verkoppelungen und Arrondierungen zur Großflächenbewirtschaftung haben aber insgesamt zur starken Reduktion der Hecken geführt (vgl. genaue Daten bei TISCHLER 1951; WEBER 1967; WITTIG 1979; KNAUER 1986; HESSE, HOLTMEIER 1986). Trotz der Unterschutzstellung von Hecken im Jahre 1935 nehmen die Flächenanteile dieser Feldgehölze in einigen Regionen immer noch kontinuierlich ab; neuerliche lineare Gehölzpflanzungen im Zuge von Biotopverbundsystemen oder Biotopvernetzungen lassen dennoch auf eine Verbesserung der Situation hoffen. Allerdings gerät das Wissen um historische Heckentypen und traditionelle Bewirtschaftungen (vgl.BURRICHTER 1984, POTT 1989) alter Kulturlandhecken immer mehr in Vergessenheit. Um diese wichtigen Landschaftselemente so-

wohl in ihrer Funktion wie auch in ihrer ästhetischen Qualität dauerhaft und wirksam zu erhalten, sind Bewahrung, Neuanlage und Pflege die geeigneten Maßnahmen.

Literatur

- BAASEN C., 1927: Das Oldenburger Ammerland 108 S.
- BURRICHTER E., 1984: Baumformen als Relikte ehemaliger Extensivwirtschaft in Nordwestdeutschland. *Drosera* 1: 1-18.
- BURRICHTER E., POTT R., 1983: Verbreitung und Geschichte der Schneitelwirtschaft mit ihren Zeugnissen in Nordwestdeutschland. *Tuexenia* 3: 443-453.
- DIEKMANN F., 1960: Über Wallhecken in Oldenburg als Beitrag zum Wallheckenproblem in Nordwestdeutschland. *Oldenb. Jb.* 59 (2): 118.
- ENGELHARDT H.G.S., 1964: Die Hecke im nordwestlichen Südergebirge. *Spieker* 13: 125-218.
- GEHREN R. von, 1951: Die Bedeutung der Hecke für die bäuerliche Gesellschaft im Landdrosteibezirk Hannover um 1830 nach dem Urteil der Zeitgenossen. *Neues Arch. Nieders.* 23 (6): 555-574.
- GROENMAN-van WAATERINGE W., 1970/71: Hecken im westeuropäischen Frühneolithikum. *Ber. Rijksdienst voor het Outhedkundig Bodemonderz. (Amsterdam)* 20/21: 295-299.
- HARTKE W., 1951: Die Heckenlandschaft - Der geographische Charakter eines Landeskulturproblems. *Erdkunde* 5 (2): 132-152.
- HESMER H., SCHROEDER F.-G., 1963: Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. *Decheniana* 11: 304 S.
- HESSE M., HOLTMEIER F.-K., 1986: Die Veränderungen des Heckenbestandes in Havixbeck/Kreis Coesfeld während der letzten 100 Jahre. *Westf. Geogr. Studien* 42: 243-259.
- HOHENSCHWERT F., 1978: Ur- und frühgeschichtliche Befestigungen in Lippe. *Veröff. Altertums-komm. Prov.-Inst. westf. Landes- u. Volksforschung* 5: 234 S.
- JESSEN O., 1937: Heckenlandschaften im nordwestlichen Europa. *Mitt. Geogr. Ges. Hamburg* 45: 7-58.
- KNAUER N., 1986: Hecken: ein "Störfaktor" in der Agrarlandschaft? *Mitt. LÖLF* 11 (1): 10-20.
- MARQUARDT G., 1950: Die Schleswig-Holsteinische Knicklandschaft. *Schr. Geogr. Inst. Univ. Kiel* 13 (3): 1-90.
- MARTINY R., 1926: Hof und Dorf in Altwestfalen. Das westfälische Streusiedlungsproblem. *Forsch. Dt. Landes- u. Volkskunde* 24 (5): 261-322.
- MILBRADT J., 1987: Beiträge zur Kenntnis nordbayerischer Heckengesellschaften. *Naturw. Ges. Bayreuth* 2: 305 S.
- MÜLLER-WILLE W., 1952: Westfalen - Landschaftliche Ordnung und Bindung eines Landes. 411 S.
- POTT R., 1985: Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. *Abh. Westf. Mus. Naturk.* 47 (4): 75 S.
- POTT R., 1986: Der pollenanalytische Nachweis extensiver Waldbewirtschaftungen in den Haubergen des Siegerlandes. In: (Ed. BEHRE K.-E.): *Anthropogenic indicators in pollendiagrams*: 125-134. Rotterdam/Boston.
- POTT R., 1989: Historische und aktuelle Formen der Bewirtschaftung von Hecken in Nordwestdeutschland. *Forstwiss. Centralbl.* 108: 111-121.
- REIF A., 1983: Nordbayerische Heckenlandschaften. *Hoppea* 41: 3-204.
- SIEBELS G., 1954: Zur Kulturgeographie der Wallhecke. Ein Beitrag zur Lösung des Heckenlandschaftsproblems auf Grund kulturgeographischer Untersuchungen im Landkreise Aurich. *Schrift. naturwiss. Ges. Nieders. N.F.* 51: 3-64.
- TISCHLER W. 1951: Die Hecke als Lebensraum für Pflanzen und Tiere unter besonderer Berücksichtigung ihrer Schädlinge. *Erdkunde* 5: 125-132.
- TROLL C., 1951: Heckenlandschaften im maritimen Grünlandgürtel und im Gäuland Mitteleuropas. *Erdkunde* 5: 152-156.
- WEBER H.-E., 1967: Über die Vegetation der Knicks in Schleswig-Holstein u. Hamburg 15: 196 S.
- WITTIG R., 1979: Die Vernichtung der nordwestdeutschen Wallheckenlandschaft dargestellt an Beispielen aus der Westfälischen Bucht. *Siedlung u. Landschaft in Westfalen* 12: 57-61.

Adresse Prof. Dr. R. Pott
Institut für Geobotanik Univ.
Nienburger Str. 17
D-3000 Hannover 1

Wirkung von Wallhecken auf Ertrag und Fauna angrenzender Felder

Norbert Knauer, Ulrich Stachow und Heinke Marxen-Drewes

Synopsis

On an intensively run farm near Kiel some influences of "Knicks" (hedges on a mould of approx. 1 m height) were investigated. In spring the increase in dry matter of crop plants decreased with the distance to the hedge. During the following months the opposite became true in Winter wheat. Consequently this led to a smaller grain harvest near the hedge. This was different in winter rape, where the highest yields were found near the hedge, especially on the lee-side. In spring the ground beetles showed a higher activity density near the hedge. *Platynus dorsalis* - the most common species - colonized the field from this area.

Agrarian landscape, *Carabidae*, hedges, integrated crop production, Schleswig-Holstein, yield.

1. Einführung

Ein Agrarökosystem kann definiert werden als das Beziehungsgefüge der Organismen untereinander und mit ihrer unbelebten Umwelt auf einem landwirtschaftlich genutzten Feld. Wichtige Steuerungs- und Regelungsmaßnahmen erfolgen durch die Bewirtschaftung (z.B. Bodenbearbeitung, Düngung, Pflanzenschutz). Wesentliche Komponenten des Systems werden darüber hinaus von der naturräumlichen Ausstattung, insbesondere von der Beschaffenheit, Größe und Nähe naturnaher Landschaftselemente, beeinflusst. Dies geschieht durch abiotische und biotische Wirkungen. Eine herausragende Bedeutung haben dabei in Schleswig-Holstein die Wallhecken. Von ihnen können z.B. Auswirkungen auf verschiedene Bodeneigenschaften der angrenzenden Kulturflächen nachgewiesen werden (TRAUTZ 1988). In der vorliegenden Arbeit wird das Verhalten einiger Kulturpflanzen und Arthropodengruppen in Abhängigkeit zur Nähe einer Wallhecke beschrieben. Damit soll ein Beitrag geleistet werden zur Entwicklung eines 'integrierten Pflanzenbaus'.

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden auf landwirtschaftlichen Betrieben mit üblicher intensiver Bewirtschaftung der Ackerflächen mit den Kulturpflanzen Winterraps, Winterweizen und Wintergerste in unterschiedlicher Entfernung von artenreichen Weißdorn-Schlehen-Haselnicks durchgeführt. Die Wallhecken (= Knicks) hatten eine Wallbreite von 2 bis 3 m, eine Gehölzhöhe zwischen 5 und 8 m und ein Alter der Gehölze seit der letzten niederwaldartigen Nutzung zwischen 7 und 15 Jahren. Die Ertragsermittlung bei den Kulturpflanzen erfolgte durch Beerntung von Kleinstparzellen von jeweils zwei Pflanzenreihen von 1 m Länge in den Abständen 1, 5, 10, 20, 30 und 66 m Entfernung vom Feldrand bzw. vom Knickrand. Die Ermittlung des Ertragsverlaufes in der Zeit erfolgte auf einem Versuchsgut, die Bestimmung des Kornertrages durch Erhebungsuntersuchung wurde auf 45 verschiedenen Standorten ohne Knick und auf 66 Standorten mit Knick durchgeführt. Das Verhalten von Winterweizen wurde durch Einsetzen von bepflanzten Gefäßen in 1, 5 und 60 m Entfernung zum Knick überprüft. Der Befall einzelner Pflanzenarten mit Getreideblattläusen wurde durch Auszählen der befallenen Halme bestimmt. Zur Ermittlung der Aktivitätsdichte von Laufkäfern wurden Barberfallen in verschiedenen Abständen zum Feldrand bzw. zur Wallhecke eingesetzt. Um Migrationen von Laufkäfern aus Wallhecken ins Feld festzustellen zu können, wurden 'Streifenfallen' eingesetzt: Ein 2 m langer und 35 cm hoher Blechstreifen wurde parallel zum Feldrand ca. 5 cm tief im Boden eingegraben, so

daß er eine Barriere bildete. Auf jeder Seite war in der Mitte eine Barberfalle installiert. Bei Einwanderung aus der Wallhecke ist die Wahrscheinlichkeit höher, daß der Fang in der zur Hecke gerichteten Falle erfolgt als in der zur Feldmitte gerichteten.

3. Ergebnisse

3.1 Wirkung von Wallhecken auf den Ertrag benachbarter Kulturpflanzenbestände

Hecken beeinflussen über verschiedene Faktoren des Bestandesklimas und über verschiedene Bodenfaktoren die Ertragsbildung der benachbarten Kulturpflanzenbestände. In der Literatur werden durch Hecken induzierte Mehrerträge genannt, (z.B. BÄTJER et al. 1967, JEDDELOH 1979/80), aber auch von Hecken ausgehende negative Wirkungen auf die Ertragshöhe (z.B. POLLARD et al. 1974). Dabei lassen sich die Wirkungen im Lee- und Luvbereich voneinander unterscheiden. Abb. 1a gibt die Kornertragswerte von Winterweizen wieder, Abb. 1b zeigt die Mittelwerte für Winterrapsfelder ohne Wallhecken und mit Wallhecken am östlichen bzw. westlichen Feldrand. Die Unterschiede im Winterweizen sind nicht signifikant. Dagegen reagiert der Winterraps deutlich. Im Leebereich (östlich) einer Hecke ist ein signifikanter Mehrertrag meßbar. Wird der Ertrag in 66 m Entfernung als Bezugsgröße mit 100 % gewählt, so liegt er im Durchschnitt zum Feldrand hin bei 120 %, während westlich einer Wallhecke 86,2 % und ohne Hecke 91,6 % festgestellt werden. Ertragsbegrenzende Wirkungen durch Hecken treten nicht unbedingt schon in der Jugendentwicklung der Kulturpflanzen ein. Abb. 2 zeigt, daß bei Winterweizen im Frühjahr auf Feldern mit Heckenbegrenzung eine deutlich größere Pflanzenmasse ausgebildet wird als auf Feldern ohne Heckenbegrenzung. Von Juni bis August wurden in der Nähe von Wallhecken (1 m- bzw. 5 m-Entfernung) niedrigere Zuwachsleistungen gemessen als auf Feldern ohne Heckenbegrenzung. Hecken wirken sich in der späteren Entwicklungszeit also negativ aus. Beim Raps ist mit fortschreitender Zeit lediglich eine Verringerung der positiven Heckenwirkung zu beobachten, die positive Wirkung jedoch blieb bestehen.

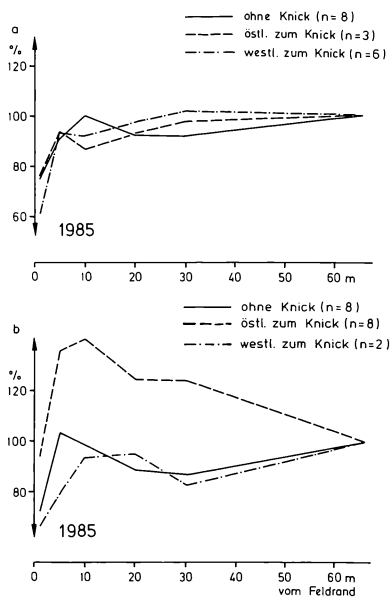


Abb. 1: Mittlerer Korn- bzw. Samenertrag von Winterweizen (a) und Winterraps (b) in verschiedenen Entfernungen vom Feldrand. (66 m = 100 %).

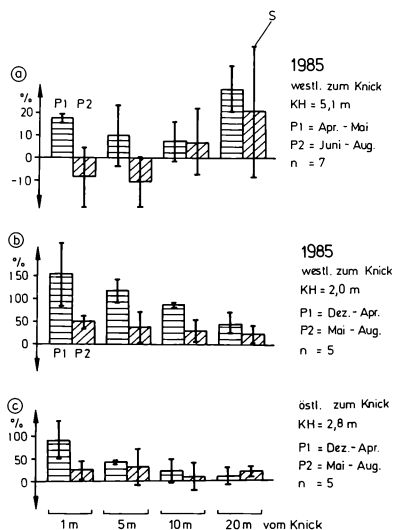


Abb. 2: Trockenmasse (Mittelwerte) von Winterweizen- (a) und Winterrapspflanzen (b und c) in verschiedenen Abständen von einer Wallhecke.
KH = Knickhöhe.

Hecken wirken demnach auf die Ertragsbildung von Kulturpflanzen durchaus auch artspezifisch. Die Komponenten der Ertragsbildung reagieren beim Winterweizen auf die Entfernung einer Wallhecke unterschiedlich. In Abb. 3 sind Ergebnisse eines Freiland-Gefäßversuches wiedergegeben. Der niedrigere Korntrag in Heckennähe ist danach besonders auf die geringere Anzahl der Spindelstufen an Nebenhalmen zurückzuführen.

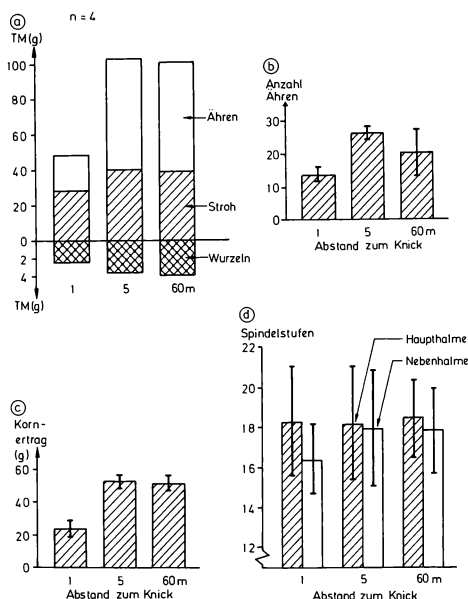


Abb. 3: Komponenten der Ertragsbildung bei Winterweizen in verschiedenen Abständen von einer Wallhecke.

a = Trockenmasse, b = Ährenanzahl, c = Korntrag, d = Spindelstufen.

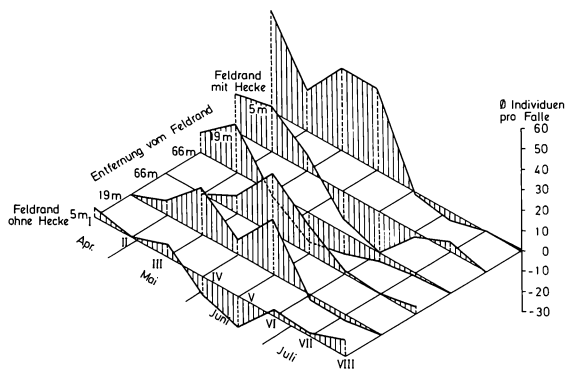


Abb. 4: Ergebnisse von Streifenfallen im Winterweizen:
Individuen von *Platynus dorsalis* in den zur Hecke gerichteten Fallen minus der in zum Feldrand ohne Hecke gerichteten Fallen.

3.2 Wirkung von Wallhecken auf Laufkäfer

Wallhecken fungieren als Teillebensraum verschiedener Mitglieder der Agrarzoözone. Im April war die Laufkäferaktivität in Heckenähe größer als in der Feldmitte, was im Rapsfeld auch noch im Juli so war, während sich im Weizenfeld zum Juli hin die Verteilung der Aktivitätsbiomasse umgekehrt hatte. STACHOW (1987) hat diese Werte artenmäßig differenziert und dabei kann man den Dominanzwechsel zwischen verschiedenen Arten erkennen. Hier soll nur die Art *Platynus dorsalis* als ein Beispiel für die Besiedlung eines Feldes von einer Wallhecke aus benutzt werden. In der Abb. 4 sind die Ergebnisse von Streifenfallen wiedergegeben, die deutlich die Zusammenhänge zwischen Hecke und Feld sowie die zeitliche Variation der Aktivität erkennen lassen. Wallhecken haben also für die Besiedlung der benachbarten Felder mit Nützlingen eine nachweisbar große Bedeutung.

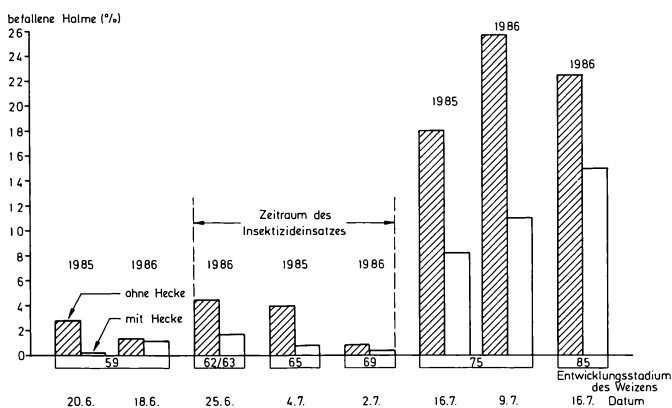


Abb. 5: Entwicklung von Blattlauspopulationen in Winterweizen in Feldern ohne Hecke und westlich einer Hecke.
(Durchschnittswerte aus 1, 5, 10, 20 und 66 m Abstand vom Feldrand).

3.3 Schdlingsregulierung durch Ntzlinge im Bereich von Wallhecken

Auf Feldern ohne Heckenbegrenzung wurde ein hherer Befall mit Getreideblattlusen (Anzahl befallener Halme) ermittelt als auf Feldern ohne Wallhecke (Abb. 5). Der Einsatz geeigneter Insektizide hat die Blattlauspopulation zwar niedrig gehalten, aber nicht vernichtet. Es baute sich wieder eine hohe Population auf. Der Anstieg war jedoch auf allen Feldern mit Hecke deutlich niedriger als auf Feldern ohne Hecke. Das laßt den Schlu zu, da von den Hecken eine die Blattlause reduzierende Wirkung ausgehen kann, was mit den Befunden der Forderung verschiedener Ntzlinge durch Hecken in Einklang steht.

4. Bedeutung der Ergebnisse fur die Entwicklung eines integrierten Verfahrens im Pflanzenbau

Die Kieler Untersuchungen von MARXEN-DREWES (1987) und STACHOW (1987) lassen erkennen, da eine Herabregulierung von Schdlingen der Kulturpflanzen durch deren Gegenspieler schon auerhalb der Felder erfolgt und dabei die Saumbiotope Hecken eine besondere Bedeutung haben. Damit erlangen die Hecken auch eine besondere Bedeutung in 'Integrierten Produktionssystemen'. Die fur eine gezielte Regulierung tierischer Schaderreger bis unter die wirtschaftliche Schadensschwelle notwendigen Populationsdichten der Ntzlinge sind jedoch noch nicht hinreichend bekannt; die biologischen Regelungen sind daher nicht einfach in Bewirtschaftungsverfahren eingliederbar. Als Empfehlung fur den 'integrierten Pflanzenbau' kann daher zunachst nur die Erhaltung oder der Wiederaufbau eines okologischen Strukturnetzes formuliert werden, wobei Abstande zwischen 75 und 100 m anzustreben sind.

Literatur

BATJER D., NESS R., FEISE J., LUCKEN J. von, 1967: Windschutz in der Landwirtschaft, Teil 1. Berlin (Parey).
JEDDELOH H. zu, 1979/80: Uber die Wirkungen von Windschutzanlagen auf die Landwirtschaften. Bonn (Hohere Forstbehorde Rheinland).
MARXEN-DREWES H., 1987: Kulturpflanzenentwicklung, Ertragsstruktur, Segetalflora und Arthropodenbesiedlung intensiv bewirtschafteter Acker im Einflubereich von Wallhecken. Schriftenr. Inst. Wasserwirtschaft Landschaftsokol. Kiel 7.
POLLARD E., HOOPER M.D., MOORE N.W., 1974: Hedges. Glasgow (Collins).
STACHOW U., 1987: Aktivitaten von Laufkafern (Carabidae, Col.) in einem intensiv wirtschaftenden Ackerbaubetrieb unter Berucksichtigung des Einflusses von Wallhecken. Schriftenr. Inst. Wasserwirtschaft Landschaftsokol. Kiel 5.
TRAUTZ D., 1988: Einflu von Wallhecken auf bodenphysikalische, -chemische und -biologische Parameter angrenzender, im Leebereich liegender, intensiv bewirtschafteter Ackerflachen. Schriftenr. Inst. Wasserwirtschaft Landschaftsokol. Kiel 8.

Adresse:

Prof. Dr. N. Knauer
Dr. U. Stachow
Dr. H. Marxen-Drewes
Institut f. Wasserwirtschaft u. Landschaftsokologie Univ.
Olshausenstr. 40
D-2300 Kiel

Vegetationsentwicklung in nordwestdeutschen Heidemooren nach Entwaldung bzw. Waldbrand

Gertrud Jeckel

Synopsis

In two northwest German peat bogs the development of vegetation since 1975 has been observed in 3 study areas which had been burned or deforested and were then reflooded. The test areas were planted on *Sphagnum* peats whose original thickness had been about two meters, yet which had been cut by hand until the beginning of this century and thus were reduced by one meter. Previous to a fire a *Molinia* hummock phase had covered the test area in the 'Breites Moor'. In the 'Großes Moor' the degeneration of the original peaty vegetation was followed by development of forest which was then cut. Within ten years characteristic hummock communities, that had existed before the cutting of peat and drainage, the *Erico-Sphagnetum magellanici* reemerged in both peat bogs.

Reflooding, *Sphagnum* bog, succession.

1. Einführung

In zwei nordwestdeutschen Heidemooren werden seit 1975 Sukzessionsverläufe der Moorvegetation beobachtet; beide Moore liegen im Landkreis Celle in der südlichen Lüneburger Heide. Im Großen Moor westlich Hetendorf bei Hermannsburg setzte auf degradierten Moorflächen nach gezieltem Entwalden und Wiedervernässen ein Regenerationsprozeß in der Vegetation ein. Im Breiten Moor bei Hornshof wurden degenerierte Moorstadien mit einer *Molinia*-Bultengesellschaft durch Wald- und Moorbrand vernichtet. Der Brand hatte die Regeneration von Pflanzengesellschaften der *Oxycocco-Sphagnetum* zur Folge. Erste Ergebnisse der Sukzessionsstudien werden hier vorgestellt.

2. Methoden

Die Dauerflächen wurden in beiden Mooren in den Jahren 1974-1977 angelegt. Ziele der Vegetationsaufnahmen waren die Bestimmung des Flächenanteiles der Arten und eine möglichst genaue Schätzung der Flächenprojektion. Dies geschah nach der bei SCHMIDT (1981) ausführlich erläuterten Erfassungsmethode für Sukzessionsflächen. Die Nomenklatur der Phanerogamen und Gefäßkryptogamen folgt EHRENDORFER (1973), die der Kryptogamen GAMS (1973).

3. Ergebnisse

3.1 Regenerationsflächen im Breiten Moor

Das 122 ha große Naturschutzgebiet Breites Moor ist ein teilweise noch lebendes Hochmoor, das durch bäuerlichen Handtorfstich zwischen Ende des letzten und Mitte dieses Jahrhunderts oberflächlich abgetorft worden ist. Neben sehr schwach abgetragenen Moorbereichen, die sich seit langem regeneriert haben, einen ausgeglichen hohen Wasserspiegel aufweisen und Gesellschaften der *Oxycocco-Sphagnetum*, überwiegend ein *Narthecium*-reiches *Erico-Sphagnetum magellanici* tragen, gibt es stärker enttorfte Flächen mit vorübergehend erheblichen Wasserstandsschwankungen. Hier ent-

wickelte sich stellenweise ein floristisch recht uninteressantes *Molinia*-Bultenstadium mit vereinzelt oder truppweise vorkommenden *Pinus sylvestris* und *Betula pubescens*. Eine ausführliche Beschreibung der Vegetation findet sich bei JECKEL (1981). Im August 1975 erreichten letzte Ausläufer eines Waldbrandes, der über 40 km² Wald, Heide und Moore im Naturpark Südheide vernichtete, das Breite Moor und zerstörte in den Randbereichen die *Molinia*-Bultengesellschaft. Die *Molinia*-Bulten brannten bis auf den Wurzelbereich ab. Es bot sich die unerwartete Gelegenheit, die Sukzession nach Moorbrand zu studieren. Auf einer Brandfläche von ca. 11 ha wurden 10 Dauerflächen auf Torfböden ausgewählt.

In drei von zehn Dauerquadraten hatte sich 11 Jahre nach dem Brand eine gut ausgebildete Hochmoor-Bultengesellschaft (*Erico-Sphagnetum magellanicum*, s. JECKEL 1981) eingestellt. In den übrigen Flächen lassen sich erst in letzter Zeit Tendenzen einer ähnlichen Entwicklung erkennen, oder es stellte sich bald nach dem Brand auf Flächen mit sehr geringer Torfmächtigkeit eine *Rhynchospora alba*-Gesellschaft ein, die über den bisherigen Beobachtungszeitraum stabil geblieben ist. An dieser Stelle sei eine der drei Probeflächen mit Sukzession zum *Erico-Sphagnetum magellanicum* vorgestellt.

3.11 Vegetationsentwicklung in Dauerfläche 1 (s. Tab. 1)

Das Moorstück, in dem die Probefläche liegt, wurde ca. 1 m tief abgetorft. Der Resttorfkörper von 1 m Mächtigkeit besteht überwiegend aus stark zersetztem *Sphagnum*-Torf über ebenfalls stark zersetztem Birkenbruchwald- und Seggen-Torf (SCHNEEKLOTH, SCHNEIDER 1971). Außer *Molinia*-Bulten kam in der Fläche vor dem Brand als einzige *Oxycocco-Sphagnetum*-Art *Narthecium ossifragum* in wenigen Exemplaren vor. Die Brandfläche wird nach Osten von einer kleinen, seit 1970 brachgefallenen Moorwiese und von Kiefernforsten begrenzt, nach Süden von Moorkolken und ausgedehnten *Myrica*-Be-

Tab. 1: Vegetationsentwicklung auf Brandflächen im Breiten Moor.
Fläche 1 (5 x 7 m); Brand im August 1975.

<i>Erico-Sphagnetum magellanicum</i>										
Jahr	76	77	78	80	81	82	83	84	86	
Deckung Phanerogamen (in %)	45	72	36	71	71	84	91	94	97	
Deckung Kryptogamen (in %)	5	17	30	50	70	90	92	98	94	
Artenzahl	10	8	10	14	15	16	16	17	14	
<i>Molinia caerulea</i>	10	10	10	10	25	25	25	30	25	
<i>Sphagnum papillosum</i>	5	15	20	20	20	30	35	40	45	
<i>Eriophorum angustifolium</i>	15	50	50	55	30	20	20	10	10	
<i>Narthecium ossifragum</i>	+	+	+	1	5	10	10	15	20	
<i>Erica tetralix</i>	+	10	+	+	+	8	10	10	25	
<i>Carex canescens</i>	20	-	5	+	-	-	-	-	-	
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	-	2	10	10	5	5	2	2	-	
<i>Sphagnum fallax</i> s.l.	-	-	20	30	30	30	25	16	12	
<i>Sphagnum auriculatum</i>	-	-	-	+	+	5	5	2	2	
<i>Sphagnum magellanicum</i>	-	-	-	+	15	20	25	35	35	
<i>Dactylorhiza sphagnicola</i>	-	-	-	-	1	10	15	20	8	
<i>Drosera rotundifolia</i>	-	-	-	-	5	5	5	3	5	
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	-	-	-	-	5	5	5	2	2	
<i>Andromeda polifolia</i>	-	-	-	-	+	1	1	1	2	
<i>Betula pubescens</i> (K)	+	+	+	+	+	+	-	1	+	
<i>Agrostis canina</i>	+	+	1	+	-	+	+	2	+	
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	-	-	-	-	+	+	+	2	-	
<i>Pinus sylvestris</i> (K)	+	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Polytrichum strictum</i>	+	-	-	-	-	-	-	1	-	
<i>Drosera intermedia</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Rhynchospora alba</i>	-	-	-	5	-	-	-	-	-	

ständen, nach Westen ebenfalls von Kiefernbeständen, die z.T. aus Forstkulturen bestehen, z.T. sich auch spontan auf Sanden mit schwacher Torfauflage angesiedelt haben, und nach Norden von *Molinia*- und *Oxycocco-Sphagnetum*-Gesellschaften sowie von einem *Myricetum gale*.

In den kühlen und feuchten Vegetationsperioden 1977 und 1978 stand die Fläche einige Male mehrere Dezimeter hoch unter Wasser. Die Witterungsverhältnisse begünstigten zunächst diejenigen Arten, die in Moorschlenken ihr Optimum haben; später breiteten sich zunehmend Arten der Hochmoor-Bultengesellschaft aus. Bereits im Spätsommer 1978 konnten *Sphagnum papillosum*-Polster mit einer Mächtigkeit von über 30 cm gemessen werden.

Ein Mosaik von Bulten und Schlenken differenzierte sich ab 1980 immer deutlicher. Die Fläche wies 1980 nur noch kleine vegetationsfreie Stellen auf. Die Torfmoos-Schlenken waren im Sommer häufig bis zu 5 cm hoch überstaut, die Bulten nicht. Bezeichnenderweise breitete sich *Sphagnum magellanicum* erst in diesem Stadium in der Fläche aus. Im Gegensatz zu *Sphagnum papillosum*, das in zeitweise schwach überstauten Bereichen wachsen kann, erträgt *Sphagnum magellanicum* so gut wie keine Überstauung (JECKEL 1986). *Sphagnum cuspidatum*, das sein Optimum in sehr nassen Schlenken hat, ging mit zunehmendem Überwachsen der Schlenken durch *Sphagnum papillosum* und *Sph. magellanicum* zurück. Dafür nahm vor allem in den trockenen Sommern 1982 und 1983 *Sphagnum auriculatum* in der Schlenkenvegetation zu. Die Art hält sich auf nicht ganz so

Tab. 2: Vegetationsentwicklung im Großen Moor (Regeneration nach gezielter Entwaldung 1974 und 1975 und Anstau von Entwässerungsgräben 1976).

	<i>Erico-Sphagnetum magellanici</i>							
Jahr	74	77	78	80	81	82	84	86
Deckung Phanerogamen, Baumschicht (%)	85	-	-	-	-	-	-	-
Deckung Phanerogamen, Krautschicht (%)	76	85	85	83	90	80	90	100
Deckung Kryptogamen (%)	20	70	70	90	100	100	95	98
Artenzahl	10	8	8	12	13	16	16	15
<i>Erica tetralix</i>	10	20	20	20	30	20	10	10
<i>Eriophorum vaginatum</i>	+	25	25	30	30	40	60	60
<i>Molinia caerulea</i>	50	30	30	20	5	+	+	+
<i>Calluna vulgaris</i>	5	10	10	10	10	10	-	-
<i>Betula pubescens</i> (B)	50	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinus sylvestris</i> (B)	35	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypnum cupressiforme</i>	20	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sphagnum fallax</i> s.l.	-	70	70	70	70	60	55	55
<i>Sphagnum rubellum</i>	-	-	+	20	30	30	35	40
<i>Empetrum nigrum</i>	-	-	-	3	3	3	5	5
<i>Andromeda polifolia</i>	-	-	-	+	2	2	5	5
<i>Polytrichum juniperum</i>	-	-	-	+	+	5	+	-
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	-	-	-	-	+	+	5	15
<i>Odontoschisma sphagni</i>	-	-	-	-	-	5	5	3
<i>Sphagnum magellanicum</i>	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	-	5	5
<i>Betula pubescens</i> (J)	5	-	-	+	10	5	+	+
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>eric.</i>	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dryopteris carthusiana</i>	5	+	-	-	-	+	+	+

nassen Standorte wie *Sph. cuspidatum* (OVERBECK 1975, JECKEL 1981). 1986 war die Entwicklung der Fläche zu einem *Narthecium*-reichen *Erico-Sphagnetum magellanici* fast abgeschlossen.

3.2 Regenerationsflächen im Großen Moor

Das ca. 53 ha umfassende Große Moor war in großen Bereichen durch bäuerlichen Brenntorfgewinn ca. 1 - 1.5 m abgetorft worden. Später wurden tiefe Entwässerungsgräben angelegt, um das Moor zu kultivieren. Einen Teil der Moorflächen wandelte man in Grünland um, die übrigen Flächen blieben teilentwässert, teilabgetorft und ungenutzt liegen. Während einige Torfstiche wieder vernäßen und sich dort die *Sphagnum cuspidatum*-*Eriophorum angustifolium*-Gesellschaft und die *Sphagnum fallax*-*Eriophorum angustifolium*-Gesellschaft ansiedelten, entwickelte sich in stärker entwässerten Moorbereichen ein Waldstadium aus *Pinus sylvestris* und *Betula pubescens*. Im Winter 1974/1975 wurde ein besonders stark verbuschter Torfstich von ca. 12.5 ha von örtlichen Naturschutzvereinen entwaldet. 1976 staute man die am Nord- und Nordostrand des Torfstiches entlangziehenden Entwässerungsgräben mit einer Sohltiefe von ca. 1 - 1.5 m bis knapp unter Flur an.

3.21 Vegetationsentwicklung in Probefläche 1 (Tab. 2)

Die Moorfläche wurde 1 - 1.5 m abgetorft und hat heute eine Torfmächtigkeit von ca. 1 m. Stark zersetzter *Sphagnum*-Torf liegt über Seggen- und Birkenbruch-Torf. Tab. 2 zeigt die Regeneration von Moorgesellschaften auf der Probefläche. Im Waldstadium fehlten 1974 Arten der *Oxycocco-Sphagnetum* fast ganz. Vor allem die sehr lichtbedürftigen *Sphagnum*-Arten waren in der Fläche nicht vorhanden. Drei Jahre nach dem Entwalden und ein Jahr nach Wiedervernässen betrug der Anteil von *Sphagnum fallax* schon 70% des Gesamtdeckungsgrades der Vegetation. Von 1978-1980 stellten sich *Oxycocco-Sphagnetum*-Arten ein. Dieser Trend setzte sich bis 1986 fort, wobei *Sphagnum rubellum* zuungunsten von *Sphagnum fallax* erhebliche Deckungsgrade erlangte. Ansatzweise ähnliche Sukzessionen stellen auch BOLTE et al. (1983) auf entkusselten Moorflächen fest.

1981 und 1982 mußte auf der gesamten Regenerationsfläche der verhältnismäßig starke Jungbirkenaufwuchs entfernt werden. Zu diesem Zeitpunkt hatte sich offensichtlich der Torfmoospolstern eigene Wasserhaushalt noch nicht ganz stabilisiert. Inzwischen ist die Wasserhaltekapazität der Bulten ausreichend, um ein zu starkes Gehölzaufkommen zu verhindern. *Sphagnum rubellum* besitzt das höchste Wasserhaltevermögen unter den Bultbildnern (OVERBECK 1975). Dort, wo diese Art dominiert, ist wohl Keimen von Gehölzen, aber kein gutes Wachstum möglich. Im Prinzip verlief die Sukzession im Großen Moor im Beobachtungszeitraum ähnlich wie im Breiten Moor.

4. Diskussion

Die bisherige Sukzession in beiden Mooren zeigt einen deutlichen Trend zum *Erico-Sphagnetum magellanici*. Offensichtlich ist unter bestimmten klimatischen Voraussetzungen und bei guter Wiedervernässbarkeit die Regeneration von Gesellschaften der *Oxycocco-Sphagnetum* selbst in stark degradierten Mooren möglich. Voraussetzung für Wiedervernässen ist u.a., daß bei anhaltend positiver klimatischer Wasserbilanz der ober- und unterirdische Abfluß behindert wird. Dies ist in Mooren wie den untersuchten der Fall, deren Stratigraphie mindestens 50 cm stark zersetzte, undurchlässige Basistorfauflagen über Ortstein aufweist (vgl. KUNTZE, EGGELSMANN 1981; GORE 1983).

In den Probeflächen beider Moore wurde durch relativ stark schwankende Wasserstände vor den gezielten Vernässungsmaßnahmen bzw. vor dem Brand das Wachstum von *Be-*

tula pubescens, *Pinus sylvestris* und *Molinia caerulea* begünstigt. Diese Arten sind nun ihrerseits in der Lage, den Wasserstand während der Vegetationsperiode entscheidend zu senken (vgl. MÜLLER 1980). Nach Abbrennen dieser Arten pendelte sich auch ohne zusätzlichen Anstau ein ausgeglichener hoher, oberflächennaher Wasserstand ein. Vor dem Brand schwankte der Wasserspiegel zwischen 15–40 cm unter Flur, von 1982 an pendelte er sich auf 0–10 cm ein. Hiermit waren die Voraussetzungen für das kontinuierliche Wachstum der Hochmoor-Bultengesellschaft (*Erico-Sphagnetum magellanicum*) erfüllt. Nach eigenen Messungen beträgt die maximale Schwankungsamplitude des Wasserspiegels im *Erico-Sphagnetum magellanicum* außerhalb der Brandflächen im Breiten Moor 14–15 cm. Im Großen Moor hätte allerdings das Entfernen der dichten Gehölzvegetation allein die Sukzession zum *Erico-Sphagnetum* nicht einleiten können, da hier in den Probeflächen der Wasserspiegel mehr schwankte und insgesamt auch tiefer unter Flur lag als im Breiten Moor. Ein zusätzlicher Anstau war erforderlich.

Die Anstauhöhe ist entscheidend für die Regeneration von Hochmoor-Bultengesellschaften. Wird langfristig zu hoch über Flur gestaut, siedeln sich zwar die bereits erwähnten *Sphagnum*-Schlenkengesellschaften an, eine Besiedlung mit hochmoortorfbildenden *Sphagnum*-Arten wie *Sph. rubellum*, *Sph. magellanicum*, *Sph. papillosum* erfolgt aber wegen zu starker Vernässung meist nicht. Will man also zusätzlich zu Schlenkengesellschaften Hochmoor-Bultengesellschaften regenerieren, darf der Anstau nur sehr knapp unter oder über Flur liegen (vgl. auch EGGELSMANN 1982). Die Hochmoor-Bultengesellschaften vertragen stärkere Wasserstandsschwankungen nicht, sondern gedeihen optimal bei Wasserständen, die im Jahresverlauf zwischen 0 und -5 cm liegen. Gelegentliche Schwankungen im Bereich von +2 bis -15 cm, in Einzelfällen auch darüber hinaus, sind möglich (NEUHÄUSL 1975, JECKEL 1986).

Selbstverständlich müssen in den Regenerationsflächen oder in deren näherer Umgebung noch die Hochmoorarten bzw. deren Diasporen vorhanden sein, sonst dürften sich das *Erico-Sphagnetum magellanicum* und die Schlenkengesellschaften wohl kaum innerhalb eines Jahrzehnts regenerieren. Im Breiten Moor liegen in der Nähe der Probeflächen noch verhältnismäßig großflächig *Oxycocco-Sphagnetum*-Gesellschaften, vor allem das *Erico-Sphagnetum*, im Großen Moor hingegen kommen nur noch einige Arten dieser Gesellschaften, nicht aber die Assoziationen selbst vor. Umso interessanter ist hier der Sukzessionsverlauf. In den vorgestellten Fällen konnte leider nicht untersucht werden, welches Samenpotential in den Torfen noch vorhanden war und welche Arten in die Dauerflächen eingewandert sind.

Auf Grund des relativ kurzen Untersuchungszeitraumes sind noch keine abschließenden Aussagen möglich, hierzu ist die weitere Beobachtung der Dauerflächen erforderlich. Dennoch sind die vorliegenden Teilergebnisse über Regeneration von Moorgesellschaften bereits recht aufschlussreich, zumal bisher keine systematischen Langzeituntersuchungen über die Vegetationsentwicklung in regenerierenden Mooren publiziert worden sind. Die vorliegenden Ergebnisse von BOLTE et al. (1985) und BRAUN (1986) stammen aus einem sehr kurzen Untersuchungszeitraum von vier Jahren und sind deswegen nur bedingt interpretierbar.

Literatur

- BOLTE D., FLÜGGER J., CORDES H., 1985: Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung in einem gestörten Hochmoor. Verh. Ges. Ökol. 13: 251–256.
BRAUN W., 1986: Vegetationskundliche Beobachtungen an den Renaturierungsversuchen im Torfabbaugebiet der Kendemühlflize. Telma 16: 31–44.

- EGGELSMANN R., 1982: Möglichkeiten und Zielsetzungen für eine Regeneration von Hochmooren - hydrologisch betrachtet. Inf. Natursch. Landschaftspfl. Wardenburg 3: 167-178.
- EHRENDORFER F., 1973: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Stuttgart (Fischer): 318 S.
- GAMS H., 1973: Kleine Kryptogamenflora. Bd. IV. Stuttgart.
- GORE A.J.P., 1983: Introduction. In: (Ed. GORE A.J.P.): Ecosystems of the world, Vol. 4a: Mires: Swamp, bog, ten and moor. Amsterdam (Elsevier): 440 p.
- JECKEL G., 1981: Die Vegetation des Naturschutzgebietes "Breites Moor" (Kreis Celle, Nordwestdeutschland). Tuexenia 1: 185-209.
- JECKEL G., 1986: Grundwasser-Ganglinien unter verschiedenen Pflanzengesellschaften in nordwestdeutschen Heidemooren. Tuexenia 6: 195-204.
- KUNTZE H., EGGELSMANN R., 1981: Zur Schutzfähigkeit nordwestdeutscher Moore. Telma 11: 197-212.
- MÜLLER K., 1980: Versuch zur Regeneration von Hochmooren. Telma 10: 197-204.
- NEUHÄUSL C., 1975: Hochmoore am Teich Velké Dárko. Prag (Academia): 267 S.
- OVERBECK F., 1975: Botanisch-Geologische Moorkunde unter besonderer Berücksichtigung der Moore Nordwestdeutschlands als Quellen zur Vegetations-, Klima- und Siedlungsdichte. Neumünster (Wachholtz): 719 S.
- SCHMIDT W., 1981: Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. Scripta Geobot. 15: 199 S.

Adresse

Dr. G. Jeckel
LÖLF NRW
Castroper Str. 314-316
D-4350 Recklinghausen

Artenrückgang der Ackerwildkräuter in Stuttgart

Wolfram Lottausch

Synopsis

Wild herbs in arable land find good living conditions on more than 21 square kilometers in Stuttgart - at least in principle. A relatively high diversity of more than 200 species in the municipal area of Stuttgart was found in the middle of our century. Since then the situation of species diversity has changed. Since 1980 fewer than 120 species in Stuttgart have been found. Only a few more than 20 are distributed over arable land. The drastic species decline is supported by the example of Red Data. One hundred one wild herbs in arable land were extinct, endangered or in need of protection in Baden-Württemberg in 1983. Before 1944 83 of these 101 species were found in Stuttgart; since 1980 only 19 have been found. The need of measures to conserve and reestablish a primary segetal flora arises not only on the grounds of protecting nature and species. The flora has various positive effects and uses, for example, as medicinal herbs, as indicator plants or as a basis for biological control, which justify the name of 'useful plants' for the wild herbs in arable land.

Agrarian landscape, Red Data Book, segetal flora, species decline, wild herbs (in arable land).

1. Übersicht

Ackerwildkräuter, in ihrer Gesamtheit auch als Ackerbegleitflora bezeichnet, sind nicht angebaute Kräuter in Nutzpflanzenkulturen der Äcker. Auf Grund charakteristischer Eigenschaften und Standortsansprüche (vgl. ELLENBERG 1978) können sich Ackerwildkräuter langfristig nur auf offenen Plätzen und Flächen behaupten, wie diese mit den vom Menschen regelmäßig umgebrochenen Äckern zur Verfügung stehen.

Die ursprüngliche Vielfalt von etwa 300 Ackerwildkrautarten in Mitteleuropa war in Anpassung an die unterschiedlichsten Einflüsse und Standortbedingungen im Verlauf der landwirtschaftlichen Entwicklungsgeschichte vielfältigen Änderungen unterworfen. Mit der zunehmenden Technisierung und Intensivierung der Landwirtschaft verschlechterten sich die Bedingungen für die Ackerbegleitflora nachhaltig. Dabei hatte der in den letzten Jahrzehnten verstärkte Einsatz von Herbiziden entscheidenden Einfluß (KOCH 1980, SCHUMACHER 1980, MEISEL 1985). Auf Grund eines besonders in jüngerer Zeit drastischen Artenrückgangs der Ackerbegleitflora erscheint eine einst lebendige bäuerliche Kulturlandschaft regional wie überregional über weite Bereiche hinweg verödet. Diese Situation wird am Beispiel der Stadt Stuttgart mit Zahlen verdeutlicht.

2. Methoden

Die vorliegenden Daten stützen sich auf Untersuchungen der Ackerflächen in allen Stuttgarter Landwirtschaftsgebieten (vgl. Kap. 3) einschließlich der vollständigen Begehung sämtlicher Feldsäume. Die Arbeiten und Erhebungen erfolgten in den Jahren 1985 bis 1987. Als Ackerwildkräuter sind solche Pflanzen bezeichnet, die auf Ackerflächen dominieren oder die fester Bestandteil von Ackerwildkraut-Gesellschaften sind (vgl. ELLENBERG 1978, OBERDORFER 1983). Nicht als Ackerwildkräuter bezeichnet sind diejenigen Pflanzen, die als charakteristische Arten anderer Pflanzengesellschaften

gelten (z.B. Ruderalpflanzen, Trittgemeinschaften), selbst wenn sie relativ häufig in Feldfluren aufgenommen werden, z.B. *Cerastium arvense*, *Cirsium vulgare*, *Rumex crispus*.

Zur Ermittlung möglichst vollständiger Artenzahlen ('seit 1980') wurden zusätzlich verschiedene aktuelle floristische Arbeiten - auch über Nicht-Ackerflächen - ausgewertet (KUNICK 1983 sowie mehrere unveröffentlichte eigene Gutachten und Untersuchungen der unteren Naturschutzbehörde Stuttgart). Die Artenzahlen für die genannten Zeiträume 'vor 1968' und 'vor 1944' basieren auf den Fundortangaben in SEYBOLD 1969.

3. Aktuelle Vorkommen in Stuttgart

Stuttgart bietet auf 21.9 km² Ackerland (entspricht 10.6% des Stadtgebietes, Stand Dezember 1984) die grundsätzlichen Voraussetzungen zur Ausprägung einer reichen Feldflora. Die Ackerflächen verteilen sich auf drei Teilgebiete mit einer jahrhundertealten Ackerbautradition auf wertvollen Lehm- und Lößlehmböden: im Nordwesten und Norden Bereiche des Strohäus, im Süden Teile der Filderebene.

Im Zeitraum von 1980 bis 1987 wurden im gesamten Stuttgarter Stadtgebiet 118 Ackerwildkräuter nachgewiesen. Diese Zahl täuscht allerdings eine Vielfalt vor, die der tatsächlichen Situation auf den Feldfluren keineswegs entspricht. Bei vielen Arten handelt es sich um wenige isolierte Vorkommen oder gar nur um Einzelfunde. Einigermäßen verbreitet sind hingegen nur wenig mehr als 20 Arten. Zusammengefaßt ergibt sich das folgende Bild:

- Von wenigen Ausnahmen abgesehen, finden sich auf den Ackerflächen nur allgemein verbreitete Trivialarten, so besonders *Stellaria media*, *Convolvulus arvensis*, *Galium aparine* und *Alopecurus myosuroides*.
- Die Artenzahl ist innerhalb der Kulturen sehr niedrig und beträgt in den einzelnen Äckern selten mehr als 10 Arten. Am artenärmsten präsentieren sich die besonders intensiv mit Herbiziden (vor allem Atrazin) behandelten Maiskulturen, in denen bisweilen nicht ein einziges Wildkraut zu finden ist.
- Der Deckungsgrad der Ackerwildkräuter ist oftmals so gering, daß eine Flächendeckung kaum in Prozent angegeben werden kann. Nach der Skala von Braun-Blanquet muß der Deckungswert der Ackerbegleitflora in der Mehrzahl der Äcker mit einem '+' bewertet werden.
- Charakteristische Verbreitungsmuster, die bestimmten Ackerwildkraut-Gesellschaften entsprechen, lassen sich kaum erkennen. Als Folge der allgemeinen Standortsnivellierung sind die klassischen Ackerwildkraut-Gesellschaften, die in ihrer floristischen Eigenart unterschiedliche Standortbedingungen und Bewirtschaftungsformen offenbaren (z.B. bodensaure Getreidewildkraut-Gesellschaften, kalkliebende Hackfrucht-Gesellschaften), kaum mehr ausgeprägt.

Tab. 1 veranschaulicht die geschilderte Situation. In den 45 wiedergegebenen und im Juli 1987 durchgeführten Vergleichsaufnahmen sind drei verschiedene Kulturarten (unterschiedliche Bewirtschaftung) zu je gleichen Teilen in allen drei Stuttgarter Landwirtschaftsgebieten berücksichtigt. Die eingerahmten Artengruppen entsprechen keinesfalls

klassischen Ackerwildkraut-Gesellschaften. Vielmehr verdeutlicht die Anordnung, daß zwar geringe Unterschiede zwischen den drei Kulturen bestehen. Die Vorkommen der Arten sind in den 'Gruppen' jedoch so spärlich, daß eine Abgrenzung in Form von Gesellschaften nicht zu rechtfertigen ist.

Tab. 1: Ackerwildkräuter auf Stuttgarter Feldfluren.

Aufnahme-Nr.	Zehner	0000000001111111	11112222222223	33333333344444	
	Einer	1234567890123456	789012345678901	23456789012345	
Deckfrucht		Winter-Weizen			
Deckung der Deckfrucht		Futterrüben			
Deckung der Deckfrucht		Mais			
Ackerwildkrautdeckung					
		r++112+211++r++	1++++1r++2++r	+21++++1+r+2+r	
<i>Veronica persica</i>		...r++.....	
<i>Myosotis arvensis</i>		..r.+2+++..	
<i>Apera spica-venti</i>		...++++..	
<i>Polygonum persicaria</i>		...++++r.....	+...r.....	r.....	
<i>Avena fatua</i>		..rr.....++..+rr+..	
<i>Polygonum aviculare</i>		...+.++..r.....	
<i>Poa annua</i>		...+.+.++r..+.+	
<i>Alopecurus myosuroides</i>		..r.1r..1..r+	+r...+r...++++	
<i>Fallopia convolvulus</i>	+++...+	+...+.1.r+....	
<i>Sinapis arvensis</i>	r+r.....	
<i>Chenopodium album</i>	rr+..	
<i>Raphanus raphanistrum</i>	rrr	
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	++r	
<i>Taraxacum officinale</i>	r.....r	rr+r.....	
<i>Agropyron repens</i>	+.r...+.+	r+.r+r+....	
<i>Senecio vulgaris</i>	+rrr	
<i>Rumex crispus</i>	rr	
<i>Stellaria media</i>		r...+.+++.+	1...+.r++...+2++r	+...+.+++.+	
<i>Galium aparine</i>		..+++.++..r	+++.+.r.r+....	rrr+....	
<i>Convolvulus arvensis</i>		r+1...++r.r+++	2+...++...2r	
<i>Cirsium vulgare</i>	r...+.+	+.....r.++.1r	
<i>Cirsium arvense</i>		...+.+.+++.rr	
<i>Lathyrus tuberosus</i>	r...+	..r.....	...1...r...r	
<i>Euphorbia helioscopia</i>		...+.r.....r.....r	..r.....	
<i>Sonchus oleraceus</i>		...+.r.....	r.r.r.....	..r.....	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	r.....	...+.+.+r	
<i>Matricaria chamomilla</i>		...+.r.....+.rr	
<i>Lamium purpureum</i>	r.....r.....rr	
<i>Equisetum arvense</i>	1.....+.+	r.....+.+	
<i>Lolium perenne</i>		...+.r.....r	
<i>Euphorbia exigua</i>		...+.r.....	...+.r.....	
<i>Thlaspi arvense</i>	r.....r.....	
<i>Viola arvensis</i>		...+.r.....	+.....	

Außerdem wurden 19 weitere Arten aufgenommen (je 1mal). Deckungswerte nach Braun-Blanquet.

Tab. 2: Artenzahlvergleich.

Zeitraum	I	Artenzahl	I	relativer Anteil
vor 1944	I	205	I	100.0%
vor 1968	I	193	I	94.1%
seit 1980	I	118	I	57.6%

4. Artenrückgang

Die eingangs genannte Zahl von etwa 300 ursprünglich in Mitteleuropa verbreiteten Ackerwildkrautarten erstreckt sich über die volle Bandbreite aller Standortvarianten und ackerbaulichen Nutzungsformen, eine Vielfalt, die in einzelnen Regionen natürlich kaum gegeben ist. Um so mehr überrascht es, daß in Stuttgart vor 1944 wenigstens 205 Ackerwildkräuter nachgewiesen wurden. Bis 1968 waren 12 Arten verschollen. Bis heute sind es 87 Arten, was einem Rückgang um 42.4% entspricht (Tab. 2).

Der Artenrückgang wird am Beispiel der Rote-Liste-Arten (HARMS et al. 1983) untermauert: Von im Jahre 1983 in Baden-Württemberg ausgestorbenen, gefährdeten und schonungsbedürftigen 101 Ackerwildkräutern wurden in Stuttgart vor 1944 noch 83 Arten nachgewiesen, bis 1968 immer noch 72, seit 1980 hingegen nur mehr 19 (Abb. 1). Zu den heute (September 1987) verschollenen Rote-Liste-Arten, deren Vorkommen noch bis 1968 in Stuttgart belegt ist, zählen z.B. *Agrostemma githago*, *Ajuga chamaepitys*, *Arnoseris minima*, *Asperula arvensis*, *Camelina microcarpa*, *Centaurea cyanus*, *Chrysanthemum segetum*, *Fagopyrum tataricum*, *Gagea villosa*, *Melampyrum arvense*, *Legousia speculum-veneris*, *Ranunculus arvensis*, *Scandix pecten-veneris*, *Silene gallica*, *Stachys arvensis* und viele andere.

Wie die Artenzahl-Entwicklung (Tab. 2, Abb. 1) zeigt, ist der Artenrückgang offensichtlich in den letzten zwei Jahrzehnten besonders drastisch verlaufen. Der bedeutende Artenverlust kommt dabei in dem reinen Zahlenvergleich von 205 zu 118 nur sehr unvollkommen zum Ausdruck. Denn unter den 87 verschollenen Ackerwildkräutern sind immerhin 64 Rote-Liste-Arten. In der einst vielfältigen Ackerbegleitflora hat also eine deutliche Verschiebung zugunsten der allgemein verbreiteten Trivialarten stattgefunden.

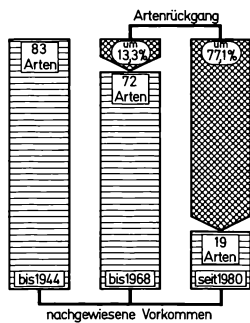


Abb. 1: Rückgang der Rote-Liste-Arten unter den Ackerwildkräutern in Stuttgart.

5. Folgerungen

5.1 Bedeutung

Auch wenn sie oft nur als Unkräuter abqualifiziert werden, rechtfertigen die Ackerwildkräuter m.E. in vielfältiger Hinsicht eine Bezeichnung als Nutzpflanzen.

Ackerwildkräuter

- sind Nahrungspflanzen (z.B. Wilder Rettich, Weißer Senf, Löwenzahn),
- sind Heilpflanzen (z.B. Kamille, Zinnkraut, Quecke),

- sind Zeigerpflanzen (Indikation von Ackerstandortseigenschaften, z.B. Kohl-Gänsedistel, Hundspetersilie),
- helfen der Bodenverbesserung (Förderung der Humusbildung, Bodendurchlüftung, Wasserhaushalt),
- bieten Schutzfunktionen (Schutz vor Winderosion und Bodenabschwemmung, Witterschutz für Kulturpflanzen),
- sind Grundlage der biologischen Schädlingsbekämpfung (Lebensraum und Nahrung für Nützlinge und Schädlinge),
- sind Lebensraum für Nutzinsekten (z.B. Bienenweide),
- sind Teil einer natürlichen Lebensraumvielfalt (Lebensraumverbund mit intakten Nahrungsnetzen),
- sind Genpotential (z.B. für die künftige floristische Entwicklung und Selektion),
- sind Kulturdokument (Zeugen jahrtausendealter Bewirtschaftungsformen),
- haben besonderen ästhetischen Wert (Formen- und Farbenpracht in einer bäuerlichen Landschaft).

Trotz zahlreicher positiver Wirkungen und Nutzfunktionen werden die Ackerwildkräuter weiterhin mit Nachdruck bekämpft - bis zu ihrer vollständigen Ausrottung? Dies wäre gleichbedeutend einem unersetzbaren Verlust.

5.2 Maßnahmen

Bundesweit werden in mehreren Regionen Maßnahmen zur Erhaltung und Wiedereinbürgerung einer ursprünglichen Vielfalt von Ackerwildkräutern durchgeführt, z.T. in Feldflora-Reservaten oder mit sogenannten Ackerrandstreifen-Programmen. Wie sich gezeigt hat, genügt allein der Verzicht auf den Herbizideinsatz, um die standortsgebundene Ackerbegleitflora wieder hervorzubringen (SCHUMACHER 1980).

Das erstmals 1987 umgesetzte Ackerwildkrautprogramm der Stadt Stuttgart verlief bereits in der Anfangsphase überaus positiv. Auf einem aus der regulären landwirtschaftlichen Nutzung ausgegliederten Flurstück haben sich innerhalb eines halben Jahres nach Umbruch 90 Wildpflanzenarten eingestellt, darunter 48 Ackerwildkräuter. Dabei handelt es sich keineswegs nur um sogenannte Trivialarten, wie das angesichts des fetten Lößlehmstandortes zuvor befürchtet wurde. Das spontane Erscheinen von immerhin 11 selteneren Arten, z.B. *Anagallis coerulea*, *Kickxia spuria* und *Melandrium noctiflorum*, läßt hoffen, daß das entsprechende Ackerwildkraut-Potential auch an anderen Standorten noch nicht erschöpft ist. Indessen sind weiterreichende Maßnahmen, insbesondere großräumige Lösungen, die möglichst viele auch weiterhin genutzte Ackerflächen einbeziehen, anzustreben. Denn die vielfältigen Nutzfunktionen der Ackerwildkräuter können sich erst langfristig bei einer großflächigen Verbreitung voll entfalten.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung des Stadtplanungsamtes der Landeshauptstadt Stuttgart (untere Naturschutzbehörde) durchgeführt.

Literatur

- ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer).
- HARMS K.H., PHILIPPI G., SEYBOLD S., 1983: Verschollene und gefährdete Pflanzen in Baden-Württemberg. Rote Liste der Farne und Blütenpflanzen. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 32: 1-160.
- KOCH W., 1980: Die Segetalflora in Abhängigkeit von Bewirtschaftungsmaßnahmen. Daten Dok. Umweltschutz (Universität Hohenheim) 30: 43-60.
- KUNICK W., 1983: Pilotstudie Stadtbiotopkartierung Stuttgart. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 36: 1-139.
- MEISEL K., 1985: Gefährdete Ackerwildkräuter - historisch gesehen. Natur Landschaft 60: 62-66.
- OBERDORFER E., 1983: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. III. Wirtschaftswiesen und Unkrautgesellschaften. 2. Aufl. Stuttgart (Fischer).
- SCHUMACHER W., 1980: Schutz und Erhaltung gefährdeter Ackerwildkräuter durch Integration von landwirtschaftlicher Nutzung und Naturschutz. Natur Landschaft 55: 447-453.
- SEYBOLD S., 1969: Flora von Stuttgart. Stuttgart (Ulmer).

Adresse

Dr. W. Lottausch
Theodor-Heuss-Str. 42
D-7147 Eberdingen-Hochdorf

Grünanlagen zwischen Naturnähe und Erholungsfunktion - eine floristisch-faunistische Untersuchung -

Udo Bröring, Holger Brux, Martin Gebhardt, Renate Heim,
Rolf Niedringhaus und Gerhard Wiegleb

Synopsis

Three areas of urban green were investigated with regard to floristic and faunistic species composition under different management regimes. No great difference among the areas as to overall species composition and diversity was found. Within all areas 5 habitat types could be distinguished according to vegetation structure, which were the basis for further faunistic analyses. These habitat types strongly differed in the colonization by different groups of insects. Within the grassland, mowing intensity had a strong influence on species diversity in various insect groups. Within the shrubbery, species diversity of cicadas and bugs was strongly dependent on dominant plant species. On exotic shrubs and trees only few species occurred, whereas on indigenous shrubs and trees high diversities were observed. The preliminary results already allow some recommendations for future management of urban green areas.

Habitat diversity, landscape ecology, management, species diversity, urban green.

1. Einführung

Bei der Planung und Anlage von Grünanlagen in städtischen Siedlungsgebieten ist in zunehmendem Maße konträren Zielvorstellungen Rechnung zu tragen. Einerseits sollen mehr Freizeit- und Erholungsflächen für den Menschen geschaffen werden, andererseits sollen diese Anlagen möglichst naturnah gestaltet werden, um Rückzugsbereiche für Flora und Fauna zu erhalten. Der Raummangel in den Ballungszentren verhindert eine großzügige räumliche Differenzierung hinsichtlich der verschiedenen Zielvorstellungen. Deshalb müssen beide Anforderungen in der Regel auf engstem Raum integrativ erfüllt werden. Hierzu werden seit einigen Jahren verschiedene Konzepte diskutiert (vgl. z.B. LE-ROY 1983, SCHMIDT 1986).

Bei einigen in letzter Zeit in Bremen erstellten Grünanlagen sah das Konzept des Gartenbauamtes der Stadt eine bereichsweise naturnahe Gestaltung und Pflege vor. In drei dieser Grünanlagen wird z.Z. in Form einer mehrjährigen Begleituntersuchung geprüft, welche Auswirkungen verschiedene Freizeit-Nutzungsaktivitäten auf angestrebte naturnahe Entwicklungen haben und welchen Einschränkungen die Freizeitnutzungen durch eine naturnahe Konzeption unterliegen. An dieser Stelle werden Zwischenergebnisse aus den ersten beiden Untersuchungsjahren vorgelegt. Dabei standen die Fragen im Vordergrund, inwieweit sich das Arteninventar der drei Gebiete unterscheidet, ob sich innerhalb der Gebiete verschieden zu beurteilende Biotoptypen unterscheiden lassen und welche Entwicklungen innerhalb der Biotoptypen bei verschiedenartigen Nutzungen und Pflegemaßnahmen ablaufen.

2. Untersuchungsgebiete, Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden 1985 in drei Bremer Grünanlagen begonnen. Diese weisen als Gemeinsamkeit jeweils im Zentrum eine größere Wasserfläche, umgeben von einem befestigten Wegenetz, auf. (Kurzcharakteristika s. Tab. 1). In allen drei Anlagen wurden im ersten Jahr flächendeckende qualitative und quantitative Erfassungen der Flora und Vegetation sowie ausgewählter Tiergruppen nach standardisierten Methoden durchgeführt. In repräsentativen Dauerbeobachtungsflächen wird seither die Veränderung der floristischen und faunistischen Zusammensetzung detailliert untersucht. Für die faunistische Erfassung wurden schwerpunktmäßig auffällige Gruppen wie Libellen, Tagfalter, Heuschrecken sowie Bienen und Wespen ausgewählt. Außerdem wurden die Wanzen und Zikaden bearbeitet, die auf Grund ihrer relativ geringen Vagilität und ihrer engen Bindung an bestimmte Pflanzenarten bzw. Habitatstrukturen eine hohe ökologische Aussagekraft besitzen.

Tab. 1: Kurzcharakteristik der 3 untersuchten Grünanlagen.

	Grünanlage 1 am Krimpelsee	Grünanlage 2 am Mahndorfer See	Grünanlage 3 an der Ludwig- Roselius-Allee
Lage/Umgebung	Gewerbegebiet am Stadtrand	Grünland am Stadtrand	Wohngebiet im Stadtbereich
Gesamtfläche in ha (davon Land)	18 (9)	34 (14)	7 (5)
Fertigstellung	1983 - 86	1981 - 83	1981 - 84
dominierende Nutzung	Spaziergänger Radfahrer Angler	Badebetrieb Spaziergänger	Radfahrer Spaziergänger Angler

3. Ergebnisse

Ausgehend von der flächendeckenden vegetationskundlichen Kartierung wurde folgende Grobgliederung in 5 Biotoptypen als Basis für die faunistischen Untersuchungen gewählt:

- I. Offene (bzw. schütter bewachsene) Bereiche.
Zumeist sehr kleinflächig und mosaikartig verteilt.
- II. Grasflächen.
In sich stark differenziert, von häufig gemähten rasenartigen Liege- und Spielwiesen bis zu wenig gestörten Kräuterwiesen.
- III. Kraut-Ruderalflächen.
Zumeist kleinflächig, durch nitrophile Hochstauden der Gattungen *Chrysanthemum*, *Artemisia*, *Urtica*, *Cirsium* und *Epilobium* geprägt.
- IV. Gebüsch-/Gehölzbereiche.
Ebenfalls heterogen, von frischen Anpflanzungen bis zu ungestörten Restwäldchen.
- V. Röhrichtzonen.
Meist mehr oder weniger stark ausgeprägte Säume an Gewässerrändern.

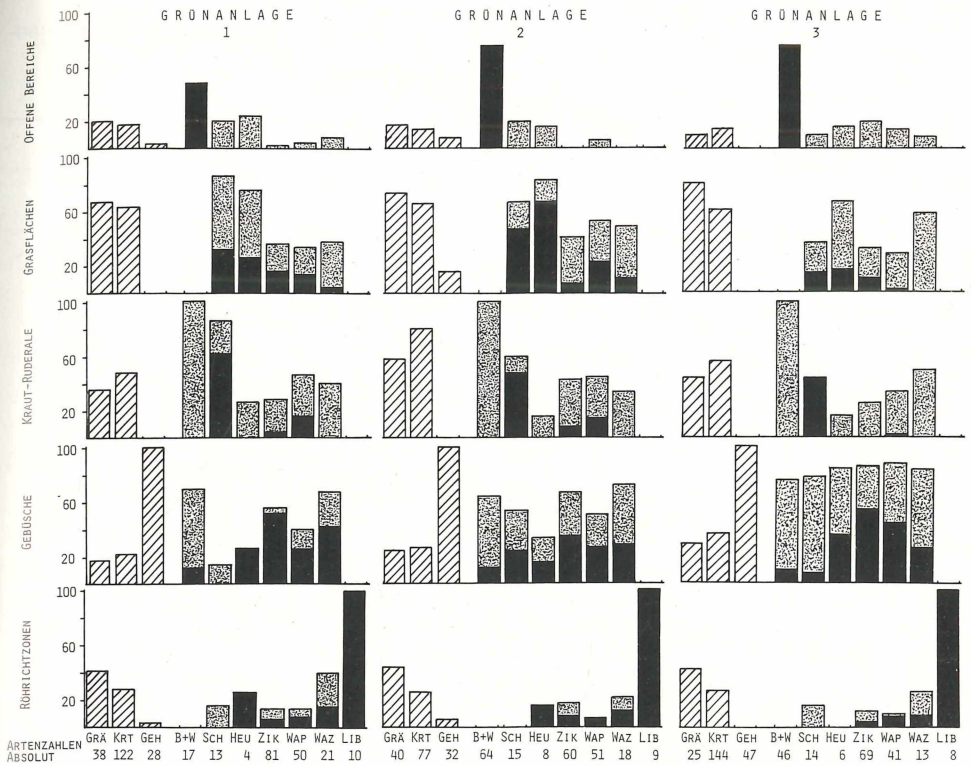


Abb. 1: Prozentuale Anteile der Pflanzen- und Insektengruppen in den 5 Biotypen, bezogen auf die Gesamtartenzahlen der jeweiligen Grünanlage.

Pflanzen: Grä = Gräser i.w.S., Krt = Kräuter, Geh = Gehölze;

Insekten: B + W = Bienen und Wespen, Sch = Tagfalter, Heu = Heuschrecken, Zik = Zikaden, Wap = phytophage Wanzen, Waz = zoophage Wanzen, Lib = Libellen;

Schwarz: Anteil der ausschließlich in dem jeweiligen Biotyp vertretenen Arten, bei Bienen, Wespen und Tagfaltern Anteil der auf diesen Biotyp als Nist- und Larvalhabitat angewiesenen Arten.

Diese Biotypen treten in abgewandelter Form, Ausdehnung und Nutzungsintensität in allen drei Grünanlagen auf. Zur Abschätzung von Wert und Funktion der einzelnen Biotypen für Flora und Fauna wird die Präsenz der untersuchten Arten bzw. Artengruppen in Abb. 1 dargestellt.

Auf den ersten Blick fällt auf, daß die faunistischen und floristischen Unterschiede zwischen den drei Grünanlagen gering sind. Es zeigen sich aber vor allem bei den Insekten deutliche Präferenzen, z.T. zwingende Bindungen bestimmter Arten bzw. Artengruppen an bestimmte Biotypen. So sind z. B. endogäisch nistende Bienen und Wespen auf offene Bereiche, Libellen auf Röhrichtzonen, und phytophage, auf Laubgehölze spezialisierte Wanzen und Zikaden auf Gebüsche und Gehölze angewiesen.

Tab. 2: Auswirkungen von Nutzungsintensität und Pflegemaßnahmen auf Pflanzen und Insekten von Grasflächen der Grünanlage 2.

GRASFLÄCHEN AM MAHNDORFER SEE	RASEN	VERKRAUTETE WIESE	HANGWIESE
PFLEGE	regelmäßige Mähd	eine Mähd im Herbst	keine
NUTZUNG	intensiv als Liege- und Spielwiese	extensiv als Liegewiese	geringe Tritt- belastungen
ARTENZAHLEN			
GRÄSER	3	10	6
KRÄUTER	8	15	13
GEHÖLZE	-	-	3
TAGFALTER	-	2	4
HEUSCHRECKEN	-	3	4
ZIKADEN	2	10	16
WANZEN (PHYTOPHAG)	-	10	16
WANZEN (ZOOPIHAG)	-	4	5

Für die beiden am stärksten differenzierten Biotoptypen können bereits nach 2 Jahren weitergehende Aussagen gemacht werden. Tab. 2 zeigt exemplarisch an Grasflächen der Grünanlage 2, inwieweit Nutzungsintensität und Pflegemaßnahmen zu einer Beeinträchtigung vor allem der phytophagen Insektengruppen führen. Grasflächen unterliegen zu meist dem größten Nutzungsdruck und damit oft auch den intensivsten Pflegemaßnahmen. Die regelmäßig gemähte Liegewiese ist bis auf zwei ubiquistische Zikadenarten frei von Tieren der untersuchten Gruppen. Die einmal gemähte Liegewiese weist dagegen eine wesentlich artenreichere Fauna auf. Auch die Zahl der Pflanzenarten ist deutlich erhöht. Die ungemähte Hangwiese weist die höchste Zahl an Tierarten der verschiedensten Gruppen auf. Die Zahl der Pflanzenarten steigt nicht unbedingt, wohl aber die Wuchsformendiversität. Die faunistischen Unterschiede würden sich bei Berücksichtigung der Abundanzen noch verstärken. Es zeigt sich außerdem, daß die Zahl der auf dieser Fläche lebenden Insektenarten nicht zwangsläufig an die Artenzahl der Pflanzen gekoppelt ist. Neben dem Nahrungsangebot sowie den Nutzungs- und Pflegemaßnahmen wirken sich hier noch weitere Faktoren wie Mikroklima, Exposition, Bodenbeschaffenheit u.a. aus.

In Abb. 2 ist die Verteilung von spezialisierten Pflanzensaftsaugern aus der Gruppe der Wanzen und Zikaden auf verschiedene Gebüsch-/Gehölzbereiche dargestellt. Die Gehölze sind nach den dominanten Arten sowie der Besiedlung mit Zikaden- bzw. Wanzenarten in drei Gruppen geteilt:

- A) Gruppe zumeist fremdländischer Ziergehölze.
Hier treten meist weniger als 5 Zikaden-/Wanzenarten pro Gehölzart auf.
- B) Mischgruppe von Zier- und Nutzgehölzen.
Wohl eingebürgerte, aber überwiegend standortsfremde Arten. Hier finden sich in der Regel jeweils 5 bis 20 Zikaden-/Wanzenarten.
- C) Gruppe einheimischer, meist standortsgerechter Gehölze.
Hier finden sich 20 bis 50 Zikaden-/Wanzenarten. Für die Gattungen *Populus*, *Betula*, *Salix* (excl. *S. balsamifera*), *Quercus* und *Alnus* sind jeweils die entsprechenden Artenzahlen im Diagramm dargestellt.

Für die Zikaden sind einheimische *Salix*-Arten am günstigsten, für die Wanzen *Quercus* und *Alnus*. Die 3 übrigen Biotoptypen können hier nicht weiter behandelt werden.

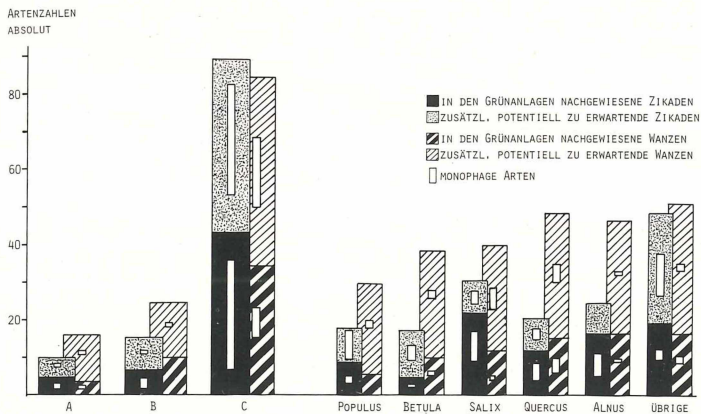


Abb. 2: Besiedlung von Laubbäumen und Sträuchern durch phytophage Wanzen und Zikaden.

Gruppe A: Laubgehölze mit jeweils 5 Wanzen-/Zikadenarten, z.B. *Tamarix*, *Rhododendron*, *Ilex*, *Ligustrum*, *Salix balsamifera mas* und weitere zumeist fremdländische Gehölze;
 Gruppe B: Laubgehölze mit jeweils ca. 5-20 Wanzen-/Zikadenarten, z.B. *Platanus*, *Castanea*, *Malus*, *Sorbus*, *Crataegus*, *Prunus*, *Pirus*, *Rhamnus*, *Aesculus*;
 Gruppe C: Laubgehölze mit jeweils ca. 20-50 Wanzen-/Zikadenarten, z.B. *Populus*, *Betula*, *Salix*, *Quercus*, *Alnus*, *Fagus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*.

4. Schlußfolgerungen und allgemeine Betrachtungen

Die bisher erzielten Ergebnisse bestätigen im wesentlichen die Erwartung, daß sich extensive Nutzung und Pflege von Grünanlagen positiv auf deren floristisches und faunistisches Arteninventar auswirken. Für die Beratung des Gartenbauamtes in der Frage des geeigneten Managementkonzeptes müssen allgemeine Aspekte wie der Zusammenhang zwischen Habitatdiversität und Art- bzw. Wuchsformendiversität mit im Vordergrund stehen. Eine vielfältige Biotopstruktur ist immer eine Voraussetzung für Artdiversität. Dabei spielen das Vorhandensein von verschiedenen Biotoptypen sowie die Differenzierung der Grasflächen und Gebüsche eine wichtige Rolle.

Von großer Bedeutung für die weitere Entwicklung wird die zukünftige Pflege sein. Die (angepflanzten) Röhrichte erhalten sich in den Bereichen geringer Nutzungsintensität von selbst. Problematischer ist die Erhaltung der offenen Flächen. Potentielle Nistbereiche für die Bienen- und Wespenarten, die durch ihre endogäische Nistweise offene bzw. schütter bewachsene und möglichst trocken-warme Bereiche benötigen, sollten stets freigehalten werden. Die Kraut-Ruderalflächen scheinen relativ beständig gegen Gehölzanflug und bedürfen derzeit keiner Pflege.

Grasflächen unterschiedlicher Art sind zwar genügend vorhanden, unterliegen aber auch der stärksten spontanen Veränderung. Auf den ungestörten Grasflächen entwickelt sich nicht nur, wie oben gezeigt, Gebüschanflug, sondern auch die Hochstaudenflur der Kraut-Ruderalflächen. Unter Einbeziehung aller vorliegenden Informationen lassen sich schon heute einige Empfehlungen zur qualifizierten Pflege ableiten. Die Mahd der Wiesenflächen sollte möglichst nur einmal im Jahr (September) unter Abtransport des Mähgutes erfolgen. Dabei sind stets einige Flächen zur Samenausbreitung und als Restnahrungsangebot zu belassen. Dies bedingt eine qualifizierte und differenzierte Durchführung mit entsprechend ausgebildetem Personal. Nicht zuletzt deshalb ist die empfohlene einmalige

Mahd mit Abräumen nicht billiger als die häufige und regelmäßige Mahd mit einem Großflächenmäher ohne Abräumen (vgl. CHEVALLERIE 1980). Der Freizeit-Nutzungsdruck kann durch gepflegte, zum Betreten einladende Rasenflächen konzentriert werden. Naturnahe Bereiche sollten durch Übergangszonen, möglichst auch durch Hindernisse wie Gräben oder Hecken, abgetrennt sein.

Wie in jeder Grünanlage wurden die Gebüsche durch gezielte Anpflanzungen initiiert. Danach unterlagen sie einem geringen Nutzungsdruck durch den Menschen, wodurch die ursprüngliche Artenzusammensetzung im wesentlichen erhalten blieb. Eine standortsgerechtere Artenzusammensetzung ist nach den oben angeführten Ergebnissen notwendig; bei Neuanpflanzungen ist das Einbringen exotischer Gehölze möglichst zu unterlassen, Laubbäume sind Nadelhölzern vorzuziehen. Wichtig ist auch (wie z.T. hier geschehen) die Sicherung von Altholzbeständen. Hecken oder Sträucher können als Gliederungselemente und zur Besucherlenkung dienen. Alt- und Totholz sollte unbedingt in der Anlage belassen werden (z. B. für die im Holz nistenden Insekten wie Käfer, Bienen, Wespen).

Auch von wissenschaftlicher Seite besteht ein starkes Interesse an der Durch- und Weiterführung der Begleituntersuchung. Da vor allem die Dauerbeobachtungsflächen mit großer methodischer und taxonomischer Sorgfalt untersucht werden, wird nach 5 Jahren ein Datensatz zur Verfügung stehen, der die koordinierte zeitliche Varianz von Fauna und Flora exakt zu analysieren erlaubt. Von besonderer Bedeutung ist dabei, daß diese Ergebnisse nicht auf intensiv gepflegten und ungestörten Versuchsflächen sondern in öffentlichen Grünanlagen unter praxisnahen Bedingungen gewonnen wurden. Solche Datensätze wurden selten erhoben und noch seltener befriedigend ausgewertet.

Die Untersuchungen werden seit 1985 im Auftrage des Gartenbauamtes Bremen durchgeführt. Wir danken den Mitarbeitern, namentlich Herrn Dr. Naumann, für die gute Zusammenarbeit.

Literatur

LEROY L. G., 1983: Natur ausschalten - Natur einschalten. Stuttgart.

CHEVALLERIE H. de la, 1980: Pflege und Benutzbarkeit von öffentlichen Grünflächen. Gartenamt 29: 773-776.

SCHMIDT H. (Ständige Konferenz der Gartenbauamtsleiter beim Deutschen Städtetag) 1986: Möglichkeiten funktionsgerechterer und naturnäherer Anlage und Pflege von Grünflächen. Gartenamt 35: 728-734.

Adresse

Dipl.-Biol. U. Bröring
Dipl.-Biol. M. Gebhardt
Dipl.-Biol. R. Niedringhaus
Prof. Dr. G. Wiegleb,
Fachbereich 7 Univ.
Postfach 2503
D-2900 Oldenburg

Dipl.-Biol. H. Brux
Dipl.-Biol. R. Heim
IBL (Inst. f. angewandte Botanik, Landschafts-
ökologie, Landschaftsplanung/
Unterm Berg 39
D-2900 Oldenburg

Straßenbegleitgrün als Lebensraum für Tiere: Zum Einfluß der Mahd

Michael Sayer

Synopsis

Spiders and beetles inhabiting a grassland site along a motorway in Northern Hesse show different responses towards three years of two-fold cutting as experimental road verge management. Spider abundance: 126-382 N/m² (144-429) and species richness: S = 25 (26) seemed hardly affected by cutting except for the third year of treatment (brackets: control plot). However, changes in community structure and decreasing proportions of juvenile spiders in autumn samples indicate a differing succession on the mown plot. Harvestmen clearly avoided the treated site, but were taken in low numbers, only. Mowing induced stronger seasonal fluctuations in actual densities of beetles (300-1100 N/m²) in general, reducing numbers temporarily to 50% of those on the untreated control plot. Species richness and diversity of beetles was decreased on the mown site throughout the investigation: S = 1985 48(56), 1986 47(57), 1987 34(45). Treatment effects were found to be biased by road distance of the sample sites.

Arachnida, Coleoptera, grassland management, motor ways, *Opilionida*, road verges.

1. Einführung und Fragestellung

Grüne außerörtliche Verkehrsnebenflächen summieren sich in der BR Deutschland zu einem Flächenanteil von ca. 1% und erreichen damit die Ausdehnung der Landfläche der ausgewiesenen Naturschutzgebiete (STOTTELE, SCHMIDT 1987). Die Randbereiche der Straßen fallen als anthropogene Biotope, die keiner wirtschaftlichen Nutzung unterliegen, unter die im Sinne des Natur- und Artenschutzes "optimal zu pflegenden und zu entwickelnden" Bereiche der Landschaft (BNatSchG). Da fast alle Lebensräume von Straßen durchschnitten oder tangiert werden, kommt diesem 'Straßenbegleitgrün' potentiell eine Rolle als Verbindungs- und Refugialelement in der Landschaft zu. Die mit dieser Situation verbundenen Gefahren und Vorzüge werden seit längerem kontrovers diskutiert; eine ausführliche Darstellung geben STOTTELE u. SCHMIDT (1987).

Während Flora und Vegetation der Straßenränder häufiger Gegenstand von Einzeldarstellungen waren und neuerdings auch systematisch untersucht werden (STOTTELE, SCHMIDT 1987; MEDERAKE et al. 1989), liegen vergleichsweise wenige Arbeiten zur Tierwelt solcher Flächen vor. Im Auftrag des Bundesministers für Verkehr (BMV) erfolgt seit 1985 eine faunistische Bearbeitung mehrerer Straßenränder, verbunden mit tierökologischen Untersuchungen der besonderen Situation 'Straßenrand' (Sayer, Schaefer in Vorb.). Zu einer Vielzahl spezifischer Gradienten, die durch den Bau und Betrieb der Straßen bedingt sind, kommt in der Regel eine Vegetationspflege (Mahd) als besonderer Einfluß hinzu.

Waren sowohl die Mahd (z.B. MORRIS, LAKHANI 1979; SCHAEFER, HAAS 1979) als auch die Anwendung von Mahdtechniken am Straßenrand (HEMMANN et.al. 1987) bereits Gegenstand tierökologischer Untersuchungen, so ist dennoch die Bestimmung der Reaktion der Fauna auf den Einsatz verschiedener Pflegeverfahren zum Zweck der Suk-

zessionslenkung der Vegetation von neuerlichem Interesse. In diesem Beitrag werden erste Ergebnisse zur Auswirkung dreijähriger Pflege auf die Struktur von Arthropodengemeinschaften der Spinnen und Käfer dargestellt.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Als Probeflächen dienten zwei 50 m lange Abschnitte einer Einschnittböschung an der A 44 (Kassel - Dortmund) ca. 10 km westlich von Kassel. Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*) dominiert auf dem flachgründigen Muschelkalkboden; ungleichmäßiger Bodenauftrag und einzelne Strauchpflanzungen bestimmen das Vegetationsmosaik. Die Variante '2fache Mahd' wird seit 1985 Ende Juni und Ende August mit einem Balkenmäher gemäht, das Mähgut als Heu anschließend entfernt. Abgesehen von Bankette und Abflußgraben blieb die Variante 'Brache' unberührt. Beide Parzellen sind - den Geländeverhältnissen folgend - zwischen 25 und 50 m breit und durch eine gleichfalls 50 m lange Variante ('1fache Mahd') voneinander getrennt. Sie sind durch die Strauchpflanzungen in einen schmalen unteren ('nah') und ausgedehnten, oberen ('fern') Bereich geteilt.

Beprobt wurden die Flächen jeweils im Mai, September und November mittels Entnahme von Bohrkernen von 1/ 28 m² Ø und anschließender Extraktion der Fauna in einer modifizierten (SCHAUER-MANN 1982) Kempson-Apparatur. Je 3 Proben wurden im fahrbahnnahen und -fernen Bereich (6 resp. 15 m Abstand zur Fahrbahn) entnommen, so daß sich 6 pro Variante ergeben. Vor der ersten Behandlung konnte aus technischen Gründen nur die spätere '2fach'-Fläche der seit 1971 gleichartig behandelten Böschung beprobt werden. Spinnen, Weberknechte, Laufkäfer und Kurzflügler (davon *Aleocharinae* partim) wurden zur Art bestimmt, übrige Käfer und Larvenstadien sind auf Familienniveau zusammengefaßt.

3. Ergebnisse

3.1 Spinnentiere

1178 Spinnen und 34 Weberknechte waren in den Proben vertreten. 153 adulte Spinnen verteilen sich auf 34 Arten (2fach 25, Brache 26); die verbleibenden Jungtiere wurden den 13 vorhandenen Spinnenfamilien zugeordnet. Eine Beziehung zwischen Pflegemaßnahme und Artenzahl ist weder für Probetermine oder -jahre noch insgesamt erkennbar. Die zu den einzelnen Terminen ermittelten Abundanzen schwanken zwischen 70 - 429 Ind./m; verglichen mit einer Übersicht bei STIPPICH (1986) liegen Artenzahl und Dichte im Rahmen anderer Untersuchungen offener Systeme.

Tab. 1: Verlauf der Entwicklung für die Spinnentiere im Untersuchungszeitraum auf den beiden Pflegevarianten (2f = 2fache-Mahd; Br = Brache): Abundanzen und Anteile der Jungspinnen aus Kempsonproben.

		1985			1986			1987		
		Mai	Sep	Nov	Mai	Sep	Nov	Mai	Sep	Nov
<i>Araneida:</i>										
[N/m ²]	2f:	70	205	201	285	210	341	383	336	126
	Br:	-	196	238	289	317	145	429	219	266
% juv.	2f:	80	93	91	95	84	75	84	69	48
	Br:	-	93	82	89	82	74	93	87	81
<i>Opiliones:</i>										
[N/m ²]	2f:	0	0	0	0	0	0	0	14	0
	Br:	-	19	5	47	28	0	37	9	0

Der Tab. 1 kann der zeitliche Verlauf der Populationsentwicklung auf beiden Varianten entnommen werden. Es wird deutlich, daß in den drei Jahren keine gleichartige Bestandsentwicklung erfolgte; vielmehr ist von unterschiedlichen 'Spinnenjahren' auszugehen. Übergeordnete Faktoren (z.B. Witterung) bestimmen die Situation auf der Brache; die Abundanzen für die gemähte Fläche lassen keine klare numerische Reaktion erkennen. Dichteunterschiede lassen sich nur zum letzten Termin sichern. Daß globale Veränderungen erst gegen Ende des hier betrachteten Zeitraumes auftreten, sei durch die aufgeführten Anteile von Jung- und Altieren in den Proben demonstriert (Tab. 1): Die klimatisch und strukturell extremere 2fach-Fläche bietet für Jungspinnen insgesamt offenbar schlechte Bedingungen (Mikrohabitate, Überwinterungs- und Kokonablageplätze).

Abb. 1 zeigt , daß eine differenzierte Reaktion der Spinnen auf die durch die Mahd geschaffenen neuen Bedingungen durchaus erfolgt ist:

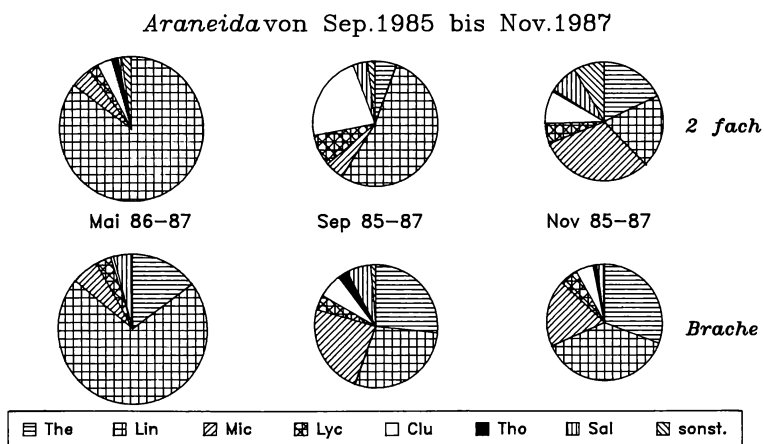


Abb. 1: Zusammensetzung der Spinnengemeinschaft auf den Teilflächen '2fache Mahd' und 'Brache' der untersuchten Straßenböschung nach Familien (*Theridiidae*, *Li-nyphiidae*, *Micryphantidae*, *Lycosidae*, *Clubionidae*, *Salticidae*, *Thomisidae*, *Son-*stige).
Die Fläche der Kreise ist der Anzahl zugrundeliegender Individuen proportional.

- Theridiiden konnten zwar in allen drei Jahren die 2fach-Fläche besiedeln, fehlen aber im Frühjahr 1986 und 1987 dort völlig. Ihre Anwesenheit im Mai 1985 auf der später gemähten Fläche legt schlechte oder fehlende Überwinterungsmöglichkeiten als Ursache nahe.
- Faßt man Lycosiden, Clubioniden und Salticiden grob als Beutejäger und 'mobilere' Tiere zusammen, so ist deren Anteil auf der gemähten Fläche bedeutsamer. Ferner ist interessant, daß Thomisiden entweder vor der Mahd oder aber auf der Brache in den Proben gefunden wurden. Diese Trends, deren Absicherung das bisher vorliegende Material nicht zuläßt, stehen im Einklang mit den ökologischen Ansprüchen dieser Gruppen.

Deutliche Unterschiede zwischen den beiden Flächen finden sich bei den Weberknechten: Zu sechs Terminen sind sie mit 4-47 Ind./m² auf der Brachfläche, dagegen nur im September 1987 mit 14 Ind./m² auf der gemähten Fläche in den Proben vertreten: Sie sind offensichtlich in höherem Maß von der Vegetationsstruktur und den angekoppelten abiotischen Faktoren (v.a. Feuchtigkeit) abhängig.

3.2 Käfer

Aus den 102 Proben wurden 2473 Käfer extrahiert. Davon entfallen durchschnittlich 22.3 Individuen auf die '2fach'- und 24.7 Individuen auf die Brachflächen-Proben. Über den gesamten Zeitraum ergeben sich mittlere Dichten von 624 bzw. 692 Käfern/m², wobei die Larvenstadien auf beiden Flächen ca. 50 % der Tiere stellen. In Abb. 2 sind die Fangsummen für beide Varianten und alle Termine dargestellt. Gegenüber den Spinnen (Tab. 1) ist eine größere Übereinstimmung zwischen den beiden Varianten im zeitlichen Verlauf zu erkennen. Trotz Differenzen zwischen den Jahren und den Entwicklungsstadien folgen die Gesamtfänge einem gleichgerichteten Ablauf ($r_s = 0.66$, $P < 0.05$) über den hier zugrundegelegten Zeitraum. Wesentlicher Unterschied ist eine weniger ausgeglichene zeitliche Entwicklung auf der behandelten Fläche. Generelle Dichte-Unterschiede lassen sich nur für den September 1986 (U-Test, $P < 0.05$) sichern; die Aussage, die Mahd verringere die Käferzahlen im September, erscheint dennoch berechtigt (1985: $P \approx 0.05$; 1986: $P < 0.025$; 1987: $P < 0.1$).

Die aus diesen Fangzahlen ermittelten Abundanzen liegen zwischen 300 und 1100 Ind./m², wobei auf der '2fach'-Fläche in allen drei Jahren ein Minimum im September, also unmittelbar nach der Behandlung, erreicht wird.

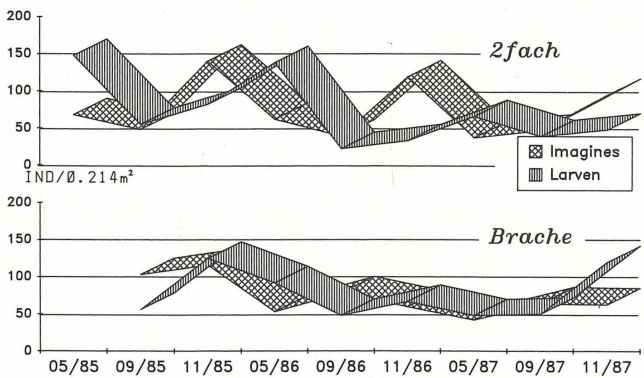


Abb. 2: Zeitliche Entwicklung der Käferanzahlen auf den beiden Teilflächen: Summen aus jeweils 6 Kempsonproben pro Termin.

In den Proben von der Brachfläche wurden Vertreter aus 16 Käferfamilien gefunden, in denen der '2fach'-Fläche sind 11 Familien repräsentiert. Staphyliniden dominieren mit Anteilen von 64% (Brache) bzw. 73% (2fach). Als nächst bedeutsame Gruppen sind *Curculionidae* (10%:9%), *Elateridae* (9%:9%) und *Carabidae* (3%:3%) für die Varianten zu nennen. Sonstige Käfer machen somit auf der Brache mit 12 Familien noch 13% aus; auf der gemähten Fläche sind es 7 Familien mit 6%. Insgesamt betrachtet sind aus gleichen Probezahlen für die Brachfläche 55 (78 incl. Larvenstadien), für die '2fach'-Fläche 43 (66) Arten nachgewiesen. Dieses Verhältnis bestätigt sich auch für die einzelnen Jahre: 29:25 (1985 ohne Mai), 37:30 (1986), 28:21 (1987).

Zwar liegen für einzelne Arten oder -gruppen signifikante Unterschiede vor (z.B. bei den Wiesenarten *Philonthus varius* und *Tachyporus hypnorum*: 2fach > Brache), dennoch läßt sich über den Untersuchungszeitraum keine gerichtete Abnahme, Förderung oder Einwanderung einer Art/Gruppe auf der '2fach'-Fläche erkennen. Die Käferfauna erscheint vielmehr als ein Ausschnitt derjenigen der Brachfläche.

In Tab. 2 ist die zeitliche Entwicklung der Vielfalt der Käferfauna zusammengestellt. Auch unter der Einschränkung, daß die Probezahlen nur einen Ausschnitt der jeweils aktuellen

Tab. 2: Vielfaltsmaße für die Käferpopulationen und deren zeitlicher Verlauf für '2fach'- (2f) und Brachfläche (Br). Individuenzahl (N), Artenzahl (S), Brillouin-Index (H_B), Shannon-Wiener-Index (H_S), Äquität (E = H_S/logS). Nur adulte Tiere berücksichtigt.

1985				1986				1987		
		Mai	Sep	Nov	Mai	Sep	Nov	Mai	Sep	Nov
N	2f:	70	48	140	62	39	119	37	47	95
	Br:		103	116	53	78	60	42	64	63
S	2f:	13	16	20	11	14	19	10	11	15
	Br:		21	20	14	19	19	15	16	15
H _B *	2f:	0.72	0.91	0.90	0.68	0.80	0.74	0.70	0.75	0.75
	Br:		0.96	0.96	0.76	0.98	0.91	0.87	0.87	0.76
H _S *	2f:	0.81	1.09	0.98	0.78	<u>0.97</u>	<u>0.82</u>	<u>0.83</u>	0.87	0.83
	Br:		1.07	1.06	0.90	<u>1.12</u>	<u>1.07</u>	<u>1.05</u>	1.00	0.88
E	2f:	0.73	0.90	0.75	0.75	0.85	0.64	0.83	0.84	0.71
	Br:		0.81	0.81	0.78	0.87	0.84	0.89	0.83	0.75

(* H-Werte basieren auf ¹⁰log x. Unterstrichen: P < 0.05; doppelt unterstrichen: P< 0 .01, vgl.Text).

Situation erfassen, ist die Tendenz zu einer Verarmung der '2fach'-Fläche deutlich. Jeweils im November werden die Artenzahlen der Brache erreicht, ansonsten liegen sie unter denen der Vergleichsfläche. Die durch den Shannon-Wiener-Index erfaßten Unterschiede der Diversität lassen sich für September 1986 - Mai 1987 sichern (P < 0.05, Test nach POOLE 1974, S.391ff.). Für die Abb. 3 wurde der Informationsgehalt aus jeweils 3 Proben zu jedem Termin errechnet; der Brillouin-Index macht deutlich, daß insbesondere der fahrbahnnahen Bereich der gemähten Fläche für die Unterschiede verantwortlich ist.

4. Diskussion

SCHAEFER u. HAAS (1979) haben im Einklang mit weiteren Autoren (siehe dort) für eine zweischürige Goldhaferwiese gezeigt, daß die Mahd keinen gravierenden Faktor für die

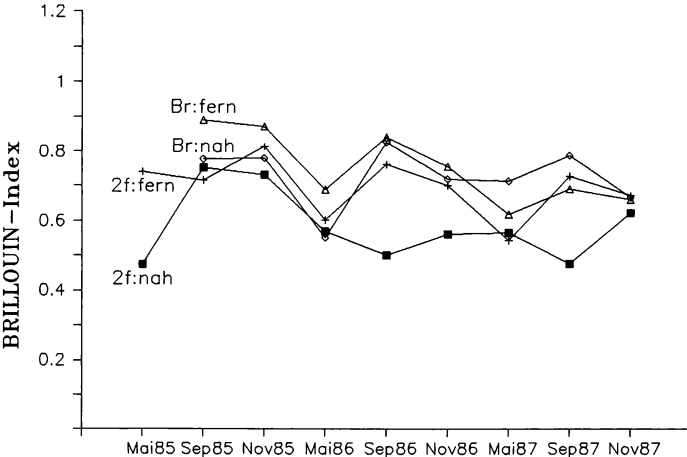


Abb. 3: Diversität der Käferfauna aus Kempsonproben: Werte des Brillouin-Index (¹⁰log x) für jeweils 3 Proben pro Termin, Pflegevariante und Fahrbahnabstand (vgl. Text). 2f: 2fache Mahd, Br: unbehandelte Böschung.

Arthropoden, insbesondere die räuberischen Gruppen, darstellt. Für Fettwiesen resümiert BONESS (1953) "keine wesentliche Störung des biologischen Gleichgewichts für die Wiesensymbiöse" durch die Mahd. In über lange Zeit gleichbehandelten Systemen ist allenfalls ein Effekt auf phytophage oder an besondere Strukturen gebundene Tiere (z.B. *Aran-eidae*) plausibel. MORRIS u. LAKHANI (1979) demonstrieren aber die Reaktionen der Phytophagen einer Glatthaferwiese auf Mahd und Mahdzeitpunkt als Maßnahmen zur Pflege einer Brache. In dieser Untersuchung werden zudem Effekte der Mahd auf zoo- und saprophage Tiere (*Nabidae*: MORRIS 1979; *Coleoptera*: MORRIS, RISPIN 1987) festgestellt. Einen negativen Einfluß häufiger Mahd auf die Arthropoden an Straßenrändern zeigt auch WASNER (1984) an Hand räuberischer Käfer.

In der hier vorgestellten Untersuchung stellt die Mahd der Straßenböschung primär eine Störung der 15jährigen Sukzession dar. Eine Beurteilung der Maßnahme an Hand nur einer Gruppe oder der gezeigten Größen ist nicht gerechtfertigt. Trotz Überlagerung durch langfristig wirksame Faktoren (Klima) und kleinräumig wirksamen Gradienten (Boden, Mikroklima, Straßeneinfluß) deuten die Parameter der untersuchten Gemeinschaften auf eine eingeleitete, veränderte Entwicklung (Spinnen) bei verringerter 'Stabilität' (Käfer). Zudem wird deutlich, daß - im Sinne des Arten- und Biotopschutzes - positive Auswirkungen der Pflege lange Zeiträume beanspruchen werden.

Diese Untersuchung ist Teil des FE-Vorhabens 02.104 R 85 L des Bundesministers für Verkehr. Die Spinnentiere wurden von Dr. G. Stippich (Göttingen) bestimmt.

Literatur

- BONESS M., 1953: Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. Z. Morph. Ökol. Tiere 42: 225-277.
- HEMMAN K., HOPP I., PAULUS H.F., 1987: Zum Einfluß der Mahd durch Messerbalken, Mulcher und Saugmäher auf Insekten am Straßenrand. Natur Landschaft 62: 103-106.
- MEDERAKE R., SCHMIDT W., STOTTELE T., 1989: Pflege-Versuche zur Sukzessionslenkung auf Straßenbegleitflächen: Untersuchungszeitraum 1984-1986. Schriftenr. Straßenbau und Straßenverkehrstechnik: (im Druck).
- MORRIS M.G., 1979: Responses of grassland invertebrates to management by cutting.II. Heteroptera. J. appl. Ecol. 16: 417-432.
- MORRIS M.G., LAKHANI K.H., 1979: Responses of grassland invertebrates to management by cutting.I. Species diversity of hemiptera. J. appl. Ecol. 16: 77-98.
- MORRIS M.G., RISPIN W.E., 1987: Abundance and diversity of the coleopterous fauna of a calcareous grassland under different cutting régimes. J. appl. Ecol. 24: 451-465.
- POOLE R.W., 1974: An introduction to quantitative ecology. Tokyo (Mc Graw-Hill).
- SCHAEFER M., HAAS L., 1979: Untersuchungen zum Einfluß der Mahd auf die Arthropodenfauna einer Bergwiese. Drosera 7: 17-40.
- SCHAUERMANN J., 1982: Verbesserte Extraktion der terrestrischen Bodenfauna im Vielfachgerät, modifiziert nach Kempson und McFadyen. Kurzmitt. SFB 135 1: 47-50.
- STIPPICH G., 1986: Die Spinnenfauna (Arachnida: Araneida) eines Kalkbuchenwaldes: Bedeutung von Habitatstruktur und Nahrung. Diss. Univ. Göttingen.
- STOTTELE T., SCHMIDT W., 1987: Flora und Vegetation an Straßen und Autobahnen der Bundesrepublik Deutschland. Schriftenr. Straßenbau und Straßenverkehrstechnik 527.
- WASNER U., 1984: Schonende Straßenrandpflege läßt Kleintierfauna überleben. Mitt. LÖLF 9: 9-16.

Adresse

Dipl.-Biol. M. Sayer
Abteilung Ökologie
II. Zoologisches Institut Univ.
Berliner Straße 28
D-3400 Göttingen

Erfassung von Blütenbesuchergemeinschaften verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene)

Anselm Kratochwil

Synopsis

Since 1983 the communities of flower visitors (*Hymenoptera*, *Lepidoptera*, *Diptera*, *Coleoptera*) in different plant communities and vegetation complexes (e.g. *Xerobrometum*, *Mesobrometum*, *Arrhenatheretum*, *Molinietum*) have been studied in an area of 10 hectares. The aim of this investigation is the description of the different communities of flower visitors based on a detailed phytosociological characterization of the study area. Different methods are used to identify the degree of habitat preference: collection of flower visitors in definite areas throughout the vegetation period, transect method and determination of corbicular pollen of bumblebees. The influence of different anthropogenic factors (mowing time and size of mowed areas) on the flower phenology and the structure of the community of flower visitors is discussed. The results of this project should permit proposals for drawing up a management plan.

Community structure, grassland, pollinators.

1. Einführung

Seit 1983 führen wir am Lehrstuhl für Geobotanik der Universität Freiburg ein blütenökologisches Untersuchungsprogramm in dem etwa 50 km nördlich von Freiburg direkt am Rhein gelegenen Naturschutzgebiet Taubergießen durch (STEFFNY et al. 1984; KRATOCHWIL 1987). Das nähere Untersuchungsgebiet liegt jenseits des Hochwasserdammes und hat eine Größe von 10 ha. Es handelt sich hierbei um ein vielfältiges Vegetationsmosaik verschiedener Rasengesellschaften, entstanden nach Rodung des Auenwaldes vor etwa 120 Jahren (KRAUSE 1974).

Die Vielfalt an Pflanzengesellschaften beruht einerseits auf den kleinräumig wechselnden geomorphologischen Niveau-Unterschieden, die den ehemaligen Einfluß des Rheins nachzeichnen, und die heute besonders hinsichtlich des Wasserhaushaltes recht verschiedene Standortsbedingungen bewirken, andererseits aber auch auf der unterschiedlichen menschlichen Nutzung der Wiesen seit etwa 100 Jahren (GÖRS 1974; GÖRS, MÜLLER 1974). Neben Xerobrometen mit eingesprengten Gebüschgruppen wachsen großflächig blumenbunte, orchideenreiche Mesobrometen, ferner wechsellrockene Molinieten, einschrüige, z.T. auch verbrachte Arrhenathereten und großflächig zweischürige Arrhenathereten. Die tiefsten Senken des Gebietes sind mit *Phragmites*-Herden bewachsen. Das gesamte Gebiet wurde pflanzensoziologisch genau kartiert (SCHALL, LUTZ 1982; LUTZ 1983; KRATOCHWIL 1987).

Folgende Fragen sollen im Rahmen dieses Projektes geklärt werden:

- Wie setzen sich die Blütenbesuchergemeinschaften (Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, Coleopteren) zusammen?

- Bevorzugen bestimmte Blütenbesucher einzelne Pflanzengesellschaften oder einen bestimmten Vegetationskomplex, und worin liegen die Ursachen?
- Welche Bedeutung haben bestimmte Pflanzengesellschaften z.B. als Nahrungshabitat, Ruheplatz, Nistplatz u.a., und welche Habitatstrukturen sind für die einzelnen Arten essentiell?
- Wie verläuft die blühphänologische Entwicklung der entomophilen Pflanzenarten in den einzelnen Gesellschaften im Jahresverlauf, und wie ist das Blütenangebot quantitativ zu beurteilen?
- Treten Unterschiede in der Höhe der Blumdichte einzelner Pflanzenarten im Vergleich mehrerer Jahre auf?
- Welchen Einfluß hat die Mahd (Zeitpunkt und Umfang) auf das Blütenangebot und die Zusammensetzung der Blütenbesuchergemeinschaft?
- Welche Folgerungen für die Pflege der Flächen lassen sich aus der Sicht des Naturschutzes aus den Ergebnissen ableiten?

Es liegen uns derzeit Daten aus nunmehr 5 Jahren vor. An dem Projekt waren 16 Personen beteiligt, darunter neben Doktoranden, Diplomanden und Staatsexamenskandidaten auch Studenten, die bei den aufwendigen phänologischen Untersuchungen und beim Aufsammlen von Insektenmaterial halfen. Im folgenden seien einige der bisherigen Ergebnisse vorgestellt.

2. Methoden

Wir arbeiten im Untersuchungsgebiet mit 3 unterschiedlichen Methoden:

- I. In einzelnen Dauerbeobachtungsflächen der verschiedenen Pflanzengesellschaften, im *Xerobrometum*, *Mesobrometum*, *Molinietum*, in einem einschürigen und in einem zweischürigen *Arrhenatheretum*, wird auf einer Fläche von 200 m² die blütenbesuchende Entomofauna über die gesamte Vegetationsperiode erfaßt, bei leicht kenntlichen Arten durch Beobachtung, bei schwierigen Gruppen durch Absammeln und anschließende Determination. Angaben über das Verhalten, z.B. besuchte Blütenpflanze u.a., werden protokolliert. Gleichzeitig erfolgt in den einzelnen Flächen auf 100 m² in wöchentlichem Abstand eine quantitative Aufnahme der Blühphänologie aller entomophilen Pflanzenarten (zur Methode KRATOCHWIL 1983, 1984). Die jeweils festgestellte Blumdichte bezieht sich dabei auf die Anzahl der Blüten, Infloreszenzen bzw. Synfloreszenzen in den einzelnen Dauerbeobachtungsflächen zum jeweiligen Beobachtungszeitpunkt.
- II. Zur Erfassung von Blütenbesuchern mit größerer Mobilität (Hummeln, Schmetterlinge) wenden wir die sog. Transekt-Methode an: In homogenen Beständen einzelner Pflanzengesellschaften werden auf normierten Strecken innerhalb eines bestimmten Ausschnittes die jeweils angetroffenen Hummeln und Falter in einem speziellen Erhebungsbogen notiert, einschließlich bestimmter Angaben über ihr Verhalten (zur Methode STEFFNY et al. 1984).
- III. Untersuchung von Corbicularpollen verschiedener in künstlichen Nestern gehaltener Hummelnarten, die Analyse der bevorzugten Sammelpflanzen und Rückschlüsse auf die möglicherweise besuchten Pflanzengesellschaften. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werden in diesem Tagungsband von A. Kohl gesondert vorgestellt (KOHL 1989).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Zur Symphänologie der einzelnen Pflanzengesellschaften

Es liegen Daten von insgesamt 120 entomophilen Pflanzenarten vor; wir besitzen genaue Angaben über die Anzahl der in einzelnen Jahren (1983-1987) über die Vegetationsperiode vorhandenen Blüten, Infloreszenzen und Synfloreszenzen.

Vergleicht man die verschiedenen Bestände hinsichtlich der Zeitpunkte, zu denen die größte Anzahl entomophiler Pflanzenarten blüht, dann lassen sich grob 3 Typen unterscheiden:

- I. Bestände, die die maximale Anzahl in der 1. Jahreshälfte (zumeist Ende Mai) erreichen: *Xerobrometum* und *Mesobrometum* (Abb. 1a, b). Beide Gesellschaften sind dadurch charakterisiert, daß innerhalb der repräsentativen Untersuchungsflächen von 100 m² nur wenige Arten im Durchschnitt mehr als 200 Blüten bzw. Blütenstände zum Zeitpunkt des Blühmaximums entwickeln:
im *Xerobrometum*: *Potentilla tabernaemontani*, *Helianthemum nummularium*, *Asperula cynanchica*, *Teucrium montanum* und *Thymus pulegioides*;
im *Mesobrometum*: *Hippocrepis comosa*, *Medicago lupulina*, *Helianthemum nummularium*, *Asperula cynanchica*, *Thymus pulegioides* und *Pimpinella saxifraga*.

Es fällt auf, daß im Vergleich mehrerer Jahre die gleiche Pflanzenart z.T. beträchtliche Unterschiede in der Blumendichte haben kann. Bei *Helianthemum nummularium* z.B. ist seit 1983 eine kontinuierliche Zunahme der Blütenzahl festzustellen (auf 100 m² im Blühmaximum auf derselben Dauerbeobachtungsfläche 1983: 163 Blüten; 1984: 346; 1985: 527; 1986: 590; 1987: 850). Bei *Salvia pratensis* z.B. ist eine rückläufige Tendenz zu erkennen (auf 100 m² im Blühmaximum 1983: 164 Blütenstände; 1985: 72; 1986: 33; 1987: 42). Nicht in allen Fällen lassen sich Koinzidenzen mit der Witterung finden. Eine genaue Analyse der Daten ist derzeit in Bearbeitung.

Am Beispiel des *Mesobrometum* können wir die unterschiedliche Wirkung verschiedener Mahdzeitpunkte aufzeigen: Bei einem frühen Mahdtermin Anfang Juni steht die blühphänologische Entwicklung der Gesellschaft in qualitativer und quantitativer Hinsicht deutlich hinter der eines späteren Termins Anfang Juli nach. Der Verlauf der Kurve von 1986 dokumentiert die Verhältnisse bei ausbleibender Mahd (Abb. 1b).

- II. Bestände, deren maximale Anzahl blühender Pflanzenarten von Anfang Juni, über den Juli, z.T. auch über den August reicht: *Molinietum* (Abb. 1c). Ähnlich wie bei *Xero-* und *Mesobrometum* ist auch diese Gesellschaft durch nur wenige Pflanzenarten charakterisiert, die eine höhere Blumendichte erreichen, z.B.: *Valeriana dioica*, *Potentilla erecta*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Galium album*, *G. verum*. Auch hier hat der Mahdzeitpunkt einen großen Einfluß auf die weitere Entwicklung: Bei einer frühen Mahd Anfang Juli sind erst wieder Mitte August einige Pflanzen in Blüte; gefördert werden z.B. *Potentilla erecta*, *Galium album*, *Lotus corniculatus* und *Prunella vulgaris*. Bei einer späten Mahd hingegen (Anfang August) erreichen die meisten, insbesondere auch die für diese Gesellschaft typischen Arten (z.B. *Epipactis palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Stachys officinalis*) ihr Blühmaximum noch vor dem Schnitt.
- III. Bestände mit einer maximalen Anzahl blühender Arten Mitte Juli bis Mitte August: ein- und zweischürige Ausbildung des *Arrhenatheretum salvietosum* (Abb. 1d, e). Die Blu-

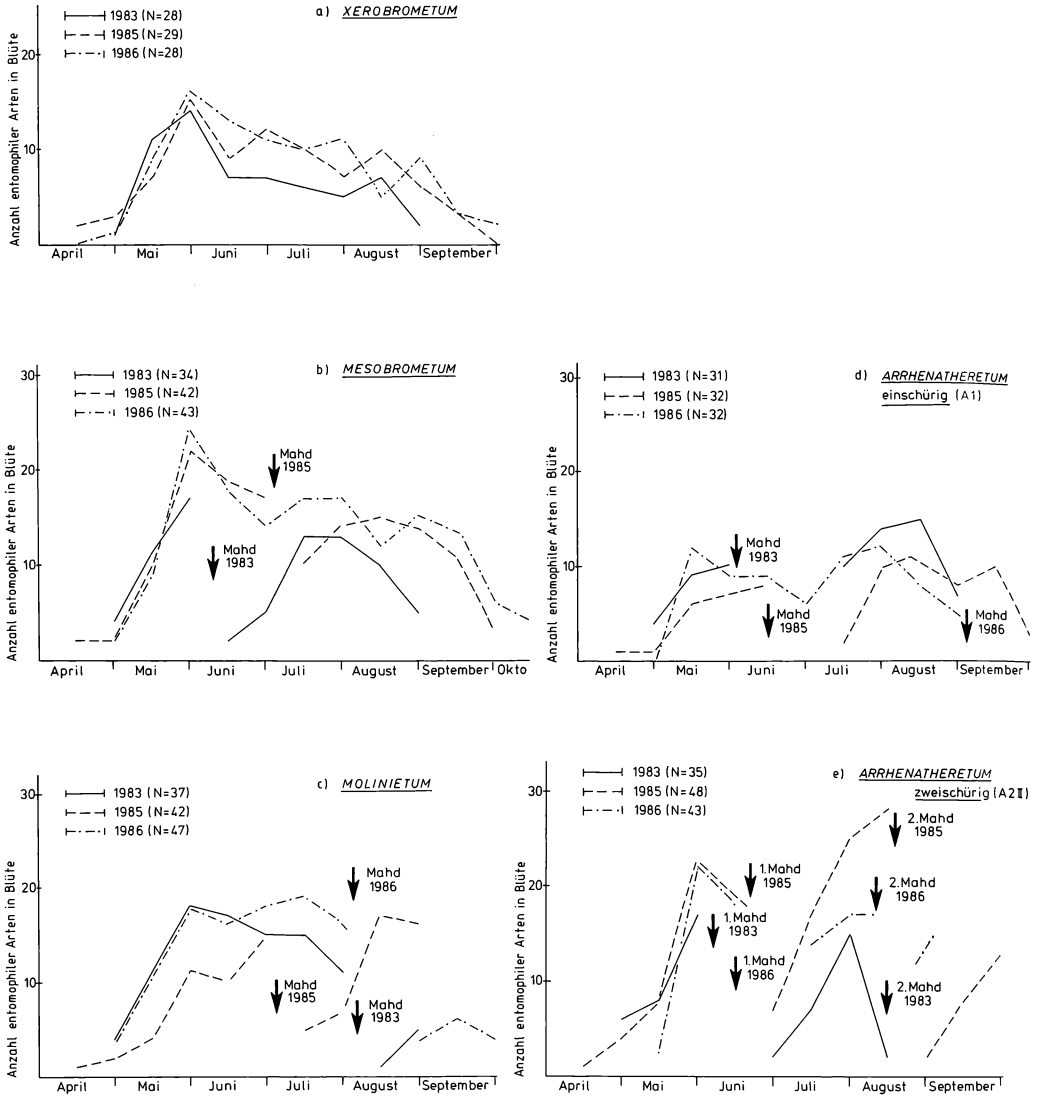


Abb. 1: Anzahl blühender entomophiler Pflanzenarten von April bis Oktober im Vergleich der Jahre 1983-1986:

a) *Xerobrometum*, b) *Mesobrometum*, c) *Molinietum*, d) *Arrhenatheretum*, einschürig, e) *Arrhenatheretum*, zweischürig.

N = Anzahl der phänologisch untersuchten Pflanzenarten.

mandichte ist in diesen Beständen besonders hoch: im einschürigen bei *Veronica chamaedrys*, *Galium album*, *Pastinaca sativa*, *Vicia cracca*, in den zweischürigen bei *Medicago lupulina*, *Ranunculus nemorosus*, *Trifolium pratense*, *T. montanum*, *Plantago lanceolata*, *Galium album*, *Lotus corniculatus*, *Daucus carota*, *Prunella vulgaris*. So hatte z.B. auf 100 m² *Ranunculus nemorosus* im Blühmaximum durchschnittlich 1800 Blüten, *Medicago lupulina* 8000 Infloreszenzen erreicht.

Es zeichnet sich bei einer näheren Analyse der Pflanzengesellschaften ab, daß sie eine sehr charakteristische Blühphänologie besitzen. Der Zeitpunkt einer Mahd ist demnach in die spezifische Entwicklungsdynamik einzupassen.

3.2 Habitat-Präferenzen apoider Hymenopteren und Syrphiden im Untersuchungsgebiet (Dauerflächenbeobachtungen)

Die kleinflächige Ausbildung der einzelnen Assoziationen im Untersuchungsgebiet sowie die Tatsache, daß zahlreiche blütenbesuchende Insektenarten ausgezeichnete Flieger sind, und auch ihre z.T. häufig lange Flugzeit im Jahr ließen zunächst keine deutlichen Präferenzen erwarten. Dennoch war es auf der Basis des pflanzensoziologischen Rasters möglich, Unterschiede zu finden: So konnten z.B. für die apoiden Hymenopteren (Abb. 2a) und Syrphiden (Abb. 2b) nach dem jeweiligen Stenotopiegrad 3 unterschiedliche Gruppen voneinander abgegrenzt werden:

- im Gebiet 'assoziationspezifische' Arten;
- Arten mit einem Schwerpunkt in einer Assoziation;
- mehr oder weniger gleichmäßig auf alle untersuchten Assoziationen verteilte Arten.

Angeführt sind hier nur dominante bzw. subdominante Arten. Die Gründe für solche z.T. recht deutlichen Präferenzen können sehr vielfältig sein. Die Habitatpräferenzen von vielen blütenbesuchenden Insektenarten erklären sich oft daraus, daß bestimmte Pflanzengesellschaften Träger einzelner, z.T. recht spezifischer Requisiten und Strukturen sind (KRATOCHWIL 1987), z.B.:

I. Anwesenheit bestimmter Nahrungspflanzen.

Sowohl unter den apoiden Hymenopteren als auch unter den Syrphiden gibt es zahlreiche stenanthe Arten, solche, die bestimmte Pflanzenarten, -gattungen oder -familien bevorzugen. Die in der BR Deutschland und hier auf den Süden beschränkte Langhornbiene *Tetralonia salicariae* (Lep.) sammelt bevorzugt an *Lythrum salicaria* Pollen. Die Männchen dieser Art fliegen in das *Xerobrometum* und nutzen dort ausschließlich *Echium vulgare* als Nektarquelle. *Andrena nitidiuscula* Schck. und *A. minutuloides* Perk. sind z.B. auf Umbelliferen spezifisch, die in den Arrhenathereten besonders häufig auftreten. *Andrena falsifica* Perk. hat einen Schwerpunkt im *Xerobrometum* und *Molinietum*; diese Art ist auf die Gattung *Potentilla* spezialisiert und besucht im *Xerobrometum* *Potentilla tabernaemontani* und *P. heptaphylla*, im *Molinietum* *P. erecta* (über stenanthe Syrphiden s. KRATOCHWIL 1987).

II. Vorhandensein bestimmter Blumentypen.

Die einzelnen Blütenbesucher unterscheiden sich z.T. beträchtlich in der Körpergröße, im Bau und dabei besonders in der Länge ihrer Mundwerkzeuge, aber z.B. auch in der Art und Weise, wie sie die Blüten anfliegen und Nektar und Pollen aufnehmen. In der Regel spielen 3 Blumentypen eine besondere Rolle: radiärsymmetrische Einzelblüten, Infloreszenzen des Scheiben (bzw. Dolden-) und Körbchentyps. Die einzelnen Pflan-

a) HYMENOPTERA APOIDEA		XERO- BROM.	MESO- BROM.	ARRH. zweisch.	ARRH. einsch.	MOL.
I	<i>Tetralonia salicariae</i>					+
	<i>Andrena humilis</i>				+	
	<i>Andrena nitidiuscula</i>	+	+			
	<i>Andrena minutuloides</i>					
II	<i>Eucera tuberculata</i>					
	<i>Lasioglossum villosulum</i>			+	+	
	<i>Halictus tumulorum</i>		+		+	
	<i>Andrena falsifica</i>					
	<i>Lasioglossum zonulum</i>			+	+	
	<i>Lasioglossum morio</i>			+		
	<i>Lasioglossum albipes</i>			+	+	
	<i>Lasioglossum interruptum</i>					
	<i>Lasioglossum major</i>			+		
	<i>Lasioglossum politum</i>			+		
III	<i>Halictus maculatus</i>			+	+	
	<i>Lasioglossum glabriusculum</i>					
	<i>Lasioglossum pauxillum</i>					
	<i>Lasioglossum leucozonium</i>			+	+	
	<i>Andrena ovatula</i>				+	+
	<i>Lasioglossum calceatum</i>				+	
	<i>Halictus simplex</i>		+			
	<i>Andrena flavipes</i>					

b) DIPTERA: SYRPHIDAE		XERO- BROM.	MESO- BROM.	ARRH. zweisch.	ARRH. einsch.	MOL.
I	<i>Paragus tibialis</i>					
	<i>Microdon latifrons</i>					
	<i>Syrphus vitripennis</i>					+
	<i>Eristalis tenax</i>		+		+	
	<i>Platycheirus angustatus</i>					
	<i>Neoscia dispar</i>					
	<i>Eumerus tuberculatus</i>					
II	<i>Syrpitta pipiens</i>	+				
	<i>Episyrphus balteatus</i>	+				
	<i>Eoseristalis arbustorum</i>				+	
	<i>Pipizella varipes</i>					+
	<i>Pipizella virens</i>					
	<i>Myathropa florea</i>	+		+		
	<i>Platycheirus clypeatus</i>	+	+			
	<i>Platycheirus fulviventris</i>		+			
III	<i>Metasyrphus corollae</i>					
	<i>Scaeva pyrastris</i>	+				
	<i>Melanostoma mellinum</i>		+			

Abb. 2: Typische Bienen- (a), Schwebfliegen- (b), Schmetterlings- (c) und Hummelarten (d) des Untersuchungsgebietes Taubergießen und ihr Stenotopiegrad in den untersuchten Pflanzengesellschaften.








(b: verändert nach SCHANOWSKI 1985; c, d: verändert nach STEFFNY et al. 1984).





I (a,b) = im Gebiet assoziationsspezifische Arten;

II = Arten mit einem deutlichen Schwerpunkt in einer Assoziation, im Falle der Hummeln mit einem Schwerpunkt vorkommen in einem kleinräumigen Gesellschaftsmosaik;




























III = Arten, die mehr oder weniger gleichmäßig auf alle untersuchten Flächen verteilt sind.

c) LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA,
ZYGAENIDAE, HESPERIIDAE

Ver- busch- Ber.	XERO- BROM.	XERO/ MESO- BROM	MESO- BROM.
			
+			+
		+	
	+	+	
+	+		
+			+

<i>ARRH.</i> zweisch.	<i>ARRH.</i> einsch.	<i>MOL.</i>
+		+++++
		+
		
		
		

(Ia)












































<i>Pararge aegeria</i>				
<i>Apatura ilia</i>				
<i>Callophrys rubi</i>	+			+
<i>Aricia agestis</i>			+	
<i>Clossiana dia</i>		+	+	
<i>Cynthia cardui</i>				
<i>Cupido minimus</i>	+	+		
<i>Melanargia galathea</i>	+			+
<i>Maculinea nausithous</i>				

		+
+	•	+

(1b)

<i>Aphantopus hyperantus</i>				
<i>Anthocharis cardamines</i>				




(II)

<i>Gonepteryx rhamni</i>			+	
<i>Ochlodes venatus</i>		+		+
<i>Coenonympha hero</i>				+
<i>Thymelicus sylvestris</i>				
<i>Lysandra coridon</i>	+			
<i>Minois dryas</i>			+	
<i>Lysandra bellargus</i>				+
<i>Papilio machaon</i>	+			+
<i>Hesperia comma</i>				
<i>Zygaena filipendulae</i>	+	+		
<i>Erynnis tages</i>				
<i>Maniola jurtina</i>	+	+		
<i>Polyommatus icarus</i>		+		+
<i>Colias australis / hyale</i>		+		+
<i>Leptidea sinapis</i>		+	+	+
<i>Everes arqiaades</i>				+

	+	+
	+	
+	+	+
+	+	+
		+
+		
		+
		+

III

<i>Artogeia rapae</i> Inapi	++++	+	++++	+
<i>Coenonympha pamphilus</i>	+	++++	++++	+

	$+$	
	$\begin{matrix} + & + & + \\ + & + & + \\ + & + & + \end{matrix}$	$+$

d) HYMENOPTERA APOIDEA:
BOMBUS

Ver- busch- Ber.	XERO- BROM.	XERO/ MESO- BROM.	MESO- BROM.	MESO- BROM/ ARRH.	ARRH. zweisch.	ARRH. einsch.	MOL.
		+		+			
		+		+			
		+		+	+		





(I)

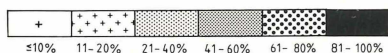
	Det.		DRG%	ARR%			
<i>Bombus terrestris</i>			+	+	+	+	
<i>Bombus lapidarius</i>			+	+			
<i>Bombus lucorum</i>			+	+	+		

(II)

<i>Bombus pratorum</i>						+		
<i>Bombus humilis</i>							+	
<i>Bombus hortorum</i>			+			+		

III

<i>Bombus pascuorum</i>	+	+	+	+		+++++		+
<i>Bombus silvarum</i>	+	+	++++	+	+++++			+



zengesellschaften unterscheiden sich in ihrer qualitativen und quantitativen Ausstattung an solchen Blumentypen deutlich.

Die nur 4-5 mm große Schmalbiene *Lasioglossum politum* (Schck.) bevorzugt radiärsymmetrische Einzelblüten, die zahlreiche Antheren besitzen, und wo sie sich - bedingt durch ihre geringe Größe - an den Filamenten festhalten kann, um den Pollen den Theken zu entnehmen. Besonders gut geht dies bei *Hypericum perforatum*, deshalb auch das Schwerpunkt-vorkommen dieser Schmalbiene im einschürigen *Arrhenatheretum* und häufiger noch im *Molinietum*. *Lasioglossum politum* (Schck.) kommt aber auch im *Xerobrometum* und im *Mesobrometum* vor; hier sammelt diese Art an *Helianthemum nummularium*, das im Blütenbau ihrem Sammelverhalten entgegenkommt. Unter den Syrphiden hat *Eristalis tenax* (L.) ihren Schwerpunkt im Untersuchungsgebiet in den zweischürigen Arrhenathereten. Auch dies hat seinen Grund im Vorhandensein bestimmter Blumentypen, in diesem Fall vom Körbchen- bzw. Köpfchentyp (z.B. *Picris hieracioides*). Bei *Eristalis tenax* (L.) kommen jedoch noch 2 andere Faktoren hinzu:

III. Das Vorherrschen einer bestimmten Blumenfarbe.

KUGLER (1950) und auch KAY (1976) konnten bei dieser Art eine spontane Bevorzugung von Gelb experimentell nachweisen, deshalb verhält sich *Eristalis tenax* (L.) häufig sehr farbstet. Dies geht natürlich nur in Pflanzengesellschaften, wo zu gewissen Zeiten auch eine bestimmte Blumenfarben-Dominanz herrscht, so z.B. im *Arrhenatheretum*.

IV. Das Auftreten einer hohen Blumendichte einzelner Pflanzenarten.

Analog etwa zu Hummeln beschränken sich die Individuen von *Eristalis tenax* (L.) häufig auf einzelne Pflanzenarten, deren Blüten sie nach Erfahrung leicht handhaben und möglichst energiesparend und gewinnbringend besammeln können. Blumenstetigkeit als Sammelstrategie 'lohnt' sich nur in Pflanzengesellschaften mit möglichst vielen blühdominanten Arten. Auch diese Voraussetzungen bieten im Untersuchungsgebiet besonders die zweischürigen Arrhenathereten.

Natürlich können für Präferenzen auch andere Faktoren eine Rolle spielen, das unterschiedliche Mikroklima, Larvalhabitate, die Bedeutung der Kontaktvegetation, etwa Waldränder oder Waldstandorte u.a.m.; auch hierfür kennen wir Beispiele (KRATOCHWIL 1987).

Bei Arten mit langer Flugzeit kann auch ein jahreszeitlicher Wechsel in der Habitatpräferenz festgestellt werden. So besuchte *Eoseristalis arbustorum* (L.) im Juni ausschließlich Molinieten, Mitte August hingegen Arrhenathereten. Dieses Beispiel leitet über zu den Schmetterlingen und Hummeln, die häufig Ortswechsel durchführen, z.T. sogar tageszeitliche, häufiger jedoch jahreszeitliche Schwerpunkte hinsichtlich der Habitatpräferenzen haben können.

3.3 Habitatpräferenzen: *Lepidoptera* (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*, *Zygaenidae*) und *Bombus* (*Hymenoptera*, *Apoidea*) (Transekt-Untersuchungen)

Analog zu den apoiden Hymenopteren und Syrphiden lassen sich auch bei der am Tage fliegenden Lepidofauna Gruppen unterschiedlichen Stenotopiegrades voneinander abgrenzen (Abb. 2c). Auch hier können verschiedene Gründe für Habitatpräferenzen vorliegen; zwei Beispiele sollen dies erläutern (s. dazu auch STEFFNY et al. 1984):

- I. Der Blauäugige Waldportier *Minois dryas* Scop. benötigt im Untersuchungsgebiet als Nahrungsautotop neben Xerobrometen und Arrhenathereten schwerpunktmäßig Mesobrometen. Die Falter saugen hier besonders an *Centaurea jacea*, *C. scabiosa* und *Scabiosa columbaria*. Ferner brauchen sie schattenspendende Gehölze, die sie bei höheren Temperaturen aufsuchen. Die Larven leben im Untersuchungsgebiet in der Regel im verbrachten Mesobrometum an *Bromus erectus*, *Calamagrostis epigejos* oder im Molinietum an *Festuca rubra* und wahrscheinlich auch an *Molinia arundinacea* (Rennwald: mündl. Mitt.).
- II. Der Verbreitungsschwerpunkt des Silbergrünen Bläulings *Lysandra coridon* Poda liegt im Gebiet in den Halb- und in den Volltrockenrasen. Sie bieten Larval-Futterpflanzen, Nektarpflanzen, Paarungsorte u.a.m. Eine bereits im Juni durchgeführte Mahd in den Mesobrometen hatte zur Folge, daß zur Flugzeit der Falter im Juli zwar auf diesen Flächen wieder ausreichend Nektarpflanzen vorhanden waren, welche auch genutzt wurden, eine wichtige Struktur jedoch fehlte: Die Falter bevorzugten als Schlafplätze im Gebiet die Halme von *Bromus erectus*, an denen sie sich in einer bestimmten Vegetationshöhe in charakteristischer Kopfabwärtshaltung festhalten. Da solche Strukturen nur in den benachbarten ungemähten, jedoch für diese Art Nahrungsquellenarmen Volltrockenrasen vorhanden waren, mußten Wanderungen zwischen dem Nahrungsautotop Mesobrometum und dem Übernachtungsautotop Xerobrometum stattfinden.

Auch bei den Hummeln lassen sich trotz großer Flugleistung, Mobilität und ihrer Fähigkeit, so gut wie alle entomophilen Pflanzenarten nutzen zu können, bei einzelnen Arten deutliche Präferenzen feststellen (Abb. 2d). Wir können folgende Gruppen unterscheiden:

- Arten mit einem deutlichen Schwerpunkt in frischeren Arrhenathereten;
- Arten mit einem Schwerpunkt vorkommen in einem kleinräumigen Gesellschaftsmosaik;
- Arten, die sich auf die untersuchten Flächen weitgehend gleich verteilen.

Die Arten der ersten Gruppe zeigten bei einer Mahd der Arrhenathereten eine viel geringere Flexibilität auszuweichen als die der dritten Gruppe. So hatte die Erdhummel *Bombus terrestris* (L.) auch nach der Mahd zahlreicher Arrhenathereten immer noch einen Schwerpunkt in dieser Gesellschaft in Beständen, die noch nicht gemäht waren, und wo besonders *Vicia cracca* blühdominant vorkam. Ein Wechsel auf andere Rasengesellschaften war nicht festzustellen, dafür jedoch über die Untersuchung eingetragenen Corbicularpollens (KOHL 1989) ein solcher auf andere Formationen (Wald-, Mantelgesellschaften und Hochstaudenfluren). Die Vertreter der dritten Gruppe, die Ackerhummel *Bombus pascuorum* (Scop.) und Waldhummel *B. silvarum* (L.), nutzten hingegen schnell auch andere Rasengesellschaften; ihre Sammelstrategie ist nicht auf das Vorhandensein möglichst blühdominanter Pflanzenarten ausgerichtet.

3.4 Aspekte für den Naturschutz

Die Auswertung der bisherigen Ergebnisse zeigt, daß die einzelnen Rasengesellschaften des Taubergießengebietes im Jahresverlauf eine charakteristische Phänologie besitzen. Dabei ist der Zeitpunkt der Mahd von großem Einfluß auf den weiteren jahreszeitlichen Blühverlauf. Die Ergebnisse zeigen ferner, daß die einzelnen Pflanzengesellschaften eigene Blütenbesuchergemeinschaften haben; die Bindung der einzelnen Arten ist unterschiedlich groß, die Ursachen und Gründe sind sehr vielschichtig.

Es können bereits unter Vorbehalt für einzelne Pflanzengesellschaften des Untersuchungsgebietes Mahdtermine vorgeschlagen werden, die die Erhaltung der dort vorkommenden Blütenbesucher-Gemeinschaften berücksichtigen:

- *Mesobrometum*: Ende Juli,
- *Molinietum*: Mitte September,
- *Arrhenatheretum*: ein Teil Mitte Juni, ein anderer im selben Jahr Anfang September.

Wir müssen jedoch auch darauf hinweisen, daß eine zumindest gleich große Bedeutung der jeweiligen Parzellengröße zukommt, die gemäht werden soll. Diese hängt u.a. auch von der Ausbildung und der Größe der einzelnen Gesellschaften im Gebiet ab. Entscheidend ist nach der bisherigen Kenntnis eine pflanzengesellschaftsspezifische, auf die Blühdynamik der Gesellschaft und die Aktivität der Blütenbesucher abgestimmte Staffelmahd in einer bestimmten, im einzelnen zu präzisierenden Parzellengröße.

Die Untersuchungen wurden vom Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten, Baden-Württemberg, gefördert. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt die Auswertungsarbeiten seit April 1987. Im Rahmen des "Taubergießen"-Projektes haben mitgewirkt: M. Bauer, Th. Esche, A. Federschmidt, S. Hafner, Th. Igelhart, J. Kilgus, A. Kohl, A. Liegl, M. Lüth, M. Klatt, E. Neumann, R. Rattay, A. Schanowski, H. Steffny, A. Wolf.
Ihnen allen sei für die gewährte Unterstützung und Mithilfe recht herzlich gedankt.

Literatur

- GÖRS S., 1974: Die Wiesengesellschaften im Gebiet des Taubergießen. Natur- Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ. 7: 355-399.
- GÖRS S., MÜLLER T., 1974: Flora der Farn- und Blütenpflanzen des Taubergießengebietes. Natur- Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ. 7: 209-283.
- KAY Q.O.N., 1976: Preferential pollination of yellow flowered morphs of *Raphanus raphanistrum* by *Pieris* and *Eristalis* spp. Nature 261: 230-232.
- KOHL A., 1989: Untersuchungen von Corbicular-Pollen in künstlichen Nestern gehaltener Hummelnarten (Hymenoptera, Apoidea) und Rekonstruktion der besuchten Phytozönosen im Jahresverlauf. Verh. Ges. Ökol. 17: 713-718.
- KRATOCHWIL A., 1983: Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versauerten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl - ein Beitrag zur Erhaltung brachliegender Wiesen als Lizenz-Biotope gefährdeter Tierarten. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Württ. 34: 57-108.
- KRATOCHWIL A., 1984: Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). Phytocoenol. 11(4): 455-669.
- KRATOCHWIL A., 1987: Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster - Methoden, Probleme und Beispiele bioökologischer Forschung. Tuexenia 7: 13-51.
- KRAUSE 1974: Das Taubergießengebiet, Beispiel jüngster Standortsgeschichte in der Oberrheinaue. Natur-Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ. 7: 147-172.
- KUGLER H., 1950: Der Blütenbesuch der Schlammfliege (*Eristalomyia tenax*). Z. vgl. Physiol. 32: 328-347.
- LUTZ P., 1983: Untersuchungen zum Bodenwassergehalt von Wiesengesellschaften im Naturschutzgebiet Taubergießen. Staatsexamensarb. Univ. Freiburg: 86 S.
- SCHALL B., LUTZ P., 1982: Naturschutzgebiet Taubergießen - die Wiesengesellschaften der Gemarkung Rhinau. Vegetationskarte. Karlsruhe (LA Umweltsch. Bad.-Württ.).
- SCHANOWSKI A., 1985: Zur Syrphiden-Fauna verschiedener Rasengesellschaften des Naturschutzgebietes Taubergießen: Phänologie, Habitatpräferenzen und Blütenbesuchsverhalten. Diplomarb. Univ. Freiburg: 133 S.

STEFFNY H., KRATOCHWIL A., WOLF A., 1984: Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (Rhopalocera, Hesperidae, Zygaenidae) und Hummeln (Apidae, Bombus) im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene) - Transektuntersuchungen als Entscheidungshilfe für Pflegemaßnahmen. Natur Landschaft 59(11): 435-443.

Adresse

Dr. A. Kratochwil
Institut f. Biologie II (Geobotanik) Univ.
Schänzlestr. 1
D-7800 Freiburg

Untersuchung von eingetragenen Pollen bei in künstlichen Nestern gehaltenen Hummelarten (*Hymenoptera*, *Apoidea*) und Rekonstruktion der besuchten Phytozönosen im Jahresverlauf

Andreas Kohl

Synopsis

In the nature reserve 'Taubergießen' (50 kilometres north of Freiburg i.Br.) bumblebee colonies (*Bombus terrestris*, *B. lucorum*, *B. lapidarius*) were reared in artificial boxes in 1985 and 1986. The study area can be phytosociologically described as a complex of the following plant communities: *Arrhenatheretum*, *Mesobrometum*, *Xerobrometum*, *Molinietum*, *Querc-Ulmetum* as well as *Calystegietalia*- and *Prunetalia spinosae*-communities. The corbicular pollen of the worker bees was analyzed. A high flower constancy was observed (in 85% only 1 or 2 pollen types). A change in habitat preferences during the year can be characterized phyto-sociologically. The most important plant communities for the investigated bumblebees are the *Arrhenatheretum* and *Impatiens glandulifera*-community. A feature of these plant communities is that the main pollen plants for the bumblebees occur with a high flower dominance. *Bombus terrestris* and *Bombus lucorum* prefer the same habitat and same plants whereas *Bombus lapidarius* behaves differently.

Bombus, corbicular pollen, flower constancy, plant community, pollination ecology.

1. Einführung, Zielsetzung

Die meisten Untersuchungen, die über das von Hummeln genutzte Nahrungspflanzen-Spektrum vorliegen, beruhen auf Beobachtungen an Blüten (z.B. HEINRICH 1976a, b; TERÄS 1976, 1985; NIMIS 1977; KRATOCHWIL 1984). Wesentlich exakter ist dagegen die Methode, den Corbicular-Pollen über den jährlichen Entwicklungszeitraum eines Hummelvolkes zu analysieren, um Rückschlüsse auf das Blütenbesuchsverhalten zu ziehen. Auf diese Weise lassen sich auch Blütenbesuche an schwer beobachtbaren Pflanzenarten (höhere Strauch- und Baumarten) vollständig erfassen.

Im Rahmen eines blütenökologischen Untersuchungsprogrammes (siehe STEFFNY et al. 1984; KRATOCHWIL 1989) wurden in künstlichen Nestern Hummelvölker der Arten *Bombus terrestris* (L.), *Bombus lucorum* (L.) sowie *Bombus lapidarius* (L.) gehalten und ihr eingetragener Pollen analysiert. Besondere Bedeutung hatten bei den Untersuchungen die Fragen:

- Woraus setzt sich das Nahrungspflanzenpektrum der verschiedenen Hummelvölker zusammen? Gibt es jahreszeitliche Präferenzen?
- Gibt es in bestimmten Pflanzengesellschaften Sammelschwerpunkte? In welcher Weise ändern sich diese, auch in Abhängigkeit von der großflächig durchgeführten Wiesenmäh?
- Weicht das Sammelverhalten verschiedener Völker der gleichen Art voneinander ab?
- Sind artspezifische Sammelstrategien bei den betrachteten Hummelarten zu erkennen?

2. Methoden, Untersuchungsgebiet

Im Frühjahr (April-Mai) gefangene Hummelköniginnen wurden in Gefangenschaft gehalten, mit Pollen und Zuckerlösung versorgt und so zum Nestbau, zur Eiablage und schließlich Gründung eines Volkes angeregt. In den Jahren 1985 und 1986 wurden insgesamt elf Völker aufgezogen und beim Schlüpfen der ersten Arbeiterinnengeneration ins Naturschutzgebiet zum Freiflug gebracht. Den individuell mit Opalithplättchen markierten Arbeiterinnen ließ sich nach einem Sammelflug je eine Corbicularpollenladung abnehmen. Durchschnittlich gab es drei Untersuchungstage pro Woche. Ein Pollenherbar von Pflanzen des Untersuchungsgebietes und parallel durchgeführte blütenphänologische Studien, erstellt in repräsentativen Dauerbeobachtungsflächen der verschiedenen Pflanzengesellschaften (KRATOCHWIL 1989) erleichterten die Pollendetermination, die lichtmikroskopisch und an nicht acetolysiertem Material durchgeführt wurde.

Das Naturschutzgebiet 'Taubergießen' liegt 50 km nördlich von Freiburg i.Br. in der Oberrheinebene. Bei dem eigentlichen Untersuchungsgebiet handelt es sich um einen kleinräumig ausgebildeten Komplex verschiedener Pflanzengesellschaften, wobei der Anteil der Rasengesellschaften überwiegt. Von diesen stellen einschürige, 2schürige und zum Teil auch brachliegende Arrhenathereten und Mesobrometen den flächenmäßig größten Anteil - kleinflächig treten noch Xerobrometen und Molinieten auf. Als landschaftsbestimmende Elemente kommen ferner nitrophytische Neophyten-Gesellschaften (u.a. *Impatiens glandulifera*-Gesellschaft), *Phragmites communis*-Bestände, anthropogen geförderte Gebüschgesellschaften der Ordnung *Prunetalia spinosae* und Quercu-Ulmeten vor. Die Nistkästen sind inmitten dieses Komplexes an geschützter Stelle aufgestellt worden.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Das Nahrungspflanzen-Spektrum, Blumenstetigkeit

Die Auswertung des Nahrungspflanzen-Spektrums der Hummelvölker ergab, daß von den 30-40 synchron blühenden entomophilen Pflanzenarten lediglich einige wenige von den untersuchten Hummelarten im großen Stile zum Pollensammeln befliegen werden. Diese hohe Blumenstetigkeit, eine 'erlernte Stenanthie', dokumentiert Abb. 3. Die Häufigkeitsverteilung zeigt die Anzahl der verschiedenen Pollentypen pro Corbicular-Ladung, bezogen auf alle Proben eines *Bombus terrestris*-Volkes. So setzen sich insgesamt ca. 85% aller Pollenproben lediglich aus 1-2 Pollentypen zusammen. Dieses Blockdiagramm gilt im Prinzip auch für *Bombus lucorum* und *Bombus lapidarius*.

Als Beispiele für Nahrungspflanzen-Spektren seien jeweils die Ergebnisse eines bestimmten, repräsentativen Volkes der verschiedenen Arten aufgezeigt: Als Hauptpollensammelpflanzen wurden bei einem *Bombus terrestris*-Volk *Tilia cordata* und *Impatiens glandulifera* festgestellt (Abb. 1). Zu den zahlreichen Neben-Pollensammelpflanzen gehören *Symphytum officinale*, *Lotus corniculatus* und *Plantago media*, ferner *Rhinanthus alectorolophus*, *Clematis vitalba*, *Papaver rhoeas*, *Trifolium repens* und einige andere Arten. *Bombus lucorum* verhält sich in der Wahl seiner Sammelpflanzen ähnlich. Bei *Bombus lapidarius* sind dagegen die dominanten Sammelpflanzen *Lotus corniculatus* und *Impatiens glandulifera*, und das in Abb. 2 vollständig aufgeführte Spektrum der Neben-Pollensammelpflanzen setzt sich nur aus *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Prunella vulgaris* und *Tilia cordata* zusammen.

3.2 Habitatpräferenzen

Die pollenliefernden Arten sind, soweit als möglich, ihren pflanzensoziologischen Gesellschaften zugeordnet worden. Lokalfloristische Gegebenheiten, phänologische Daten und unterschiedliche Mengenverhältnisse bestimmter Arten in verschiedenen Phytozönosen

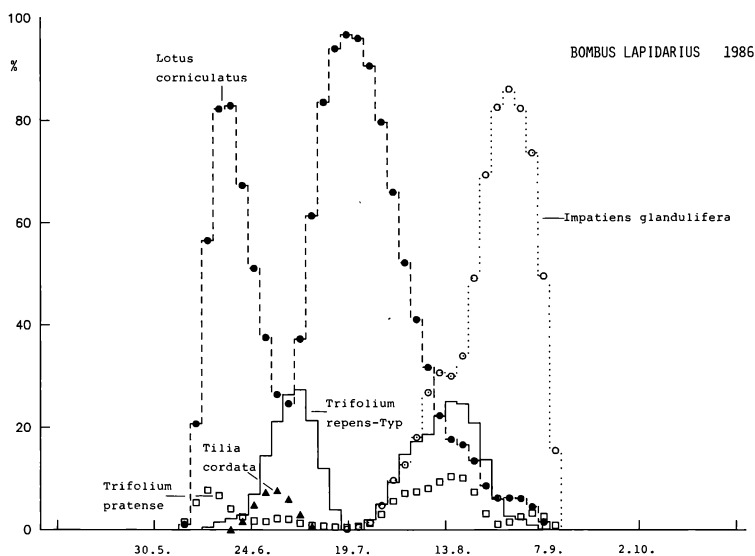
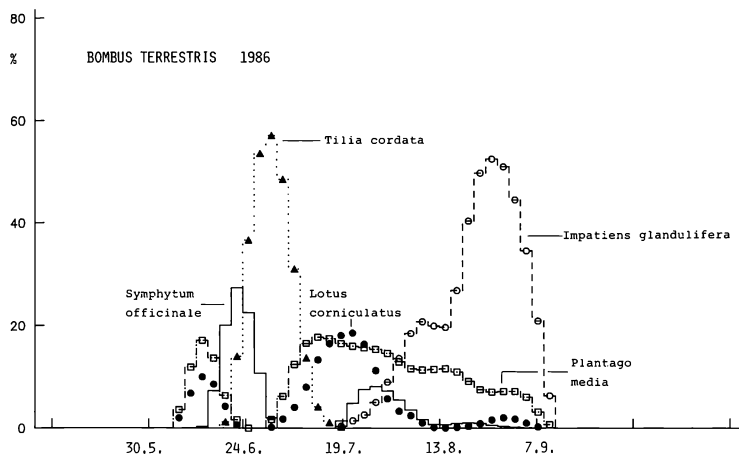


Abb. 1, 2: Prozentualer Anteil des zu bestimmten Zeitpunkten eingetragenen Pollens der jeweiligen Pflanzenarten für *Bombus terrestris* und *Bombus lapidarius*. (Prozentuale Berechnung pro Zeiteinheit: 100% = gesamte in einem Zeitraum von drei Tagen eingetragene Pollenmenge; zugrundeliegende Probezahlen für *Bombus terrestris* : N = 1677, *Bombus lapidarius* : N = 2559)

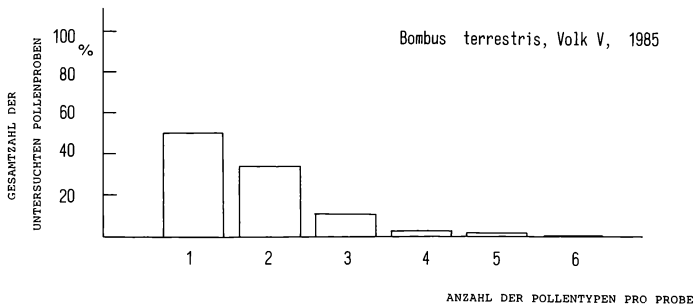


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung: Anzahl verschiedener Pollentypen bezogen auf alle Corbicular-Pollenproben eines *Bombus terrestris*-Volkes.
(N = 3659 Proben.)

konnten als Kriterien mit herangezogen werden. Pflanzensoziologisch sich indifferent verhaltende Arten oder Pollenkörner, die nur auf Familien- oder Gattungsniveau zu determinieren waren, blieben unberücksichtigt. Auf das zeitweilige (aber prozentual meist unbedeutende) Sammeln von Kulturpflanzen-Pollen oder *Stellarietea mediae*-Arten kann an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden.

Für *Bombus terrestris* und *Bombus lucorum* sind im Untersuchungsgebiet im wesentlichen drei Pflanzengesellschaften von Bedeutung (s. Abb. 4):

- bis zur Mahd, die in der zweiten Juni-Hälfte stattfand, und nach der Mahd, über den Juli hin bis Mitte August, das *Arrhenatheretum elatioris*,
- vom Zeitpunkt der Mahd bis zur zweiten Blüte des *Arrhenatheretum* das *Quercu-Ulmetum* und frische Saumgesellschaften der Ordnung *Calystegietalia*
- und ab Mitte August nach der zweiten Mahd wiederum frische Saumgesellschaften (*Calystegietalia*).

Die Gesellschaften der Trockenrasen (*Festuco-Brometea*) und der trockenen Saumgesellschaften (*Trifolio-Geranietea sanguinei*) sind als Ausweichsammelrefugien über den gesamten Entwicklungszeitraum von gleichbleibend geringer Bedeutung.

Bombus lapidarius sammelt über einen großen Zeitraum lediglich in einer Pflanzengesellschaft, dem *Arrhenatheretum elatioris* (Abb. 5). Der durch die Wiesenmahd bedingte Einschnitt in der zweiten Junihälfte bewirkt nur ein geringes Ausweichen auf andere Gesellschaften (*Quercu-Ulmetum*, *Trifolio-Geranietea*-Gesellschaften). *Lotus corniculatus* bringt als wichtigste pollenliefernde Art des Wirtschaftsgrünlandes schon kurze Zeit nach der Mahd wieder Blütenstände hervor; ferner erfolgte die Mahd auch nicht schlagartig, sondern über einen Zeitraum von ca. 10 Tagen, so daß ständig *Lotus corniculatus*-Blütenstände vorhanden waren und so die *Bombus lapidarius*-Arbeiterinnen nur etwa zu 50% auf andere Gesellschaften auswichen. Erst ab Mitte August werden überwiegend die frischen Säume besucht. *Bombus lapidarius* ist somit in geringerem Umfang an ein Vegetationsmosaik als Sammelhabitat gebunden als *Bombus terrestris* und *Bombus lucorum*.

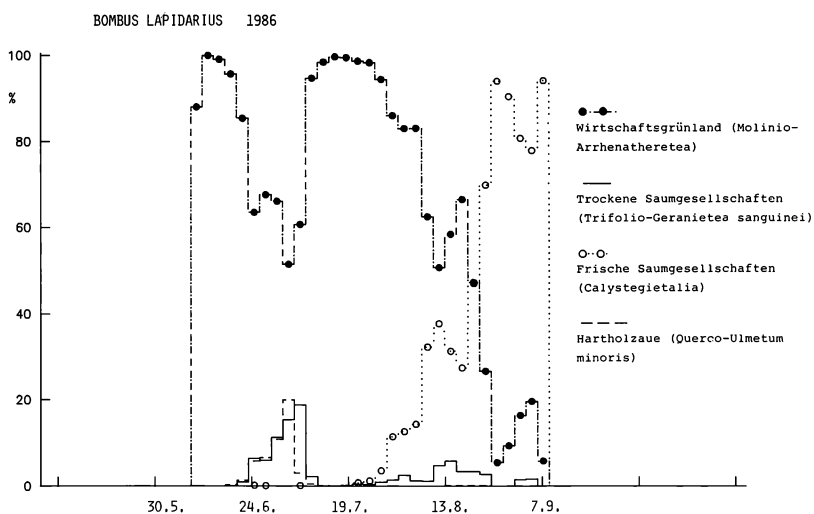
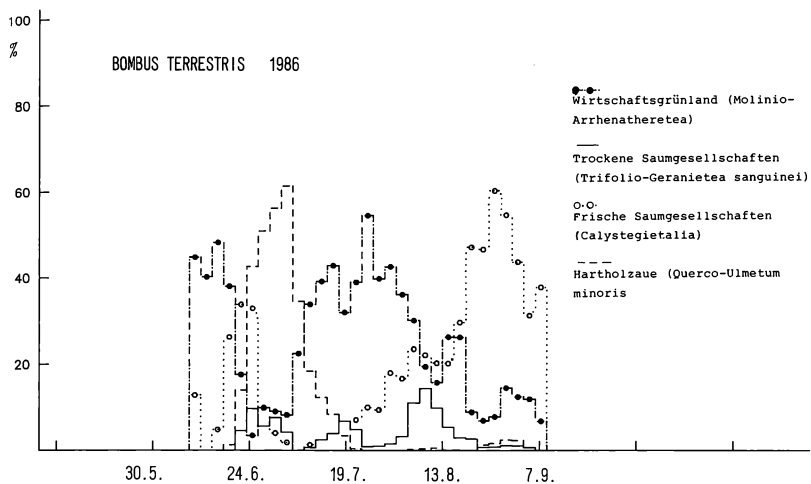


Abb. 4, 5: Prozentualer Anteil der wichtigsten Phytozönosen für *Bombus terrestris* und *Bombus lapidarius*.
 Prozentuale Berechnung pro Zeiteinheit (s. Abb. 1, 2).

Da vergleichbare Ergebnisse über zwei Untersuchungsjahre und verschiedene Völker der gleichen Arten vorliegen, können die Ergebnisse als repräsentativ angesehen werden. Die prozentuale Bedeutung einzelner Pflanzenarten oder Pflanzengesellschaften verschiebt sich zwar zu einem bestimmten Zeitpunkt, das spezifische Sammelverhalten der Arten ist jedoch immer gleich. *Bombus terrestris*, *B. lucorum* und *B. lapidarius* bevorzugen Pflanzengesellschaften, in denen einzelne Pflanzenarten in hoher Blumendichte auftreten. Im Gebiet sind dies vor allem das *Arrhenatheretum*, das *Querco-Ulmetum* und die *Calystegietalia*-Gesellschaften. Nur in diesen können sie ihre Sammelstrategie, die auf hohe Blumenstetigkeit ausgerichtet ist, optimal nutzen. Diese Methode erlaubt keine Aussage darüber, in welchen Pflanzengesellschaften der Bedarf an Nektar gedeckt wird. Es kann aber davon ausgegangen werden, daß viele pollenliefernde Arten gleichzeitig auch Nektar anbieten (vgl. KNUTH 1898 ff.).

Literatur

- HEINRICH B., 1976a: The foraging specializations of individual bumblebees. Ecol. Monogr. 46: 105-128.
- HEINRICH B., 1976b: Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. Ecology 57: 874-889.
- KNUTH P., 1898 ff.: Handbuch der Blütenökologie I-III. Leipzig.
- KRATOCHWIL A., 1984: Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). Phytocoenol. 11(4): 455-669.
- KRATOCHWIL A., 1989: Erfassung von Blütenbesucher-Gemeinschaften verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet 'Taubergraben' (Oberrheinebene). Verh. Ges. Ökol. 17:701-711.
- NIMIS P., 1977: Die Frühlingsblüte im Buchenwald in Beziehung zur Hummelbestäubung. In: (Ed. TÜXEN R.): Vegetation und Fauna. Ber. int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk. (Rinteln 1976): 209-217.
- STEFFNY H., KRATOCHWIL A., WOLF A., 1984: Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (Rhopalocera, Hesperidae, Zygaenidae) und Hummeln (Apidae, Bombus) im Naturschutzgebiet Taubergraben (Oberrheinebene) - Transekt-Untersuchungen als Entscheidungshilfe für Pflegemaßnahmen. Natur Landschaft 59(11): 435-443.
- TERÄS I., 1976: Flower visits of bumblebees. Bombus Latr. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. Ann. Zool. Fenn. 13: 200-232.
- TERÄS I., 1985: Food plants and flower visits of bumblebees (Bombus: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. Acta Zool. Fenn. 179: 1-120.

Adresse

Dr. A. Kohl
 Inst. f. Biologie II (Geobotanik) Univ.
 Schänzlestr. 1
 D-7800 Freiburg

Untersuchungen über das Bewegungsmuster von Wolfspinnen (*Pardosa amentata*) an unterschiedlich ausgebauten Feldwegen

Hans-Joachim Mader

Synopsis

Paved agricultural roads seem to be obstacles to the movements of ground dwelling arthropods in arable landscapes.

- Mobility diagrams of wolf spiders on paved agricultural roads and on unpaved field-paths show significant differences.
- Spiders, driven out of the road verge, return to their habitats immediately after disturbance. No road crossings have been observed.
- Escape directions of spiders near the road margin differ significantly from those observed more distant from the road.
- On paved roads, artificially installed vertical structures are used by spiders to hide or rest.

Such effects of agricultural roads should be considered in planning the arable landscape. When choosing between paved and unpaved road surfaces, the latter seems to be the better choice.

Agricultural landscape, isolation, mobility, paved roads, *Pardosa*, wolf spider.

1. Einführung

Die Landschaften Mitteleuropas sind überzogen mit verschiedenen Netzen vom Menschen geschaffener linearer Infrastruktur. Teilweise erreichen diese Netze eine erstaunliche und für viele Ökologen eine erschreckende Dichte. So wurden für das Straßennetz in der BR Deutschland eine Dichte von knapp 2 km/km² berechnet und für das Schienennetz eine solche von 0.3 km/km². Für Feld- und Forstwege liegen nur grobe Schätzungen vor. Wenn man unterstellt, daß das Netz der asphaltierten Feld- und Forstwege etwa dem der Verkehrsstraßen entspricht, so ergibt sich eine geschätzte mittlere Netzdichte der Asphalt-, Beton- oder Bitumenlinien von ca. 4 laufenden km pro Quadratkilometer Fläche in Mitteleuropa. Dabei darf eine anhaltende Tendenz, grüne Wirtschaftswege durch 'Schwarzdecken-Wege' zu ersetzen, nicht übersehen werden (BORCHERT 1980).

Für die Ökosysteme bleibt diese Mehrfacherschneidung der Landschaft nicht bedeutungslos. Da alle Organismen auf Bewegung angewiesen sind, drängt sich in diesem Zusammenhang die Frage nach möglichen Barrierewirkungen, nach Separation bzw. Isolation oder nach Dispersionshindernissen solcher Bauwerke gegenüber der Zönose auf. Die Wirkung von Feldwegen bei Berücksichtigung der sehr unterschiedlichen Ausbauförmungen - von Asphalt über Schotter bis hin zum grünen Wirtschaftsweg - als möglichem Hindernis für die Mobilität epigäischer Arthropoden ist bisher nur in Teilaspekten untersucht und dokumentiert worden (HEIDT 1986). In der Agrar-Infrastrukturplanung, vor allem auch vor dem Hintergrund der Diskussion um Biotopverbundsysteme und Stilllegung von Agrarflächen, könnte derartigen Fragestellungen erhebliche Bedeutung zukommen.

2. Material und Methoden

Die Versuche wurden an verschiedenen Feldwegen im Raum Bonn, im Drachenfelder Ländchen (linksrheinisch) und im Siebengebirge (rechtsrheinisch) im Herbst 1986 und im Frühjahr 1987 durchgeführt.

Neben Markierungs- und Wiederfangversuchen mit Laufkäfern, über die an anderer Stelle berichtet wird, wurden vor allem Wolfspinnen als Versuchstiere eingesetzt. *Pardosa amentata* (CLERK) ist eine tagaktive, besonders häufig an Rändern von Feldwegen angetroffene, eurytope und sonnenliebende Art, die als Jungtier überwintert und sich im Frühjahr fortpflanzt. Das Tier hat ein breites Nahrungsspektrum und erreicht nach HEYDEMANN (1962) Dichten von bis zu 15 Ind./m². Die hier vorgestellten Versuchsergebnisse beziehen sich vor allem auf diese Art. Die Freisetzungs- und Mobilitätsversuche wurden in den Monaten März/April 1987 an klaren und trockenen, aber meist kühlen Tagen durchgeführt. Da die meisten Experimente die Beobachtung und Aufzeichnung von Bewegungen individueller Tiere in bestimmten Versuchssituationen im Freiland beinhalten, war es notwendig, vor Beginn der Freilandexperimente Informationen über die Lichtorientierung dieser Tiere zu erhalten. Dazu wurden Orientierungsversuche in einem verdunkelten Laboratorium mit zwei sich gegenüberstehenden Lichtquellen durchgeführt. Die nachgewiesene positive Phototaxis wurde in den Freilandversuchen (Sonnenstand, Schattenwurf) berücksichtigt.

Im Freiland wurden an unterschiedlichen Feldwegtypen Mobilitätsdiagramme erstellt, wobei ausgesetzte bzw. aus ihrem Lebensraum vertriebene und gestörte Tiere in jedem Fall einzeln beobachtet wurden. Die Bewegungen der Tiere wurden in vorbereitete Karten übertragen und anschließend statistisch ausgewertet. Die Versuchsstrecken wurden so ausgewählt, daß möglichst keine attraktiven Hintergrundsilhouetten störenden Einfluß nehmen konnten.

Das Freisetzen der Tiere erfolgte aus einem schwarzen Plastikbecher mit oben liegenden, transparent verschlossenen Fenstern. Die Tiere wurden maximal zweimal pro Tag jeweils einzeln ausgesetzt. Für jeden Versuch wurden täglich neue Tiere im Freiland gefangen und nach dem Versuch wieder freigelassen.

Die einzelnen Versuchsbedingungen werden jeweils beim Vorstellen der Ergebnisse geschildert.

3. Ergebnisse

3.1 Aussetzungsversuche auf Asphalt- und grünen Wirtschaftswegen

Auf einem Wirtschaftsweg, von dem ein Teilstück asphaltiert war (Breite hier 270 cm), der ansonsten als Kies-Lehm-Weg mit zentralem, ca. 1 m breitem Vegetationsstreifen ausgebildet war und dessen Breite sich auf 220 cm reduzierte, wurden Aussetzungsversuche durchgeführt. Etwa gleich viele Tiere wurden auf dem asphaltierten Teilstück wie auf dem Kies-Lehm-Weg ausgesetzt, und zwar jeweils an der rechten und linken Feldwegseite in einem Abstand von 40 cm zum Feldwegrand. Die auf einer benachbarten, nicht an den Weg angrenzenden Wiese gefangenen Wolfspinnen wurden nacheinander einzeln ausgesetzt. Die Dauer des Aufenthaltes der Tiere auf dem Weg wurde gestoppt, die zurückgelegte Wegstrecke bis zum Erreichen des Wegrandes bzw. eines geeigneten Unterschlupfes wurde in vorbereitete Karten übertragen und später zu Mobilitätsdiagrammen zusammengefaßt (Abb. 1). Als Versuchsfläche wurden jeweils 6 m lange Teilstücke des Weges berücksichtigt. Zur leichteren Übertragung der von den Tieren gewählten Wegstrecken wurden 1-m-Intervalle auf den Wegen mit Kreide markiert.

Der Asphaltweg wurde nur von 10% der ausgesetzten Tiere überquert. Der überwiegende Teil der Tiere orientierte sich telotaktisch zum nächstgelegenen Wegrand ($\chi^2 = 22.1$, $p < 0.001$). Eine phototaktische Komponente im Bewegungsmuster der Tiere ist nicht zu übersehen. Bei den auf dem grünen Wirtschaftsweg ausgesetzten Tieren ist, im Gegen-

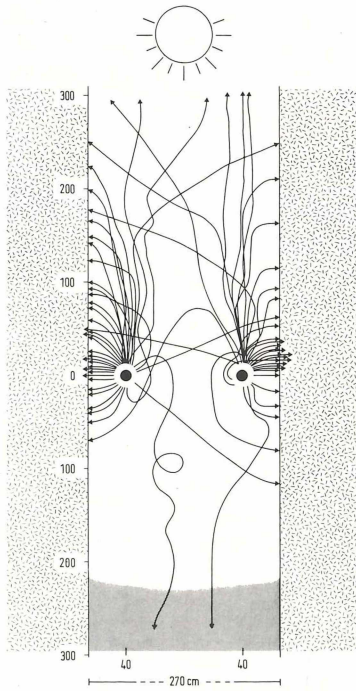


Abb. 1: Mobilitätsdiagramm von 69 auf einem Asphaltweg ausgesetzten Spinnen der Art *Pardosa amentata*.

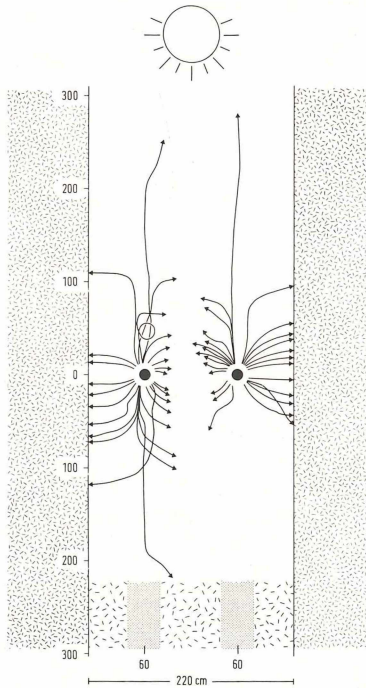


Abb. 2: Mobilitätsdiagramm von 52 auf einem 'grünen Wirtschaftsweg' (Kies-Lehm-Weg mit ca. 1 m breitem zentralen Vegetationsstreifen) freigelassenen Lycosiden (*P. amentata*).

satz zu den Befunden am asphaltierten Feldweg, keine bevorzugte Orientierung zum jeweiligen Feldwegrand zu beobachten. Der Anteil der Tiere, die sich nach Freisetzen in dem grünen Vegetationsstreifen in der Feldwegmitte zu verbergen suchen, ist etwa gleich groß wie der Anteil derjenigen Tiere, die zum Wegrand laufen (Abb. 2).

3.2 Vertreibungsversuche

Werden wegrandbewohnende Wolfspinnen der Art *P. amentata* durch den Experimentator gezielt aus ihrem Habitat in den Kies-Lehm-Feldweg hineingetrieben bis zu einer Minimaldistanz von 20 cm vom Feldwegrand, so zeigen die Tiere durchgängig eine Rückorientierung in ihr ursprüngliches Habitat. Bei 30 so behandelten Versuchstieren wurde keine Feldwegüberquerung beobachtet (Abb. 3). Die Tiere verweilen in der Regel, nachdem sie sich nicht mehr bedroht fühlen, einige Sekunden (Orientierungsphase) und kehren dann meist auf dem direkten Weg zum Feldwegrand zurück.

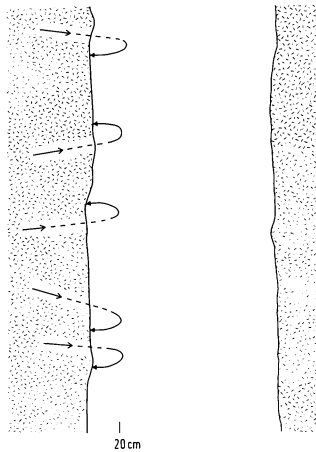


Abb. 3: Bewegungsmuster von Lycosiden, die aus ihrem Habitat in den Feldweg hineingetrieben wurden (Minimaldistanz: 20 cm vom Feldwegrand).

3.3 Störungsversuche

Legt man einen Transekt in die Mitte eines von Wolfsspinnen dicht besiedelten Feldwegraines, beobachtet man besonders im Frühjahr bei noch niedriger Vegetation zahlreiche Spinnen, die vor der Störung durch den voranschreitenden Experimentator flüchten und nach einer kurzen Wegstrecke von ca. 20-30 cm ein Versteck aufsuchen.

Ähnliche Beobachtungen kann man auch auf Wiesen oder Waldboden machen. Der Fluchtweg jedes einzelnen Tieres läßt sich auf einer Karte mit Angabe der jeweiligen Fluchtrichtung festhalten. Auf einer Wiese, mehr als 50 m vom Feldweg entfernt, zeigen die Tiere mehrheitlich das typische Fluchverhalten, nämlich vom Ursprung der Störung - also dem voranschreitenden Experimentator - wegzuflehen. Faßt man die gewählten Fluchtrichtungen derjenigen Tiere, die sich rechts vom Transekt und derjenigen, die sich links davon befanden, zusammen, so ergibt die graphische Darstellung die für die Kontrollsituation zu erwartende zweigipfelige Verteilung (Abb. 4). Drei Kontrollversuche an unterschiedlichen Tagen zeigen jeweils entsprechende und übereinstimmende Ergebnisse.

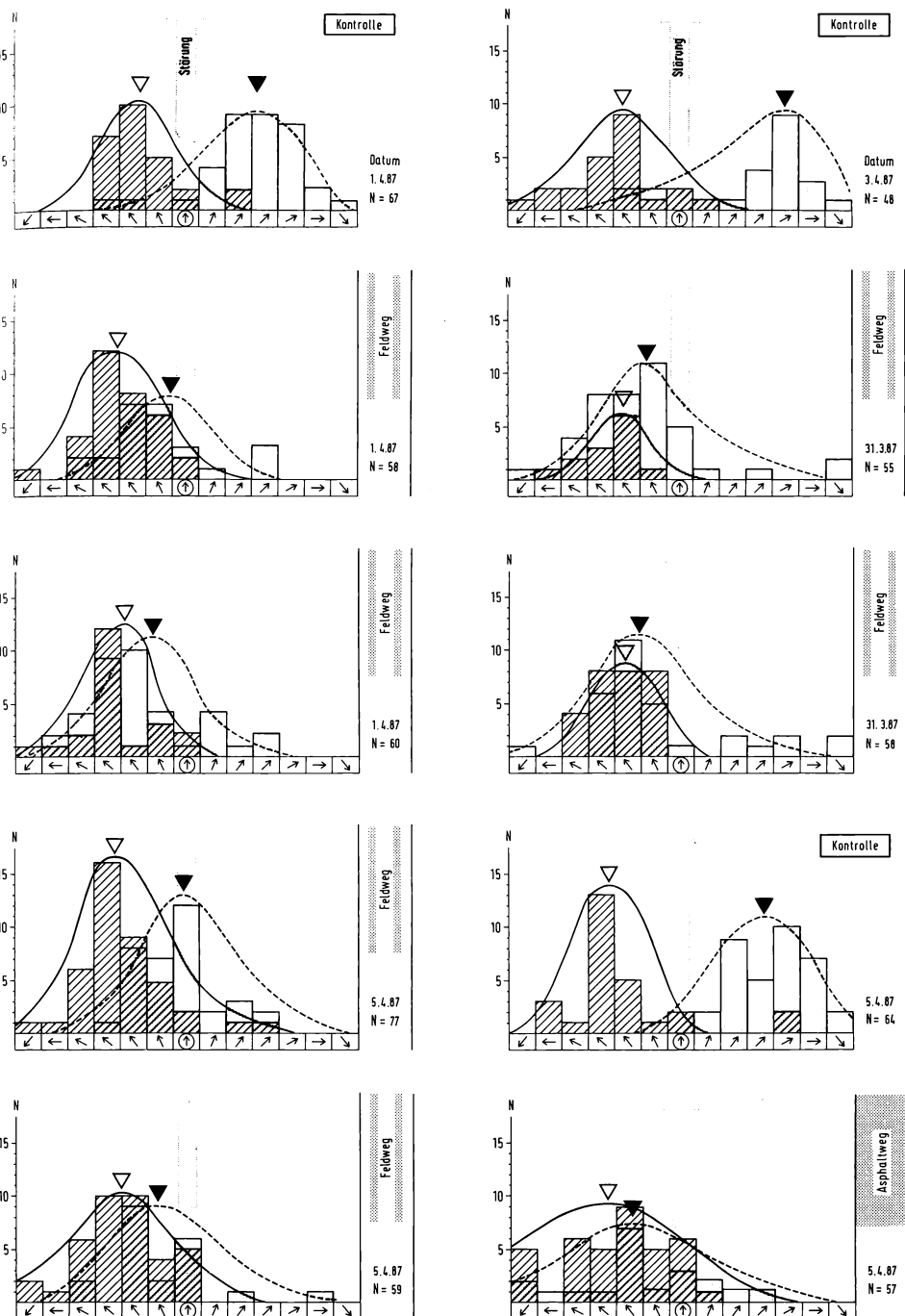


Abb. 4: Häufigkeitsverteilung von Fluchrichtungen bei Störungen von wegrandbewohnenden Wolfspinnen.

Dunkle Säulen, schwarzes Dreieck: wegrandnahe Tiere;

schrattierte Säulen, helles Dreieck: wegrandferne Tiere.

N = Anzahl der Tiere, die einer bestimmten Fluchrichtung zugeordnet wurden (Details s. Text).

Führt man entsprechende Versuche in der Saumbiozönose von Feldwegen aus, beobachtet man ein verändertes Verhalten der Tiere. In den Wegrandsituationen, sowohl neben dem unbefestigten Feldweg (Saumbreite hier etwa 2 m) als auch neben dem asphaltierten Feldweg (Saumbreite 80 cm bis 1 m), verschieben sich regelmäßig und auffallend diese Häufigkeitsverteilungen. Die Tiere, die sich zwischen der Transektmitte und dem Feldwegrand befanden, zeigten eine deutliche Tendenz, vom Feldweg weg und damit auf den Störer zuzulaufen. In der Abbildung sind die Mittelwerte dieser Gruppe mit einem dunklen Dreieck hervorgehoben. Bei 10 solchen Versuchen wurden durchschnittlich die Bewegungsrichtungen von 55 Tieren ausgewertet. Tiere, die bei der Flucht die Transektmitte überquerten, wurden den beiden Gruppen entsprechend der Ausgangspunkte zugeordnet.

In den drei Kontrollsituationen beträgt die Überlappung der Fluchtrichtungen beider Gruppen $8.9 \pm 3.1\%$, an den 7 Feldwegen dagegen $27.9 \pm 3.2\%$. Der Unterschied der Überlappungen ist signifikant ($p < 0.01$; Tukey-Schnelltest). Die Kontrollversuche zeigen hochsignifikante Unterschiede in der Häufigkeitsverteilung der gewählten Fluchtrichtungen ($p < 0.001$; Welch-Test); an den Feldwegversuchen sinkt das Signifikanzniveau für unterschiedliche Grundgesamtheiten ab, und am Asphaltweg schließlich sind Unterschiede nach dem Welch-Test statistisch nicht mehr nachweisbar ($p < 0.05$).

3.4 Künstliche Strukturangebote

Auf einem asphaltierten Feldwegabschnitt wurden in einem 40 x 40-cm-Raster Holzklötzchen der Größe 6 x 3 x 2 cm als künstliche Struktur-Anreicherung aufgestellt (Abb. 5). In der Mitte dieser Anordnung wurden im Freiland auf einer angrenzenden Wiese gefangene Wolfsspinnen in der oben geschilderten Weise ausgesetzt. Die Versuche wurden an einem kalten, aber trockenen Apriltag durchgeführt, wo die Tiere auf Grund der niedrigen Temperaturen langsamer liefen als an warmen Tagen und häufiger Energie reaktivieren mußten. Neben der Aufzeichnung der zu den Rainen führenden Fluchtwege wurde über eine Dauer von max. 3 Minuten mit zwei Stoppuhren jedes Verweilen des Tieres auf offenen Asphaltflächen bzw. an den Holzklötzchen und in deren unmittelbarer Nähe (max. 1 cm) festgehalten.

Die freigesetzten Spinnen ($N = 36$) legten bevorzugt an den Holzklötzchen Pausen ein und setzten dann ihre Flucht fort. Dies Verhalten ist auf dem 0.1%-Niveau signifikant. Durchschnittlich pausierten die Tiere auf dem Weg vom Freisetzungsort bis zum Straßenrand 2.9 mal, und zwar auf dem freien Asphalt durchschnittlich 14.1 Sekunden, an den Klötzchen dagegen 36.9 Sekunden.

4. Diskussion und Anwendungsvorschläge

Die Bedeutung von Feldwegen für Bewegungsmuster und räumliche Aktivität der wegrandbewohnenden epigäischen Fauna wird recht unterschiedlich beurteilt. Während KAULE (1983) nach Untersuchungen in der Schwäbischen Alb keine negativen Auswirkungen von Feldwegen beobachten konnte und für einfach befestigte Wege feststellt, daß "eine Trennwirkung mit Sicherheit zu verneinen" ist, kommt HEIDT (1986) nach umfangreichen Feldstudien mit richtungsselektiven Barberfallenfängen zu dem Ergebnis, daß für die Gruppe der Laufkäfer eine Trennwirkung der Wege angenommen werden muß.

Vielfach wurden im angewandten und planerischen Bereich die Ergebnisse der Untersuchungen zur Barrierewirkung von Verkehrsstraßen auf die Waldbiozönose (MADER 1979; MADER, PAURITSCH 1981) unkritisch auf andere Lebensräume übertragen. Die hier vorgelegten Ergebnisse können zu einer realistischen Beurteilung beitragen.

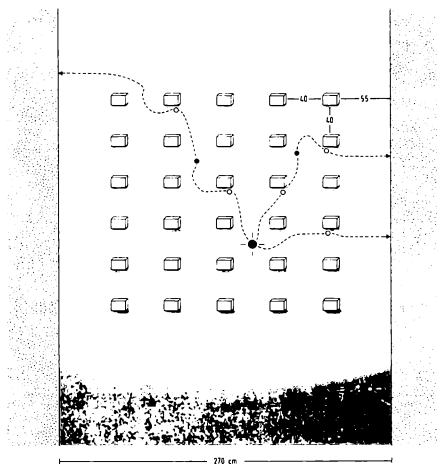


Abb. 5: Versuchsanordnung zu Freilassungsversuchen bei künstlicher Strukturanreicherung auf asphaltiertem Feldweg.
Holzklötzchen 6 x 3 x 2 cm; helle Kreise = 'Stop' am Holzklötzchen; dunkle Kreise = 'Stop' auf dem offenen Asphalt.

Feldwege beschränken offenkundig die Bewegungsmuster bodenjagender Spinnen der Art *Pardosa amentata*. Eine Barrierewirkung im Sinne einer wirksamen genetischen Trennung wird nicht vermutet, da auch asphaltierte Wege in Einzelfällen immer wieder von Tieren überquert wurden und außerdem gerade die Spinnen über hervorragende Dispersionsmöglichkeiten verfügen. Allerdings endet die Ausnutzung des Raumes bei der täglichen Beutejagd oder im Ablauf anderer biologischer Routineprozesse in der Regel an der Übergangszone zum strukturlosen Asphalt und sogar im Übergangsbereich zu vegetationslosen Kies-Lehm-Feldwegen.

Es scheint, daß die Tiere eine gewisse Vorstellung von den Grenzen ihres Lebensraumes haben; anders ist das auffällige Fluchtverhalten vertriebener Tiere vom Feldweg weg, auf die Störung zu oder auch die Rückkehr aus den Säumen kaum zu erklären. Daß der Ausfall vertikaler Strukturen mit den daran geknüpften Versteckmöglichkeiten in diesem Zusammenhang eine bedeutende Rolle spielt, ist zu vermuten. Die Bevorzugung künstlicher Raumstrukturen als Ruheplätze gibt hierfür Anhaltspunkte.

Die Versuche wurden mit nur einer Spinnenart durchgeführt und lassen sich daher nicht auf die Gesamtheit der epigäischen Arthropoden, die Feldwegraine und Säume besiedeln, übertragen. Einzelne Arten werden je nach Raumstrukturvorzügen oder Bindung an abiotische Faktoren unterschiedlich reagieren. Allerdings legen sowohl zahlreiche Beobachtungen von Ortsveränderungen und Fluchtreaktionen anderer Arten, als auch z.Z. laufende Versuche mit Laufkäfern und weiteren Wolfsspinnenarten die Vermutung nahe, daß die an *P. amentata* beobachteten Verhaltensweisen keine Ausnahme darstellen, sondern als typisch zu betrachten sind.

Es gibt Hinweise darauf, daß Feldwegraine und -säume als Reservoir für räuberische Arthropoden dienen (WRATTEN, PEARSON 1982; MORRIS, WEBB 1987) und daß überwintende polyphage Insekten von solchen Landschaftsstrukturen profitieren (SOTHERTON, RANDS 1987). In Agrarbiozönosen decken Wolfsspinnen ca. 25% ihres Nahrungsbedarfs mit Getreideblattläusen (NYFFELER, BENZ 1982). Von daher erscheint das Interesse, das aus planerischer wie aus agrarökologischer Sicht dieser Fragestellung entgegengebracht wird, gerechtfertigt.

Eine endgültige Beurteilung der Wirksamkeit der nachgewiesenen Trenneffekte ist an Hand der durchgeführten Versuche noch nicht möglich; hierzu wird die Auswertung der z.Z. noch laufenden umfangreichen Markierungs-Wiederauffangversuche abzuwarten sein. Dennoch lassen sich insbesondere aus agrarökologischer und agrarstruktureller Sicht einzelne Rückschlüsse ziehen:

- Asphaltierte Wirtschaftswege sind wirksamere Hindernisse als Schotterwege oder 'grüne' Kies-Lehm-Wege. Ein weitgehender Verzicht auf Asphaltwege in der Agrarstrukturplanung erscheint aus tierökologischer Sicht erstrebenswert.
- Um eine ausstrahlende Wirkung der epigäischen Fauna in die Agrarflächen hinein, beispielsweise über Räuber-Beute-Beziehungen, nicht durch Feldwege zu behindern, könnten zwei Planungsalternativen von Bedeutung sein:
- Trennung von Säumen und Wirtschaftswegen
- Anlage von ausreichend breiten und strukturierten Wegrainen an *beiden* Seiten der Feldwege.

Es bleiben noch viele Fragen offen, die in unmittelbares Planungshandeln einmünden können. Derartige Versuche müssen auch seitens der Flurbereinigungsbehörden und der zuständigen Verwaltungen Unterstützung finden.

Literatur

- BORCHERT J., 1980: Landwirtschaftliches Wegenetz und Gehölzbesatz in ausgewählten Gebieten der rheinischen Agrarlandschaft. *Natur Landschaft* 55(10): 380-385.
- HEIDT E., 1986: Auswirkungen verschiedener Wegebaukonzepte auf die Arthropodenzönosen der Agrarlandschaft, dargestellt am Beispiel der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae). *Wiss. Gutachten. Bad Nauheim* (Hess. LA Ernährung, Landwirtschaft u. Landentwicklung): 78 S.
- HEYDEMANN B., 1962: Untersuchungen über die Aktivitäts- und Besiedlungsdichte bei epigäischen Spinnen. *Verh. dt. zool. Ges. (Saarbrücken 1961)*: 538-556.
- KAULE G., 1983: Trennwirkung von Flurbereinigungswegen und Bedeutung von Rainen und Banketten. *Arbeitsber. 15. Stuttgart* (Inst. f. Landschaftsplanung): 156 S.
- MADER H.-J., 1979: Die Isolationswirkung von Verkehrsstraßen auf Tierpopulationen, untersucht am Beispiel von Arthropoden und Kleinsäugetern der Waldbiozönose. *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 19: 126 S.
- MADER H.-J., PAURITSCH G., 1981: Nachweis des Barriere-Effektes von verkehrsarmen Straßen und Forstwegen auf Kleinsäuger der Waldbiozönose durch Markierungs- und Umsetzversuche. *Natur Landschaft* 56(12): 451-454.
- MORRIS M.G., WEBB N.R., 1987: The importance of field margins for the conservation of insects. *BCPC Monogr. 35 ("Field margins")*: 53-65.
- NYFFELER M., BENZ G., 1982: Spinnen als Prädatoren von landwirtschaftlich schädlichen Blattläusen. *Anz. Schädlingsk., Pflanzenschutz, Umweltschutz* 55: 120-121.
- SOTHERTON N.W., RANDS M.R.W., 1987: The environmental interest of field margins to game and other wildlife. *BCPC Monogr. 35 ("Field margins")*: 67-75.
- WRATTEN S.D., PEARSON J., 1982: Predation of sugar beet aphids in New Zealand. *Ann. of appl. Biol.* 101: 178-181.

Adresse

Dr. H.-J. Mader
Rübhausener Str. 42
D-5330 Königswinter 21

Die Ausbildung der metathoracalen Flugmuskulatur von Laufkäferpopulationen ausgewählter Straßenrandbiotope in Berlin (West)

Karl-Heinz Geipel und Bernhard Kegel

Synopsis

The development of flight muscles and gonads of carabid beetles have been investigated with histological methods. The beetles were caught at three highly isolated street margin stands in the city of Berlin (-West). No brachypterous species have been found. The percentage of dimorphic species highly increased with number of individuals, but most of them had reduced wings. Out of 455 specimens only 18 showed fully developed flight muscles; only 2 beetles had medium-sized flight muscles. The rest showed only single muscle-bundles embedded in the surrounding fat tissue. No evidence for an 'oogenesis flight syndrome' with an autolysis and re-development of flight muscles has been found. The percentage of beetles with fully developed flight muscles increased with decreasing number of individuals of the three stands. Such isolated populations of carabid beetles, which are mostly unable to fly, may be wiped out easily by sudden changes of abiotic conditions.

Amara aenea, *Carabidae*, flight muscles, migration, urban environment.

1. Einführung

Bei Untersuchungen der Flugfähigkeit von Laufkäfern (*Carabidae*) standen zumeist der bei Carabiden verbreitete Flügeldimorphismus und die Bedeutung der makropteren Tiere als Ausbreitungsmorphe dieser Arten im Mittelpunkt des Interesses (BOER 1980). Voraussetzung für die Flugfähigkeit ist aber neben der Ausstattung mit Flügeln ausreichender Größe die volle Ausbildung der Flugmuskulatur des Metathorax. Jüngere Untersuchungen haben gezeigt, daß das Flugvermögen zahlreicher makropteren und dimorpher Arten auch über den Auf- und Abbau dieser Flugmuskulatur reguliert werden kann. So fanden MEIJER (1974), BRUNSTING (1981) und NELEMANS (1983) im Freiland keine oder nur wenige Tiere konstant makropteren Arten mit voll ausgebildeter Flugmuskulatur. HUIZEN (1977) beobachtete bei *Amara plebeja* einen Auf- und Abbau der Flugmuskulatur, der mit einem Wechsel vom Winter- ins Sommerhabitat korreliert war. In der vorliegenden Untersuchung wurden die Ausbildung der Flugmuskulatur sowie der Reifezustand der Gonaden von Laufkäfern dreier Straßenrandbiotope untersucht.

2. Methode

2.1 Standort und Fangmodus

Bei den drei untersuchten Standorten handelt es sich um isolierte, intensiv gepflegte Randstreifen stark befahrener Stadtstraßen. Die Standorte 'Heerstraße Nord' (HN, Breite: 13 m) und 'Heerstraße Süd' (HS, Breite: 7 m) liegen im Westen Berlins an einer fünfspurigen Hauptverkehrsstraße am Rande eines Waldgebietes. Sie sind von den angrenzenden Gärten und Parkanlagen jeweils durch eine weitere, 5 m breite Fahrbahn und einen Bürgersteig getrennt. Die äußeren Ränder der beiden Grünstreifen sind von Hainbuchenhecken und Platanen bestanden, die den Standort HS stark beschatten. Der Standort HN ist dagegen sonnenexponiert und trocken. Beide Seitenstreifen sind mehrere Kilo-

meter lang, werden aber regelmäßig von einmündenden Querstraßen unterbrochen. Der Standort 'Dovestraße' (DO) ist ein etwa 4 m breiter und 280 m² großer Grünstreifen entlang einer Mauer im Innenstadtbereich. Die Laufkäfer wurden lebend in Bodenfallen gefangen, deren Boden mit feuchten Papiertüchern bedeckt war. Ein 2 cm über der Falle befestigtes Dach sollte das Entkommen fliegender Tiere verhindern. Gefangen wurde vom 15.4.1986 bis 22.8.1986 (HS nur bis 31.7.) mit jeweils 10, am Standort HN mit 20 Fallen. Die Leerungen erfolgen in der Regel im Abstand von 4 Tagen.

2.2 Histologie

Die Untersuchung der gefangenen Laufkäfer erfolgte mit histologischen Methoden, da an denselben Tieren Flugmuskulatur (abgekürzt FM) und Gonaden untersucht werden sollten. Im Labor wurden die Laufkäfer getötet, bestimmt und die geflügelten Tiere fixiert (*Amara aenea*, nach BOUIN, DUPOSC., BRASIL) oder konserviert (alle übrigen *Carabidae*, 70% Äthanol) und später in Paraplast eingebettet. Die angefertigten Sagittalschnitte (7-12 µm) wurden mit einer Azanfärbung nach Heidenhain angefärbt. Bei der Präparation und beim Schneiden kam es zu Beschädigungen der Präparate, so daß nicht alle geflügelten Tiere ausgewertet werden konnten. Die Ausbildung der FM wurde in drei Kategorien eingeteilt: schwach (Abb. 1a), mittel und voll (Abb. 1b) entwickelt. Als Vergleichsmaterial für eine voll ausgebildete FM konnten Tiere, die in Fensterfallen gefangen oder in einem Flugtest zum Fliegen gebracht wurden, herangezogen werden. Auf Grund der histologischen Untersuchungen der Gonaden konnten Kriterien festgelegt werden, die eine Einteilung der Tiere in die folgenden vier Altersgruppen (A-D) erlaubten:

- A - vor der ersten Fortpflanzungsperiode
Weibchen: kleines Ovarium, ohne reife Eier, ohne Corpora lutea, viel Fettgewebe
Männchen: Hoden mit Spermatozoen, Nebenhoden ohne Spermien, Anhangsdrüsen klein, ohne Kittsubstanz, viel Fettgewebe
- B - in der Fortpflanzungsperiode
Weibchen: großes Ovarium, reife Eier, ohne oder schwache Corpora lutea, wenig Fettgewebe
Männchen: Hoden mit Spermatozoen, Nebenhoden mit Spermien, Anhangsdrüsen mit Kittsubstanz, wenig Fettgewebe
- C - nach der Fortpflanzungsperiode
Weibchen: mittelgroßes Ovarium, ohne reife Eier, kräftige Corpora lutea, viel Fettgewebe
Männchen: Spermatozoen im Abbau, Nebenhoden ohne Spermien, Anhangsdrüsen zusammengefallen, starkes Bindegewebe, viel Fettgewebe
- D - vor der zweiten oder späteren Fortpflanzungsperiode
Weibchen: kleines Ovarium, Ei- und Nährzellen im Aufbau, kräftige Corpora lutea, viel Fettgewebe
Männchen: Hoden mit Spermatozoen, Nebenhoden ohne Spermien, Anhangsdrüsen klein mit Kittsubstanz und starkem Bindegewebe, viel Fettgewebe.

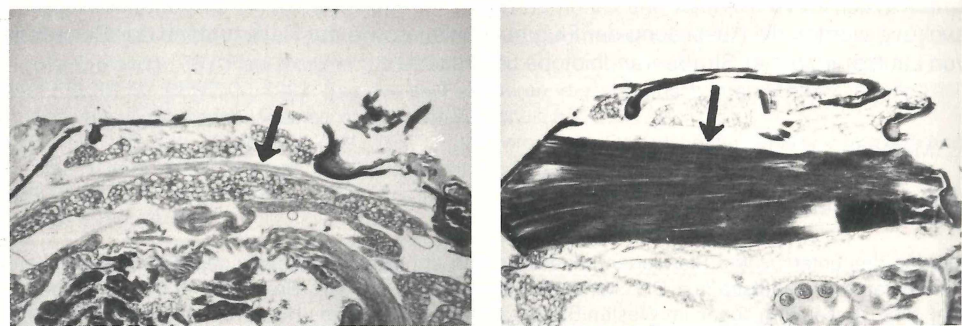


Abb. 1: Medianer Längsschnitt durch den Metathorax von *Amara aenea* mit dem musculus metaphragmo-mesophragmalis (Pfeil).
 AZAN, Vergr. 67 x. (a) schwach ausgebildeter, (b) voll ausgebildeter Muskel.

3. Ergebnisse

Insgesamt wurden an den drei untersuchten Standorten 691 Laufkäfer aus 30 Arten gefangen. Dabei lagen die Arten- und Individuenzahlen an den beiden sonnenexponierten Standorten HN und DO deutlich über den Fangzahlen am beschatteten Standort HS (Tab. 1). Auf Grund der unterschiedlichen Fallenzahlen und Fangzeiträume sind die Fangzahlen der Standorte jedoch nicht direkt vergleichbar.

574 dieser Tiere hatten voll ausgebildete Flügel. Dabei handelte es sich um konstant makroptere Arten oder um die geflügelten Exemplare dimorpher Arten. Brachyptere Arten wurden an keinem der Standorte nachgewiesen (Tab. 1). Während dimorphe Arten am Standort HN 44% aller Arten stellten, fehlten sie am individuenarmen Standort HS völlig und waren auch am Standort DO kaum vertreten. Der überwiegende Teil der gefangenen Individuen dimorpher Arten war kurzflügelig und somit in keinem Fall flugfähig. Bei 10 der 30 gefundenen Arten traten einzelne Tiere mit voll entwickelter FM auf. Ihr relativer Anteil stieg mit fallender Individuenzahl der Standorte an und erreichte am Standort HS 25% aller untersuchten Tiere. Die absoluten Fangzahlen waren aber an allen Standorten sehr gering.

Nur 18 Tiere (Tab. 2) hatten voll ausgebildete FM, davon waren 13 Tiere Männchen. Während von der Art *Agonum mülleri* (n = 4) nur Tiere mit voll ausgebildeter FM gefunden wurden, traten bei weiteren 7 Arten sowohl Tiere mit voll ausgebildeter, als auch Tiere mit schwach ausgebildeter FM auf. Am individuenärmsten Standort HS waren drei der fünf

Tab. 1: Übersicht über die Individuen- und Artenzahlen der Carabiden auf drei Straßenrändern mit der Verteilung der Tiere auf die flugdynamischen Gruppen (in Klammern: proz. Anteil).

	HN	DOHS	
Fallenzahl	20	10	10
Fangtage	130	130	108
Habitat	sonnenexpon.	sonnenexpon.	beschattet
Arten	23	14	5
Individuen	531	134	26
<u>konst. Makroptere:</u>			
Arten	13 (56.5)	11 (78.6)	5 (100)
Individuen	398 (75.0)	129 (96.3)	26 (100)
<u>Dimorphe:</u>			
Arten	10 (43.5)	3 (21.4)	-
Individuen	133 (25.0)	5 (3.7)	-
davon Makroptere	18	3	-
<u>Makroptere insgesamt:</u>			
davon untersucht	416 (78.3)	132 (98.5)	26 (100)
mit Flugmuskulatur	316	119	20
	8 (2.5)	5 (3.7)	5 (25.0)

Standorte: HN = Heerstraße Nord, HS = Heerstraße Süd, DO = Dovestraße.

gefundenen Arten mit potentiell flugfähigen, stets männlichen Individuen vertreten. Die hygrophilen Arten *Loricera pilicornis* und *Pterostichus nigrita* wurden nur hier nachgewiesen und waren bis auf ein Tier potentiell flugfähig. Von *Amara spreta*, die an allen Standorten nachgewiesen wurde, ist nur hier ein Tier mit voll ausgebildeter FM gefunden worden.

Bei den Tieren mit schwach entwickelter FM wurden stets einzelne Muskelfasern gefunden, die in das umliegende Fettgewebe eingebettet waren (s. Abb. 1a). Eine mittelstark ausgebildete FM, die auf einen Auf- bzw. Abbau der Muskulatur hinweisen könnte, wurde nur bei zwei Tieren beobachtet (Tab. 2). Tab. 2 zeigt weiterhin, daß sich 384 der 454 untersuchten Tiere in der Fortpflanzungsperiode (B) befanden. Nur ein Weibchen der Art *Amara aenea* befand sich vor der zweiten Gonadenreife (D). Der Anteil der Tiere mit voll ausgebildeter FM ist bei den untersuchten Tieren vor der ersten Fortpflanzungsperiode (A) mit 13.0% am höchsten ($n = 3$), während nur 3.9% ($n = 15$) der Tiere mit reifen Gonaden (B) potentiell flugfähig waren. Von den 46 untersuchten Tieren nach der Fortpflanzungsperiode (C) konnte bei keinem Tier eine volle Entwicklung der FM festgestellt werden.

Von der mit Abstand am häufigsten gefangenen Art *Amara aenea* (300 untersuchte Tiere) hatten nur zwei Tiere, die sich beide in der Fortpflanzungszeit (B) befanden, eine voll ausgebildete FM. Ein Tier mit mittelstarker FM wies noch unreife Gonaden auf (A).

4. Diskussion

Nach MADER (1979) sind Straßen sehr wirkungsvolle Barrieren für die Ausbreitung von Laufkäfern. Für Stadtstraßen, wie im vorliegenden Fall, muß dies umso mehr gelten. Die Artenzusammensetzung am arten- und individuenreichsten Standort HN weist eine hohe Zahl xerophiler Freiflächen-Arten auf, die in den umliegenden Gebüsch- und Gehölzbeständen nur selten zu finden sind. Eine Zuwanderung muß daher fast ausschließlich durch fliegende Käfer erfolgt sein.

Die vorliegende Untersuchung zeigt jedoch, daß auf diesen isolierten Flächen kaum (potentiell) flugfähige Tiere zu finden sind. Der Anteil dieser Tiere, die sich noch vor der ersten Fortpflanzungsperiode befinden, ist relativ hoch. Dies bestätigen LINDROTH (1949) und MEIJER (1974). Beide meinen, daß vor allem die jungen Adulten eine hohe Flugaktivität zeigen. Für die Art *Amara aenea* war von HUIZEN (1977) ein zyklischer Auf- und Abbau der Flugmuskulatur im Sinne eines "oogenesis flight syndrome" vermutet worden. Hinweise für einen Auf- bzw. Abbau der Flugmuskeln wurden jedoch nicht gefunden.

Nach SCHAICK-ZILLESSEN et al. (1984) kann bei *Pterostichus oblongopunctatus* unter Laborbedingungen durch Nahrungsmangel während der Larvenzeit die Bildung von Flugmuskeln hervorgerufen werden. NELEMANS (1983) berichtet, daß Tiere der Art *Nebria brevicollis* in Laborzuchten stets Flugmuskeln ausbilden, im Freiland dagegen sehr selten. Über die Faktoren, die im Freiland die Entwicklung der Flugmuskulatur auslösen können, ist bisher nichts bekannt.

Die Ergebnisse zeigen, daß isolierte Straßenrandbiotope von Laufkäferpopulationen bewohnt sein können, die weitgehend ortsgebunden sind. Die Zahl potentiell flugfähiger Tiere, die hier gefunden wurde, ist so gering, daß offensichtlich keine nennenswerte Zuwanderung durch fliegende Käfer erfolgt ist. Auch brachyptere Arten konnten diese Flächen bisher nicht besiedeln. Es ist daher zu erwarten, daß solche isolierten Populationen schnell zusammenbrechen, wenn sich die abiotischen Bedingungen, etwa durch zu häufige und zu kurze Mahd, intensive Wässerung oder ungünstige Klimaeinflüsse, plötzlich

Tab. 2: Fangzahlen an Carabiden in drei Straßenrandbiotopen mit Angaben über die Altersklasse (A-D), den Zustand der Flugmuskulatur und den flugdynamischen Typ.

ART	n		ALTERSKLASSE				FLUGMUSKELN (Männchen/Weibchen)			Flugdynam. Typ
			A	B	C	D	voll	mittel	schwach	
STANDORT HN : Summe	531	316	15	263	38	-	9/1	1/1	130/174	
<i>Agonum mülleri</i>	2	2	-	2	-	-	2/-	-	-	macr.
<i>Amara aenea</i>	248	176	4	144	28	-	1/-	1/-	66/108	macr.
<i>Amara bifrons</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	1/-	macr.
<i>Amara fulva</i>	5	3	2	1	-	-	-	-	2/1	macr.
<i>Amara lucida</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	macr.
<i>Amara spreta</i>	3	3	-	3	-	-	-	-	2/1	macr.
<i>Harpalus aeneus</i>	12	12	-	11	1	-	1/-	-	9/2	macr.
<i>Harpalus anxius</i>	56	43	4	34	5	-	-	-	15/28	macr.
<i>Harpalus rubripes</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	1/-	macr.
<i>Harpalus rufitarsis</i>	1	1	-	1	-	-	1/-	-	-	macr.
<i>Harpalus serripes</i>	61	50	5	42	3	-	1/1	-/1	26/21	macr.
<i>Harpalus smaragdinus</i>	3	2	-	2	-	-	2/-	-	-	macr.
<i>Harpalus tardus</i>	4	4	-	4	-	-	-	-	1/3	macr.
<i>Bembidion properans</i>	5	3	-	2	1	-	1/-	-	-/2	dimorph
<i>Calathus erratus</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	dimorph
<i>Calathus fuscipes</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	dimorph
<i>Calathus melanocephalus</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	-	dimorph
<i>Calathus mollis</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	-/1	dimorph
<i>Harpalus autumnalis</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	dimorph
<i>Harpalus vernalis</i>	23	14	-	14	-	-	-	-	7/7	dimorph
<i>Masoreus wetterhali</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	dimorph
<i>Syntomus foveatus</i>	86	-	-	-	-	-	-	-	-	dimorph
<i>Syntomus truncatellus</i>	5	-	-	-	-	-	-	-	-	dimorph
STANDORT HS : Summe	26	20	-	19	-	-	5/-	-	6/8 (1?)	
<i>Amara aenea</i>	13	12	-	12	-	-	-	-	4/8	macr.
<i>Amara familiaris</i>	2	1	-	1	-	-	-	-	1/-	macr.
<i>Amara spreta</i>	2	2	-	2	-	-	1/-	-	1/-	macr.
<i>Loricera pilicornis</i>	8	4	-	3	-	-	3/-	-	1?	macr.
<i>Pterostichus nigrita</i>	1	1	-	1	-	-	1/-	-	-	macr.
STANDORT DO : Summe	134	119	8	102	8	1	1/4	-	62/52	
<i>Agonum mülleri</i>	1	1	1	-	-	-	-/1	-	-	macr.
<i>Amara aenea</i>	13	12	-	11	-	1	-/1	-	3/8	macr.
<i>Amara bifrons</i>	2	2	-	2	-	-	-	-	1/1	macr.
<i>Amara familiaris</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	-/1	macr.
<i>Amara fulva</i>	4	3	3	-	-	-	-/1	-	1/1	macr.
<i>Amara spreta</i>	9	7	-	6	1	-	-	-	3/4	macr.
<i>Badister bipustulatus</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	1/-	macr.
<i>Harpalus aeneus</i>	70	62	2	57	3	-	1/1	-	37/23	macr.
<i>Harpalus rufipes</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	1/-	macr.
<i>Harpalus serripes</i>	5	5	-	2	3	-	-	-	2/3	macr.
<i>Harpalus tardus</i>	22	21	2	19	-	-	-	-	12/9	macr.
<i>Amara anthobia</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	-/1	?
<i>Bradycellus collaris</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	1/-	dimorph
<i>Calathus melanocephalus</i>	3	1	-	1	-	-	-	-	-/1	dimorph

verändern. Ein solcher Fall könnte am Standort HS eingetreten sein, denn in früheren Untersuchungen wurden an diesem Standort erheblich höhere Fangzahlen erzielt. Im vorangegangenen schneereichen Winter waren hier die von der Fahrbahn geräumten Schneemassen abgelagert worden.

Literatur

- BOER P.J. den, 1980: Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera: Carabidae). Ent. Gen. 6: 107-134.
- BRUNSTING A.M.H., 1981: Distribution patterns, life cycle and phenology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* Grav. (Col., Staphylinidae). Neth. J. Zool. 31: 418-452.
- HUIZEN T.H.P. van, 1977: The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 29: 27-41.
- LINDROTH C.H., 1949: Die Fennoskandischen Carabidae III. Göteborgs Kgl. Vetensk. Handl. B4: 1-911.
- MADER H.-J., 1979: Die Isolationswirkung von Verkehrsstraßen auf Tierpopulationen untersucht am Beispiel von Arthropoden und Kleinsäugetern der Waldbiozönose. Schriftenr. Landschaftspfl. Natursch. (Bonn-Bad Godesberg) 19: 1-126.
- MEIJER J., 1974: A comparative study of the immigration of carabids (Coleoptera, Carabidae) into a new polder. Oecologia 16: 185-208.
- NELEMANS M.N.E., 1983: Flight-muscle development of the carabid beetle *Nebria brevicollis*. Rep. 4th Symp. Carab. 1981: 45-51.
- SCHAIK-ZILLESSEN P.G. van, BRUNSTING A.M.H., 1984: The influence of food quantity and photoperiod during the pre-adult stages on flight muscle development in adult *Philonthus decorus* (Col., Staphylinidae) and *Pterostichus oblongopunctatus* (Col., Carabidae). Ent. Gen. 9: 143-147.

Adresse

Dipl.-Biol. K.-H. Geipel
Dipl.-Biol. B. Kegel
Institut f. Biologie TU
Franklinstr. 28/29
D-1000 Berlin 10

Die räumliche und zeitliche Verteilung von Larven und Adulten der Laufkäferart *Nebria brevicollis* F. in einem Niedermoor

Bernhard Kegel

Synopsis

The Carabid beetles of a *Caricion gracilis*-biotope in Berlin (West) with surrounding *Alnus glutinosa* stands were studied. The distribution and abundance of *Nebria brevicollis* males, females and larvae have been compared. The niche width of the larvae, calculated on the basis of spatial distribution and catches through the year, was considerably higher than the niche width of the adults. Adult females tended to have greater niche width than adult males, but males were more abundant than females, especially in stands with the highest catches. While the activity period of the L1-larvae overlapped with the activity of the adults, the later larval stages did not coexist with the adults. The different developmental stages of *Nebria brevicollis* are active throughout the whole year, which allows an optimal utilization of resources. This, together with the broad ecological tolerance of *Nebria brevicollis*, may result in the great success of this carabid species in an urban environment.

Carabidae, larvae, life cycle, *Nebria brevicollis*, niche width, *Patrobus atrorufus*, spatial distribution.

1. Einführung

Trotz zahlreicher Freilanduntersuchungen an Laufkäfern (*Carabidae*) in den letzten Jahren ist das Wissen über die Biologie der Larvenstadien dieser Käfer immer noch gering. Da die meisten Laufkäferlarven hypogäisch leben, werden sie mit Bodenfallen nur selten gefangen, so daß man aufwendige Extraktionsmethoden anwenden muß, um sie zu isolieren. Eine Ausnahme machen hierbei die Arten mit winteraktiven Larven und einer Sommer-Diapause der Adulten (PENNEY 1969, THIELE 1969). Die Larven dieser Arten, etwa der Gattungen *Nebria*, *Patrobus* und *Leistus*, sind auf der Bodenoberfläche auch bei tiefen Temperaturen sehr aktiv und werden in Bodenfallen in großer Zahl gefangen.

Die Bedeutung der Larven bei der Regulation natürlicher Populationsdichten ist in letzter Zeit insbesondere von holländischen Carabidologen untersucht worden (BRUNSTING, HEESSEN 1984; BRUNSTING et al. 1986). Dabei scheint der bei Nahrungsmangel zunehmende Kannibalismus der Larven einer der wichtigsten Regulationsfaktoren zu sein. MANGA (1972) ermittelte, daß der Gesamtenergieumsatz bei *Nebria brevicollis* zu 65% auf die Larven zurückgeht. In der vorliegenden Untersuchung wurde die Verteilung von Adulten und Larvenstadien von *Nebria brevicollis* in einem kleinräumig strukturierten Moorbiotop in Berlin (-West) untersucht.

2. Standort und Methode

Das Niedermoorgebiet 'Alter Hof' umfaßt eine Größe von ca. 2 ha. Es liegt in einem postglazialen Trockental einer hügeligen Stauchmoränenlandschaft im Süden Berlins (Forst Düppel, Jagen 95). Nach Osten und Süden steigt das Gelände in der Umgebung des 'Alten Hofes' deutlich an. Diese Hänge sind mit Kiefern-Eichenwald und einzelnen Buchen und Eichen bestanden. Am Westrand steht angrenzend an eine Douglasienschonung ein 6-8 m breiter Saum aus alten Schwarzerlen

(Standort AE), der im Süden in ein feuchtes Wäldchen aus jüngeren Erlen (Standort JE) übergeht. Das Zentrum des Feuchtgebietes bildet eine langgezogene Freifläche, deren nördlicher Teil von einem leicht gestörten Großseggenried (*Caricion gracilis*) eingenommen wird. Darin stellen neben *Ca-
rex gracilis* (Standort CAR) abwechselnd *Lycopus europaeus* (Standort LYC), *Mentha aquatica* oder *Lysimachia thyrsiflora* die häufigsten Pflanzen dar. Im Süden besteht die Vegetation der Freifläche aus Wiesengesellschaften (*Arrhenatherion*) feuchterer (*Holcus*-Typ) (Standort EGW) und trockener (*Arrhenatherum-Festuca*-Typ) Ausprägung.

Die Erfassung erfolgte mit Hilfe von Formalinfallen (6.8 cm Durchmesser). Die Untersuchung wurde am 2.5.1980 begonnen und endete am 31.5.1981. An den fünf Standorten wurden jeweils 5 Fallen im Abstand von 8 m ausgebracht und während der Vegetationsperiode wöchentlich, im Winter vierzehntäglich geleert. Insbesondere die drei nassen Standorte CAR, LYC und JE waren durch starke Regenfälle im Winter und Frühjahr zeitweilig überschwemmt. Die Fangzahlen wurden nicht in bezug auf die Becherzahl und Fangtage normiert, da die Aktivitätsdichte der Laufkäfer während der Überschwemmungsperioden gleich Null ist. Die Nischenbreiten wurden nach der Formel $NB_i = 1/\sum p^2_{ij}$ berechnet (COLWELL, FUTUYMA 1971). Als Ressourcenklassen (RK) wurde die jahreszeitliche Verteilung der Tiere an den einzelnen Standorten verwendet. Die RK ergeben sich somit aus der Zahl der Fallenleerungen im Falle der Einzelstandorte und aus der Summe aller Fallenleerungen an allen Standorten für den 'Alten Hof' insgesamt.

3. Ergebnisse

An den fünf Untersuchungsstandorten wurden 3251 Laufkäfer (60 Arten) sowie 2525 Carabiden-Larven gefangen. 21.7% (n = 706) dieser Käfer, aber 83.9% (n = 2118) der Larven gehörten zur Art *Nebria brevicollis*. Mit 14.7% (n = 478) aller Käfer und 8.6% (n = 218) der Larven wurde für *Patrobis atrofufus* in beiden Fällen das zweithöchste Fangergebnis erzielt. Weitere dominante Arten waren *Agonum fuliginosum* (n = 205), *Pterostichus nigr-
ita* (n = 197), *Loricera pilicornis* (n = 190) und *Carabus granulatus* (n = 146), von denen aber nur wenige Larven gefunden wurden. Tab. 1 zeigt, daß die adulten *N. brevicollis* im jungen Erlenwäldchen (JE) mit 44.7% die mit Abstand höchste Dominanz aufwiesen; die Art war aber auch in der angrenzenden Wiese (EGW) und dem Erlensaum (AE) dominant

Tab. 1: Fangzahlen von *Nebria brevicollis*-Adulten und -Larven an den fünf Standorten und am 'Alten Hof' insgesamt (= Summe).

EGW = Eingangswiese (*Arrhenatherion*), JE = Junger Erlenbruch, AE = Alter Erlenbruch, CAR = *Caricion gracilis*, LYC = *Caricion gracilis* mit *Lycopus europaeus*.

	EGW	JE	AE	CAR	LYC	Summe	
<i>Carabidae</i> - Adulte	621	1304	661	319	346	3251	
<i>Carabidae</i> - Larven	317	1158	499	72	479	2525	
<i>Nebria brevicollis</i>							
- Adulte	67	576	54	-	9	706	
- P _i (%)	10.8	44.7	8.2	-	2.6	21.6	
- Männchen	38	356	23	-	5	422	
- %-Männchen	56.7	61.8	42.6	-	55.6	59.8	
- Weibchen	29	220	31	-	4	284	
- %-Weibchen	43.3	38.2	57.4	-	44.4	40.2	
- Larven insges.	274	1030	440	24	350	2118	
- P _i (%)	86.4	88.9	88.2	33.3	73.1	83.9	
- L ₁	45	235	3	-	15	298	
- L ₂ + L ₃	229	795	437	24	335	1820	
Ressourcenklassen	42	31	39	14	26	152	

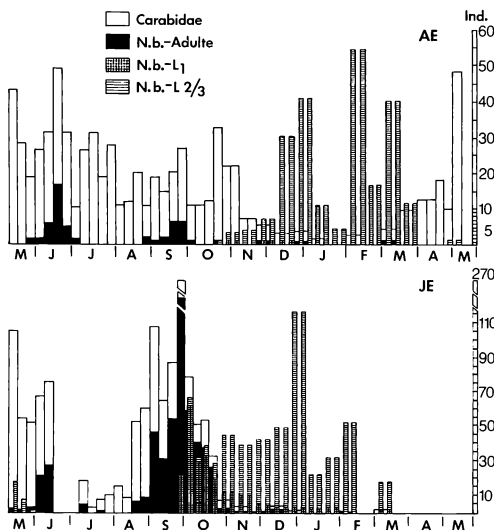


Abb. 1: Jahreszeitliche Verteilung von *Nebria brevicollis*-Larven und -Adulten an den beiden Erlenstandorten AE (oben) und JE (unten) im Vergleich zu allen gefangenen *Carabidae*.

(> 5%). An den beiden Standorten der offenen Moorfläche wurden keine (CAR) bzw. nur wenige (LYC) Tiere nachgewiesen. Während am Standort AE mit 42.6% weniger Männchen als Weibchen gefangen wurden, überwogen an den anderen Standorten die männlichen Tiere. Im Erlenwäldchen (JE), wo allein über 80% aller *N. brevicollis* gefangen wurden, war der Männchenanteil mit 61.8% deutlich am höchsten. Im Gegensatz zu den adulten *N. brevicollis* wurden die Larven auch auf der offenen Moorfläche in größeren Zahlen nachgewiesen. Mit 48.6% aller *N. brevicollis*-Larven wurden ebenfalls im Erlenwäldchen die höchsten Fangzahlen erzielt. Aber auch auf der trockeneren Wiese (EGW), im Erlensaum (AE) und auf der östlichen Moorfläche (LYC) wurden hohe Aktivitätsdichten der Larven registriert. Sogar im zentralen Moorbereich (CAR) traten einige Larven auf; dieses Gebiet stand allerdings vom Januar 1981 bis zum Untersuchungsende unter Wasser. 78.9% (n = 235) der Tiere des ersten Larvenstadiums wurden im Erlenwäldchen (JE) gefangen (Tab. 1); 15.1% (n = 45) der L₁ wurden in der benachbarten Wiese (EGW) nachgewiesen. Sie fehlten wie die Adulten im zentralen Moorbereich (CAR) völlig; am Standort AE wurden nur 3 L₁ gefunden.

Abb. 1 stellt die Phänogramme der Adulten und Larven von *N. brevicollis* an den Standorten JE und AE dar. Die Adulten zeigten die für Arten mit Sommer-Diapause typischen Maxima im Juni und September/Oktober. Die Aktivität der Tiere erlosch während der Ästivation im Juli/August für etwa 6 Wochen. Nach der Diapause wurden Mitte August zuerst die Weibchen aktiv. Die ersten L₁-Larven traten Ende September im Erlenwäldchen (JE) auf. Anfang Oktober wurden auch in den Fallen der Standorte EGW und LYC L₁-Larven gefunden. Der Schlupf der ersten Larven erfolgte hauptsächlich im Oktober. Im Erlenwäldchen (JE) wurden aber bis Ende Januar einzelne L₁ gefangen. Die höchste Aktivitätsdichte der älteren Larven, die nun in großer Zahl auch den Erlensaum (AE) und weite Teile der Freifläche besiedelten, wurde in den Wintermonaten von Dezember bis Januar registriert. Die Aktivität der Larven erlosch Ende März 1981; noch im Mai 1981 wurden aber an den Standorten AE und EGW einzelne Larven nachgewiesen. Die östliche Moorfläche und das Erlenwäldchen waren in diesem Jahr ab Mitte März überschwemmt.

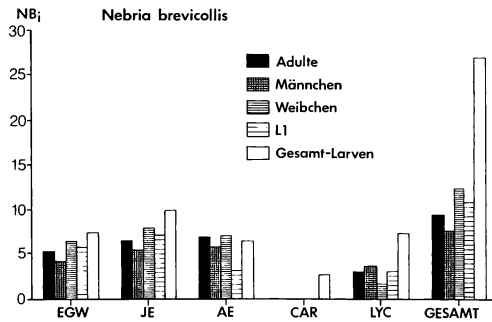


Abb. 2: Nischenbreiten (NB_i) von Adulten insgesamt, Männchen, Weibchen, L1-Larven und Larven insgesamt von *Nebria brevicollis* an den fünf Standorten und am gesamten 'Alten Hof'.

In Abb. 2 sind die Nischenbreiten NB_i von Larven und Adulten für die fünf Standorte und den 'Alten Hof' insgesamt dargestellt. Mit Ausnahme des Erlensaumes (AE) liegen die Nischenbreiten der Larven an allen Standorten deutlich über denen der adulten Tiere. Berücksichtigt man bei der Berechnung der Nischenbreiten für den 'Alten Hof' insgesamt auch die räumliche Verteilung auf die Standorte, übertrifft der Wert für die Larven die Nischenbreite der Adulten um mehr als das Doppelte. Am 'Alten Hof' insgesamt sowie an den individuenreicheren Standorten liegt die Nischenbreite der Weibchen deutlich über der der Männchen, obwohl ihre Individuenzahl geringer ist. Die Werte für die L1-Larven sind wesentlich niedriger als für die Larven insgesamt und liegen mit Ausnahme des Standortes AE zwischen den Nischenbreiten der Männchen und Weibchen.

4. Diskussion

Die bei vielen Insektengruppen zu beobachtende unterschiedliche Ernährungsweise von Larvenstadien und adulten Tieren ist bei Carabiden eher die Ausnahme. Zur Vermeidung intraspezifischer Konkurrenz müssen daher andere Trennfaktoren wirksam sein. Bei koexistierenden Adulten und Larven leben die Larven zumeist im Lückensystem des Bodens und entgehen somit auch der Nachstellung durch die räuberischen Adulten. Nach MÜLLER (1984) ist ein direkter Vergleich der mit Bodenfallen ermittelten Fangzahlen unterschiedlicher Arten und Entwicklungsstadien nicht möglich; das Verhältnis von gefangenen Larven und Adulten kann aber als Maß für deren räumliche Trennung auf unterschiedliche Strata aufgefaßt werden (MÜLLER 1986). Im Falle von *Nebria brevicollis* und *Patrobus atrorufus* sind Adulte und Larven epigäisch aktive Räuber (THIELE 1969, MÜLLER 1986). Die Ergebnisse zeigen, daß die Entwicklungsstadien jahreszeitlich streng getrennt waren. Bei *Nebria brevicollis* überlappten sich nur die Aktivitätszeiten der L1 und der Adulten, die offensichtlich auf Grund der Größenunterschiede keine Nahrungskonkurrenten darstellen. Mit dem Aktivitätsbeginn der späteren Larvenstadien, die mit Ausnahme der zentralen Mo-orfläche das gesamte Untersuchungsgebiet besiedelten, erlosch die Aktivität der Adulten. Die drei Larvenstadien waren 7 Monate lang von Oktober bis April auf der Erdoberfläche aktiv. In dieser Zeit waren die Larven die mit Abstand häufigsten Prädatoren auf der Erdoberfläche.

Im Gegensatz zu den Befunden von MÜLLER (1970), der bei Carabiden eine relative Zunahme der Weibchen zum ökologischen Optimum hin registrierte, wurde im vorliegenden Fall für *Nebria brevicollis* die gegenteilige Tendenz gefunden. Auch bei *Patrobus atrorufus*

wurde am Standort mit der höchsten Aktivitätsdichte der geringste Weibchenanteil gefunden. Die errechneten Nischenbreiten der Weibchen lagen bei beiden Arten deutlich über denen der Männchen.

Die Laufkäferart *Nebria brevicollis* gehört zu den erfolgreichsten Carabidenarten in einer vom Menschen geprägten Umwelt. Langjährige Untersuchungen im gesamten Stadtgebiet in Berlin (-West) haben gezeigt, daß diese Art feuchte, humusreiche Standorte jeder Art besiedelt (BARNDT 1982). Die extreme Anpassung der Larven an eine winteraktive Lebensweise sowie eine breite ökologische Toleranz der Art könnten hierfür der Grund sein. Eis auf die relativ kurze Sommer-Diapause der Adulten sind die unterschiedlichen Entwicklungsstadien dieser Art im gesamten Jahresverlauf aktiv und gewährleisten so eine optimale Ressourcenausnutzung.

Literatur

- BARNDT D., 1982: Die Laufkäferfauna von Berlin (West); mit Kennzeichnung und Auswertung der verschollenen und gefährdeten Arten (Rote Liste, 2. Fassung). Landschaftsentw. Umweltforsch. 11: 233-265.
- BRUNSTING A.M.H., HEESSEN H.J.L., 1984: Density regulation in the carabid beetle *Pterostichus oblongopunctatus* F. J. anim. Ecol. 53: 751-760.
- BRUNSTING A.M.H., SIEPEL H., SCHAICK-ZILLESSEN P.G. van, 1986: The role of larvae in the population ecology of Carabidae. In: (Ed. BOER P.J. den, LUFF M.L., MOSSAKOWSKI D., WEBER F.): Carabid beetles: Their adaptations and dynamics. Stuttgart/New York (Fischer): 399-411.
- COLWELL R.K., FUTUYMA D.J., 1971: On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.
- MANGA N., 1972: Population metabolism of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 10: 223-242.
- MÜLLER G., 1970: Der Sexualindex bei Carabiden als ökologisches Kriterium. Ent. Ber. 1970: 12-18.
- MÜLLER J.K., 1984: Die Bedeutung der Fallenfangmethode für die Lösung ökologischer Fragestellungen. Zool. Jb. Syst. 111: 281-305.
- MÜLLER J.K., 1986: Anpassungen zur intraspezifischen Konkurrenzverminderung bei Carabiden (Coleoptera). Zool. Jb. Syst. 113: 343-352.
- PENNEY M.M., 1969: Diapause and reproduction in *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera: Carabidae). J. anim. Ecol. 38: 219-233.
- THIELE H.-U., 1969: The control of larval hibernation and of adult aestivation in the carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem. Oecologia 3: 347-361.

Adresse

Dipl.-Biol. B. Kegel
Institut für Biologie TU
Franklinstr. 28/29
D-1000 Berlin 10

**Die Vorhersage der Phytophagendichte durch Wirtspflanzenmerkmale:
Die Gallmücke *Giraudiella inclusa* im Ökosystem Schilf**

Teja Tscharnтке

Synopsis

The four generations of *Giraudiella inclusa* (Diptera, Cecidomyiidae) developing grain-like gall clusters inside the internodes of common reed *Phragmites australis* were sampled from nine habitats (1981 to 1984, Northwestern Germany). Thin, silicate-poor shoots of dry reed stressed by water and nutrient deficiency made a smaller ratio of eggs/m² and a larger gall abundance possible than thick and intact shoots of wet reed. Midge mortality was due to the gall-inducing larvae I. Thick shoots damaged by the stem-boring moth *Archanara geminipuncta* (Lepidoptera, Noctuidae) developed lateral shoots that were highly susceptible to midge attack, thereby causing an increase of gall abundance. This herbivore facilitation by an herbivore is a type of foodweb interaction that presumably has been underestimated in the past with regard to models of population control. The dry/wet reed differentiation and the lateral shoots/m² were the independent variables of a simple regression model explaining 92% of the variation of midge gall abundance (per habitat and year). Knowledge of these two easily measurable shoot characters, which reflect the pattern of host plant resistance, was sufficient for fairly precise predictions: forecasts of the tested model deviated by $21 \pm 15\%$ ($n = 12$) from the observed abundance. Plant resistance could be regarded as a key factor of midge population dynamics.

Gall midges, facilitation, *Phragmites australis*, plant resistance, population density, prediction.

Der Beitrag wurde anderswo veröffentlicht:

TSCHARNTKE T., 1989: Attack by a stem-boring moth increases susceptibility of *Phragmites australis* to gall-making by a midge: mechanisms and effects on midge population dynamics. *Oikos* 55: 93-100.

Adresse

Dr. T. Tscharnтке
Zoologisches Institut I Univ.
Postfach 6380
D-7500 Karlsruhe 1

Aasbesuchende Insekten (*Coleoptera*, *Diptera*) in verschiedenen Ökosystemen mit besonderer Berücksichtigung urbaner Räume

Elke Kentner

Synopsis

Insect communities attracted by rat carcasses were investigated in 8 different study sites, representing both urban and relatively pristine habitats. Marked differences could be found between forest and open field sites with respect to the number of individuals. Furthermore, differences in composition at the level of orders were apparent between urban and relatively undisturbed systems. In particular, a comparatively low abundance of predators is a prominent feature of the urban carrion communities. Effects of intra- and interspecific biotic interactions on population densities of synanthropic carrion flies are discussed.

Carrion insects, *Necrophorus*, predator-prey relationships, synanthropic flies, urban ecology.

1. Einführung

Für die Dekomposition toter Organismen sind neben der Mikroflora auch verschiedene Invertebratengruppen von Bedeutung. Nach PAYNE (1965) wird der Abbau von Kadavern um ca. 60 % verlangsamt, wenn die Besiedlung durch Arthropoden verhindert wird. Aasbesuchende Arthropoden - vor allem die Insekten - stehen in enger Wechselbeziehung zur Mikroflora (PUTMAN 1978a: Sekretion von Enzymen, Belüftung durch Fraßgänge). Zur Aasfauna gehören neben den saprophagen Arten auch viele Räuber, die vor allem aasfressende Dipterenlarven erbeuten.

Untersuchungen, die die gesamte Aasbiozönose behandeln, wurden ausschließlich in natürlichen oder naturnahen Systemen erstellt. Lediglich Arbeiten über aasbesuchende synanthrope Fliegen, die dem Menschen durch ihre Vektorfunktion für Krankheitserreger gefährlich werden können, behandeln Urbansysteme. Ein Vergleich der Zusammensetzung von Aasbiozönosen an naturnahen und stark anthropogen geprägten Standorten (Siedlungsräume) lag bisher nicht vor. Die vorliegende Untersuchung soll folgende Fragen beantworten:

- Wie unterscheidet sich die Zusammensetzung der Aasbiozönose in urbanen und verschiedenen naturnahen Ökosystemen?
- Welche Einflüsse auf inter- und intraspezifische Wechselwirkungen sind zu erwarten?

2. Methode

Die Untersuchungen wurden mit der leicht veränderten Aasfalle nach MÜHLENBERG (1976) durchgeführt (siehe Abb. 1). Die Änderungen betrafen das zusätzliche Anbringen eines Sandbewurfs unterhalb der Einflugschlitze (ermöglicht auch schweren Käfern das Aufsuchen der Falle), sowie die Durchbohrung des Nachtglaskorkens und die Abdichtung der Öffnung mit feinmaschiger Gaze (verhindert weitgehend das Beschlagen des Nachtglases und damit das Festkleben zarter Insekten). Als Köder dienten weiße Laborratten (*Rattus norvegicus* Berk.) als Repräsentanten für Kleinsäugeraas. Dieser Kadavertyp dürfte gerade in urbanen Systemen neben Kleinvögeln der häufigste sein. Als Fangflüssigkeit in den Schubladen wurde 2-3%iges Formalin verwendet.

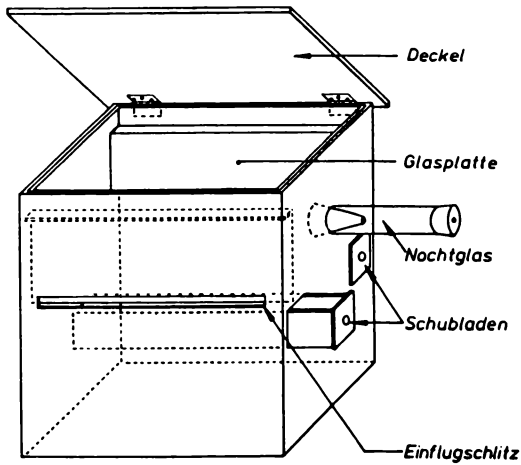


Abb. 1: Die Aasfalle nach MÜHLENBERG (1976), Gesamtansicht.

Die verwendete Aasfalle hat den großen Vorteil, daß die den Kadaver aufsuchenden Tiere vollständig erfaßt werden. Dies ist gerade für den Vergleich der Aasbiozönosen in verschiedenen Ökosystemen sinnvoll, da so auch Unterschiede festgestellt werden können, die sich nur im Auftreten der weniger häufigen Arten manifestieren. Nach MÜHLENBERG (1976) liefert die Falle "vergleichbare, quantitative Fangergebnisse". Ein weiterer wichtiger Vorteil ist die einfache Handhabung und die Leerungstechnik, die nur kurze Zeit in Anspruch nimmt.

Zu berücksichtigen ist allerdings, daß durch das Abfangen vieler Tiere vor Aufsuchen des Kadavers der natürliche Verlauf der Dekomposition nicht mehr gewährleistet ist. Vor allem ist wohl mit einer Verlangsamung der Abbauvorgänge zu rechnen. Außerdem ist zu vermuten, daß viele epigäische Arthropoden trotz des Sandbewurfs nicht gerne senkrechte Flächen emporklettern und daß somit die Fangzahlen für diese Gruppen zu niedrig liegen. Dies gilt z.B. für die Carabiden, die bei anderen Untersuchungen, in denen von frei ausliegendem Aas abgesammelt wurde, als Aasbesucher festgestellt wurden (z.B. RADERMACHER et al. 1979). Die Auswertung beschränkte sich im wesentlichen auf die Ordnungen *Coleoptera* und *Diptera*, die nach PAYNE (1965) den Großteil der Aasbesucher stellen. Innerhalb dieser beiden Ordnungen wurde nochmals unterschieden zwischen echten Aasbesuchern und Zufallsfängen (z.B. streng phytophage Arten).

3. Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen wurden im Frühsommer 1985 an acht verschiedenen Standorten gleichzeitig durchgeführt. Als Beispiel für eine Großstadt diente Frankfurt am Main. Im Botanischen Garten der Universität wurde eine Falle auf einer offenen Fläche (Wiese) und eine weitere Falle in einem kleinen Buchenwäldchen aufgestellt. Es ist zwar anzunehmen, daß die Bedingungen, die der Botanische Garten für die Fauna bietet, besser sind als die, die üblicherweise in einer Großstadt vorliegen. Die beiden ausgewählten Standorte ermöglichten aber infolge des ähnlichen Vegetationstyps einen direkten Vergleich mit entsprechenden außerstädtischen Systemen.

Die anderen sechs Fallenstandorte lagen in und um die Gemeinde Großkrotzenburg (Hessen, Main-Kinzig-Kreis); Großkrotzenburg liegt zwischen Hanau und Aschaffenburg direkt an der bayrisch-hessischen Landesgrenze und hat ca. 6800 Einwohner. Als naturnahe Standorte wurden zwei verschiedene Wälder (Kiefernwald, Buchenwald) und eine extensiv genutzte Wiese außerhalb der Gemeinde ausgewählt. Die Standorte auf der Wiese und im Buchenwald bildeten die Gegenstücke zum Botanischen Garten. Mit drei weiteren Fallen wurde ein Querschnitt durch die Gemeinde Großkrotzenburg gelegt (Ortsränder, Ortsmitte). Bei diesen Standorten handelte es sich um Hausgärten (exakte Koordinaten der Standorte siehe Tab. 1).

Tab. 1: Die Untersuchungsgebiete.

Fallenstandort

Nr.	1	Botanischer Garten Frankfurt, <u>Wiese</u> Hessen TK 25, Blatt 5817 (Frankfurt/West) 347564/555468.
	2	Botanischer Garten Frankfurt, <u>Buchenwäldchen</u> dto., 347557/555460.
	3	Großkrotzenburg, <u>Kiefernwald</u> Hessen TK 25, Blatt 5919 (Seligenstadt) 349996/555087.
	4	Großkrotzenburg, <u>Buchenwald</u> dto., 349877/555059.
	5	Großkrotzenburg, <u>Wiese</u> dto., 349820/555031.
	6	Großkrotzenburg, <u>nörtl. Ortsrand</u> dto., 349884/555006.
	7	Großkrotzenburg, <u>Ortsmitte</u> dto., 349867/554956.
	8	Großkrotzenburg, <u>südl. Ortsrand</u> dto., 349889/554919.

4. Ergebnisse

Erstes auffälliges Ergebnis beim Vergleich der acht untersuchten Standorte sind die stark differierenden absoluten Individuenzahlen gefangener Aasbesucher. In den beiden Waldfällen [3,4] fanden sich mehr als doppelt so viele Vertreter der Aasfauna wie in den übrigen Fällen (siehe Abb. 2). Entsprechende Ergebnisse erhielt auch REED (1959). Der deutliche quantitative Unterschied zwischen Wald und offenem Gelände zeigte sich sogar bei den beiden Fällen im Botanischen Garten. Dennoch dauerte der Aasabbau im Wald deutlich länger als im offenen Gelände (wie auch bei PUTMAN 1978b), was vermutlich auf niedrigere Temperaturen an den Waldstandorten zurückzuführen ist.

Die Zusammensetzung der Aasbiozöten unterscheidet sich bereits auf Ordnungsniveau erheblich. An den urbanen Standorten nimmt der Individuenanteil der Coleopteren mit zunehmender menschlicher Siedlungsdichte stetig ab (bis unter 5 %), während dieser Prozentsatz an den naturnahen Standorten [3,4,5] im Mittel bei 50 % liegt (Abb. 2). Da innerhalb der Lebensgemeinschaften am Aas die Räuber vor allem von Käfern repräsentiert werden, folgt hieraus ein geringerer Räuberanteil für die Gemeinschaften an den urbanen Standorten. Parallel zur Abnahme des Anteils räuberischer Käfer steigen die Zahlen parasitischer Hymenopteren (bes. Braconiden), die sich in den betreffenden Fällen entwickeln (Maxima an den Standorten 2 und 7).

Von besonderer Bedeutung für die Aasbiozönose ist die Silphidengattung *Necrophorus*. Zur Aufzucht von Larven werden kleine Kadaver vergraben und damit der Nutzung durch andere Insekten entzogen. *Necrophorus* tritt an den stark anthropogen geprägten Standorten ebenfalls nur in vergleichsweise geringen Zahlen auf. Damit erhöht sich in Urbansystemen der prozentuale Anteil der Kadaver, die der übrigen Aasbiozönose zur Verfügung stehen.

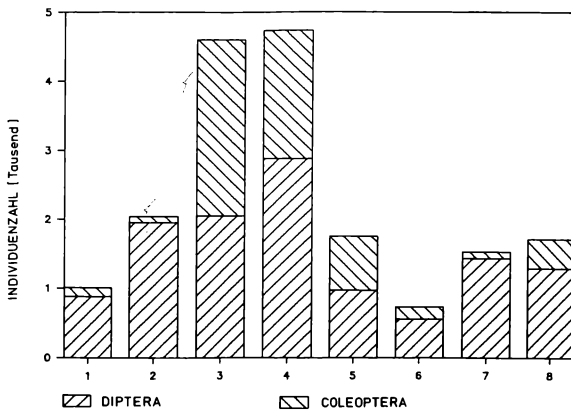


Abb. 2: Fangergebnisse *Diptera*/*Coleoptera* an den verschiedenen Standorten. (Bezeichnung der Standorte vgl. Tab. 1).

Die Ähnlichkeit der gefundenen Gemeinschaften wurde mit den Indizes nach Jaccard und Renkonen ermittelt. Hinsichtlich ihrer Spezieszusammensetzung lassen sich die Gemeinschaften im Wald denen im offenen Gelände gegenüberstellen. Die Aasfauna an den urbanen Standorten läßt sich von der des offenen Geländes ableiten. Eine Sonderstellung nahm der Standort 2 (Bot. Garten, Wald) ein: Es fanden sich zwar einige schattenliebende und damit an Wald gebundene Arten (*Fannia hamata*, *Phaonia variegata*); die insgesamt größte Ähnlichkeit ergab sich jedoch zum Standort 7 (Ortsmitte Großkrotzenburg). Für die Aasbiozönose des Standorts 1 ergab sich eine stärkere Verwandtschaft zu denjenigen der Standorte 5, 6 und 8 als zu der des Standorts 7. Der Botanische Garten ist zwar von den umgebenden Agrarsystemen weiter entfernt als die Ortsmitte von Großkrotzenburg; er bietet aber wohl infolge der recht großen unbebauten Fläche, die er zusammen mit einem angrenzenden Park darstellt, der Aasbiozönose des offenen Geländes bessere Bedingungen. Diese Vermutung wurde durch das Auftreten typischer Käferarten des offenen Geländes erhärtet, die am Standort 7 fehlten (z.B. *Thanatophilus sinuatus*).

5. Diskussion

Wie die Ergebnisse zeigen, tolerieren an Aas gebundene Käfer (und damit viele Räuber) die anthropogen geprägten Bedingungen in Urbanbiotopen deutlich schlechter als die entsprechenden Dipteren. Leicht erklärbar ist dies lediglich für die Silphidengattung *Necrophorus*: Im Siedlungsbereich dürften Kadaver, die für das komplexe Brutverhalten dieser Gattung geeignet sind (vgl. PUKOWSKI 1933), nur selten in unmittelbarer Nähe geeigneten Bodens liegen (Vergraben des Kadavers).

Es stellt sich nun die Frage, welche Auswirkungen die unterschiedliche Zusammensetzung der Aasbiozönosen auf intra- und interspezifische Wechselwirkungen hat. Als Folge fehlender Räuber herrscht an Urbanstandorten unter den Dipterenlarven erhöhte Nahrungskonkurrenz, die durch höhere Temperaturen bzw. die dadurch beschleunigte Verwesung noch verstärkt wird. Nach SALT (1932) nutzen parasitische Hymenopteren für ihre Vermehrung fast ausschließlich diejenigen Dipterenlarven, die infolge starker Konkurrenz um die verfügbare Nahrung das nötige Mindestgewicht für die Verpuppung nicht erreicht haben. Sie verringern somit nicht die Zahl adulter Fliegen.

Tab. 2: Prozentuale Anteile der häufigsten Gattungen (*Coleoptera*, *Diptera*) am Gesamtfang 'Aasbesucher' der einzelnen Standorte
Soweit sich die Gattungen bis zur Art bestimmen ließen, ist nach dem Gattungsnamen in Klammern die Zahl der aufgetretenen Arten angegeben.

	Untersuchungsgebiete							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<u>Gattung:</u>								
<i>Coleoptera:</i>								
<i>Hister</i> (3)	-	-	1.7	0.8	0.1	0.1	< 0.1	-
<i>Saprinus</i> (2)	1.0	< 0.1	-	< 0.1	3.2	1.9	-	0.3
<i>Necrophorus</i> (5)	0.5	0.5	7.0	10.1	3.0	2.0	0.3	2.0
<i>Thanatophilus</i> (2)	4.9	-	-	-	20.0	7.2	-	8.0
<i>Catops</i> (7)	-	-	3.0	2.3	-	-	0.1	0.2
<i>Sciodrepoides</i> (2)	0.2	0.2	28.6	7.6	1.1	0.7	0.9	2.4
<i>Aleochara</i> (2)	2.4	0.2	-	0.3	9.0	1.6	0.3	4.0
<i>Atheta</i>	2.2	2.8	6.8	7.7	1.7	1.1	0.9	1.3
<i>Tachinus</i> (5)	-	-	2.0	2.3	-	-	< 0.1	-
sonstige	1.6	0.8	6.3	8.0	6.7	9.2	3.3	6.3
<i>Diptera:</i>								
<i>Nemopoda</i> (1)	30.3	2.0	1.8	0.4	5.2	4.1	4.0	33.8
<i>Piophil</i> a (4)	0.1	0.3	0.3	0.3	1.5	3.9	3.1	0.1
<i>Limosina</i>	4.9	1.9	4.1	2.4	18.3	5.3	7.1	4.0
<i>Meoneura</i>	0.4	0.5	< 0.1	-	3.5	16.5	< 0.1	0.2
<i>Fannia</i> (4)	19.4	35.8	26.5	38.4	2.3	17.3	49.0	8.7
<i>Hydrotaea</i> (6)	0.1	2.3	1.5	3.6	0.6	1.6	6.3	4.0
<i>Muscina</i> (3)	2.8	2.9	0.1	0.5	0.6	3.4	3.0	2.3
<i>Ophyra</i> (1)	0.4	23.9	1.0	1.4	1.4	3.1	8.9	6.5
<i>Phaonia</i> (2)	-	2.3	0.4	6.1	-	0.1	0.2	-
<i>Sarcophaga</i>	5.8	< 0.1	0.5	0.5	3.1	2.8	< 0.1	0.2
<i>Calliphora</i> (2)	1.3	7.6	0.5	1.2	0.1	0.1	2.3	1.3
<i>Lucilia</i> (4)	10.8	10.0	1.0	0.7	8.1	8.0	2.6	9.9
sonstige	10.9	5.8	6.8	5.3	10.5	10.0	7.3	4.5
Σ	100	100	100	100	100	100	100	100

An den naturnahen Standorten werden die Fliegenlarven durch räuberische Käfer (*Histeridae*, *Staphylinidae*) dezimiert; infolge verminderten Konkurrenzdrucks sind die schlüpfenden Dipteren aber besonders groß und fruchtbar. Wenn Räuber fehlen, sind die Dipterenpopulationen quantitativ stärker, das Einzelindividuum aber ist als Folge der Konkurrenz kleiner und weniger fruchtbar (NICHOLSON 1954, PESCHKE et al. 1987). Das Vermehrungspotential der Dipterenpopulationen wird von Räubern nicht beeinflusst.

In urbanen Systemen sind die Dipterenpopulationen als Folge des geringen Käferanteils an der Aasbiozönose also vergleichsweise individuenreich. Zudem bieten sich den Arten hier durch anthropogene Aktivitäten (Schlachthöfe, Müll usw.; nach PETERS 1959) sowie durch die geringere Zahl aasverwertender Vertebraten und das fast völlige Fehlen der Gattung *Necrophorus* bessere Möglichkeiten zur Vermehrung.

Viele aasbesuchende Dipteren sind synanthrop; sie können infolge der von ihnen besuchten Substrate Krankheitserreger übertragen und damit dem Menschen gefährlich werden. Diese Dipteren unterliegen vor allem in urbanen Systemen keiner wirksamen biologischen Kontrolle. Somit kann nur die weitere Verbesserung der hygienischen Bedingungen zur Begrenzung der Individuenzahlen dieser Arten beitragen.

Literatur

- MÜHLENBERG M., 1976: Freilandökologie. Heidelberg (Quelle & Meyer).
- NICHOLSON A.J., 1954: An outline of the dynamics of animal populations. Austr. J. Zool. 2: 9-65.
- PAYNE J.A., 1965: A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* L.. Ecology 46 (5): 592-602.
- PESCHKE K., KRAPP D., FULDNER D., 1987: Ecological separation, functional relationships, and limiting resources in a carrion insect community. Zool. Jb. Syst. 114: 241-265.
- PETERS H., 1959: Beitrag zur Biologie und Ökologie der synanthropen Dipteren einer Großstadt. Merck-Blätter, Beitr. Schädlingsbek. 9 (1): 1-83.
- PUKOWSKI E., 1933: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. Z. Morph. Ökol. Tiere 27: 518-586.
- PUTMAN R.J., 1978a: Patterns of carbon dioxide evolution from decaying carrion. Decomposition of small mammal carrion in temperate systems 1. Oikos 31: 47-57.
- PUTMAN R.J., 1978b: The role of carrion frequenting arthropods in the decay process. Ecol. Ent. 3: 133-139.
- RADERMACHER C., DESIERE M., THOME J.P., 1979: Etude des peuplements de coleopteres sapronécrophiles et carnassiers de quelques biotopes forestiers en Haute-Ardenne. Extr. Bull. Soc. Roy. Sci. Liege 5: 191-203.
- REED H.B., 1959: A study of dog carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects. Amer. Midl. Nat. 59: 213-245.
- SALT G., 1932: The natural control of the sheep blowfly, *Lucilia sericata* Meig. Bull. Ent. Res. 23: 235-245.

Adresse

E. Kentner
Arbeitsgruppe Ökologie
Zoologisches Institut Univ.
Siesmayerstr. 70
D-6000 Frankfurt

Die Sukzession der Nematoden im Kuhfladen: Gesetzmäßigkeiten und Wege zu einer Kausalanalyse

Klaus Rehfeld und Walter Sudhaus

Synopsis

From 44 to 75 species of nematodes inhabit cow droppings at one locality. But on average only 63% of them occur in a single pat. The main genera are *Diplogaster* s.l. (8-13 spp. in a cow dropping) and *Rhabditis* s.l. (8-10 spp.). Individuals of *Diplogaster* are highly dominant. Succession can clearly be seen in two groups of *Diplogaster*, each of them characterized by a similar type of buccal cavity: (1) *D. levidentus*, *D. coprophilus* and *D. monyhysteroides* and (2) the closely related *D. stercorarius*, *D. similis* and *D. faecalis*. In the case of *Rhabditis*, species of the 'Coarctata-group' prefer early stages of decomposition (up to 11 days), whereas *Rh. buetschlii* is typical for a later successional phase (6-29 days). Proximate causes for the initial period of succession are tested and discussed: I. Insects are essential for phoresis of nematodes, but insect and nematode successions are independent. II. In fresh dung phoretic stages (dauerlarvae) of different nematodes descended from dung beetles within one day, but species of the *Coarctata*-group were shown to be the quickest, leaving the insect within 3 hrs. When more than one species were involved in phoresis, descending was delayed. III. Dauerlarvae of various species developed on fresh dung, but IV. time to reach adult stage was different. Population dynamics of *D. stercorarius* and *D. similis* are analysed in detail. Discrimination is made between 'founder population' (emerging from descended dauerlarvae) and 'subsequent generations'. Competition and the need of insects as phoretic partners are discussed to be main evolutionary causes of succession.

Cow droppings, dauerlarvae, *Diplogaster*, nematodes, phoresis, population dynamics, *Rhabditis*, succession.

1. Einführung

Kuhfladen weisen im Verlaufe ihres Abbaus eine spezifische Lebensgemeinschaft auf. Hierbei spielen neben den in dieser Hinsicht gut untersuchten Insekten die Nematoden quantitativ und ökologisch (vorwiegend als Bakterien- und Pilzfresser) eine herausragende Rolle (GUNHOLD 1950, SACHS 1950, SUDHAUS 1981). Die für Kuhfladen typischen Nematoden müssen phoretisch von den Insekten in ihre Lebensstätte transportiert werden, was fast ausnahmslos durch eine besondere Form ihres dritten Larvenstadiums, die Dauerlarve, geschieht. Ziel vorliegender Arbeit ist es, das in mehreren Freilanduntersuchungen erhobene Besiedlungsgeschehen durch gezielte Laborversuche zu ergänzen, um so die Kenntnisse über die Abfolge der Arten zu erweitern sowie die sie regulierenden Faktoren zu erörtern. Dabei wurden bislang von uns vor allem jene Faktoren untersucht, die für das erste Auftreten der Nematoden in Frage kommen. Ausgeklammert bleibt zunächst das Problem, wie der Abschluß der Generationenfolge gesteuert wird.

2. Die Nematodenfauna des Kuhfladens

Kuhfladen verschiedener Lokalitäten wurden im Verlaufe ihrer Zersetzung (in Freiland und Labor bei 20°C) mit Hilfe der Baermann-Methode quantitativ auf ihre Nematodenfauna untersucht. Adulte und klar unterscheidbare Dauerlarven wurden bis zur Art bestimmt, die übrigen Jugendstadien zumindest summarisch erfaßt.

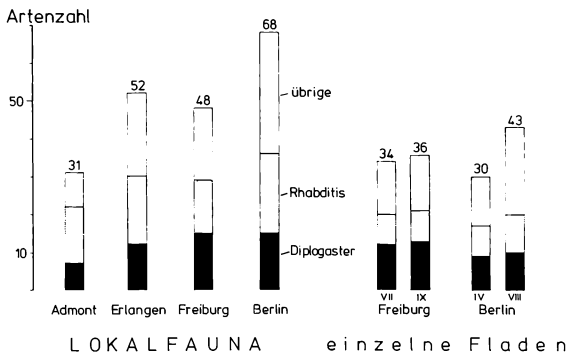


Abb. 1: Summarischer Vergleich der an verschiedenen Lokalitäten in Kuhfladen nachgewiesenen Nematodenarten.

Aufgetragen ist die jeweilige Zahl der insgesamt in 4 lokalen Untersuchungen in Fladen gefundenen Arten (links) gegenüber jener von 4 einzelnen Fladen (rechts). Der entsprechende Monat, in dem der Fladen ausgelegt wurde und seine Anfangsentwicklung durchlief, ist angegeben. Schwarz = *Diplogaster* s.l. und *Mononchoides*; gerastert = *Rhabditis* s.l. und *Protorhabditis*; weiß = Vertreter anderer Gattungen.

Daten: Admont nach GUNHOLD (1950); Erlangen nach SACHS (1950), ergänzt nach WEINGÄRTNER (1955); Freiburg und Berlin auf Grund eigener Untersuchungen.

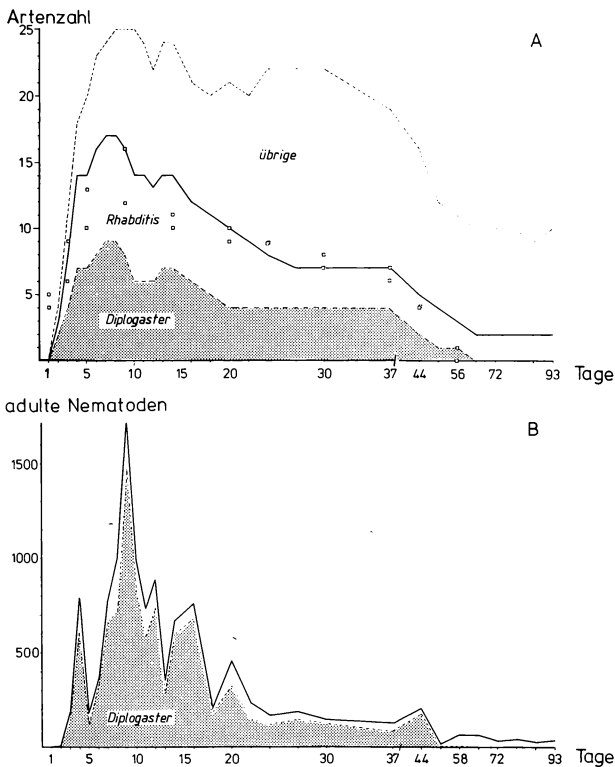


Abb. 2: Veränderung der Arten- und Individuenzahl im Verlauf der Sukzession für ein repräsentatives Beispiel (Berlin, VIII, 1985.)

(A): Artenzahl kumulativ aufgetragen. Für 2 weitere Fladen ist die Summe der *Diplogaster*- und *Rhabditis*-Arten durch Quadrate angegeben.

(B): Häufigkeitsverteilung der adulten Individuen (bezogen auf etwa 6 cm³ Mist). Vertreter von *Rhabditis* und anderen Gattungen nur in dem schmalen weißen Bereich.

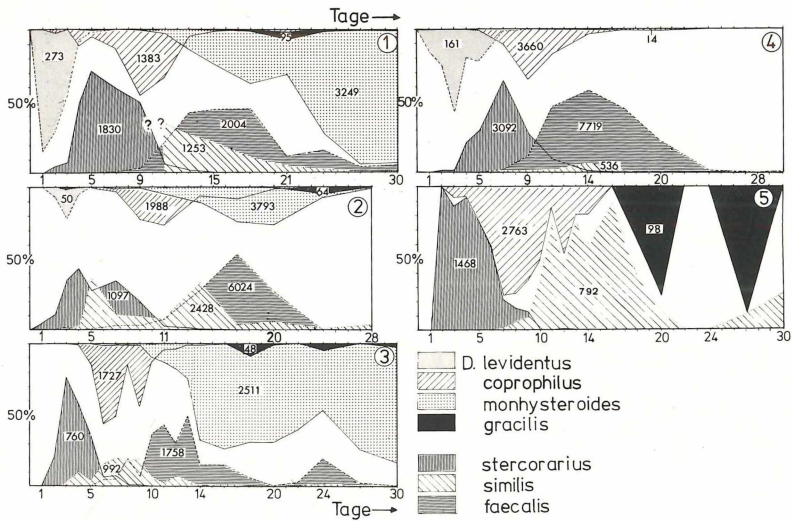


Abb. 3: Fünf Beispiele der Nematodensukzession in Kuhfladen. Dargestellt ist für 7 *Diplogaster*-Arten die Änderung der Dominanzverhältnisse adulter Tiere (in %) über die Zeit, getrennt aufgetragen für 2 Mundhöhlentyp-Gruppen jeweils von unterer bzw. oberer Nullinie. Die Gesamtzahl jeder Art ist eingetragen, wobei z.T. unterschiedliche Probengrößen und Zeitpunkte der Probenahme zu berücksichtigen sind. (1) Freiburg VII/VIII 1978 (nach SUDHAUS 1981), (2) Berlin VI/VII 1984, (3) Berlin VIII 1985, (4) Freiburg IX/X 1980, (5) Berlin VIII 1985 (parallel zu (3), aber nur 1 Tag auf der Weide, danach aufbewahrt im Thermostaten bei 20°C).

2.1 Arten- und Individuenzahl

Übereinstimmend zeigte sich, daß ein Fladen im Laufe seiner Zersetzung Lebensstätte von insgesamt etwa 30-36 (in einem Fall sogar 43) Nematodenarten war, was 44-75 (im Durchschnitt 63) % der jeweils lokal in Kuhfladen nachgewiesenen Nematodenfauna entsprach (Abb. 1). Davon gehörten 8 bis 13 Arten zur Gattung *Diplogaster* sensu lato und 8-10 Arten zur Gattung *Rhabditis* s.l. (in den folgenden Artnamen abgekürzt als *D.* bzw. *Rh.*). Ein repräsentatives Beispiel der Abänderung der Artenzahl im Verlauf der Sukzession zeigt Abb. 2a: Die höchste Artenvielfalt herrschte um den 8. Tag. Bei der Individuenzahl dominierten stets die *Diplogaster*-Arten (Abb. 2b).

2.2 Gesetzmäßigkeiten in der Artenfolge (Abb. 3-5)

Abb. 3 zeigt das Ergebnis von 5 Fallbeispielen. Trotz unterschiedlicher Rahmenbedingungen (Lokalität, Jahreszeit, Witterung u.a.) lassen sich bestimmte Gemeinsamkeiten erkennen. Die dominierenden *Diplogaster*-Arten zeigen (allerdings mit erheblichen Überlappungen) eine Sukzession, und zwar für 2 jeweils durch ähnliche Mundhöhlen charakterisierte Gruppen. In allen Fällen besteht eine Aufeinanderfolge der sehr zahlreich in jedem Fladen nachweisbaren *D. stercorarius*, *D. similis* und *D. faecalis*, die auch sonst sehr ähnlich sind ('Zwillingsarten'). *D. similis* ist mehr oder weniger zwischen die Populationsgipfel von *D. stercorarius* und *D. faecalis* 'ingekeilt' (vgl. Abb. 4), was die entsprechende Feststellung von SUDHAUS (1981) bestätigt. Gesetzmäßig ist zweitens auch die Abfolge von *D. levidentus*, *D. coprophilus* und *D. monhysteroides*.

Insgesamt existiert eine Abfolge von *D. levidentus*, *D. stercorarius*, *D. coprophilus* zeitgleich mit *D. similis*, *D. faecalis* und *D. monhysteroides*. Die regelmäßige Einfügung der Populationsentwicklung von *D. coprophilus* zwischen jene von *D. stercorarius* und *D. fae-*

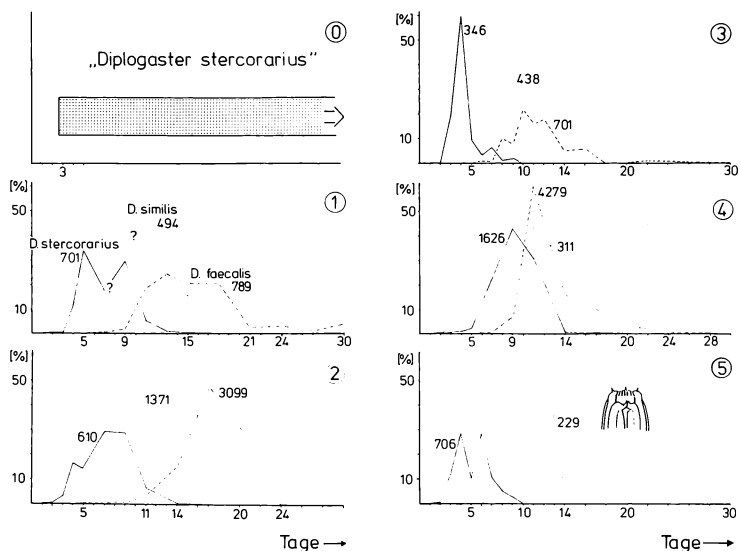


Abb. 4: Häufigkeitsverteilung von *Diplogaster stercorarius*, *D. similis* und *D. faecalis* (Mundhöhle bei Nr. 5).

Aufgetragen ist der prozentuale Anteil der insgesamt festgestellten Männchen einer Art (Zahl genannt) in der jeweiligen Probe (die Weibchen konnten nicht bis zur Art bestimmt werden). Die Beispiele 1-5 sind dieselben wie in Abb. 3.

(0) Nach SACHS (1950): *D. stercorarius* fügte sich nicht in die Sukzession ein, da noch nicht zwischen den 3 Arten unterschieden wurde. (1) Erst im Verlauf der Untersuchung wurde zwischen *D. stercorarius* und *D. similis* unterschieden.

calis ist eine wichtige neue Feststellung. Betrachten wir eine Art als zu einem gegebenen Zeitpunkt häufig, wenn über 15% ihrer insgesamt nachgewiesenen Adulten in einer solchen Probe gefunden wurden (innerhalb des durch diese 15%-Marke gekennzeichneten Zeitraumes liegt das Populationsmaximum), so liegt dieser Zeitraum (bei nicht täglich erfolgter Probenahme) für *D. levidentus* in 1-5, *D. stercorarius* 3-11, *D. coprophilus* 7-11, *D. similis* 8-20, *D. faecalis* 10-20 und für *D. monhysteroide*s in 11-35 Tage alten Fladen.

Aus der vergleichenden Darstellung (Abb. 3) wird aber auch eine gewisse 'Individualität' der Fladen deutlich. Einige Besonderheiten müssen hervorgehoben (und sollen unter Punkt 5.4 diskutiert) werden: So fehlte *D. levidentus* in 2 Fladen, wo er vermutlich nicht eingeschleppt wurde. In Beispiel 5 waren *D. faecalis* und *D. monhysteroide*s nicht eingetragen worden, mit dem Ergebnis, daß nun der im Bau der Mundhöhle zu letzterem sehr ähnliche *D. gracilis* nicht nur in der Dominanz, sondern zusätzlich zahlenmäßig absolut zulegte (auf vergleichbare Probenmenge von 37.7 g Frischgewicht berechnet bei den 4 übrigen Fladen maximal 40, hier 98 adulte Individuen). Im Beispiel 4 war *D. monhysteroide*s ungewöhnlich selten, dafür aber *Rh. pellioides* übermäßig häufig.

Bei den quantitativ weniger bedeutsamen *Rhabditis*-Arten waren es die Vertreter der 'Coarctata-Gruppe' (*Rh. coarctata*, *Rh. tretzeli*, *Rh. voelki*), die in ihrer Gesamtheit eine Bevorzugung frischeren Substrates (bis etwa 11 Tage alt) erkennen ließen, während *Rh. buetschlii* erst um den 6.-7. Tag nachweisbar wurde und das Maximum um den 11.-14. Tag erreichte (Abb. 5).

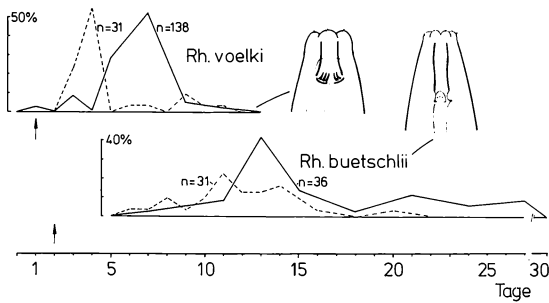


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung von *Rhabditis voelki* und *Rh. buetschlii*.

Angegeben ist die prozentuale Verteilung und die jeweils nachgewiesene Gesamtzahl aus 2 Untersuchungen (durchgezogen: nach SUDHAUS 1981; gestrichelt: Berlin VIII 1985). Der Pfeil markiert das erste Auftreten von Adultstadien bei Zuchtversuchen auf frischem Kuhmist bei 20°C (ausgehend von Dauerlarven zum Zeitpunkt 0).

3. Aktuelle Verursachung der Sukzession

Ausgehend von den in 2.2 aufgezeigten 'Gesetzmäßigkeiten' bei der Kuhfladenbesiedlung sollen im folgenden Möglichkeiten einer Kausalanalyse dargestellt werden, wobei die aktuell regulierenden Faktoren (proximate causes) im Vordergrund stehen.

3.1 Voraussetzungen

Bei der Besiedlung des Kuhfladens durch Nematoden ist von folgenden Gegebenheiten auszugehen:

I. Alle hier genannten Kuhfladen-Besiedler werden als Dauerlarve von Insekten (vorwiegend Käfern) eingeschleppt. Deren Flugaktivität (abhängig von Jahreszeit und besonderen Witterungsverhältnissen) und ihr Vermögen, Fladen besonderen Alters aufzusuchen (vgl. MOHR 1943), schaffen die Voraussetzung für eine Kolonisation phoretischer Nematoden.

II. Die Nematoden-Dauerlarven müssen ihr Transporttier rechtzeitig verlassen. Hierfür sind Signalreize zu fordern.

III. Das Dormanzstadium der Dauerlarve ist durch besondere entwicklungsauslösende Stoffe zu brechen. Die dafür nötigen Reize könnten dieselben sein, die auch ein Absteigen vom Transporteur bewirken. Theoretisch sind auch andere, davon unabhängige Reize denkbar.

IV. Mit der Häutung der Dauerlarven beginnt die Populationsentwicklung der einzelnen Nematodenarten. Daraus folgt: Anflugaktivität der Insekten, Abstiegverhalten der Nematoden vom Transporteur, Weiterentwicklung der Dauerlarven und Entwicklungszeit bis zum Adultstadium sind die vier Faktoren, aus deren Kenntnis das erste Auftreten adulter Stadien in den Fladen zu erklären ist.

V. Bei der Populationsentwicklung in einem Kuhfladen ist prinzipiell zu unterscheiden zwischen einer Generation, die sich aus eingetragenen Dauerlarven entwickelt hat (= 'Gründerpopulation') und einer (bzw. mehreren) eventuell zusätzlich möglichen Generation(en),

deren gesamte Entwicklung im Kuhfladen durchlaufen wurde (= 'Folgegeneration/en'). Einen Einfluß auf das Auftreten von Folgegenerationen hat das unterschiedliche Tempo der Arten bei Geschlechterfindung, Paarung, Produktion von Nachkommen und deren Heranwachsen.

VI. Die Fähigkeit, Folgegenerationen hervorzubringen, ist für die einzelnen Arten stets begrenzt. Bei früh in der Sukzession erscheinenden Arten (wie *D. levidentus*) entwickeln sich nur die eingetragenen Dauerlarven zum Adultstadium, und es gibt nur die Gründerpopulation. Auch bei Arten, die mehrere Folgegenerationen durchlaufen können, entwickeln sich die Nachkommen schließlich nur noch zum Dauerlarvenstadium. Für diesen 'Abschluß der Entwicklung' sind ebenfalls besondere Signalfaktoren zu fordern.

Die Anwesenheitsdauer von Adulttieren (in den Graphiken als 'Verweildauer' aufgetragen) ist demnach Folge der Lebensdauer der Adulten sowie der Fähigkeit der jeweiligen Art, Folgegenerationen zu bilden.

3.2 Prüfung von vier Faktoren zur Erklärung der Anfangsphase der Sukzession

I. Folgende Argumente sprechen dagegen, die Nematoden-Sukzession auf eine Sukzession ihrer Transporteure zurückzuführen: In den Untersuchungen von SACHS (1950) und SUDHAUS (1981, vgl. hier Abb. 3, Nr. 1) sowie der vorliegenden (Abb. 3, Nr. 5) zeigte sich jeweils eine Sukzession der Nematoden auch in Fladen, die nur einen Tag auf der Weide liegend dem Anflug kuhfladenbewohnender Insekten ausgesetzt waren. SACHS (1950) hatte an einem solchen dann ins Labor genommenen Fladen die Sukzession entdecken können. Er fand ferner, daß die Nematoden keinerlei Bevorzugung ihres Transportieres zeigten, was gleichfalls gegen eine Kopplung von Nematoden- und Insekten-Sukzession spricht. Dennoch ist nicht auszuschließen, daß diese Möglichkeit für wenige Nematoden mit spezifischer Bindung an bestimmte Insekten zutrifft, z.B. für die an Psychodiden gebundene *Rh. dubia* (BOVIEN 1937).

II. Das Absteigen vom Transporteur wurde für verschiedene Nematodenarten und mit den verschiedensten Mistkäfern getestet. Hierfür erwiesen sich insbesondere Vertreter von *Cercyon* und *Sphaeridium* (*Hydrophilidae*) als geeignet, weniger *Aphodius*-Arten (*Scarabaeidae*).

In diesen Versuchen wurden unbefallene Käfer auf Kulturen mit einer Nematodenart gesetzt. Nach mehreren Tagen Aufenthalt kamen sie in eine trockene Petrischale, damit nur Dauerlarven mit wirklich phoretischem Kontakt (in den Intersegmentalhäuten, unter den Elytren, im Genitalsegment) am Abstiegversuch beteiligt waren. Anschließend wurden die Käfer in eine kleine Kammer mit jeweils im Kühlschrank frischgehaltenem Mist gesetzt, in der sie unterschiedliche Zeit verweilten, ehe diese Prozedur mehrfach wiederholt wurde. Am ersten Versuchstag wurden sie nach $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, 1, 2, 3, 6, 9, 12, 18 Std. umgesetzt, danach täglich. Nach ausreichend langer Zeit (für die Entwicklung von Dauerlarven zu Adulten) wurden die mittels der Baermann-Methode aus der jeweiligen Mistprobe extrahierten Nematoden untersucht.

Es ergab sich für die *Diplogaster Stercorarius*-Gruppe für *D. stercorarius* und *D. similis* ein Abstieg von 50 bis ca. 95% innerhalb des ersten Tages, wobei in einem Fall *D. similis* schon nach 2 Std. den Käfer zu 61% verlassen hatte (Abb. 6 B). In zwei Vorversuchen für *D. faecalis* erfolgte der Abstieg in 1-2 Tagen. Für Arten der *Rhabditis Coarctata*-Gruppe (*Rh. tretzeli*, *Rh. voelki*) ließ sich ein sehr schneller Abstieg (80-100% der Dauerlarven innerhalb von nur 3 Stunden) feststellen (Abb. 6 C). Eine Besonderheit bietet *Rh. coarctata*; denn ihre Dauerlarven heften sich in Form von 'Cysten' (vor allem an den Tibien) von *Aphodius* an. Ihr Abstieg vollzieht sich unter gleichzeitiger Häutung. In frischem Kuhmist saft verlassen die Larven in Minutenschnelle die Cyste und damit das Käferbein.

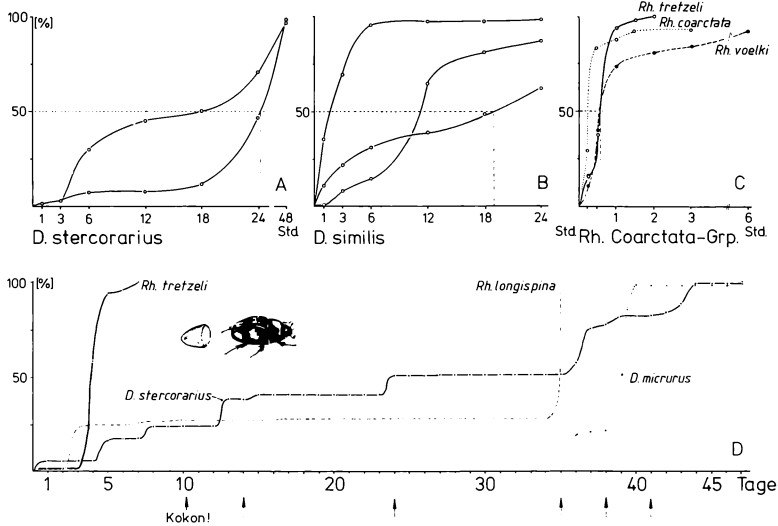


Abb. 6: Absteigen von Dauerlarven verschiedener Nematoden von diversen Dungkäfern. Die Käfer wurden jeweils zum Zeitpunkt der Messung (Abszisse) auf frischgehaltenen Mist umgesetzt (was in der Natur einem zeitgleichen Wechsel in frische Fladen entsprechen würde. Ordinatentwert: Prozentualer Abstieg von Dauerlarven (der Zeitraum für 50%igen Abstieg ist gesondert markiert). Versuche A-C: Käfer allein mit Dauerlarven einer Art belegt. In A bezeichnet der schwarze Punkt einen weiteren Versuch mit einziger Messung nach 24 Std. D: *Sphaeridium scarabaeoides*-Weibchen (dargestellt mit Kokon) aus dem Freiland, von dem 4 Arten abstiegen und das mehrfach einen Eikokon bildete (Pfeile!).

Die geschilderten Versuche wurden an Käfern erhoben, die nur eine Nematodenart transportierten, was unter Freilandbedingungen seltene Ausnahme sein dürfte. Wie sehr sich bei 'Mischinfektion' das Abwandern der Nematoden hinauszögern kann, zeigt folgender Befund: Ein *Sphaeridium scarabaeoides*-Weibchen, das beim Verlassen eines Fladens gefangen wurde, trug Dauerlarven von 4 Nematodenarten, die erst im Verlauf von 50 Tagen nahezu vollständig abstiegen. Täglich umgesetzt auf frischgehaltenen Mist verließ nun *Rh. tretzeli* erst nach 5-6 Tagen den Transporteur, während *D. stercorarius* seinen Abstieg in mehreren Schüben vollzog (Abb. 6 D). Hier lag offensichtlich eine gegenseitige Beeinträchtigung beim Abwandern vor. Bei der cystenbildenden *Rh. coarctata* dürfte dies keine Rolle spielen, und in der Tat verließen in einem anderen Versuch alle Dauerlarven dieser Art den Käfer unbeeinflusst von zahlreichen anderen Nematoden.

Das geschilderte Abstiegsverhalten von *D. stercorarius* verdient noch eine besondere Erwähnung. Ein deutlicher Schub abwandernder Dauerlarven ließ sich immer an jenen Tagen feststellen, die dem Bau eines Eikokons vorangingen oder folgten (Abb. 6 D). Dies gilt entsprechend auch zweimal für *D. micrurus* und einmal für *Rh. longispina* (Abb. 6 D). Hierbei dürfte die Exponierung der Genitalsegmente des Käfers (ein oft aufgesuchter Aufenthaltsort für Dauerlarven) entscheidend gewesen sein.

- Aus diesem Versuch läßt sich folgern:
- A) Das Verlassen des Transporteurs wird im zeitlichen Ablauf von dessen Besatz mit anderen Nematodenarten beeinflusst (ausgenommen *Rh. coarctata*).
 - B) Unter diesen Umständen wird ein vollständiges Absteigen in einem Kuhfladen oft nicht realisierbar sein, sondern die zu einem Zeitpunkt aufgestiegenen Dauerlarven werden

auf verschiedene, nacheinander angeflogene Fladen verteilt. Für die Nematoden wird so das Risiko gestreut.

- C) Fortpflanzungsaktivitäten der Transporteure wie Kopulation, Kokonbau und Eiablage können das Absteigen bewirken oder zumindest erleichtern.

Auf die Bedeutung der Substratqualität (insbesondere das Alter des Mistes) als Auslöser für das Abstiegsverhalten der Nematoden soll erst am Schluß dieses Kapitels eingegangen werden.

III. Gekoppelt mit dem Abstieg, oder aber auch unabhängig von diesem, sind Auslöser für die Weiterentwicklung der Dauerlarven zu fordern. SACHS (1950) hatte die Hypothese formuliert, daß mit der Alterung des Kuhmistes (insbesondere bedingt durch mikrobielle Veränderungen) eine Aufeinanderfolge von Außenreizen geboten werde, die den verschiedenen Nematoden-Dauerlarven zur Entwicklungsauslösung dienen sollten. Danach bieten spezifische Produkte der Rottungsvorgänge den im Mist bereitliegenden Dauerlarven Signale für ihre Habitatwahl (SUDHAUS 1981). Wesentliches Indiz hierfür war die Angabe von SACHS (1950), daß u.a. *Rh. cylindrica* und *Rh. buetschlii* streng eine Wartezeit von 5-7 (bzw. 8) Tagen einhalten, ehe sie sich weiterentwickeln. Diese und ähnliche Angaben ließen sich in unseren Experimenten mit den gleichen Arten nicht bestätigen, sondern es erfolgte stets gleich eine Weiterentwicklung auf frischem Mist (für *Rh. buetschlii* siehe Pfeil in Abb. 5). Dies gilt auch für spät in der Sukzession auftauchende Arten wie *D. faecalis* und *D. monhysteroides*. Die Aussage zur sofortigen Weiterentwicklung der Arten bedeutet allerdings nicht, daß frischer Mist auch zugleich das optimale Substrat für die jeweilige Populationsentwicklung ist.

IV. Ausgehend von Dauerlarven wurde die Entwicklungszeit bis zum Erreichen des Adultstadiums bei 20°C auf frischem Mist festgestellt. Für die beiden frühen Arten der *Stercorarius*-Gruppe ergab sich folgendes: Bei *D. stercorarius* waren erste Adulte nach 24 Std. zu sehen, und nach 48 Std. waren nahezu alle Individuen geschlechtsreif und erste begattete Weibchen vorhanden. Die Folgegeneration trat nach 96 Std. auf. Demgegenüber waren bei *D. similis* nach 48 Std. erste und 72 Std. nahezu sämtliche Tiere adult. Eine Folgegeneration konnte auch hier schon nach 4 Tagen auftreten. Die Populationsentwicklung der beiden Arten ist demnach um höchstens einen Tag verschieden, was von dem tatsächlichen Verhalten im Kuhfladen (auch jenes bei 20°C gehaltenen) abweicht. Für verschiedene Arten der *Coarctata*-Gruppe ließ sich unter den genannten Bedingungen ein Heranwachsen der Dauerlarven zum Adultstadium in etwa 24 Std. feststellen. Da bei ihnen ein rasches Verlassen des Transporttieres möglich ist (s.o.), könnte das Maximum der Gründerpopulation hier also schon am ersten und zweiten Tag erreicht werden, was sich so aber in keinem Fladen nachweisen ließ (für *Rh. voelki* Abb. 5). Die reale Häufigkeitsverteilung könnte durch ein später erfolgtes Absteigen erklärt werden, was (wie gezeigt) bei 'Mischbesatz' des Transporttiers vorkommt.

In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage nach der Abstiegsbereitschaft im natürlicherweise alternen Mist. Für *Rh. tretzeli* ergab ein entsprechendes Experiment, daß ihre Dauerlarven auf 14 Tage altem Mist den Käfer nicht verließen, wohl aber in geringem Maße auf 4-6 Tage altem. Wurde der Käfer anschließend auf frischen Mist gesetzt, so erfolgte der Abstieg innerhalb eines Tages. Ähnlich dürfte auch bei anderen Arten der *Coarctata*-Gruppe ein Abstieg auf etwas älterem Mist möglich sein und so das verzögerte Auftreten von *Rh. voelki* erklären (Abb. 5). Auch *Rh. buetschlii* ist in Kuhfladen erst später nachweisbar als auf Grund experimenteller Ergebnisse zu erwarten ist (Abb. 5). Zwar braucht die Art zum Heranwachsen deutlich länger als z.B. *Rh. voelki*, aber schon vom 3. Tag an traten unter Laborbedingungen erste Adulte auf.

3.3 Vergleich von Labor- und Freilandbefunden

Für die *Stercorarius*-Gruppe sollen die experimentellen Befunde mit der jeweils konkreten Populationsentwicklung in den Kuhfladen verglichen werden, wobei dem unter konstanten Bedingungen bei 20°C gealterten Fladen eine besondere Bedeutung zukommt.

Die Erwartung bei optimalem Einflug und günstigem Abstieg von *D. stercorarius* ist, daß das Maximum der Gründerpopulation nach 1-2 Tagen ausgeprägt sein sollte (Abb. 7). Nach 4-5 Tagen wäre dies überlagert von der anwachsenden Folgegeneration. Nach den Befunden aus Freiland und Labor dagegen scheinen sich Gründer- und Folgegeneration zu überschichten. Das Maximum der Adultenhäufigkeit liegt zwischen 4 und 6 Tagen. (Für das Absinken am 5. Tag in Fladen A haben wir bisher keine plausible Erklärung.) Außer der Gründerpopulation nehmen wir 1-2 Folgegenerationen an.

Unter entsprechend günstigen Rahmenbedingungen wäre für *D. similis* das Maximum der Gründerpopulation nach 2-3 Tagen zu erwarten, das früheste Auftreten der Folgegeneration vom 4. Tag an. Der Populationsgipfel sollte also etwa einen Tag nach jenem von *D. stercorarius* liegen (Abb. 7). Diese Erwartungen sind jedoch in keinem Fladen zu bestätigen. Übereinstimmend läßt sich ein Populationsverlauf mit kleinem Vorgipfel und einem Maximum feststellen (vgl. zusätzlich Abb. 4, Nr. 4). Die beiden Gipfel dürften auf das Anwachsen der Gründer- bzw. der Folgepopulation zurückzuführen sein. Der Abschluß

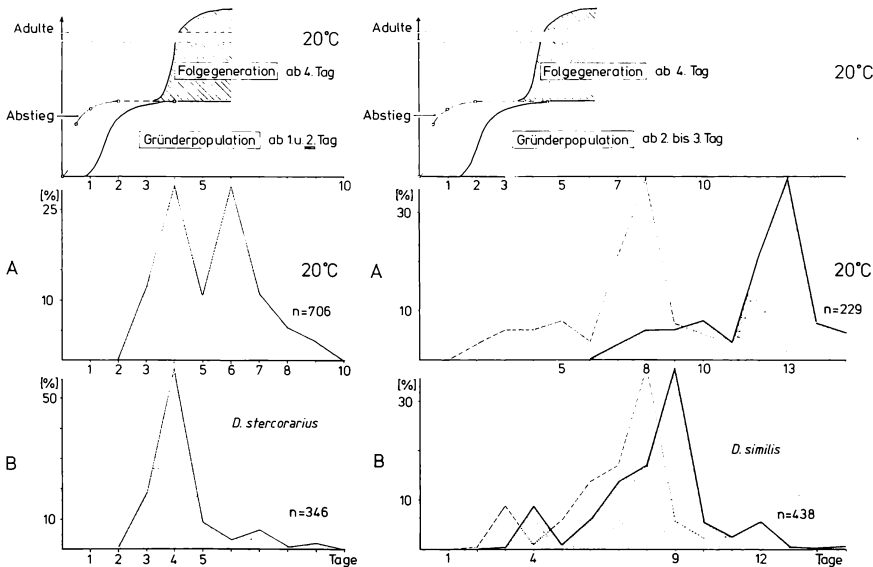


Abb. 7: Vergleich von Labor- und Freilandbefunden für *Diplogaster stercorarius* (links) und *D. similis* (rechts).

Oben ist jeweils ein Modell für die Populationsentwicklung dargestellt, wie sie aus Versuchen unter standardisierten Bedingungen zu erwarten wäre, vorausgesetzt, die Dauerlarven würden sofort eingetragen und hätten optimale Abstiegs- (dünne Linie) und Entwicklungsmöglichkeiten (dicke Linie).

A: Populationsverlauf (nur an Hand der Männchen) für den Fladen Nr. 5 der Abb. 3 und 4 (nach eintägiger Exposition von der Weide ins Labor genommen). B: Entsprechend für den parallel ständig im Freiland belassenen Fladen Nr. 3 der Abb. 3 und 4. Für *D. similis* wurden zum besseren Vergleich mit dem Erwartungsmodell die Populationskurven so verschoben (gestrichelte Linie), daß der Abstiegsbeginn hypothetisch im Verlaufe des ersten Tages liegt.

der Populationsentwicklung ist nicht so scharf markiert wie bei der Zwillingssart. Mehrfach ist später ein nochmaliger kleiner Anstieg der Individuenzahl nachweisbar. Wir rechnen mit 2 bis 3 Folgegenerationen.

Überraschend ist vor allem, daß der erste Nachweis von *D. similis*-Adulten so spät liegt (die früheste Feststellung in allen Untersuchungen vom 3. Tag, die späteste vom 7. Tag an; Abb. 7, Fladen A). In Anbetracht der nachgewiesenermaßen hohen Zahl phoretischer Dauerlarven an einem Transporteur ist es sehr unwahrscheinlich, daß sich *D. similis* von Anfang an als Gründerpopulation etablierte, aber unter der Nachweisbarkeitsgrenze blieb. Wir gehen deshalb bei unseren Deutungen von einer Verzögerung des Abstiegs aus. Um einen Vergleich mit dem Erwartungsmodell zu erleichtern, wurden in Abb. 7 die Verteilungsprofile in den Kuhfladen A und B unter der Annahme 'verschoben' (gestrichelte Linie), daß der erste Nachweis von Adulten 2 Tage nach Beginn des Abstiegs theoretisch möglich sein sollte. In beiden Fällen zeigt sich 3 bis 4 Tage nach dem Abstieg allenfalls ein geringfügiges Anwachsen der Population, was Hinweise auf eine schwach ausgebildete erste Folgegeneration gibt. Die zweite Folgegeneration hingegen führt zu einem deutlichen Maximum am 8. Tag.

3.4 Die mögliche Bedeutung von Konkurrenz

Die deutliche Verzögerung der Populationsentwicklung von *D. similis* läßt sich demnach mit den auf autökologischer Basis gewonnenen Ergebnissen nicht vollständig erklären. Können noch für das späte erste Auftreten Beeinträchtigungen beim Abstieg verantwortlich gemacht werden (s.o.), so bedarf die geringe Ausbildung der ersten Folgegeneration der Erklärung. Hier ist an einen Einfluß von Konkurrenten zu denken. Aufschlußreich ist dabei die verschiedene Situation in Fladen A und B (Abb. 7).

In Fladen A (Abb. 7; vgl. Abb. 4, Nr. 6 bzw. Abb. 3, Nr. 5) fehlte *D. faecalis*. Zwischen dem 7. und 9. Tag waren *D. stercorarius*-Männchen noch in geringer Dichte vertreten, die etwas langlebigeren und in der Reproduktionsphase befindlichen, aber artmäßig nicht unterscheidbaren Weibchen sicherlich noch etwas länger, so daß hier eine breitere zeitliche Überlappung als dargestellt mit *D. similis* anzunehmen ist. Vor allem ist es aber *D. coprophilus*, deren Population sich zwischen dem 6. und 9. Tag maximal entfaltete. Zur Zeit des auffallend späten Populationsgipfels von *D. similis* erst am 13. Tag existierten noch 7 weitere Nematodenarten in nur geringer Populationsdichte. Dennoch gelang es *D. similis* nicht, durch eine erhöhte Zahl von Nachkommen eine im Vergleich zu den übrigen Fladen höhere Populationsdichte über eine längere Zeit zu erhalten.

In Fladen B (vgl. Abb. 4, Nr. 5) war wie üblich auch *D. faecalis* vertreten. *D. stercorarius* dominierte als potentieller Konkurrent in dem Zeitraum, in dem der Aufbau einer ersten Folgegeneration von *D. similis* möglich gewesen wäre. Der Populationsverlauf von *D. similis* mit einem Gipfel am 9. Tag und dem weitgehenden Verschwinden nach dem 12. Tag deckte sich weitgehend mit dem von *D. coprophilus* (vgl. Abb. 3, Nr. 3). Während nun diese beiden Arten abnahmen, erreichte *D. faecalis* zwischen dem 10. und 12. Tag maximale Entfaltung (Abb. 4, Nr. 4).

Eine mögliche Deutung dieser Ergebnisse ist, daß die Ausbildung der ersten Folgegeneration von *D. similis* stark konkurrenzabhängig ist und in unseren Beispielen durch *D. stercorarius* und *D. coprophilus* beeinträchtigt wurde. Das Fehlen von *D. faecalis* als normalerweise nachfolgendem starken Konkurrenten hatte keinen belegbaren Effekt.

Indizien für das Wirken von Konkurrenz lassen sich auch in jenen Kuhfladen finden, die nicht die übliche große Häufigkeit von *D. monhysteroides* zeigen (Abb. 3, Nr. 4 und 5). In

Studie 4 war diese Art nur geringfügig entwickelt, hingegen entfaltete sich die Population von *Rh. pelioides* ungewöhnlich stark, was einerseits an deren zufallsbedingt hoher Kolonisation gelegen haben könnte, sich darauf aufbauend letztlich aber als Ergebnis ihrer Konkurrenzüberlegenheit über *D. monhysteroides* eingestellt haben dürfte. Im Beispiel 5 hingegen fehlte *D. monhysteroides* völlig, und hier nahm die nächstverwandte Art *D. gracilis* zahlenmäßig zu (s.o.). Man darf vermuten, daß letztere sonst durch die konkurrierende *D. monhysteroides* in der Populationsentwicklung gehemmt wird.

Die hier diskutierten Fälle möglicher Konkurrenz ergeben Ansatzpunkte, welche Artenkonstellationen für weiteres, gezieltes Experimentieren zu dieser Frage herangezogen werden sollten.

4. Mögliche evolutionäre Ursachen der Sukzession

Der zuletzt diskutierte Zusammenhang liefert einen wichtigen Hinweis zum Verständnis der evolutiven Ursachen (ultimate causes) der Nematodensukzession. Diese wäre demnach zu begreifen als ein zeitliches Einnischungsphänomen. Sowohl zur historischen Herausbildung aller dafür notwendigen Anpassungen (z.B. rascher Abstieg der Dauerlarven vom Transporteur, Programm für den Zeitpunkt der Dauerlarvenbildung etc.) wie auch zu deren andauernder Stabilisierung dürfte die Auseinandersetzung mit Konkurrenten entscheidenden Selektionsdruck liefern.

Weitere Ursachen ergeben sich aus der phoretischen Bindung. Auf Kuhfladen spezialisierte Nematoden sind auf Phoresie durch Insekten angewiesen. Sie stehen dabei einem quantitativ und qualitativ veränderlichen 'Transportangebot' gegenüber, das einerseits von jenen Insekten gestellt wird, die den zuvor aufgesuchten Kuhfladen wieder verlassen (= Emigration), sowie von denjenigen, die nach ihrer dortigen Entwicklung auswandern (= Emergenz). Die einzelnen Nematodenarten müssen an ein statistisch zu erwartendes Angebot emigrierender und emergierender Insekten angepaßt sein, was nur durch ein zeitlich abgestimmtes Programm für die Bildung von Dauerlarven geschehen kann.

Literatur

- BOVIEN P., 1937: Some types of association between nematodes and insects. Vidensk. Medd. dansk Naturh. Foren. 101: 1-114.
GÜNHOLD P.P., 1950: Die Metazoengemeinschaft in Rinderexkrementen. Diss. Univ. Graz: 127 S.
MOHR C.O., 1943: Cattle droppings as ecological units. Ecol. Monogr. 13: 275-298.
SACHS H., 1950: Die Nematodenfauna der Rinderexkremente. Zool. Jb. Syst. 79: 209-272.
SUDHAUS W., 1981: Über die Sukzession von Nematoden in Kuhfladen. Pedobiologia 21: 271-297.
WEINGÄRTNER I., 1955: Versuch einer Neuordnung der Gattung Diplogaster SCHULZE 1857 (Nematoda). Zool. Jb. Syst. 83: 248-317.

Adresse

Dr. K. Rehfeld
Prof. Dr. W. Sudhaus
Arbeitsgruppe Evolutionsbiologie
Institut für Allgemeine Zoologie FU
Königin-Luise-Str. 1-3
D-1000 Berlin 33

Zur Rekonstruktion von Umweltbedingungen in der Historie

Bernd Herrmann

Über den Themenkreis des (öffentlichen Abend-) Vortrages am 29. September 1987 informiert eine Aufsatzsammlung "Mensch und Umwelt im Mittelalter".

Literatur

HERRMANN B. (Ed.), 1989: Mensch und Umwelt im Mittelalter. Frankfurt (Fischer-TB 4192) / Stuttgart (DVA).

Adresse

Prof. Dr. B. Herrmann
Inst. f. Anthropologie Univ.
Bürgerstr. 50
D- 3400 Göttingen

Untersuchungen zum Lebenszyklus zweijähriger Pflanzenarten

Reinhard Bornkamm und Astrid Sauer

Synopsis

Three biennial plant species, namely *Oenothera biennis*, *Verbascum lychnitis* and *Daucus carota*, were sown at different seasons throughout one year. Rosette size, flowering time, number and height of inflorescences, seed number, area-related leaf weight and life span were recorded. *Oenothera* showed a tendency to early flowering but long life span caused by lateral rosettes. *Verbascum* showed a tendency to late flowering and frequently behaved like a short-lived perennial. *Daucus* usually showed a regular biennial life cycle. The conclusion was drawn that in the field emergence at different seasons is a source of variation within a population.

Biennial plants, life cycle, life form.

1. Einführung

Durch viele Untersuchungen an zweijährigen (biennen) Arten ist bekannt, daß ihr Lebenszyklus nicht immer dem klassischen Schema - Rosette im 1. Jahr, Infloreszenz im 2. Jahr - entspricht. Durch innere wie äußere Faktoren kann der Blühtermin hinausgeschoben werden (siehe z.B. LINKOLA 1935; MEAD 1966; ROSS, HARPER 1972; HOLT 1972; WERNER 1975; MEIJDEN, WAALS-KOOI 1979; BASKIN, BASKIN 1979). Andererseits sind einige Arten in der Lage, einen annuellen Lebenszyklus auszuführen (TOWNSEND 1909, BAILEY 1917, HARRIS 1919, SMITH 1927 u.a.). HARPER (1977) betont daher den Charakter der Biennen als monokarpen Pflanzen unterschiedlicher Lebensdauer.

2. Methodisches

Der vorliegende Versuch geht aus von der Beobachtung, daß *Oenothera biennis* L. (s.l.) in manchen Fällen bereits im 1. Jahr zur Blüte kommt (BORNKAMM, SCHRADE 1981), wie dies auch bei anderen *Oenothera*-Arten geschehen kann (SMITH 1927, RENNER 1948): Unsere Vermutung war, daß neben anderen Faktoren insbesondere der Zeitpunkt der Aussaat und Keimung eine wesentliche Rolle für die Entwicklung spielen müßte. Es wurden daher drei zweijährige Arten, nämlich *Oenothera biennis* L., *Verbascum lychnitis* L. und *Daucus carota* L., über etwas mehr als ein Jahr in Gefäßen (15 cm Durchmesser) ausgesät, und zwar am 22.4., 18.5., 19.6., 6.7., 5.8., 3.9., 8.10. und 5.11.1981 sowie am 23.3., 23.4. und 22.5.1982, wobei das Saatgut jeweils einer Stammpflanze entnommen wurde (nähere Angaben bei SAUER 1985). Beobachtet wurden Zeitpunkt der Keimung, Andauer des vegetativen Wachstums, Blühtermin und Absterben (Abb. 1). Als mögliches Kennzeichen für die Blühreife wurden der Rosettendurchmesser (WERNER 1975; MEIJDEN, WAALS-KOOI 1979; GROSS 1980, 1981) bestimmt, als Erfolg der reproduktiven Entwicklung die Zahl und Höhe der Blütenstände sowie die Anzahl gebildeter Samen (Tab. 1). Da schließlich zu erwarten war, daß Blühreife und generatives Wachstum mit Ablagerung und Verbrauch von Reservestoffen und sonstigen Substanzen in den Blättern begleitet sein würden, wurde im Jahre 1982 auch das Blattflächengewicht (BFG) bestimmt (Tab. 2).

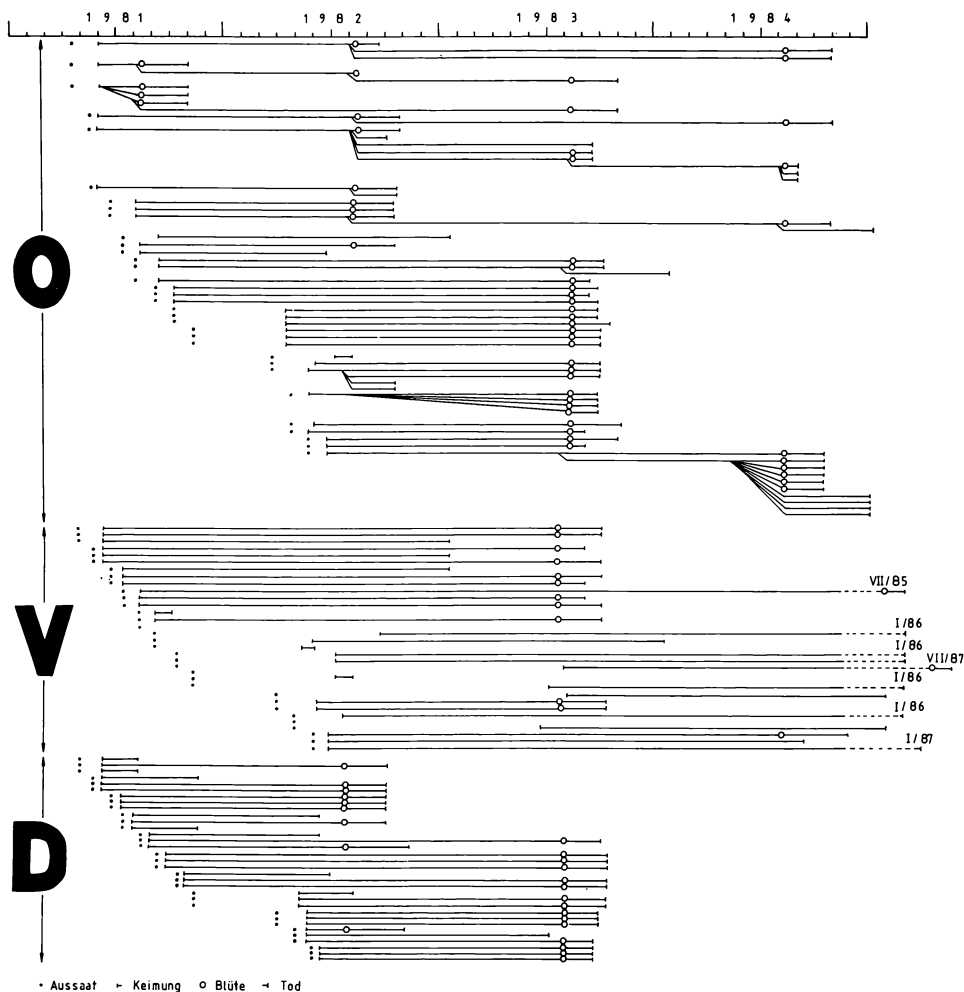


Abb. 1: Lebenslauf von *Oenothera biennis* (O), *Verbascum lychnitis* (V) und *Daucus carota* (D) bei Aussaat zu verschiedenen Jahreszeiten.

3. Ergebnisse

3.1 *Oenothera biennis*

Oenothera biennis keimte bis zum September-Ansatz noch im Aussaatjahr. Fast alle Pflanzen kamen zur Blüte, und zwar einige der am 22.4.1981 ausgesäten Pflanzen bereits im 1. Jahr, die bis zum 19.6. angesäten im Folgejahr, während nach geringem Blüherfolg der Juli-Aussaat die ab 5.8. ausgesäten Pflanzen erst 1983 blühten (Abb. 1). Insbesondere die im Frühjahr ausgesäten Pflanzen neigten zur Bildung von Seitenrosetten, die teils 1983, teils 1984 Blütenstände bildeten, so daß hier im Mittel 3.0 Spitzenmeristeme entstanden. Durch die Seitenrosettenbildung ergab sich eine mittlere Lebensdauer von 22 Monaten, wobei die im Aussaatjahr gekeimten Pflanzen signifikant länger lebten (25.3 ± 10.2 Mon.) als die nach dem Winter gekeimten Individuen (17.0 ± 4.6 Mon.). Ende 1984 waren alle Pflanzen abgestorben.

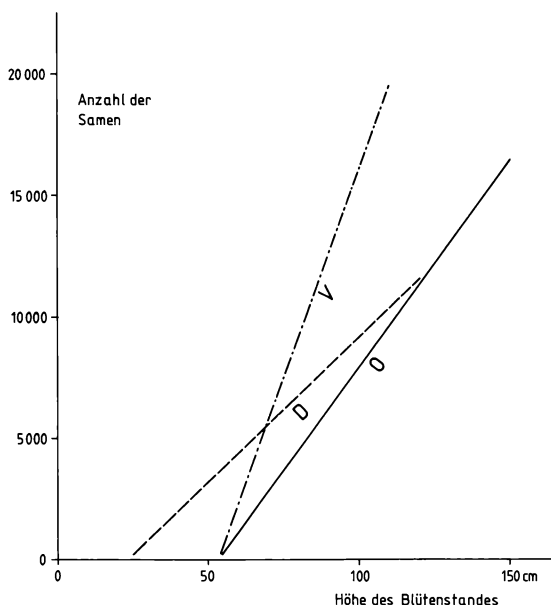


Abb. 2: Zusammenhang zwischen Diasporenanzahl (z) und Blütenstandshöhe (h) bei *Oenothera biennis* (O), *Verbascum lychnitis* (V) und *Daucus carota* (D).

Regressionsgleichungen: O: $Z = 170 h - 9180$
V: $Z = 350 h - 19080$
D: $Z = 120 h - 3000$

Der Durchmesser von Rosetten, die zur Blüte kamen, war deutlich größer als der von Rosetten, die im Folgejahr vegetativ blieben, jedoch überschritten sich die Größen so weit, daß man nicht eigentlich von einer Mindestgröße sprechen kann. (Allerdings waren 90% der blühbereiten, aber nur 21% der vegetativ bleibenden Rosetten größer als 20 cm im Durchmesser). Die zunehmende Erstarkung der längerlebigen Pflanzen zeigte sich daran, daß die Höhe der Blütenstände mit zunehmendem Lebensalter (leicht) signifikant zunahm: Sie betrug im 1. Jahr 54 ± 16 , im 2. Jahr 87 ± 26 , im 3. Jahr 80 ± 16 und im 4. Jahr 106 ± 14 cm.

Die Anzahl der gebildeten Samen schwankte in großem Rahmen, und es war keine Abhängigkeit von der Jahreszeit des Ansatzes oder dem Alter der Pflanze zu erkennen. Allerdings war die Samenproduktion der Aussaaten von März bis Juni (mit 10540 ± 9320) signifikant höher als die der Aussaaten später im Jahr (mit 3410 ± 1960), was wohl mit der verstärkten Seitenrosettenbildung der Frühjahrspflanzen zusammenhing. Es war nicht überraschend, daß die Samenanzahl pro Blütenstand mit der Höhe des Blütenstandes eng korreliert war (Abb. 2).

Die im Jahre 1982 gemessenen Blattflächengewichte durchliefen bei den 1981 gekeimten, aber 1982 blühenden Pflanzen ein Maximum zur Blütezeit und nahmen dann rasch ab. Bei den ebenfalls noch 1981 gekeimten, aber erst im Jahre 1983 blühenden Pflanzen blieb das BFG von Juli - Oktober 1982 etwa auf gleicher Höhe, so daß insgesamt der Wert hier höher lag als bei den 1982 blühenden Pflanzen. Vergleichen wir bei den 1983 blühenden Pflanzen diejenigen, die schon 1981 gekeimt waren mit denen, die erst 1982 gekeimt waren, so lag das BFG bei den älteren Pflanzen (Keimung 1981) höher als bei den jüngeren (Keimung 1982).

Tab. 1: Biometrische Größen.
 Wertepare mit dem gleichen Buchstaben sind (auf dem 1-%-Niveau) statistisch verschieden.

		<i>Oenothera biennis</i>		<i>Verbascum lychnitis</i>		<i>Daucus carota</i>	
Anzahl der Infloreszenzen:	alle Pflanzen	1.6 ±	1.3 A,B	0.4 ±	0.5 A	0.7 ±	0.5 B
	Ansätze III - V	2.3 ±	1.7 E				
	Ansätze VI - XI	0.9 ±	0.4 E				
Anzahl der vegetat. Rosetten:	alle Pflanzen	0.4 ±	0.9	0.5 ±	0.5	0.3 ±	0.5
	Ansätze III - V	0.7 ±	1.3 F				
	Ansätze VI - XI	0.2 ±	0.4 F				
Gesamtzahl der Sprosse:	alle Pflanzen	2.0 ±	2.0 C,D	0.9 ±	0.3 C	1.0 ±	0.0 D
	Ansätze III - V	3.0 ±	2.6 G				
	Ansätze VI - XI	1.2 ±	0.5 G				
Lebensdauer (in Monaten)*:		22.3 ±	8.8 H,I	29.4 ±	11.0 H,J	16.0 ±	5.4 I,J
Min./Maximum*		11 /	42	16 /	54	5 /	25
Durchmesser der Rosetten vor Blühtermin (cm)		32.7 ±	9.9 K	30.6 ±	6.7 L	27.1 ±	10.8 M
Min./Maximum		10 /	52	21 /	44	11 /	50
Durchmesser von im Folgejahr vegetativ gebliebenen Rosetten (cm)		10.1 ±	10.5 K	17.6 ±	9.0 L	6.0 ±	7.9 M
Min./Maximum		1 /	31	0.3 /	43	1 /	23
Diasporen pro Individuum		7400 ±	7600	8300 ±	6600	8300 ±	4000
Min./Maximum		700 /	31300	1900 /	21500	120 /	13500
Samen pro Blütenstand		4700		(wie oben)		(wie oben)	
Min./Maximum		700 /	18500	(wie oben)		(wie oben)	
Diasporen-Gewicht (mg)		5.0 ±	0.8 N,O	1.2 ±	0.1 N,P	8.3 ±	2.3 O,P
Gesamtzahl der Diasporen		238000		107900		86700	
Gesamtgewicht der Diasporen (g)		1190		108		720	

*) ohne die im Jugendstadium abgestorbenen Pflanzen

3.2 Verbascum lychnitis

Verbascum lychnitis keimte nur bis zur Juli-Aussaat noch im selben Jahr. Der größte Teil der Blütenstände wurde im 3. Jahr (1983) gebildet, einige Pflanzen blühten sogar erst später, während etwa die Hälfte der Pflanzen vegetativ blieb und einige gar nicht keimten (Abb. 1). Bei großer Streuung ergab sich damit eine mittlere Lebensdauer von 29 Monaten (Maximum 4 Jahre). Erst im Herbst 1987 war die letzte Pflanze abgestorben.

Auch bei *Verbascum* waren die blühbereiten Rosetten im Mittel deutlich größer als die nicht blühbereiten (Tab. 1). Alle Rosetten vor einem Blühtermin hatten einen Durchmesser von über 20 cm, aber auch 45% der Rosetten, die im Folgejahr vegetativ blieben. Da viele Pflanzen langlebig waren, ließ sich beobachten, daß die Rosetten des 1. Jahres (mit im Mittel 12.6 ± 7.7 cm) signifikant kleiner waren als die Rosetten des 4. Jahres (mit 31.0 ± 8.2 cm), was die allmähliche Erstarkung der Individuen erkennen läßt.

Die Samenproduktion schwankte bei *Verbascum* sehr stark, wobei eine deutliche jahreszeitliche Abhängigkeit erkennbar war: Da von den Herbstaussaaten nur eine einzige Pflanze zur Blüte gekommen war (und zwar nach 4 Jahren!), gab es eine Aussicht auf Produktion reifer Samen nur bei den Frühljahrs- und Sommerpflanzen. Bei *Verbascum* war

Tab. 2: Blattflächengewichte 1982 (in mg/cm²).

In Klammern Zahl der Werte.

K = Keimung, B = Blüte, v = vegetativ, VII - X = Monat der Messung.

Wertepaare mit dem gleichen Großbuchstaben sind auf dem 1-%-Niveau, mit dem gleichen Kleinbuchstaben auf dem 5%-Niveau gesichert verschieden.

<i>Oenothera biennis</i>		K 81, B 82		K 81, B 83		K 82, B 83	
	VII	5.7 ± 0.4 A	(9)	6.6 ± 0.8 A,n	(10)	5.9 ± 0.5 n	(10)
	VIII	6.6 ± 0.5	(9)	6.6 ± 0.4 O	(10)	6.0 ± 0.2 O	(10)
	IX	5.1 ± 0.7 b	(6)	6.1 ± 0.7 b	(10)	6.0 ± 0.6	(10)
	X	4.6 ± 0.4 C	(6)	6.7 ± 1.0 C	(10)	6.3 ± 0.4	(10)
	Mittel	5.6 ± 0.9 D	(30)	6.5 ± 0.8 D,E	(10)	6.1 ± 0.4 E	(40)
<i>Verbascum lychnitis</i>		K 81, B/v 83		K 82, B/v 83			
	VII	10.5 ± 1.3	(12)	4.8 ± 3.8	(2)		
	VIII	11.4 ± 1.5 F	(13)	5.0 ± 1.1 F	(10)		
	IX	10.9 ± 1.2 G	(13)	6.9 ± 1.7 G	(10)		
	X	11.6 ± 3.5 h	(13)	9.0 ± 1.7 h	(10)		
	Mittel	11.3 ± 1.5 I	(51)	6.8 ± 2.3 I	(32)		
<i>Daucus carota</i>		B 82		B 83			
	VII	7.6 ± 0.7	(7)	6.6 ± 1.7	(10)		
	VIII	6.5 ± 1.1 J	(8)	5.1 ± 0.7 J	(14)		
	IX	6.8 ± 1.1 K	(8)	4.9 ± 0.7 K	(13)		
	X	6.2 ± 1.8 I	(5)	4.5 ± 0.7 I	(12)		
	Mittel	6.8 ± 1.2 M	(28)	5.2 ± 1.2 M	(49)		

wie bei *Oenothera* die Samenzahl mit der Höhe der Blütenstände korreliert (Abb. 2). Beim BFG ergaben sich hier Unterschiede zwischen den Keimungsjahren (Tab. 2). Diejenigen Pflanzen, die bereits 1981 gekeimt waren, wiesen 1982 gleichmäßig ein hohes BFG auf, während die erst 1982 gekeimten Pflanzen ihr Blattflächengewicht im Sommer 1982 etwa verdoppelten und erst dadurch die Schwere der Blätter der älteren Pflanzen annahmen. Ohne Wirkung war dabei, ob die Pflanzen 1983 zur Blüte kamen (Tab. 2).

3.3 *Daucus carota*

Daucus carota keimte bis zur Oktoberaussaat noch im selben Jahr aus. Nur eine Pflanze kam im ersten Jahr zur Blüte, die anderen im 2. Jahr, sofern sie nicht vegetativ blieben. *Daucus* hielt sich somit relativ streng an den zweijährigen Lebenszyklus, wobei sich eine mittlere Lebensdauer von 16 Monaten ergab. Bereits im Herbst 1983 waren alle Pflanzen abgestorben (Abb. 1).

Bei *Daucus* sind die blühbereiten Rosetten besonders deutlich größer als die im Folgejahr nicht blühenden (Tab. 1), da von der letzteren Gruppe nur eine Pflanze das Minimum der ersten Gruppe überschritt, und zwar eine Pflanze, die im folgenden Jahr von Schädlingen befallen war und möglicherweise deswegen nicht blühte. Es kamen also alle gesunden Pflanzen mit mehr als 11 cm Rosettendurchmesser zur Blüte.

Daucus produzierte weniger Samen als *Oenothera* und *Verbascum*; in Anbetracht der Größe der *Daucus*-Früchte ist der Reproduktionsaufwand aber doch recht hoch. Auffallend ist, daß die im November ausgesäten Pflanzen im Mittel nur 185 Samen produzierten (nicht signifikant wegen geringer Pflanzenzahl). Eine Korrelation zwischen Samenzahl und Blütenstandshöhe ergab sich auch bei *Daucus*, allerdings ist hier die Streuung wegen unterschiedlicher Diasporengewichte größer (Abb. 2). Bei den BFG-Werten im Jahre 1982 wiesen die bereits 1982 blühenden Pflanzen die höheren Werte auf, die zum Herbst hin

kaum abnehmen, während die erst 1983 blühenden Pflanzen offensichtlich Substanzen auslagerten (Tab. 2).

4. Diskussion

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß keine der drei untersuchten Arten ausnahmslos an den zweijährigen Lebenszyklus gebunden ist. Am ehesten trifft dies noch für *Daucus carota* zu, obwohl diese Pflanze unter anderen Bedingungen (z.B. bei Beschädigung durch Beweidung) mehrfach zur Blüte kommen kann (BAKKER et al. 1966). *Oenothera* hingegen tendiert zur Blütenbildung bereits im ersten Jahr, kann aber durch Ausbildung von Seitenrosetten mehrere (in unserem Falle 3) Jahre lang leben. *Verbascum* tendiert zur Aufschiebung des Blühtermins, verbleibt also mehrere Jahre im Jugendstadium ("Oscar" im Sinne von SILVERTOWN 1982). In Abhängigkeit vom Aussaattermin verkörpern daher unsere Versuchsarten folgende Lebenszyklen (nach HARPER 1977):

- annual monocarpic
- winter annual monocarpic
- biennial monocarpic
- delayed biennial monocarpic
- short-lived perennial polycarpic.

Voraussagen auf die Blütenbildung ergeben sich aus der Rosettengröße: Bei *Oenothera* sind 90%, bei *Verbascum* 100% der blühbereiten Rosetten größer als 20 cm, während bei *Daucus* alle gesunden Pflanzen mit Rosetten mit einem Durchmesser über 11 cm zur Blüte kamen (bei GROSS 1981 14 cm). Andererseits blieben bei *Oenothera* 21%, bei *Verbascum* sogar 45% der Rosetten mit einem Durchmesser über 20 cm vegetativ. Längerlebige Pflanzen bilden höhere Blütenstände und mehr Samen (*Oenothera*) oder vergrößern ihre Rosetten (*Verbascum*) und steigern das Blattflächengewicht (*Oenothera* und *Verbascum* im Gegensatz zu *Daucus*). Nach der Blüte nimmt das Blattflächengewicht stark ab (*Oenothera*).

Eine Voraussage auf die Samenzahl läßt sich von der Blütenstandshöhe machen, da diese beiden Größen miteinander korreliert sind (vgl. die ähnliche Kurve für *Arctium minus* bei GROSS u. WERNER 1983). Der Reproduktionsaufwand verteilte sich so, daß *Oenothera* die höchste Samenzahl und das höchste Samengewicht im Gesamtversuch zeigte, *Verbascum* die höchste Samenzahl pro Blütenstand, *Daucus* das höchste Diasporengewicht pro Blütenstand. *Oenothera* und *Verbascum* entsprechen somit den Anforderungen an hohe Samenzahl, *Daucus* an hohes Diasporengewicht bei biennen Pflanzen (HART 1977, THOMPSON 1984). Als Schlußfolgerung läßt sich ziehen, daß auch im Freiland allein schon durch die Keimung zu verschiedenen Jahreszeiten große Unterschiede in der Lebensdauer und der Ausbildung zweijähriger Pflanzenarten zu erwarten sind.

Literatur

- BAILEY L.H., 1917: Standard cyclopedia of horticulture. New York.
- BAKKER D., BORG S.J. ter, OTZEN D., 1966: Ecological research at the plant ecology laboratory. State University, Groningen. Wentia 15: 1-24.
- BASKIN J.M., BASKIN C.C., 1979: Studies on the autecology and population biology of the weedy monocarpic perennial, *Pastinaca sativa*. J. Ecol. 67: 601-610.
- BORNKAMM R., SCHRADE W., 1981: Über die Interferenz von Arten unterschiedlicher Lebensform bei Beginn einer ruderalen Sukzession. Verh. Ges. Ökol. 9: 197-201.
- GROSS R.S., 1980: Colonization by *Verbascum thapsus* (Mullein) of an old-field in Michigan: Experiments on the effects of vegetation. J. Ecol. 68: 3: 919-927.

- GROSS R.S., 1981: Predictions of fate from rosette size in four "biennial" plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, and *Tragopogon dubius*. *Oecologia* 48: 209-213.
- GROSS R.S., WERNER P.A., 1983: Probabilities of survival and reproduction relative to rosette size in the common burdock (*Arctium minus*: *Compositae*). *Am. Midl. Nat.* 109: 184-193.
- HARPER J.L., 1977: Population biology of plants. London/New York/San Franzisko (Academic Press).
- HARRIS F.S., 1919: The sugar-beet in America. New York.
- HART R., 1977: Why are biennials so few? *Am. Nat.* 111: 792-799.
- HOLT B.R., 1972: Effect of arrival time on recruitment, mortality, and reproduction in successional plant populations. *Ecology* 53: 668-673.
- LINKOLA K., 1935: Über die Dauer und Jahresklassenverhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenstauden. *Acta Forest. Fenn.* 42: 5-53.
- MEAD R., 1966: A relationship between individual plant spacing and yield. *Ann. Bot.* 30: 301-309.
- MEIJDEN E. van der, WAALS-KOOI R.E. van der, 1979: Population ecology of *Senecio jacobaea*. I. Reproductive strategy and the biennial habit. *J. Ecol.* 67, 1: 131-153.
- RENNER O., 1948: Über die Modifizierbarkeit der Oenotheren. *Biol. Zentralbl.* 67: 52-60.
- ROSS M.A., HARPER J.L., 1972: Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* 60: 77-88.
- SAUER A., 1985: Zur Lebensgeschichte von zweijährigen Arten bei Aussaat zu verschiedenen Jahreszeiten. Diplomarb. TU Berlin: 103 S.
- SILVERTOWN J.W., 1982: Introduction to plant population ecology. London/New York (Longman).
- SMITH H.B., 1927: Annual versus biennial growth habit and its inheritance in *Melilotus alba*. *Am. J. Bot.* 14: 129-146.
- THOMPSON K., 1984: Why biennials are not so few as they ought to be? *Am. Natur.* 123: 854-861.
- TOWNSEND C.O., 1909: Conditions influencing the production of sugar-beet seed in the United States. *US. Dept. Agr. Yearbook*: 173-184.
- WERNER KP.A., 1975: Predictions of fate from rosette size in teasel. *Oecologia* 20: 197-201.

Adresse

Prof. Dr. R. Bornkamm
 Dipl.-Biol. A. Sauer
 Botanik-Institut f. Ökologie TU
 Rothenburgstr. 12
 D-1000 Berlin 41

Lokalisation von Blei in Kressekeimlingen

Heidi Theiß

Synopsis

In seedlings of *Lepidium sativum* uptake and distribution of lead has been followed up by light microscopy using a specific histochemical method, viz. the in situ precipitation of Pb^{2+} , as detected by the conversion of sodium rhodizonate to scarlet lead-rhodizonate. During the swelling of the germinating seeds lead was deposited in the cell walls of the testa, especially in the mucous hygroscopic walls of the testa epidermis. The investigation intends to demonstrate into which organs and cells of the human used salad vegetable, *Lepidium sativum*, externally supplied lead is transported and distributed. Apoplastic uptake of lead into the root cortex occurred within less than one minute and lead deposits could be observed as small particles gathering along the cell walls. In the hypocotyl no significant stain was detectable. Symplastic transport of lead via plasmodesmata could be demonstrated under certain conditions. In submerged seedlings lead was enriched in the stomatal guard cells of the cotyledons. The application of the readily available test method for the in situ identification of lead to an easily grown plant appears a useful way to develop fast and effective biotop investigations as to plant available lead concentrations.

Lead, *Lepidium sativum*

Der Beitrag wurde anderswo veröffentlicht:

THEISS H., 1989: Zum Nachweis von Bleibelastungen und deren Beseitigung über pflanzliche Organismen. Mitt. wiss. Technik (Wild Leitz) 9 (7).

THEISS H., 1989: Localization of lead in seedlings of *Lepidium sativum*. Sci. techn. Inf. (Wild Leitz) 9 (7).

Adresse

Dr. H. Theiß
Röntgenstr. 9
D-6301 Biebertal 1

Die Reaktion von Buchweizen auf Eisenmangel

Detlef Bartsch und Michael Runge

Synopsis

The oxalate plant *Fagopyrum esculentum* Moench was cultivated in nutrient solution at different pH-levels with or without iron. When adequately supplied with Fe the plants excreted into the substrate about one half of the OH^- -ions, resulting from nitrate assimilation; the other half was neutralized internally by formation of organic acids. Under iron deficiency buckwheat increased the formation of oxalic acid in spite of nitrate as the only N-form available, thus enabling excretion of H^+ into the substrate. The remaining oxalate anions were precipitated as Ca-oxalate. Iron deficiency and plant responses depended distinctly on the pH of the nutrient solution.

Ca-oxalate, *Fagopyrum esculentum*, H^+ -excretion, iron deficiency, nitrate assimilation, OH^- -excretion, organic acids.

1. Einführung

Je höher die pH-Werte von Böden sind, umso niedriger sind die möglichen Konzentrationen an ionarem Eisen in der Bodenlösung. Eine Anpassung von Pflanzenarten an erschwerte Eisenversorgung muß daher umso effektiver sein, je weiter sich ihr Vorkommen auf Böden mit hohen pH-Werten erstreckt. Seit einigen Jahren ist bekannt, daß ein Anpassungsmechanismus dikotyler Arten u.a. darin besteht, die pH-Werte in der Rhizosphäre abzusenken und damit mehr Eisen in Lösung zu bringen (MARSCHNER et al. 1986; RÖMHELD, MARSCHNER 1986). Das setzt voraus, daß die Pflanzen mehr Kationen als Anionen aufnehmen, um einen Ladungsausgleich für die abgegebenen H-Ionen zu erreichen. Daraus resultieren Konsequenzen für den N-Stoffwechsel: Solange dieses Element, das in besonders großen Mengen aus dem Boden aufgenommen wird, ausschließlich als NH_4 -Kation assimiliert wird, ergibt sich die Abgabe von H^+ aus dem zwangsläufig entstehenden H-Ionenüberschuß. In Böden mit hohen pH-Werten steht jedoch N in der Regel weit überwiegend oder ausschließlich als NO_3 -Anion zur Verfügung. Bei dessen Assimilation entsteht ein Überschuß an OH^- , der entweder ausgeschieden oder durch Synthese organischer Säuren abgepuffert wird (RAVEN, SMITH 1976). Die erstere Reaktion bringt eine Anhebung der pH-Werte in der Rhizosphäre mit sich; bei der letzteren kommt es zu einer Anreicherung von organischen Säureanionen, zu deren Ladungsausgleich die mit dem Nitrat aufgenommenen Kationen dienen. Die erstere Reaktion führt zu zusätzlicher Erschwerung der Eisenaufnahme; die letztere kann zu osmotischer Belastung führen, läßt jedoch die Möglichkeit zu, durch Synthese organischer Säuren über die zur OH^- -Neutralisation benötigte Menge hinaus eine Ansäuerung der Rhizosphäre auch bei ausschließlicher NO_3 -Ernährung zu erreichen.

Theoretisch besitzen die sogenannten Oxalatpflanzen für die letztgenannte Reaktion besonders gute Voraussetzungen: Auf der einen Seite sind sie befähigt, große Mengen an organischer Säure und somit H-Ionen zur Ansäuerung der Rhizosphäre zu bilden, auf der anderen Seite vermeiden sie durch Fällung des schwerlöslichen Ca-Oxalats osmotische Belastungen. Am Beispiel der leicht zu kultivierenden Oxalatpflanze *Fagopyrum esculentum* wurde daher untersucht, ob deren Reaktion auf Eisenmangel den vorstehend skizzierten Vorstellungen entspricht.

2. Material und Methoden

10 Tage alter Buchweizen (*Fagopyrum esculentum* MOENCH) wurde nach einwöchiger Vorkultur in eine zweiwöchige Hauptkultur mit folgender Nährlösung genommen: KNO_3 (6 mM), CaNO_3 (4 mM), MgSO_4 (2 mM), KH_2PO_4 (1 mM) und Spurenelemente. Die Fe(-)-Varianten blieben sowohl in Vor- wie Hauptkultur ohne Eisenzusatz, die Fe(+)-Varianten erhielten FeCl_3 (0.1 mM). Beide Kulturen wurden mit 4 verschiedenen pH-Werten (3.0, 3.5, 4.0, 5.0) angesetzt. Jede Variante umfaßte 5 parallele Ansätze (Töpfe) mit zwei Pflanzen. In der Hauptkultur wurden neben der Biomasseproduktion folgende Größen ermittelt:

- Ca-, Mg-, K- und Nitrataufnahme durch Differenzmessungen der Ionengehalte der Nährlösung (Kationen am AAS; Nitrat mit Wasserdampfdestillation nach Reduktion zu NH_4);
- H^+/OH^- -Ausscheidung durch Rücktitration auf den Ausgangs-pH-Wert der Nährlösung;
- organische Säuren aus Pflanzenextrakten mittels Gaschromatographie;
- Alkalität der Pflanzenasche als Maß für den Gehalt an organischen Säureanionen nach JUNGK (1968);
- Nitratgehalte der Pflanzenextrakte über Wasserdampfdestillation;
- assimiliertes Nitrat aus der Differenz zwischen aufgenommenem und gespeichertem Nitrat.

Als Bezugsgröße diente das Wassergewicht (WG) der Pflanzen, das sich als Differenz von Frisch- und Trockengewicht berechnet.

3. Ergebnisse und Diskussion

Mit steigenden pH-Werten der Nährlösung von 3.0 bis 5.0 stieg die Biomasseproduktion der Versuchspflanzen kontinuierlich an (Abb. 1). Obwohl der Buchweizen überwiegend auf sauren Böden angebaut wurde, ist er somit keineswegs eine 'acidophile' Art. Ohne Eisenzusatz zur Nährlösung wird das Wachstum stark vermindert und bleibt mit Ausnahme eines Maximums bei pH 3.5 über eine weite pH-Spanne unabhängig vom pH-Wert. Alle Fe(-)-Varianten zeigten typische Eisenmangelsymptome, deren Ausprägung allerdings mit steigenden pH-Werten zunahm.

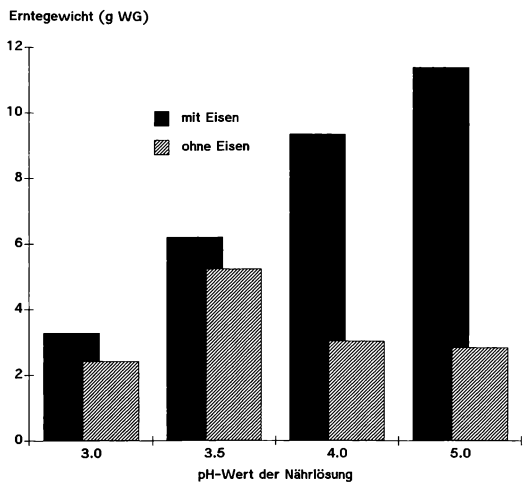


Abb. 1: Erntegewicht von Buchweizen pro Topf (= 2 Pflanzen) in g WG bei verschiedenen Nährlösungsvarianten.

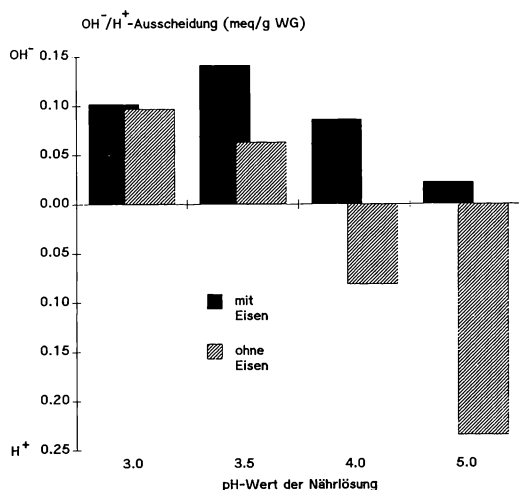


Abb. 2: H^+/OH^- -Ausscheidung von Buchweizen in meq/g WG bei verschiedenen Nährlösungsvarianten.

Wie bei einer ausschließlichen Nitrat-N-Versorgung zu erwarten ist, kommt es bei allen $\text{Fe}(+)$ -Varianten zu einem Anstieg der pH-Werte in den Nährlösungen (Abb. 2). Bemerkenswert ist jedoch, daß die OH^- -Bildung, bezogen auf das Gewicht der Pflanzen, um so niedriger ist, je höher der Ausgangs-pH-Wert der Nährlösung war (der relativ niedrige Wert bei pH 3.0 ist wahrscheinlich durch direkte Säureschädigung der Wurzeln bedingt).

Die $\text{Fe}(-)$ -Varianten zeigen in wesentlich stärkerer Ausprägung die gleiche Tendenz: Während bei pH 3.0 und 3.5 eine OH^- -Bildung zu beobachten ist (wenn auch schwächer als bei den entsprechenden $\text{Fe}(+)$ -Varianten), kommt es von pH 4.0 zu pH 5.0 zu zunehmender H^+ -Bildung im Nährmedium (Abb. 2). Die ökologisch sinnvolle Konsequenz dieser Reaktion wäre unter natürlichen Verhältnissen eine Ansäuerung der Rhizosphäre und damit eine verstärkte Lösung von Eisen.

Die beschriebene Abhängigkeit der OH^- -Bildung vom pH-Wert des Mediums geht auch bei den $\text{Fe}(+)$ -Varianten möglicherweise auf eine angespannte Eisenversorgung zurück, da die Löslichkeit des zugesetzten Eisens mit steigenden pH-Werten sinkt (bei pH 5 sollte $0.001 \text{ mol Fe}^{3+}$ gelöst sein). Trotzdem wird bei pH 5 noch das vergleichsweise höchste Wachstum erreicht (Abb. 1). Schwieriger zu erklären ist die Abhängigkeit der OH^- - bzw. H^+ -Ausscheidung vom pH-Wert bei den $\text{Fe}(-)$ -Varianten, die seit der Keimung ohne Eisen kultiviert worden sind. Eine Erklärungsmöglichkeit wäre, daß allein auf Grund von Verunreinigungen ein vom pH-Wert abhängiger unterschiedlicher Gehalt an gelöstem Fe in den Nährlösungen enthalten war. Denkbar sind jedoch auch Einflüsse des Nährlösungs-pH-Werts auf die Verfügbarkeit des in den Pflanzen vorhandenen Eisens (z.B. Verlagerung aus der Wurzel in den Sproß).

In den $\text{Fe}(+)$ -Varianten werden im pH-Bereich von 3.0 bis 4.0 etwa 50 % der bei der Nitratassimilation entstehenden OH^- -Ionen durch Säuresynthese neutralisiert, die andere Hälfte wird ausgeschieden. Bei pH 5.0 werden etwa 75 % neutralisiert. Aus dem Übergang von OH^- -Ausscheidung (möglicherweise als HCO_3^-) zu H^+ -Ausscheidung ist zu folgern, daß bei Eisenmangel nach dem einleitend skizzierten Modell die Säuresynthese soweit gesteigert wird, daß nicht nur die OH^- -Ionen zu 100 % neutralisiert, sondern auch zusätzlich H^+ -Ionen ausgeschieden werden können. Die Gesamtgehalte an (mit 0.1 %iger Ameisensäure) extrahierbaren organischen Anionen entsprechen dieser Erwartung nicht.

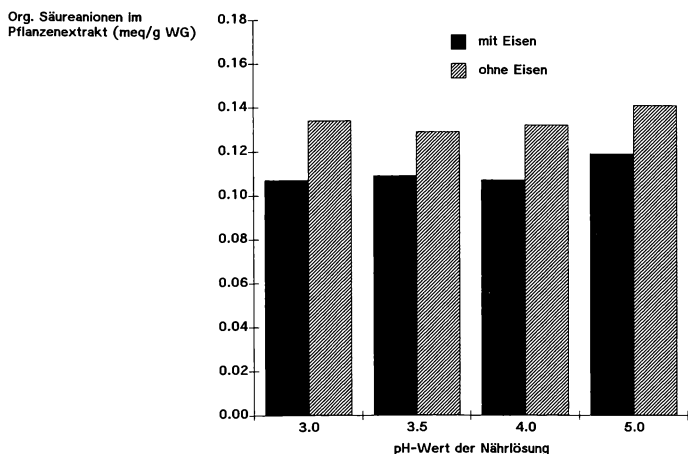


Abb. 3: Gehalt an (durch 0.1 %ige Ameisensäure extrahierbaren) organischen Säureanionen in Buchweizen bei verschiedenen Nährlösungsvarianten.

Sie sind zwar in den Fe(-)-Varianten gegenüber den Fe(+)-Varianten tendenziell erhöht (nicht immer signifikant), doch sind sie vom pH-Wert praktisch unabhängig (Abb. 3). Daher ist anzunehmen, daß die organischen Anionen nicht vollständig extrahiert werden konnten. Diese Annahme wird bestätigt durch die Relation von löslichen organischen Anionen und ausgeschiedenen OH-Ionen einerseits zu assimiliertem Nitrat und ausgeschiedenen H-Ionen andererseits. Diese Relation sollte um 1 liegen, sofern die Säurebildung in engem Zusammenhang mit der Nitratassimilation erfolgt. Speziell bei den Fe(-)-Varianten bei pH 4.0 und pH 5.0 (bei denen H^+ -Exkretion auftrat) liegt sie weit unter 1 (Abb. 4) und zeigt damit einen Fehlbetrag an organischen Anionen. Die unvollständige Erfassung der organischen Anionen wird bestätigt durch die Bestimmung der Alkalität (Abb. 5), die ein Maß für den Überschuß von mineralischen Kationen über die mineralischen Anionen darstellt. Dieser Überschuß, der gleichzeitig ein Maß für die organischen Anionen unter Einschuß auch ihrer unlöslichen Salze ist, ist bei den Fe(-)-Varianten von pH 4.0 und pH 5.0 mehr als doppelt so hoch wie bei den entsprechenden Fe(+)-Varianten. Bei einer Oxalat-

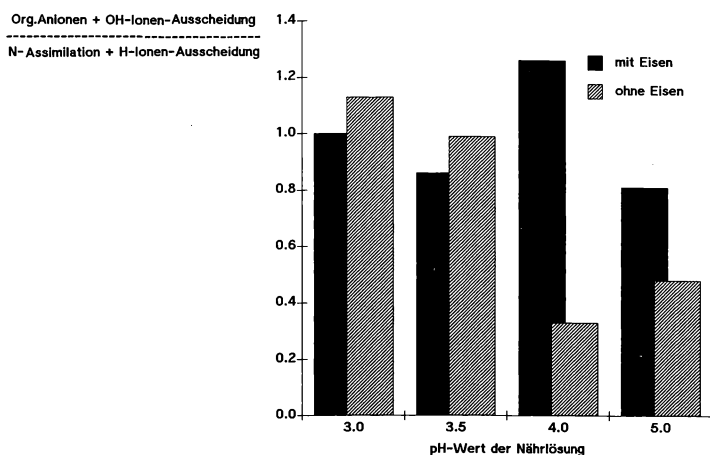


Abb. 4: Verhältnis zwischen extrahierbaren organischen Säureanionen + ausgeschiedenen OH-Ionen zu assimiliertem Nitrat + ausgeschiedenen H-Ionen.

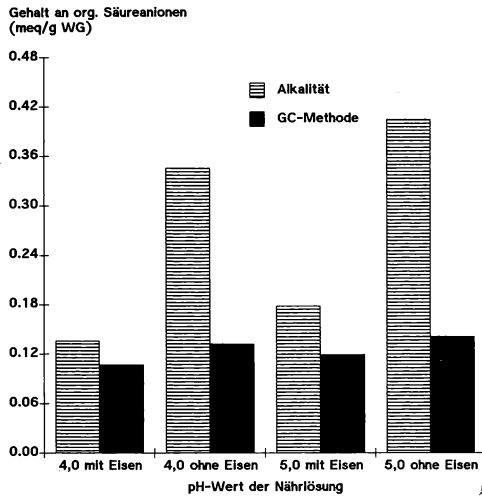


Abb. 5: Vergleich der extrahierbaren Menge an organischen Säureanionen (GC-Methode) mit dem Kationenüberschuß als Maß für den Gehalt an organischen Säureanionen (Alkalität).

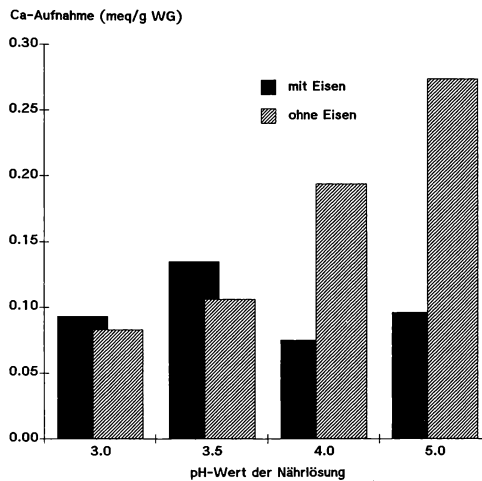


Abb. 6: Calciumaufnahme von Buchweizen in meq/g WG bei verschiedenen Nährlösungsvarianten.

pflanze wie dem Buchweizen liegt es nahe, als Ursache für die unvollständige Extraktion der organischen Anionen ausgefälltes Ca-Oxalat anzunehmen. Wie Abb. 6 zeigt, ist die Ca-Aufnahme bei den Fe(-)-Varianten von pH 4.0 und pH 5.0 dieser Erwartung entsprechend besonders hoch.

Das Verhalten von Buchweizen steht somit in Übereinstimmung mit der von MARSCHNER et al. (1986) für dikotyle Pflanzen beschriebenen 'Strategie' zur Behebung von Eisenmangel, deren wichtiger Bestandteil die Absenkung der pH-Werte in der Rhizosphäre ist. Daß in diesem Falle die erforderliche Steigerung der Produktion organischer Säure al-

lein auf die Oxalsäure beschränkt bleibt, hat den Vorteil, daß osmotische Belastungen durch die Fällung von Ca-Oxalat vermieden werden. Diese Möglichkeit ist allerdings nicht allgemein gegeben. Für *Pisum sativum*, *Beta vulgaris* und *Phaseolus vulgaris* nennt LANDSBERG (1981) z.B. Citrat als das Säureanion, welches unter Eisenmangel hauptsächlich angereichert wird. Allgemein ist zu erwarten, daß calcicole Pflanzenarten besser befähigt sind, als Reaktion auf Eisenmangel die pH-Werte in der Rhizosphäre abzusenken als calcifuge Pflanzenarten. Diese Erwartung wird gegenwärtig geprüft. Eine wichtige Teilfrage dabei ist die nach den Anpassungsmechanismen von Nichtoxalatpflanzen.

Literatur

- JUNGK A., 1968: Die Alkalität der Pflanzenasche als Maß für den Kationenüberschuß in der Pflanze. Z. Pflanzenern. Bodenk. 120: 99-105.
- LANDSBERG E.C., 1981: Organic acid synthesis and release of hydrogen ions in response to Fe-deficiency stress of mono- and dicotyledonous plant species. J. Plant Nutr. 3: 579-591.
- MARSCHNER H., RÖMHELD V., KISSEL M., 1986: Different strategies in higher plants in mobilisation and uptake of iron. J. Plant Nutr. 9 (3-7): 695-713.
- RAVEN I.A., SMITH F.A., 1976: Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH-regulation. New Phytol. 76: 415-431.
- RÖMHELD V., MARSCHNER H., 1986: Mobilisation of iron in the rhizosphere of different plant species. Adv. Pl. Nutr. 2: 155-204.

Adresse

Dipl.-Biol. D. Bartsch
Prof. Dr. M. Runge
Lehrstuhl f. Geobotanik Univ.
Untere Karspüle 2
D-3400 Göttingen

Influence of anoxia on organic acid metabolism of *Carex remota* GRUFB.

Petra R. Moog and Peter Janiesch

Synopsis

Untersucht wurden Veränderungen im Stoffwechsel der organischen Säuren unter aeroben und anaeroben Substratbedingungen in Kombination mit Hell- und Dunkelphasen. Diurnale Änderungen wurden im Sproß für Malat, Citrat, Shikimat und Chinat gemessen. Anaerobie führte zur Konzentrationserhöhung von Shikimat und Chinat im Sproß während der Dunkelphase.

Anaerobic root environment, *Carex remota*, diurnal changes, organic acids.

1. Introduction

The natural habitat of *Carex remota* is subjected to seasonal flooding, which leads to anaerobic conditions in the soil. As oxygen deficiency in the root environment disturbs a lot of physiological and metabolic processes, many different adaptations have been described (KOZLOWSKI 1984). Among them the organic acid metabolism seems to play an important role (DAVIES 1980). The aim of the present study was to obtain experimental data on the content and changes of organic acids induced by root anaerobiosis in *C. remota*. Furthermore, diurnal changes should be investigated.

2. Material and methods

Growth conditions: Measurements were performed on plants of *Carex remota* at the natural habitat and on plants grown in water culture. The plants of the natural stand grew on the bench of a shaded creek which caught direct sunshine from 1-3 h p.m. Isogenic plants were derived by vegetative propagation of a single parent plant and grown in water culture with one-fifth strength Hoagland solution. The growth chambers with 9000 lux were maintained at 21/16°C, 16/8 h day/night thermo/photo period and 75% RH. The medium was permanently bubbled with air or nitrogen to maintain aerobic (240 M O₂) or anaerobic (1.2 M O₂) conditions around the roots.

Gas chromatography: The preparation and purification of the plant material for GC was performed using the procedure described by PHILLIPS & JENNINGS (1976). Samples of 1 µl were analysed in a Shimadzu GC9A with a Shimadzu CR3A terminal, using a fused silica capillary column (25 m x 0.25 mm) coated with OV-101. The nitrogen carrier gas flowrate was 50 ml/min. The injector temperature was 250°C and the detector temperature 300°C. The oven temperature was programmed from 90°C to 250°C at 10°C/min. Attenuation was set at 32. Eluted components were determined by mass-spectrometry and authentic standard spiking techniques. All analyses were performed in triplicate.

3. Results and discussion

3.1 Diurnal changes in organic acids of *C. remota*

Before determining the effects of anaerobiosis on the pattern of organic acids in *C. remota*, the concentrations under aerobic conditions had to be analysed. First the extent of di-

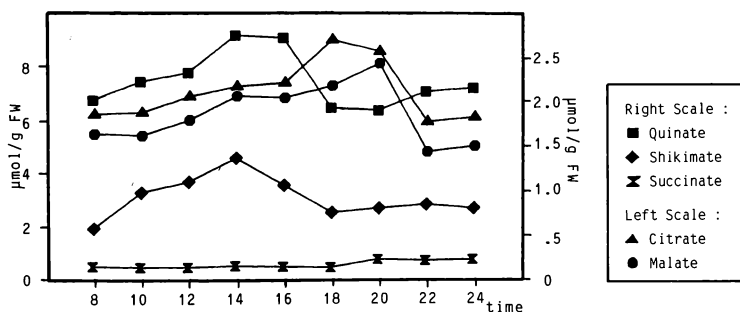


Fig. 1: Content of organic acids measured in the shoots of *C. remota* grown at their natural habitat (direct sunshine: 13-15 h p m, darkness: 20 h).

urnal changes in organic acids was investigated by harvesting shoots every 2 h for 16 h from plants grown in growth chambers and plants grown at their natural habitats (Fig. 1). No differences were detected between plants from the natural stand and the cultivated plants. The same changes were found, only the concentration level of the plants grown in growth chambers were generally lower. The concentration of shikimate and quinate reached their highest levels at the maximum light intensities, while the concentration of succinate remained unchanged. Malate and citrate showed an overall increase during the day.

The present results concerning malate are in agreement with the data reported by BIALCZYK & LECHOWSKI (1986) who found diurnal changes in the leaves of *Phaseolus coccineus*. These authors suggest that malate plays an important role in neutralizing positive charges in guard cells. As the pattern of organic acids in *C. remota* is not constant during the day, it is absolute necessary for the experiments under aerobic and anaerobic conditions to harvest the plants at the same time.

3.2 Changes of organic acids under aerobic/anaerobic conditions and light/darkness

To investigate whether root hypoxia leads to changes in the concentrations of organic acids in roots and shoots of *C. remota* and influences the diurnal changes of organic acids, plants were grown under aerobic and anaerobic conditions for two days. They were harvested just before the lights were turned off and just before the lights were turned on in the growth chamber, respectively. Tab. 1 shows the concentrations of the organic acids analysed.

The levels of citrate, malate and succinate were not influenced by hypoxia. Succinate could not be found in the roots. Accumulation of malate (CRAWFORD, TYLER 1969) and succinate (BOURNE, RANSON 1965) in flood-tolerant plants under anaerobic conditions led to the proposal of alternative pathways concerning these organic acids (DAVIES 1980). As there have not been observed any changes in the levels of malate and succinate, this species is not using the proposed pathways under hypoxia. After two days of anoxia *C. remota* accumulates shikimate and quinate in the shoot at night but decreases the concentration in the light drastically, while there are no changes observed in the root. Quinate is always found in higher concentrations than shikimate. Both acids are formed in the multibranches shikimate-pathway, which is important as a source of the aromatic aminoacids and several vitamin-like compounds (GILCHRIST, KOSUGE 1980). The shikimate-pathway starts with PEP, coming from the glycolysis, and D-erythrose-4-phosphate

Tab. 1: Effects of aerobic and anaerobic conditions on the content of organic acids ($\mu\text{mol/g}$ FW) in *C. remota* measured just before the lights were turned on and just before the lights were turned off in the growth chambers (\pm S.E., $n = 6$).

	Shoot		Root	
	Day	Night	Day	Night
Malate				
aerobic	2.32 \pm 0.20	1.83 \pm 0.15	0.75 \pm 0.06	0.53 \pm 0.05
anaerobic	2.47 \pm 0.20	1.72 \pm 0.20	1.72 \pm 0.20	0.73 \pm 0.05
Succinate				
aerobic	0.32 \pm 0.03	0.31 \pm 0.03	n.d.	n.d.
anaerobic	0.20 \pm 0.06	0.30 \pm 0.03	n.d.	n.d.
Citrate				
aerobic	2.38 \pm 0.14	3.24 \pm 0.12	0.40 \pm 0.06	0.49 \pm 0.05
anaerobic	2.00 \pm 0.10	3.51 \pm 0.12	0.51 \pm 0.07	0.43 \pm 0.06
Shikimate				
aerobic	0.50 \pm 0.06	0.43 \pm 0.05	0.09 \pm 0.02	0.08 \pm 0.01
anaerobic	0.24 \pm 0.04	0.47 \pm 0.07	0.08 \pm 0.01	0.12 \pm 0.05
Quinate				
aerobic	1.16 \pm 0.09	1.34 \pm 0.12	0.28 \pm 0.07	0.26 \pm 0.06
anaerobic	0.87 \pm 0.07	1.69 \pm 0.01	0.23 \pm 0.09	0.18 \pm 0.05

from the pentose phosphate cycle. Quinate is in equilibrium with dehydroshikimate, a precursor of shikimate, and occurs generally in higher concentrations than shikimate (YOSHIDA 1969). The accumulation of these acids indicates that this is an adaptation to the anaerobic root environment. The increase of shikimate under oxygen deficiency is only known from rhizomes of *Iris pseudacorus* (HENSHAW et al. 1962) and *Nuphar lutea* (TYLER, CRAWFORD 1970) and has been explained as a non-toxic alternative to ethanol production peculiar of rhizomatous species (TYLER, CRAWFORD 1970; DAVIES 1980). The data of this study show that shikimate and quinate accumulate under anaerobic conditions in the shoot of non-rhizomatous species, too. Root anaerobiosis influences e.g. growth (WIT 1978), hormone balance (JACKSON 1982) and photosynthetic capacity (TALBOT et al. 1987) of the shoot. Additionally the data presented in this study show that root anaerobiosis affects the shikimate-pathway in the shoot.

Literature

BIALYZYK J., LECHOWSKY Z., 1986: Diurnal changes in the malic acid concentration in *Phaseolus coccineus* L. *Pulvini. Pl. Cell Physiol.* 27: 981-987.

BOURNE D.T., RANSON S.L., 1965: Respiratory metabolism in detached rhododendron leaves. *Pl. Physiol* 40: 1178-1190.

CRAWFORD R.M.M., TYLER P.D., 1969: Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *J. Ecol.* 57: 235-243.

DAVIES D.D., 1980: Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: (Ed. DAVIES D.): *The biochemistry of plants.* London (Academic Press) 2: 581-611.

GILCHRIST D.G., KOSUGE T., 1980: Aromatic amino acid biosynthesis and its regulation. In: (Ed. DAVIES D.): *The biochemistry of plants.* London (Academic Press) 5: 507-531.

HENSHAW G.G., COULT D.A., BOULTER D., 1962: Organic acids of the rhizome of *Iris pseudacorus*. *Nature* 194: 579-580.

JACKSON M.B., 1982: Ethylene as a growth promoting hormone under flooded conditions. In: (Ed. WAREING P.F.): *Plant growth substances.* London (Academic Press): 291-301.

KOZLOWSKI T.T., 1984: Flooding and plant growth. London (Academic Press): 357.

PHILLIPS R.D., JENNINGS D.H., 1976: The estimation of plant organic acids by gasliquid chromatography. *New Phytol.* 77: 333-339.

- TALBOT R.J., ETHERINGTON J.R., BRYANT J.A., 1987: Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. XII. *New Phytol.* 105: 563-574.
- TYLER P.D., CRAWFORD R.M.M., 1970: The role of shikimic acid in waterlogged roots and rhizomes of *Iris pseudacorus*. *J. Exp. Bot.* 21: 677-682.
- WIT M.C.J. de, 1978: Morphology and function of roots and shoot growth of crop plants under oxygen deficiency. In: (Ed. HOOK D.D., CRAWFORD R.M.M.): *Plant life in anaerobic environments*. Michigan (Ann. Arbor. Sc. Publ.): 333-350.
- YOSHIDA S., 1969: Biosynthesis and conversion of aromatic amino acids in plants. *A. Rev. Pl. Physiol.* 20: 41-62.

Address

Dipl.-Biol. P.M. Moog
Prof. Dr. P. Janiesch
FB 7; Department of Biology Univ.
Postfach 2503
D-2900 Oldenburg

Response of an evergreen shrub, *Larrea tridentata* (Creosote bush), to water and nitrogen augmentation in the Sonoran Desert of California

M. Rasoul Sharifi, Philip W. Rundel, Ross A. Virginia,
and Wesley M. Jarrell

Synopsis

An *Larrea tridentata* wurden die jahreszeitliche Wuchsdynamik, der Wasserhaushalt sowie die $\delta^{13}\text{C}$ -Diskriminierung während 2 Jahren auf vier Varianten der Wasser- und N-Versorgung untersucht. Die Bewässerung steigerte deutlich die Blattproduktion; die Stickstoffdüngung hatte im ersten Jahr keinen merklichen Effekt, im zweiten erhöhte sie die Blattbildung auf den bewässerten Flächen. Die bessere Wasserversorgung spiegelte sich auf den bewässerten Arealen auch in weniger negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Werten wider. Auf den unbewässerten Flächen waren - im Vergleich zu den im Sommer produzierten Blättern - die im Frühjahr gebildeten Blätter durch stärker negative $\delta^{13}\text{C}$ -Werte gekennzeichnet, was auf eine höhere Effizienz der Wassernutzung im Sommer hindeutet.

Carbon stable isotopes, *Larrea tridentata*, quantitative phenology, resource manipulation.

1. Introduction

Creosote bush, *Larrea tridentata* (DC) Cov., an evergreen xerophytic member of the *Zygophyllaceae*, is one of the most abundant perennial plants in the Sonoran, Mojave and Chihuahuan Deserts of southwestern North America (BARBOUR 1969). Unpredictable and highly variable amounts of precipitation in the Sonoran Desert in California are limiting to primary productivity (NOY-MEIR 1973). Nitrogen is generally considered to be the second most important factor limiting growth in warm desert ecosystems (ETTERSHANK et al. 1978; WEST, SKUJINS 1978), and may play a major role in determining productivity under conditions of adequate water supplies. Few manipulation experiments have examined the role which varying nitrogen and water supplies play in determining the ecological versatility of *Larrea* (ETTERSHANK et al. 1978, CUNNINGHAM et al. 1979). The primary objective of this research was to assess the effect of additional water and nitrogen supply on the phenological development and on the water relations and water use efficiency of *Larrea tridentata*.

2. Materials and methods

The study site, at the Living Desert Reserve, is a sandy wash woodland community located near Palm Desert, California (116° 23' W, 33° 44' N; elevation 60 m; ZABRISKIE 1979). The climate is characterized by high summer temperatures (47°C) and sporadic rainfall (34 to 478 mm/a, average 149 mm/a). The experimental design included 3 treatments and a control. Twelve *Larrea* individuals (three per treatment) were randomly assigned to one of four treatments:

- I) No added water or nitrogen (control, C);
- II) Water alone (W);
- III) Nitrogen added to the soil (SN);
- IV) Both water and nitrogen added (W+SN).

Stable carbon isotope ratios in leaf tissue were determined and used to estimate seasonal water use efficiency (WUE), based on the model for C_3 photosynthesis discussed by FARQUHAR et al. (1982) and FARQUHAR & RICHARDS (1984). Analysis of variance using a multifactorial split plot design

and Tukey-test following procedures described by SNEDECOR & COCHRAN (1980) were used to determine significant differences between treatments.

3. Results

Irrigation resulted in higher predawn and midday shoot water potentials both years of the experiment. The minimum midday water potential of -4.5 MPa in the nonirrigated treatments was reached in June and July, compared with -3.8 to -4.0 MPa in the irrigated treatments (MEINZER et al. 1988). Climate monitoring indicated that 1985 was characterized by lower levels of precipitation which occurred later in the year compared with 1984.

The number of total leaves, shoot length and the number of fruits are represented as a percentage of the seasonal maximum of the three treatments and control in Fig. 1. Leaf production was significantly higher in the irrigated (W and W+SN) treatments than in the nonirrigated (C and SN) treatments in 1984 (Tab. 1). Addition of soil nitrogen alone caused no increase in vegetative growth rates in 1984, the first year of the experiment. In 1985, a drier year, there was only minimal growth during the spring and summer growth periods in the nonirrigated treatments, while the W and W+SN treatments resulted in significantly higher leaf and shoot growth rates. Water augmentation resulted in a lower production of fruits in both years. However, this difference did not reach statistical significance.

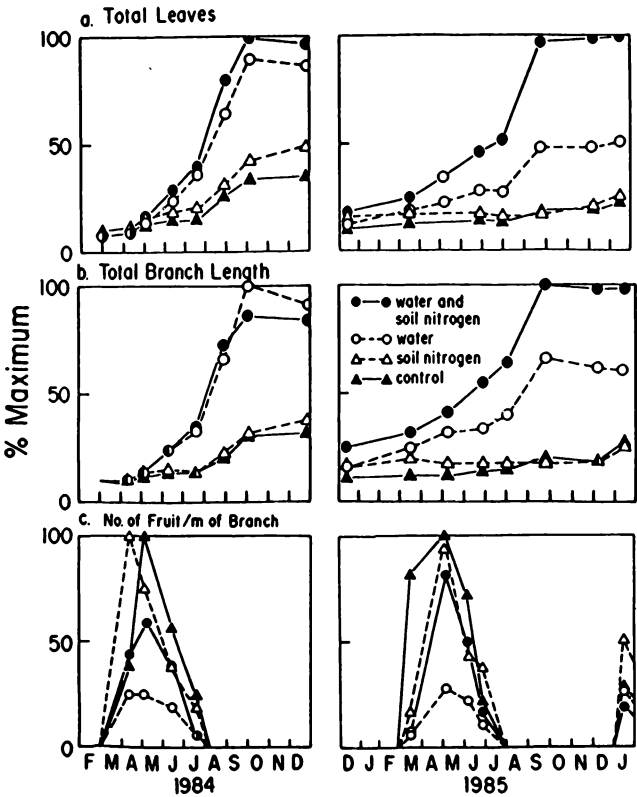


Fig. 1: Effect of water and nitrogen addition on total leaf numbers (a), total branch length (b), and total number of fruits/m of branch (c) in 1984 and 1985. Percent maximum of each treatment in each year is given. The initial rate of zero in April 1984 reflects the initiation of measurements on 3-1-84, rather than a measured value.

Tab. 1: F-values for main effects of treatments and interactions during 1984 and 1985.

Source of variation	Total branch length	Total number of leaves	Total number of fruits
W (water)	10.85*	22.81**	1.84
N (nitrogen)	0.00	1.39	0.09
Y (year)	5.42*	2.30	1.35
WxN	0.00	0.90	1.31
YxW	0.05	0.56	5.26
YxN	1.17	1.11	0.05
YxWxN	1.16	2.29	0.50

*P <0.05; **P <0.01

Tab. 2: Leaf nitrogen concentration (mg/g dry weight) in *Larrea tridentata*.

Treatment	August 1984	August 1985
C	12.77 ± 1.09	10.95 ± 1.86
SN	14.69 ± 2.48	11.46 ± 0.96
W	15.86 ± 0.91	11.17 ± 1.11
W + SN	16.50 ± 0.59	14.43 ± 1.14

Leaf nitrogen concentration (Tab. 2) was higher in the irrigated individuals than in the non-irrigated ones in the first year of the experiment. However, in the second year leaf nitrogen concentration in the W treatment fell to levels comparable to the nonirrigated individuals.

No significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ values (Tab. 3) between individuals receiving nitrogen supplementation and those without nitrogen supplementation were found. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ values were more negative in irrigated plants than in nonirrigated ones. In the C and SN treatments, spring leaves had more negative $\delta^{13}\text{C}$ values than summer leaves.

Tab. 3: Carbon isotope values ($^{\circ}\text{‰}$) for *Larrea tridentata* leaves at Living Desert Reserve.

	Spring growth	Summer growth
Nonirrigated (C+SN)	-24.45 ± 0.48	-23.50 ± 0.96
Irrigated (W and W+SN)	-25.76 ± 1.41	-26.41 ± 0.93

4. Discussion

While water availability was the major factor controlling phenological events and productivity in this study, nitrogen supply apparently played a limiting role in the irrigated treatments during the second study year. It is possible that nitrogen stored in the soil under the *Larrea* canopies was utilized by irrigated plants during a prolonged growth period in the first study year, resulting in no significant differences in growth characteristics between individuals in the W and W+SN treatments during that year. This may have resulted in soil nitrogen depletion under irrigated individuals which received no nitrogen supplementation (W), which manifested itself in the second year of the study. Release of nitrogen from 'fertile islands' under *Larrea* canopies has been described by ROMNEY et al. (1978), and CHARLEY & WEST (1975). Organic matter contents of 2% and greater in soils under canopies of desert plants have been reported by ROMNEY et al. (1973).

Our observation that *Larrea* is capable of undergoing a variable number of growth periods each year indicates that maximizing resource utilization by synchronization of growth activity with resource availability may be an important survival strategy for this species. $\delta^{13}\text{C}$ values were less negative in nonirrigated individuals and during drier seasons, reflecting higher water use efficiency under conditions of water stress. This may represent an important mechanism by which *Larrea* adjusts its physiological activity in response to environmental resource availability. STERNBERG et al. (1984) also found that $\delta^{13}\text{C}$ values were less negative in *Larrea tridentata* individuals growing at a warm site when compared to individuals growing at a cooler, moister site. Increased soil water availability increased the ratio of vegetative to reproductive growth. This is consistent with findings reported by CUNNINGHAM et al. (1979) and represents an additional mechanism of adapting growth patterns to environmental conditions. Our findings suggest that the success of this species in the desert environment is linked to a marked degree of physiologic flexibility which is probably genetically determined.

Literature

- BARBOUR M.G., 1969: Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 50: 679-685.
- CHARLEY J.L., WEST N.E., 1975: Plant-induced soil chemical patterns in some shrub-dominated semi-desert ecosystems of Utah. *J. Ecol.* 63: 945-963.
- CUNNINGHAM G.L., SYVERTSEN J.P., REYNOLDS J.F., WILLSON J.M., 1979: Some effects of soil-moisture availability on above-ground production and reproductive allocation in *Larrea tridentata* (DC) Cov. *Oecologia* 40: 113-123.
- ETTERS HANK G., ETTERS HANK J.A., BRYANT M., WHITFORD W.G., 1978: Effects of nitrogen fertilization on primary production in a Chihuahuan desert ecosystem. *J. arid Environ.* 1: 135-139.
- FARQUHAR G.D., O'LEARY M.H., BERRY J.A., 1982: On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Pl. Physiol.* 9: 121-137.
- FARQUHAR G.D., RICHARDS R.A., 1984: Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Pl. Physiol.* 11: 539-552.
- MEINZER F.C., SHARIFI M.R., NILSEN E.T., RUNDEL P.W., 1988: Effects of manipulation of water and nitrogen regime on the water relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Oecologia*.
- NOY-MEIR I., 1973: Desert ecosystems: environment and producers. *A. Rev. Ecol. Syst.*: 25-52.
- ROMNEY E.M., HALE V.Q., WALLACE A., LUNT O.R., CHILDRESS J.D., KAAZ H., ALEXANDER G.V., KINNEAR J.E., ACKERMAN T.L., 1973: Some characteristics of soil and perennial vegetation in northern Mojave Desert areas of the Nevada test site. U.S. Atomic Energy Comm. Rep. UCLA 12-916, Springfield, VA (Office of Information Service): 340 p.
- ROMNEY E.M., WALLACE A., HUNTER R.B., 1978: Plant response to nitrogen fertilization in the northern Mojave Desert and its relationship to water manipulation. In: (Ed. WEST N.E., SKUJINS J.): *Nitrogen in desert ecosystems*. Stroudsburg, PA (Dowden, Hutchinson & Ross): 232-253.
- SNEDECOR G.W., COCHRAN W.G., 1980: *Statistical methods*. 7th ed. Ames (Iowa State Univ. Press).
- STERNBERG L.O., DeNIRO M.J., TING I.P., 1984: Carbon, hydrogen, and oxygen isotope ratios of cellulose from plants having intermediary photosynthetic modes. *Pl. Physiol.* 74: 104-107.
- WEST N.E., SKUJINS J. (eds.), 1978: *Nitrogen in desert ecosystems*. Stroudsburg, PA (Dowden, Hutchinson & Ross): 307 p.
- ZABRISKIE J.G.F., 1979: *Plants of Deep Canyon*. Riverside, CA (Rubidoux Print.): 173 p.

Address

Dr. M.R. Sharifi
Laboratory of Biomedical and Environmental Sciences
900 Veteran Avenue
Los Angeles, California 90024
U.S.A.

Klassifizierung biologischer Varianzen im Elementhaushalt von Pflanzen

Bernd Markert

Synopsis

Difficulties in the quantitative determination of chemical elements in plants can be attributed to two possible reasons: the analytical and biological variances. Analytical variances are mainly due to insufficiencies in sample preparation, measurement or data evaluation. Biological variances often originate from diversity and complexity of living individuals, as well as from inadequate sampling procedures. In this article an attempt is made to divide the biological variances into 5 systematic levels: I. the plant species, II. the population, III. the herd, IV. the individual, and V. the plant compartment. With the species *Vaccinium vitis-idaea* (red whortleberry) we demonstrate that each of these systematic levels can be related to I. genetic variability, II. different climatic, edaphic and anthropogenic influences, III. microclimatic or microedaphic conditions, IV. age of plants (stage of development), exposure to environmental influences (light, wind, etc.), seasonal changes and V. transport and deposition of substances within the different plant compartments (organs, tissues, cells, organelles).

Biological variances, multi-element analysis, plants, representative sampling, *Vaccinium vitis-idaea*.

1. Einführung

Die Schwierigkeiten, die sich aus analytischer Sicht bei der Bestimmung von Elementkonzentrationen in Pflanzen zeigen (Probenaufbereitung, Messung und Datenauswertung), sind weitreichend bekannt (MERIAN 1984; SANSONI 1985; IRGOLIC, MARTELL 1985; MARKERT 1986). Weniger häufig werden Probleme beschrieben, die sich aus der heterogenen Verteilung der chemischen Elemente innerhalb der Pflanzen und Pflanzengesellschaften ergeben. Häufig wird bei der Interpretation und dem Vergleich mit Literaturdaten nicht berücksichtigt, daß es sich bei der quantitativen Erfassung der Elementkonzentrationen oft nur um eine 'Momentaufnahme' handelt, die die Quantität irgendeines Elementes, in irgendeiner Pflanze zu irgendeinem Zeitpunkt an irgendeinem Ort wiedergibt. Die Dynamik des pflanzlichen Organismus oder ganzer pflanzlicher Systeme findet nur in wenigen Projekten die entsprechende Berücksichtigung (DUVIGNEAUD, DENAYER-DE SMET 1973; ELLENBERG et al. 1986). Daraus ergibt sich die Forderung nach repräsentativen und standardisierten Probenahmeprogrammen, die die Dynamik pflanzlicher Systeme berücksichtigen, wenn Aussagen über und Vergleiche mit anderen Systemen in bezug auf die elementare Zusammensetzung gemacht werden sollen (LIETH, MARKERT 1985).

In der ökochemischen Analytik können Fehler durch unsachgemäße Entnahme von Umweltproben (Pflanze, Tier, Boden etc.) den eigentlichen, analytischen Fehler, der bei der Analyse im Labor auftritt, um mehrere Größenordnungen übertreffen (ALLEN et al. 1974; ERNST et al. 1974; SANSONI 1985; STOEPPLER, NÜRNBERG 1984; MÜLLER, WAGNER 1986; MARKERT 1987a.). Abb. 1 verdeutlicht dies am Beispiel der Mangankonzentration in den Blättern von *Vaccinium vitis-idaea* L.

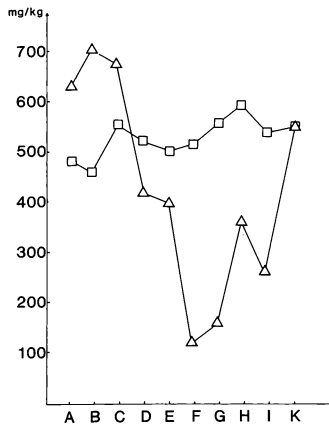


Abb. 1: Vergleich der analytischen (□) und biologischen Varianz (Δ) der Mangankonzentration in 10 Einzelpflanzen auf einer Fläche von 3 x 3 m² (Blätter von *Vaccinium vitis-idaea*).

2. Klassifizierung biologischer Varianzen

Im folgenden soll versucht werden, die biologischen Varianzen, wie sie bei Pflanzen auftreten, 5 Klassen zuzuordnen: I. der Pflanzenart, II. der Population, III. der Pflanzengruppe, IV. dem Individuum, V. der Kompartimentierung des Gesamtorganismus. Am Beispiel von *Vaccinium vitis-idaea* (Preiselbeere) sollen die auftretenden, biologischen Varianzen zurückgeführt werden auf I. genetische Variabilitäten, II. unterschiedliche klimatische, edaphische und anthropogene Einflüsse, III. mikroklimatische und mikroedaphische Bedingungen, IV. das Alter der Pflanze (Entwicklungszustand) sowie die Exposition an Umwelteinflüssen (Licht, Wind, etc.), saisonale Schwankungen und V. den Transport und die Verlagerung von Substanzen innerhalb der verschiedenen Pflanzenkompartimente (Pflanzenorgane, Gewebe, Zellen, Zellorganellen). In Tab. 1 sind die Ebenen, auf denen biologische Varianzen im Elementhaushalt zurückzuführen sind, und mögliche Gründe für das Auftreten dieser Varianzen in jeder Organisationsstufe dargestellt.

2.1 Biologische Varianzen der Elementkonzentrationen zwischen einzelnen Pflanzenarten

Alle Pflanzen zeichnen sich durch unterschiedliche Elementgehalte aus. BOWEN (1979) gibt für verschiedene Pflanzengruppen (Algen, Moose, Farne, Laub- und Nadelbäume) die jeweils auftretenden Konzentrationsbereiche für eine Vielzahl von chemischen Elementen wieder. In einer Untersuchung über den Mangangehalt von *Vaccinium vitis-idaea* (Preiselbeere) und *Pinus sylvestris* L. (Waldkiefer) in Deutschland, Österreich und Schweden (MARKERT 1986) stellte sich heraus, daß die Preiselbeere ständig höhere Mangangehalte (zwischen 716-1500 mg/kg Trockengewicht) als die Waldkiefer (zwischen 6-517 mg/kg Trockengewicht) aufwies. Ericaceen, zu denen auch die Preiselbeere gehört, akkumulieren bevorzugt Mangan (HENRICHFREISE 1973). Aus evolutiver Sicht ist anzunehmen, daß jede Pflanzenart ein spezifisches Elementmuster entwickelt hat, um sich ihrem Lebensraum optimal anzupassen (MARKERT, JAYASEKERA 1987).

2.2 Biologische Varianzen im Elementgehalt zwischen einzelnen Populationen

In der eben erwähnten Studie wurden außerdem die Mangangehalte der verschiedenen Preiselbeerpopulationen aus Deutschland und Schweden miteinander verglichen. Die

Tab. 1: Schema für die systematische Klassifizierung biologischer Varianzen auf unterschiedlichen biologischen Ebenen.
 Der Elementgehalt innerhalb des Pflanzenkörpers kann auf allen Stufen durch anthropogene Eingriffe beeinflusst werden.

BIOLOGISCHE EBENE	BEISPIEL	MÖGLICHE GRÜNDE
1. Art	<p style="text-align: center;">Gesamtes Pflanzenreich</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div style="text-align: center;"> <p>↙ ↘</p> <p>Pflanzenart A Pflanzenart B</p> <p>(<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) (<i>Pinus sylvestris</i>)</p> </div> </div>	Genetische Variabilität
2. Population	<p style="text-align: center;"><i>Vaccinium vitis-idaea</i></p> <div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div style="text-align: center;"> <p>↙ ↘</p> <p>Population I Population II</p> <p>(Nord-Schweden) (Deutschland)</p> </div> </div>	Unterschiedliche klimatische und edaphische Bedingungen, Genetische Variabilität
3. Gruppe	<p style="text-align: center;">Population II (Deutschland)</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div style="text-align: center;"> <p>↙ ↘</p> <p>Gruppe 1 Gruppe 2</p> <p>(Torfboden) (Podsolboden)</p> </div> </div>	Unterschiedliche edaphische und mikroklimatische Bedingungen, Genetische Variabilität
4. Individuum	<p style="text-align: center;">Gruppe 1</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div style="text-align: center;"> <p>↙ ↘</p> <p>Pflanze 1 Pflanze 2</p> </div> </div>	Unterschiedliche mikroklimatische und mikroedaphische Bedingungen, Entwicklungszustand (Alter) der Pflanze, Saisonale Schwankungen, Exposition, Genetische Variabilität
5. Kompartimentierung	<p style="text-align: center;">Pflanze 1</p> <p style="text-align: center;">↙</p> <p>Pflanzenorgan (Blatt, Sproß, Wurzel)</p> <p>Pflanzengewebe</p> <p>Pflanzenzelle</p> <p>Zellorganell</p>	Transport und Lokalisation von Substanzen innerhalb der Pflanzen-kompartimente

schwedischen Preiselbeerpopulationen enthielten durchweg mehr Mangan als die deutschen Preiselbeerpopulationen (durchschnittlich 1250 mg/kg Mn in den schwedischen Proben und 700 mg/kg Mn in den deutschen Proben). Gründe hierfür dürften insbesondere in den unterschiedlichen klimatischen, edaphischen und anthropogenen Bedingungen, durch die jede geographische Breite geprägt ist, zu suchen sein.

2.3 Biologische Varianzen im Elementgehalt zwischen den einzelnen Gruppen der gleichen Art

Abb. 2 gibt die Kupfer- und Strontiumkonzentrationen von 6 verschiedenen Gruppen von *Vaccinium vitis-idaea* in einem Waldökosystem (Grasmoor bei Osnabrück) wieder. Die

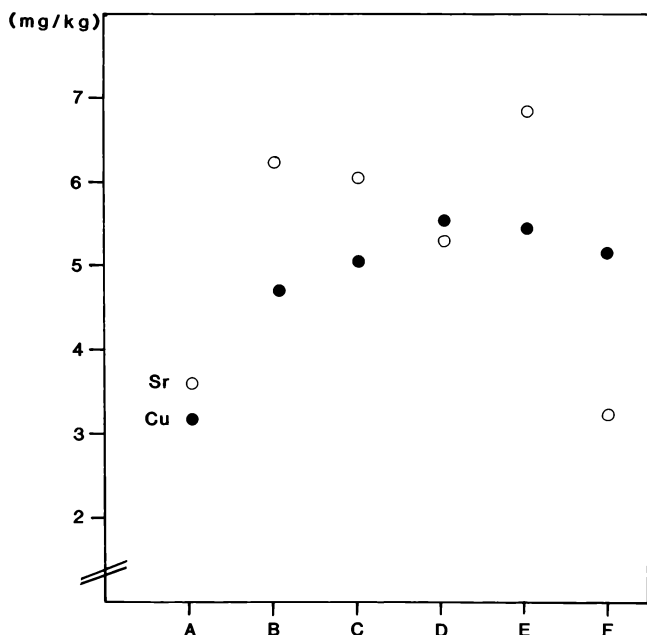


Abb. 2: Biologische Varianzen der Kupfer- und Strontiumgehalte in repräsentativen Proben von 6 verschiedenen Gruppen von *Vaccinium vitis-idaea* (Blätter, 200 g Trockengewicht je Gruppe).

Alle Gruppen stammen aus dem Naturschutzgebiet Grasmoor bei Osnabrück. Die Gruppen A, D, E und F wuchsen auf Podsol, B auf Moor und C auf Gleyboden.

Unterschiede in den 6 repräsentativen Proben dürften wesentlich auf die verschiedenen Böden (Podsol, Gley und Torf), auf denen die 6 Gruppen wuchsen, zurückzuführen sein.

2.4 Biologische Varianzen im Elementgehalt von Einzelpflanzen der gleichen Art

Die Unterschiede im Elementhaushalt zwischen einzelnen Populationen bzw. Gruppen können durch unterschiedliche klimatische, edaphische und atmosphärische Einflüsse erklärt werden. Innerhalb einer Gruppe sollten diese Bedingungen aber weitgehend konstant sein. Trotz dieser Voraussetzung zeigen die Einzelpflanzen starke individuelle Schwankungen im Elementgehalt, was in Abb. 1 bereits am Beispiel von Preiselbeeren, die auf einer Fläche von $3 \times 3 \text{ m}^2$ wuchsen, dargestellt wurde. Es ist auffällig, daß in unserem Beispiel die biologische Varianz wesentlich größer ist als die analytische Varianz. Gründe für das Auftreten individueller Schwankungen im Elementhaushalt von Einzelpflanzen dürften neben mikroklimatischen, mikroedaphischen und genetischen Unterschieden der Entwicklungszustand (das Alter) der Pflanzen und die Exposition der Einzelpflanzen hinsichtlich verschiedener Umweltparameter sein.

Der Entwicklungszustand der Pflanze hat wesentlichen Einfluß auf die Elementzusammensetzung des Pflanzenkörpers (ADRIANO 1986; KABATA-PENDIAS, PENDIAS 1984; ERNST et al. 1974). ERNST et al. (1974) konnten zeigen, daß Blattknospen von *Vaccinium vitis-idaea* 910 mg/kg Mn, einjährige Blätter 1850 mg/kg Mn und zweijährige Blätter 2320 mg/kg Mn enthalten. In dieser Untersuchung nimmt der Mangengehalt mit dem Alter der Pflanze zu. Saisonale Varianzen im Elementhaushalt einzelner Pflanzen (-organe)

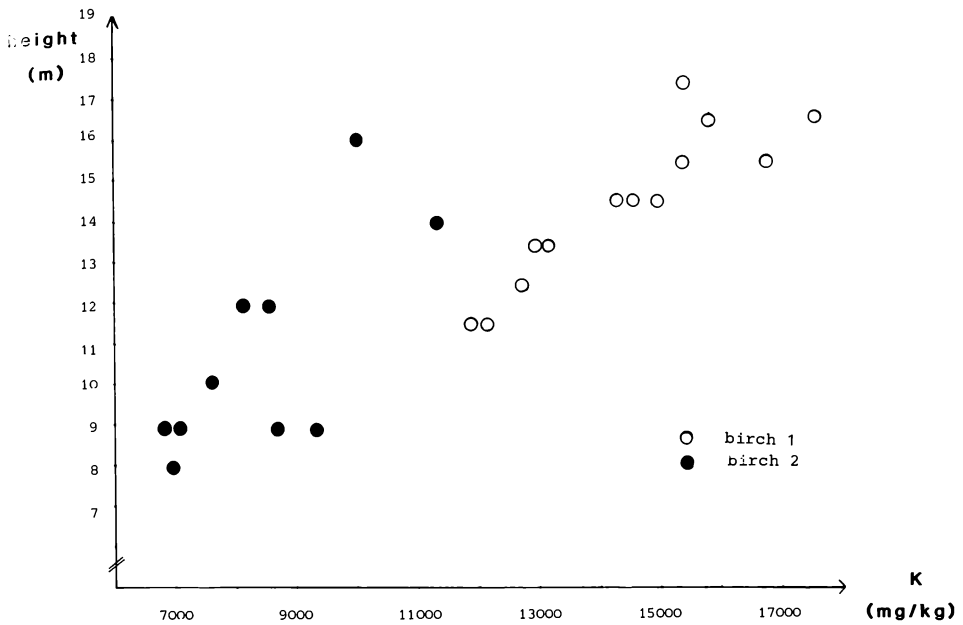


Abb. 3: Kaliumgehalt in Abhängigkeit von der Baumhöhe in Blättern von *Betula alba*.
Daten in mg/kg Trockengewicht.

sind in einer Vielzahl von Arbeiten beschrieben worden (s. etwa ELLENBERG et al., 1986), so daß an dieser Stelle nicht weiter darauf eingegangen werden soll. Häufig wirkt sich auch die Exposition eines Pflanzenorgans zu einem Umweltfaktor auf die elementare Zusammensetzung aus. Abb. 3 zeigt die Zunahme der Kaliumkonzentration von *Betula alba* L. in Abhängigkeit von der Höhe des Baumes.

2.5 Individuelle Unterschiede in der Elementverteilung im Pflanzenkörper auf Grund der Kompartimentierung der Pflanze

Auf Grund der Kompartimentierung des Pflanzenkörpers in Wurzel, Sproß und Blatt ergeben sich verschiedene Elementverteilungsmuster. ERNST et al. (1974) fanden in den Blättern von *Vaccinium vitis-idaea* die höchsten Mangangehalte (1693 mg/kg), im Sproß 710 mg/kg und in den Wurzeln 480 mg/kg. Häufig sind in stoffwechselphysiologisch aktiven Pflanzenorganen höhere Elementkonzentrationen als beispielsweise in verholzten Pflanzenteilen (ALLEN et al. 1974). Allerdings ist die Gesamtmasse 'toter' organischer Substanz sehr groß, so daß hier relativ zum Gesamtgehalt in der stoffwechselphysiologisch aktiven Biomasse hohe Elementgehalte gespeichert werden können.

Eine Vielzahl von Arbeiten beschäftigte sich mit der Verteilung einzelner Elemente auf zellulärer Ebene, wobei im wesentlichen physiologisch aktive Elemente wie K, Ca und Mg betrachtet wurden. Aber auch Untersuchungen an anderen Elementen führten zu interessanten Ergebnissen. So konnte beispielsweise HENRICHFREISE (1973) zeigen, daß etwa 80-90 % des Gesamtblattmangangehaltes in der Zellwand bzw. in der Vakuole der Zellen lokalisiert sind. Nur ungefähr 3-5 % des Blattmangans finden sich in den Chloroplasten bzw. Mitochondrien, obwohl Mangan in der Lichtreaktion der Photosynthese wesentlicher Bestandteil des Enzymsystems während der Photolyse des Wassers ist.

3. Zusammenfassung

Die vorliegende Zusammenstellung hat gezeigt, daß das Problem der Repräsentativität von pflanzlichen Proben vielschichtiger ist, als allgemein angenommen wird. In Arbeiten, die sich mit der elementaren stofflichen Zusammensetzung von Ökosystemen beschäftigen, sollten die oben aufgeführten Punkte mehr Berücksichtigung finden, wie dies in den IBP- und MAB-Projekten teilweise bereits geschehen ist.

Danksagung: Ich danke dem Gesamtverband der deutschen Steinkohle in Essen für die finanzielle Förderung der laufenden Arbeiten.

Literatur

- ADRIANO D.C., 1986: Trace elements in the terrestrial environment. Berlin/New York (Springer): 533 p.
- ALLEN S.E., GRIMSHAW H.M., PARKINSON J.A., QUARMBY C., 1974: Chemical analysis of ecological materials. Oxford/London/Edinburgh/Melbourne (Blackwell): 556 p.
- BOWEN H.J.M., 1979: Environmental chemistry of the elements. London/New York (Academic Press): 333 p.
- DUVIGNEAUD P., DENAYER-DE SMET S., 1973: Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. Ecol. stud. 1: 199-225.
- ELLENBERG H., MAYER R., SCHAUERMANN J., 1986: Ökosystemforschung, Ergebnisse des Solingprojektes. Stuttgart (Ulmer): 506 S.
- ERNST W., MATHYS W., SALASKE J., JANIESCH P., 1974: Aspekte von Schwermetallbelastungen in Westfalen. Abh. Landesmus. Naturk., Münster 2: 3-31.
- HENRICHFREISE A., 1973: Manganhaushalt von Ericaceen. Staatsexamensarb. Univ. Münster: 79 S.
- KABATA-PENDIAS A., PENDIAS H., 1984: Trace elements in soils and plants. Boca Raton - Florida (CRC).
- IRGOLIC K.J., MARTELL A.E., 1985: Environmental inorganic chemistry. Weinheim (Verlag Chemie): 654 p.
- LIETH H., MARKERT B., 1985: Concentration cadasters of chemical elements in contrasting ecosystems. Naturwiss. 72: 322-324.
- MARKERT B., 1986: Aufstellung von Element-Konzentrations-Katastern in unterschiedlichen Pflanzenarten und Bodentypen in Deutschland, Österreich und Schweden. In: (Ed. STOEPLER M., DÜRBECK H.W.): Beiträge zur Umweltprobenbank. Jül. Spez. 360: 166 S.
- MARKERT B., 1987a.: Der Vergleich von analytischer und biologischer Varianz bei der Elementanalytik von Fe, Cu, Pb und Zn mit Hilfe der AAS in pflanzlichen Matrices. In: (Ed. WELZ B.): Atom-spektrometrische Spurenelementanalytik 4: 385-392.
- MARKERT B., 1987b.: The pattern of distribution of lanthanide elements in soils and plants. Phytochem. 26 (12): 3167-3170.
- MARKERT B., JAYASEKERA R., 1987: Elemental composition of different plant species. Journ. Pl. Nutr. 10 (7): 783-794.
- MERIAN E., 1984: Metalle in der Umwelt, Verteilung, Analytik und biologische Relevanz. Weinheim (Verlag Chemie): 722 S.
- MÜLLER P., WAGNER G., 1986: Probenahme und genetische Vergleichbarkeit (Probendefinition) von repräsentativen Umweltproben im Rahmen des Umweltprobenbank-Pilotprojektes. BMFT-Forschungsber. T 86-040: 115 S.
- SANSONI B., 1985 (Ed.): Instrumentelle Multielementanalyse. Weinheim (Verlag Chemie): 782 S.
- STOEPLER M., NÜRNBERG H.W., 1984: Analytik von Metallen und ihren Verbindungen. In: (Ed. MERIAN, E., 1984): Metalle in der Umwelt, Verteilung, Analytik und biologische Relevanz, Weinheim (Verlag Chemie) : 722 S.

Adresse

Dr. Bernd Markert
Arbeitsgruppe Systemforschung Univ.
Postfach 4469
D-4500 Osnabrück.

Veränderungen der interspezifischen Konkurrenz von Pflanzen unterschiedlicher Schadstofftoleranz unter Schadstoffbelastung

Udo Hertstein und Hans-Jürgen Jäger

Synopsis

In order to elucidate causal interrelationships of pollutant effects at increasing levels of biological organization, e.g. populations or plant communities, two model experiments were performed with grass species differing markedly in their pollutant tolerance/sensitivity, growth rate and competitive ability. An investigation of the establishment and biological performance of purely and mixed sown metal-tolerant red fescue (*Festuca rubra* L. cv. MERLIN) and non-tolerant ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam. cv. LEMA) in increasingly metal-contaminated soils focussed on the relative importance of interspecific competition and genotypic variability within and between species and the responses of mixed swards under high selection pressure. Effects of SO₂-fumigation on interference between ryegrass as a strong competitor and less SO₂-sensitive species and the red fescue cultivar ENSYLVA were investigated in a second experiment. In both experiments no significant competitive effects of red fescue on ryegrass were found. The response of ryegrass plants in monoculture to a given pollutant did not differ from that in mixture. In contrast, highly significant interactive effects of pollutant exposure and competition on red fescue plants occurred, which were mainly due to a reduced vigour of ryegrass in the polluted mixed stands.

Competition, *Festuca rubra*, grasses, heavy metals, *Lolium multiflorum*, metal tolerance, sulfur dioxide.

1. Einführung

Während inzwischen relativ detaillierte Kenntnisse über stoffwechsel- und ökophysiologische Wirkungen von Schwermetallen und Schadgasen auf Pflanzen vorliegen, gibt es noch erhebliche Wissensdefizite über Wirkmechanismen auf der Ebene von Pflanzengemeinschaften (GUDERIAN, KÜPPERS 1980). Die Reaktion einer Pflanze in einer Pflanzengemeinschaft auf einen einwirkenden Schadstoff ergibt sich nicht nur aus ihrem individuellen Toleranzvermögen zum Zeitpunkt der Einwirkung, sondern auch aus der relativen Sensitivität/Toleranz von Konkurrenten der gleichen bzw. einer anderen Art und den damit veränderten biotischen Interferenzen im Bestand. Eine Kausalanalyse primärer physiologischer und sekundärer, d.h. durch Veränderungen der Konkurrenzbedingungen im Bestand verursachter Schadstoffwirkungen in Pflanzengemeinschaften wird durch vergleichende Untersuchungen unbelasteter bzw. belasteter Mono- und Mischkulturen möglich (z.B. CORNELIUS, MARKAN 1984, KÜPPERS 1984) und war Gegenstand zweier Modellversuche mit Gräsern unterschiedlicher Schadstofftoleranz und Konkurrenzkraft.

Im ersten Versuch wurde die Entwicklung von Rein- und Mischsaaten der Zn-/Pb-/Cd-toleranten *Festuca rubra*-Sorte MERLIN (vgl. HERTSTEIN, JÄGER 1986) sowie der unter optimalen Bedingungen ausgesprochen konkurrenzstarken, jedoch schwermetallsensitiven Futterpflanze *Lolium multiflorum* (Sorte LEMA) auf zunehmend schwermetallkontaminiertem Boden verglichen. Darüber hinaus wurde der Einfluß einer SO₂-Begasung auf die Interferenz von *L. multiflorum* - hier als konkurrenzüberlegene und weniger SO₂-empfindliche Art - und der *F. rubra*-Sorte ENSYLVA in einem nach dem Replacement-Schema von WIT (1960) angelegten Experiment untersucht.

2. Material und Methoden

Im ersten Versuch wurde Saatgut von *F. rubra* cv. MERLIN und *L. multiflorum* cv. LEMA in jeweils 4facher Wiederholung pro Behandlung als Reinsaat (ca. 120 Samen/Gefäß) und als Saatmischung (120 + 120 Samen/Gefäß) in Pflanzgefäße (h = 16 cm, d = 20 cm) ausgesät, die mit einem zunehmend schwermetallkontaminierten Einheitserde/Sand-Gemisch gefüllt waren (Tab. 1) und über einen Zeitraum von 77 Tagen im Gewächshaus kultiviert. Die hier eingesetzten Schwermetallkonzentrationen und -kombinationen können in vergleichbarer Größenordnung in Oberböden im Nahbereich von Zn-Hütten gefunden werden (ERNST 1974). Das Untersuchungsprogramm umfaßte Bestimmungen der Keimrate (20. Tag nach Aussaat), der Viabilität, der bei 4 sukzessiven Schnitten geernteten oberirdischen Biomasse (23., 41., 58. und 77. Tag nach Aussaat; Schnitthöhe 35 mm) sowie des Zn-, Cd-, Pb- und Cu- Gehaltes im Pflanzenmaterial. Die Schwermetallgehalte wurden mittels AAS bestimmt. Im zweiten Experiment wurden Samen von *L. multiflorum* cv. LEMA und *F. rubra* cv. ENSYLVA in 6-8-facher Wiederholung pro Variante nach einem definierten Saatschema mit 10 Positionen pro Gefäß in einheitserdegefüllte Pflanzgefäße ausgelegt (5 Samen/Position; Mischsaat: je 5 Positionen/Art) und zunächst im Gewächshaus kultiviert. 2 Wochen nach der Aussaat wurden die Keimlinge auf eine Individuendichte von 3 pro Position pikiert und auf eine Höhe von 35 mm zurückgeschnitten (1. Schnitt). Zur anschließenden SO₂-Begasung standen 4 Plexiglasbegasungsküvetten innerhalb einer begehbaren Klimakammer zur Verfügung (Klimabedingungen: Licht-/Dunkelperiode 12/12 h, Temperatur 21/15 °C, rF 70/75 %, PhAR ca. 150 µE/m²s in Bestandeshöhe). Die in der Abluft der Küvetten mit zudosiertem SO₂ gemessene Begasungskonzentration lag bei einem ca. 3fachen Luftwechsel/min zwischen 390 (18.-29. Tag nach Aussaat) und 480 µg SO₂/m³ (30.-33., 35.-43. Tag) und somit in der Größenordnung des Kurzzeitimmissionsgrenzwertes der TA Luft (IW 2-Wert: 400 µg/m³). Untersucht wurden die Produktion oberirdischer Biomasse über 3 Schnitte (14., 29., 43. Tag nach Aussaat), der S-Gehalt im geernteten Pflanzenmaterial und der Bestockungsgrad (nur nach dem 3. Aufwuchs). Die S-Gehalte wurden an einem LECO SC 132 S-Analysator ermittelt.

Tab. 1: Schwermetallgehalte der in Versuch 1 als Substrat eingesetzten schwermetall-oxid-kontaminierten Einheitserde.
(Angaben in mg/kg TG).

Behandlung	Zn	Pb	Cu	Cd
SM 0 (= Kontrollserie)	56	14	25	0.35
SM 1	2587	484	122	6.9
SM 2	6046	1163	235	11.3
SM 3	17558	2297	227	10.4

3. Ergebnisse

3.1 Wirkung steigender Schwermetallgehalte des Bodens auf *F. rubra* MERLIN und *L. multiflorum* LEMA

Der Keimungsverlauf und die Keimrate beider Arten unterschieden sich bereits deutlich. *L. multiflorum* begann ca. 2-3 Tage früher zu keimen und wies eine im Mittel aller Versuchsvarianten signifikant höhere Keimrate als *F. rubra* MERLIN auf (72 bzw. 49%). Andererseits wurde die Keimrate von *F. rubra* MERLIN weder in Rein- noch in Mischsaat durch Schwermetalle im Boden signifikant beeinflusst, während die Behandlung SM 3 bei *L. multiflorum* zu einer im Vergleich zur Kontrollserie (SM 0) um 23% verringerten Keimfähigkeit führte. Die weitere Entwicklung der Reinsaatn zeigte die art- bzw. sortenspezifischen Toleranzunterschiede gegenüber Schwermetallen im Boden beispielhaft auf. Mit zunehmender Schwermetallbelastung des Bodens und fortschreitender Untersuchungsdauer war bei *L.*

multiflorum ein höherer Anteil sichtbar geschädigter Individuen (Chlorosen, Nekrosen, abgestorbene Pflanzen) und eine stärkere Beeinträchtigung der Ertragsbildung zu verzeichnen als bei der toleranten *F. rubra*-Sorte (Abb. 1). Dennoch wirkte sich in Reinsaat auch bei *F. rubra* MERLIN schon die Behandlung SM 1 längerfristig ertragsmindernd aus. Vergleicht man die Entwicklung der Gefäß- und Individualerträge von *L. multiflorum* in Mischsaat mit derjenigen in Reinsaat (Abb. 1, 2), so ergeben sich keine signifikanten Unterschiede: Ein Einfluß von *F. rubra* MERLIN auf *L. multiflorum* kann nicht festgestellt werden.

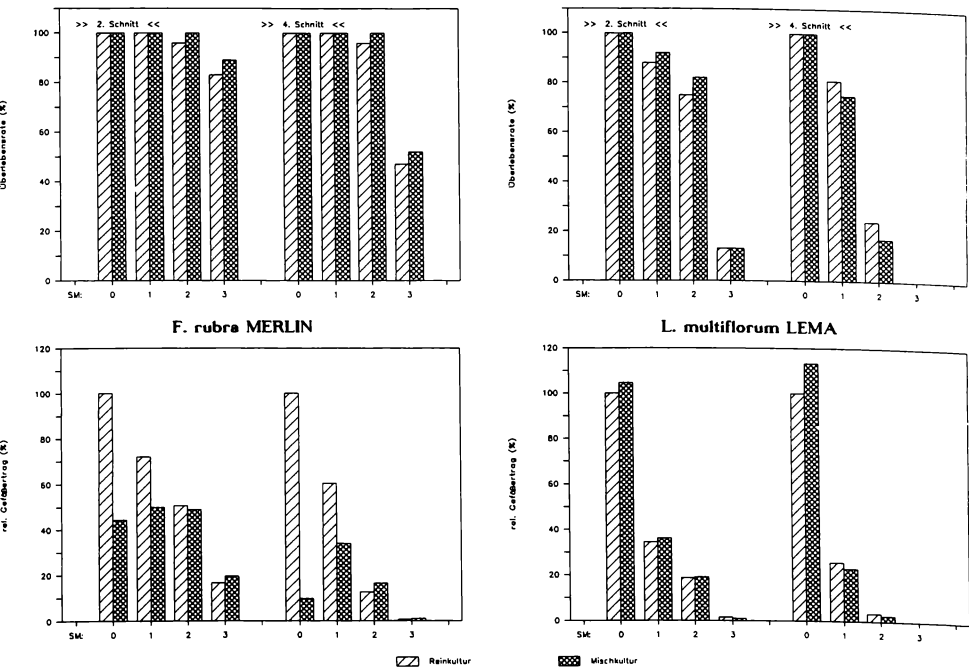


Abb. 1: Überlebensrate (in % der Gekeimten) und relativer Gefäßertrag (in % des Ertrages der Reinsaat, Behandlung SM 0) von *F. rubra* MERLIN und *L. multiflorum* LEMA in Rein- und Mischsaat auf schwermetallkontaminierten Böden.

Dagegen waren ausgeprägte (antagonistische) Wechselwirkungen der Faktoren 'Schwermetalle im Boden' und 'Konkurrenz mit *L. multiflorum*' bei *F. rubra* MERLIN zu verzeichnen (Abb. 1, 2). Bezogen auf den Ertrag in Reinsaat auf schwermetallfreiem Substrat wirkte sich allein die Gegenwart des konkurrenzstarken *L. multiflorum* fast ebenso ertragsmindernd aus, wie die Behandlungsstufe SM 2 auf die Reinsaat. Erst durch die bei höherer Schwermetallbelastung des Bodens zunehmende Mortalität und Wachstumshemmung von *L. multiflorum* und damit abnehmenden Konkurrenzdruck erreichten *F. rubra*-Pflanzen in der Mischsaat ein Ertragsoptimum, wie in Abb. 2 besonders deutlich wird. Es ist festzuhalten, daß im vorliegenden Fall eine steigende Schwermetallbelastung des Bodens nicht nur zu veränderten abiotischen, sondern auch zu Veränderungen der biotischen Existenzbedingungen für verschiedene im Mischbestand vorhandene Genotypen (Individuen, Populationen, Arten) führte. Wenn die abiotischen Bedingungen infolge einer Schadstoffbelastung auf eine wachsende Zahl sensibler bzw. weniger toleranter Pflanzen limitierend wirken, können sich die biotischen Existenzbedingungen für die verbleibenden toleranten Individuen durch den Ausfall von Konkurrenten verbessern (ERNST 1986). Die Schwer-

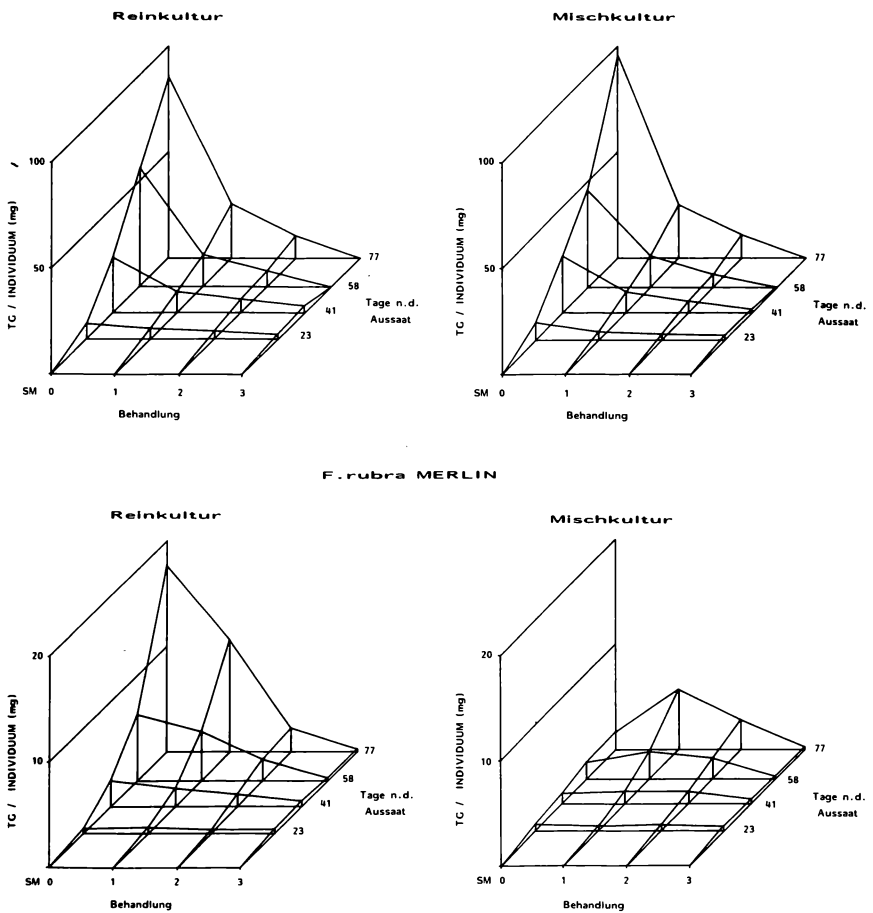


Abb. 2: Entwicklung der mittleren individuellen Erträge in Rein- und Mischbeständen unter Schwermetallbelastung.

metallgehalte in den Blättern von *L. multiflorum* waren in Rein- und Mischsaat fast identisch und wurden auch bei *F. rubra* MERLIN durch interspezifische Konkurrenz -im Gegensatz zum Ertrag- erstaunlich wenig beeinflusst, während durchaus beachtliche artspezifische Differenzen der Schwermetallakkumulation zu verzeichnen waren (Abb.3).

3.2 Wirkung einer SO₂-Begasung auf die Interferenz von *L. multiflorum* LEMA und *F. rubra* ENSYLVA

Im Reinbestand reagierte *F. rubra* ENSYLVA wesentlich empfindlicher als *L. multiflorum* auf die Begasung mit SO₂ (Abb. 4). Jeweils bezogen auf die unbegaste Reinkultur war bei *F. rubra* ENSYLVA im 3. Schnitt eine 53 %ige Ertragsminderung und ein um 39% geringerer Bestockungsgrad zu verzeichnen, während bei begastem *L. multiflorum*-Pflanzen lediglich eine um 16 bzw. 19 % geringere oberirdische Biomasse bzw. Bestockung ermittelt wurde.

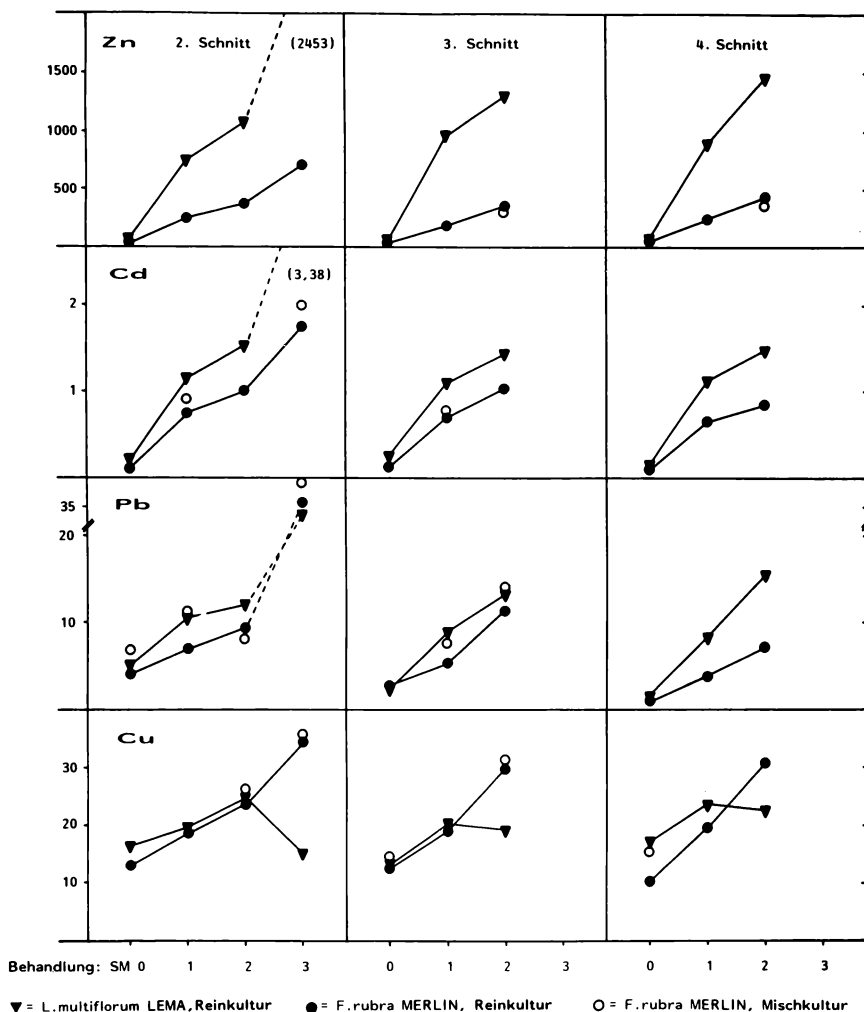


Abb. 3: Entwicklung der Elementgehalte in der geernteten Biomasse von *F. rubra* MERLIN und *L. multiflorum* (Angaben in $\mu\text{g/g}$ TG).

So konnte angenommen werden, daß sich im Mischbestand beide Faktoren - SO_2 -Begasung und Konkurrenzsituation - in ihrer Wirkung auf den SO_2 -empfindlicheren und konkurrenzunterlegenen Partner *F. rubra* ENSYLVA mit zunehmender Untersuchungsdauer ergänzen oder gar verstärken würden. Obwohl gegen Versuchsende eine entsprechende Abstufung der mittleren Biomasseproduktion und Bestockung bei den *F. rubra*-Pflanzen festgestellt werden konnte (Abb. 4: Reinkultur-unbegast > Reinkultur-begast > Mischkultur-unbegast > Mischkultur-begast), war allein die Konkurrenzwirkung von *L. multiflorum* größer als die alleinige SO_2 -Wirkung und unterschied sich nicht signifikant vom Kombinationseffekt von Begasung und Konkurrenz. Die SO_2 -Begasung hatte somit bei *F. rubra*-Pflanzen im Mischbestand mit *L. multiflorum* keinen signifikanten Effekt auf Ertrag und Bestockung.

Bei *L. multiflorum* waren in Rein- wie in Mischkultur vergleichbare SO_2 -Wirkungen auf Wachstum und Ertrag zu verzeichnen. Aus einer -wenn auch geringen- Vitalitätsminderung der dominanten Art resultierte jedoch eine verringerte Hemmwirkung von dieser auf

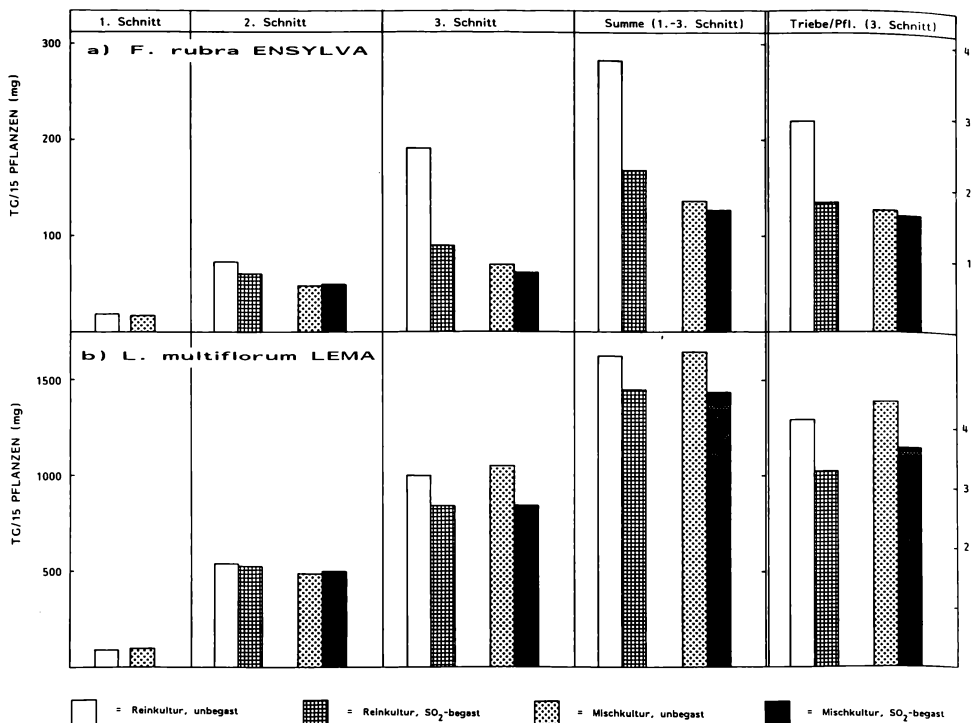


Abb. 4: Einfluß von SO₂ und Konkurrenz auf die Entwicklung der oberirdischen Biomasseproduktion und Bestockung von *F. rubra* ENSYLVA und *L. multiflorum*.

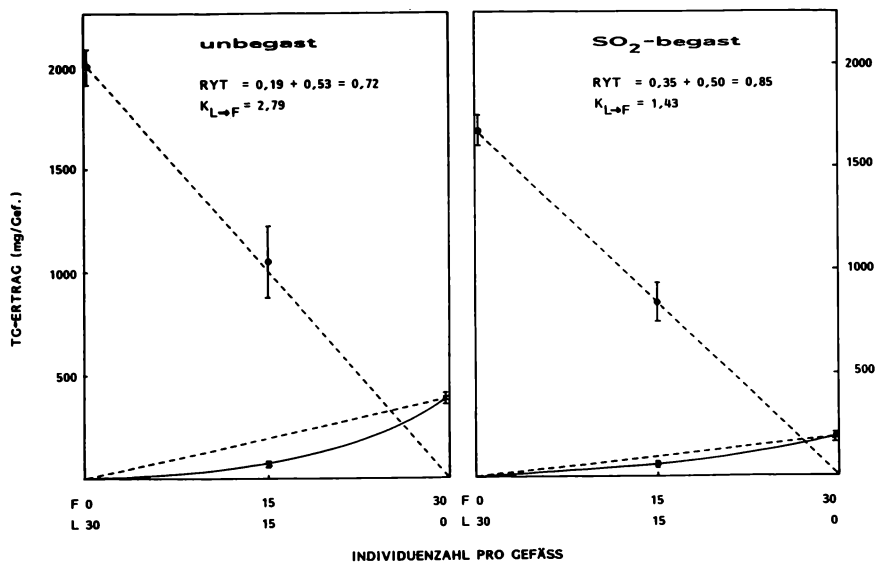


Abb. 5: Replacement-Diagramm nach WIT (1960) von unbegasteten und SO₂-begasteten Rein- und Mischkulturen von *F. rubra* ENSYLVA und *L. multiflorum* LEMA (3. Schnitt).

die unterlegene Art und ein verschärfter interspezifischer Wettbewerb, was durch den kleineren Verdrängungsfaktor (K) von *L. multiflorum* gegenüber *F. rubra* und die Annäherung des relativen Gesamtertrages (RYT) an den Wert 1.0 unter SO₂-Belastung zum Ausdruck kommt (Abb. 5; zur Berechnung und Interpretation der Parameter RYT und K sei auf die Arbeiten von WIT 1960, BERGH 1980 und BAEUMER et al. 1983 verwiesen).

Die vielfach als Wirkungskriterium für eine SO₂-Einwirkung herangezogenen Schwefelgehalte in den oberirdischen Pflanzenteilen (WEIGEL, JÄGER 1985) wurden bei *L. multiflorum* durch SO₂ und Konkurrenz in signifikanter Wechselwirkung beeinflusst, bei *F. rubra* konnte dagegen nur ein signifikanter SO₂-Effekt festgestellt werden (Tab. 2). Die formal antagonistische Wechselwirkung von SO₂ und Konkurrenz auf den Ertrag der SO₂-empfindlicheren und konkurrenzunterlegenen *F. rubra*-Sorte kann demnach so interpretiert werden, daß (unter den vorliegenden Bedingungen eines relativ kurzen Untersuchungszeitraumes und der gegebenen SO₂-Dosis) negative Effekte des in die Blätter aufgenommenen SO₂ durch positive Effekte verbesserter Wachstumsbedingungen infolge geringerer Produktivität der dominanten Art fast völlig kompensiert wurden.

Tab. 2: Schwefelkonzentration (µg/g TG) in der geernteten Blattmasse von *Festuca rubra* ENSYLVA und *Lolium multiflorum* LEMA; 3. Schnitt.

Art	Kontrollserie		begast		Signifikanz ¹⁾		
	Reinkultur	Mischkultur	Reinkultur	Mischkultur	Faktor A	Faktor B	Interaktion AxB
<i>F. rubra</i> ENSYLVA	2984	2792	5258	5061	***		
<i>L. multiflorum</i> LEMA	2962	2902	4954	5270	***		*

¹⁾ 2faktorielle Varianzanalyse: Faktor A = SO₂; Faktor B = Konkurrenz;
 Signifikanzniveau: * p < 5 % *** p < 0.1%.

4. Zusammenfassende Bewertung

In beiden hier dargestellten Versuchen konnte gezeigt werden, daß sich eine Schwermetallbelastung des Bodens bzw. eine SO₂-Begasung auf *L. multiflorum* als schnellwüchsige und damit gegenüber *F. rubra* rasch Wettbewerbsvorteile erlangende und dominante Art im Mischbestand in nahezu gleicher Weise auswirkte wie in Monokultur. Dagegen wurde die Reaktion von *F. rubra*-Pflanzen auf einen einwirkenden Schadstoff in erheblichem Maße von den im Bestand herrschenden Wettbewerbsbedingungen und deren schadstoffbedingter Veränderung beeinflusst. Die relative Förderung von *F. rubra* als schadstofftolerantem Partner (3.1) zeigte ebenso wie dessen relative Begünstigung als sensitivem (3.2) im schadstoffbelasteten Mischbestand mit *L. multiflorum* die Bedeutung sekundärer Wirkungen von niedrigen bis mittleren Schadstoffbelastungen in Pflanzengemeinschaften auf. Unter hoher bzw. extremer Schadstoffbelastung war dagegen allein das selektive Adaptationspotential, d.h. die Frequenz toleranter Individuen in den Ausgangspopulationen der Arten, für die qualitative Artenzusammensetzung entscheidend (3.1).

Literatur

BAEUMER K., BÖTTGER W., RAUBER R., 1983: Methodische Ansätze zur Erforschung des Konkurrenzverhaltens der gemeinen Quecke (*Agropyron repens* (L.) P.B.) in Getreidebeständen. Verh. Ges. Ökol. 11: 27-34.

- BERGH J.P. van den, 1980: Interactions between plants and population dynamics. Verh. Ges. Ökol. 9: 155-163.
- CORNELIUS R., MARKAN K., 1984: Interferenz von *Urtica urens* L. und *Chenopodium album* L. unter Ozoneinfluß. Angew. Bot. 58: 196-206.
- ERNST W.H.O., 1974: Schwermetallvegetation der Erde. Stuttgart (Fischer).
- ERNST W.H.O., 1986: Longterm pollution and selection. Proc. 2nd Int. Conf. Environ. Contamination, (Amsterdam Sept. 1986): 10-15.
- GUDERIAN R., KÜPPERS K., 1980: Responses of plant communities to air pollution. Proc. Symp. 'Effects of air pollutants on mediterranean and temperate forest ecosystems' (Pacific Southwest Forest and Range Exp. Station Berkeley June 22-27) Gen. Techn. Rep. PSW-43: 187-199.
- HERTSTEIN U., JÄGER H.-J., 1986: Tolerances of different populations of three grass species to cadmium and other metals. Env. Exp. Bot. 26: 309-319.
- KÜPPERS K., 1984: Wirkungen von Äthen auf Modellpflanzengemeinschaften. Verh. Ges. Ökol. 14: 361-371.
- WEIGEL H.-J., JÄGER H.-J., 1985: Physiologische und biochemische Verfahren zum Nachweis von Schadstoffwirkungen. Staub Reinh. Luft 45: 269-271.
- WIT C.T. de, 1960: On competition. Versl. Landbk. Onderz. 66: 1-82.

Adresse

Prof. Dr. H.-J. Jäger
 Dipl.-Biol. U. Hertstein
 Institut für Produktions- und Ökotoxikologie
 Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft
 Bundesallee 50
 D-3300 Braunschweig

Enchytraeiden als Testorganismen - Voraussetzungen für ein terrestrisches Testverfahren und Testergebnisse

Wilfried Westheide, Dorit Bethke-Beilfuß, Margret Hagens
und Volker Brockmeyer

Synopsis

Comprehensive data on life histories, nutrition and ultrastructural pathology of several *Enchytraeus* species were the prerequisites for the development of a standardized terrestrial test system under laboratory conditions. Examples are given for sensitivity of cocoon production and hatching success to different pesticides. TEM micrographs demonstrate decomposition of heterochromatin in nuclei of chloragocytes after short-term application of Ripcord 10.

Enchytraeidae, life history data, terrestrial test system, toxicology, ultrahistopathology.

1. Einführung

Die wachsende Problematik der Belastung von Böden mit Chemikalien und die Bewertung ihrer Umweltgefährlichkeit erfordern seit langem die Entwicklung eines terrestrischen Testverfahrens, das, neben dem Toxizitätstest am Regenwurm *Eisenia fetida* (HEIM-BACH 1986; RUDOLPH, BOJE 1986), schon auf subletaler Ebene Schädigungen quantifizierbar macht und damit einen empfindlicheren Nachweis zur Schadensbeurteilung ermöglicht. "Das Maß an Nichtwissen, z.B. im terrestrischen Bereich bei Wirbellosen ... ist immer noch zu groß, die Expositionszeiten immer noch zu kurz, um chronische Wirkungen beurteilen zu können." (RUDOLPH, BOJE 1986, S. 38). Mindestanforderungen, die eine entsprechende terrestrische Wirbellosen-Testart erfüllen muß, sind leichte Züchtbarkeit im Labor und Verfügbarkeit während des ganzen Jahres, leichte Handhabung und Beobachtbarkeit, kurze Generationsperiode, aussagefähige Prüfparameter und die Möglichkeit, Testsubstanzen leicht zu applizieren. Weite Verbreitung, hohe Abundanzen an den natürlichen Standorten und generelle ökologische Relevanz für wirtschaftlich genutzte Böden sind weitere Desiderata an eine potentielle terrestrische Testart.

Diese Bedingungen werden von einigen *Enchytraeus*-Arten (*Annelida*, *Oligochaeta*, *Enchytraeidae*) in hervorragender Weise erfüllt. Im Rahmen eines vom BMFT unterstützten Projekts haben wir daher ein 'Enchytraeen-Testverfahren' entwickelt, das nun für Vergleiche und Standardisierung durch andere Labors zur Verfügung steht. Testsubstrate sind eine spezifisch zusammengesetzte Agarlösung oder natürliche Erde.

Voraussetzungen für die Entwicklung des Testverfahrens waren vergleichende Untersuchungen an mehreren *Enchytraeus*-Arten über Lebenszyklus, Fortpflanzung, Entwicklung und Ernährung unter verschiedenen Laborbedingungen, von denen einige wichtige Daten hier kurz vorgestellt werden (ausführliche Veröffentlichungen sind in Vorbereitung). Aus diesen Lebensdaten können diejenigen als Prüfparameter ausgewählt werden, die bei Belastung der Tiere in der Praxis eines Testverfahrens eindeutig zu quantifizieren und zu reproduzieren sind.

Für die parallel zu den Tests durchgeführte Heranziehung ultrastruktureller Veränderungen in Zellen und Geweben belasteter Tiere zur Indikation oder zur Beurteilung der Schadenswirkung im subtoxischen Bereich mußte ebenfalls durch Grundlagenforschung eine Vergleichsbasis geschaffen werden. Erstmals wurde für die *Enchytraeiden* eine detaillierte Feinstrukturuntersuchung der Genese, Reifungsdynamik und Hungerpathologie des Chlo-ragogen-Gewebes durchgeführt, das durch seine zentrale Rolle für Stoffwechsel-, Exkretions- und Speichervorgänge in besonderem Maße durch Chemikalien belastet wird. Darm, Nephridien, Epidermis und Bauchmark sind weitere Organe, die Veränderungen bei Belastung mit Pflanzenschutzmitteln anzeigen.

Testergebnisse liegen aus umfangreichen Versuchsreihen mit zahlreichen Substanzen - vor allem Herbiziden, Fungiziden, Insektiziden aus der Garten-, Land- und Forstwirtschaft - vor. Nach Vorprüfungen zur Feststellung des subtoxischen Konzentrationsbereiches wurden die Testsubstanzen dazu im Medium verteilt oder dem Futter zugesetzt. Die Ergebnisse zeigen grundsätzlich deutlich dosisabhängige und substratspezifische Veränderungen der Lebensdaten und ermöglichen damit zunächst die Feststellung relativer Toxizitäten. Exemplarisch werden einige dieser Testergebnisse hier demonstriert.

2. Ergebnisse

2.1 Vergleichende Untersuchungen zur Biologie an vier *Enchytraeus*-Arten

Genaue Lebenszyklusdaten sind zunächst von 4 Arten bei Züchtung auf einem spezifischen Agarnährsalzboden ermittelt worden: *Enchytraeus minutus* Nielsen & Christensen, 1961, *E. cf. globuliferus* Nielsen & Christensen, 1963, *E. cf. bigeminus* Nielsen & Christensen 1963, und einer unbeschriebenen *Enchytraeus*-Art. Die Generationsperioden aller 4 Arten sind kurz und liegen zwischen 12.3 und 15.6 Tagen, mit Entwicklungszeiten von 4.0 bis 6.3 Tagen; 7.8 bis 9.4 Tage vergehen zwischen Schlüpfen aus dem Kokon und der Geschlechtsreife. Größer sind die artspezifischen Unterschiede für die Zahl der Eier in den Kokons: 1 bis 10 bei den kleineren Arten *E. minutus*, *E. cf. bigeminus* und *E. spec.*, bis 25 bei *E. cf. globuliferus*. Vom Beginn der Geschlechtsreife an bis in das hohe Alter produzieren die Tiere Kokons, durchschnittlich zwischen 0.6 und 1.1 pro Tag und Tier in den ersten 30 Tagen des Adult-Stadiums, was einer Eiproduktion von 4.6 bis 6.7 pro Tag und Tier entspricht. Bei den 3 beschriebenen Arten ist die Kokonsummenkurve eine Gerade in den ersten 80 Lebenstagen (Abb. 1); dieser Lebensabschnitt ist daher für das Testverfahren geeignet. Die Eifertilität ist hoch; aus 90.6 bzw. 98.2% aller Kokons schlüpfen die juvenilen Tiere. Das Wachstum (Längenwachstum und Anlage neuer Segmente) wird bei *E. minutus* etwa mit dem 90. Lebenstag eingestellt. Die Lebensdauer liegt nur bei *E. spec.* unter 90 Tagen; die 3 anderen Arten haben eine durchschnittliche Lebenserwartung zwischen 120 und 160 Tagen. Alle genannten Werte wurden bei einer konstanten Temperatur von 21°C ermittelt; schon wenig höhere oder niedrigere Temperaturen verändern diese Daten erheblich. Auch die Individuendichte in den Zuchtsubstraten beeinflusst die Reproduktionsdaten. Züchtung auf natürlicher Erde führt zu abweichenden Lebensdaten; grundsätzliche Unterschiede zu den Agaranzuchten bestehen jedoch nicht. In Zusammenhang mit Untersuchungen zum Verhältnis geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei *Enchytraeus cf. bigeminus* wurden Nahrung und Nahrungsverwertung dieser Art analysiert. Markiertes Hefeprotein wird im Verhältnis zu seinem Anteil in einer Hefe-Bakterien-Nahrung in körpereigenes Eiweiß überführt. In Hefe-Haferflocken-Gemischen wird jedoch das pflanzliche Material zu einem höheren Anteil verwertet. Grundsätzlich können die Tiere frische pflanzliche Nahrung, pflanzliches Reservematerial, Bakterien und ebenso Pilze verwerten. Spinat oder Hefe als alleinige Nahrung erbringen jedoch die höchsten Eiproduktionen. Ein Hinweis auf die wichtige Rolle der Pil-

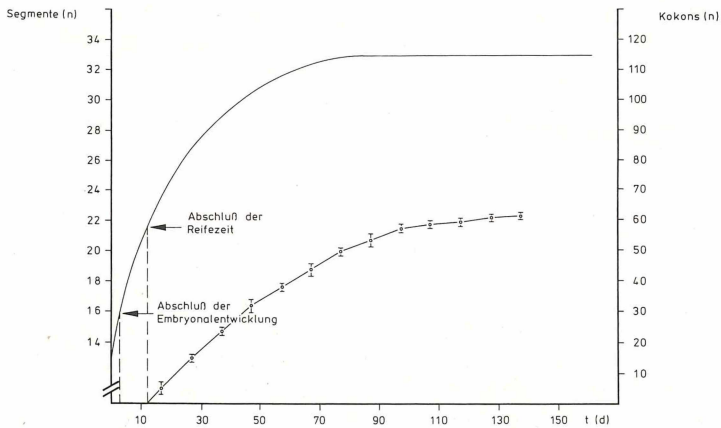


Abb. 1: *Enchytraeus minutus*.

Generalisierte Wachstumskurve bei 21°C, gezeichnet nach durchschnittlichen Segmentzahlen (oben); Kokonsummenkurve (unten; n = 13 Individuen).

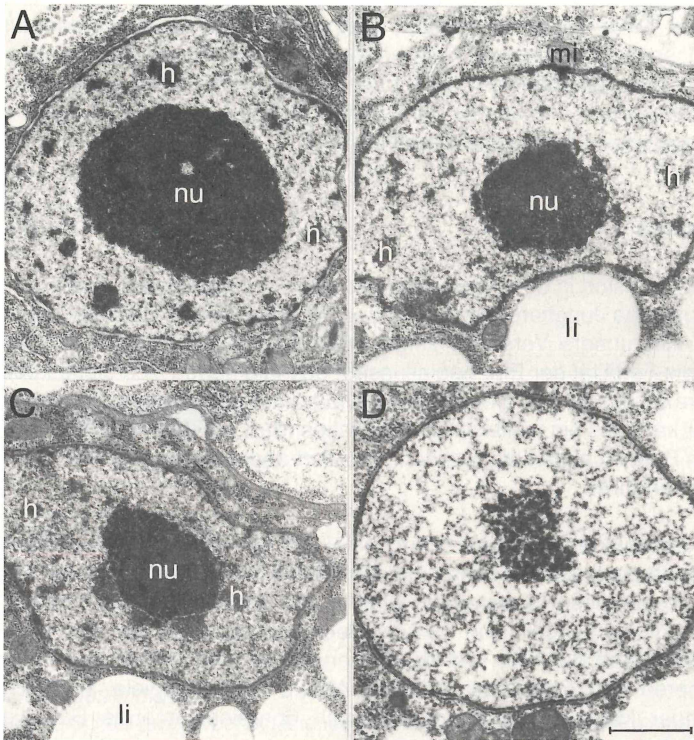


Abb. 2: *Enchytraeus minutus*.

Kerne in Chloragocyten 7 Tage alter Tiere.

A) Unbelastetes Tier.

B) Nach 2stündiger Belastung mit 0.12 µl Wirkstoff Cypermethrin im Handelspräparat Ripcord 10 pro ml Agarsubstrat.

C) Nach 4stündiger Belastung mit 0.012 µl Wirkstoff Cypermethrin im Handelspräparat Ripcord 10 pro ml Agarsubstrat. Veränderungen ähnlich wie in B.

D) nach 4stündiger Belastung mit 0.12 µl Wirkstoff Cypermethrin im Handelspräparat Ripcord 10 pro ml Agarsubstrat. Heterochromatin aufgelöst.

li Lipidvakuole, mi Mitochondrion, nu Nukleolus. Maßstab 1 µm für A - D. (Fixierung und Präparation siehe HAGENS, WESTHEIDE 1987).

ze als Nahrungskomponente für diese Art im Boden ist der Nachweis, daß alleinige Hefenahrung ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Fragmentation vollständig verhindert. Diese Ergebnisse lassen sich wahrscheinlich auf andere *Enchytraeus*-Arten übertragen.

2.2 Ultrahistopathologische Untersuchungen

Aus den ultrahistopathologischen Untersuchungen geht hervor, daß Zellorganellen eine Vielfalt von Schädigungen bei Belastung mit Pflanzenschutzmitteln zeigen; zumindest im Laborexperiment lassen sie sich - mit gewissen Einschränkungen - zur Indikation heranziehen. Das Ausmaß der Schädigungen ist in der ersten Phase der Belastung von Einwirkungszeit und Konzentration des Schadstoffes gleichermaßen abhängig. So sind deutliche Veränderungen in der Kernstruktur der Chloragocyten bei einer Konzentration von 0.12 µl/ml des Pflanzenschutzmittels Ripcord 10 im Agarnährsalzboden schon nach 2 h zu erkennen (Abb. 2). Vergleichbare Strukturveränderungen zeigen sich bei einer Ripcordkonzentration von nur 0.012 µl/ml Substrat nach einer Belastungszeit von 4 h. Grundsätzlich sind viele 'Belastungsstrukturen' in den Zellen, z.B. degenerative Kerne und Mitochondrien, einige Stunden nach Belastungsbeginn am auffälligsten (HAGENS, WESTHEIDE 1987). Bis zu bestimmten Schadstoffkonzentrationen können Schäden dann offensichtlich in den Zellen 'repariert' werden, oder geschädigte Zellen werden durch neue ersetzt. So weisen länger belastete Tiere häufig ein wesentlich geringeres ultrastrukturelles Schadbild auf. Der wahrscheinlich hohe Energieaufwand für diese reparative zelluläre Regeneration führt jedoch - so unsere vorsichtige Hypothese - zu den beobachteten quantitativen Verringerungen der Reproduktionsleistung.

2.3 Toxizitätstests

Abgelegte Kokons sind in den Agarsubstraten leicht zu registrieren. Auch die Zahl der Kokons, aus denen die Jungtiere geschlüpft sind, ist unter diesen Laborbedingungen einfach zu ermitteln. Alle unsere Versuche zeigen, daß Chemikalien empfindlich die Kokonproduktion und die Fertilität der Eier beeinflussen; deshalb haben sich diese Lebensdaten als die in der Praxis am besten geeigneten Prüfparameter erwiesen. Die Registrierung der Lebensdauer kann als ein weiteres empfindliches Maß zur Beurteilung einer Substanz im subtoxischen Bereich eingesetzt werden, erfordert aber einen wesentlich höheren Zeitaufwand im Testverfahren.

Mehr als 12 verschiedene Pflanzenschutzmittel und eine Reihe weiterer Chemikalien wurden nach standardisiertem Vorgehen mit den beiden Arten *E. minutus* und *E. cf. globuliferus* getestet. Keine dieser Substanzen wirkt in den ungefähr für das Freiland angegebenen Minimalaufwandmengen akut toxisch. Beeinträchtigungen der Kokonproduktion, der Entwicklungsfähigkeit der Eier und der Lebensdauer sind jedoch bei dieser, vor allem aber bei höheren Konzentrationen deutlich. Abb. 3 zeigt Beispiele. Testung auf Erds substraten geringer Menge erbringt grundsätzlich übereinstimmende Schädigungsmuster (Abb. 4).

3. Diskussion

Grundlagenforschung zur Biologie, Ernährung und Ultrastruktur von *Enchytraeus*-Arten hat die Voraussetzung für die Entwicklung dieses neuen terrestrischen Testverfahrens geschaffen. Die bisherigen umfangreichen Testserien an verschiedenen Umweltchemikalien erlauben eine vergleichende Toxizitätsbeurteilung dieser Substanzen im subletalen Be-

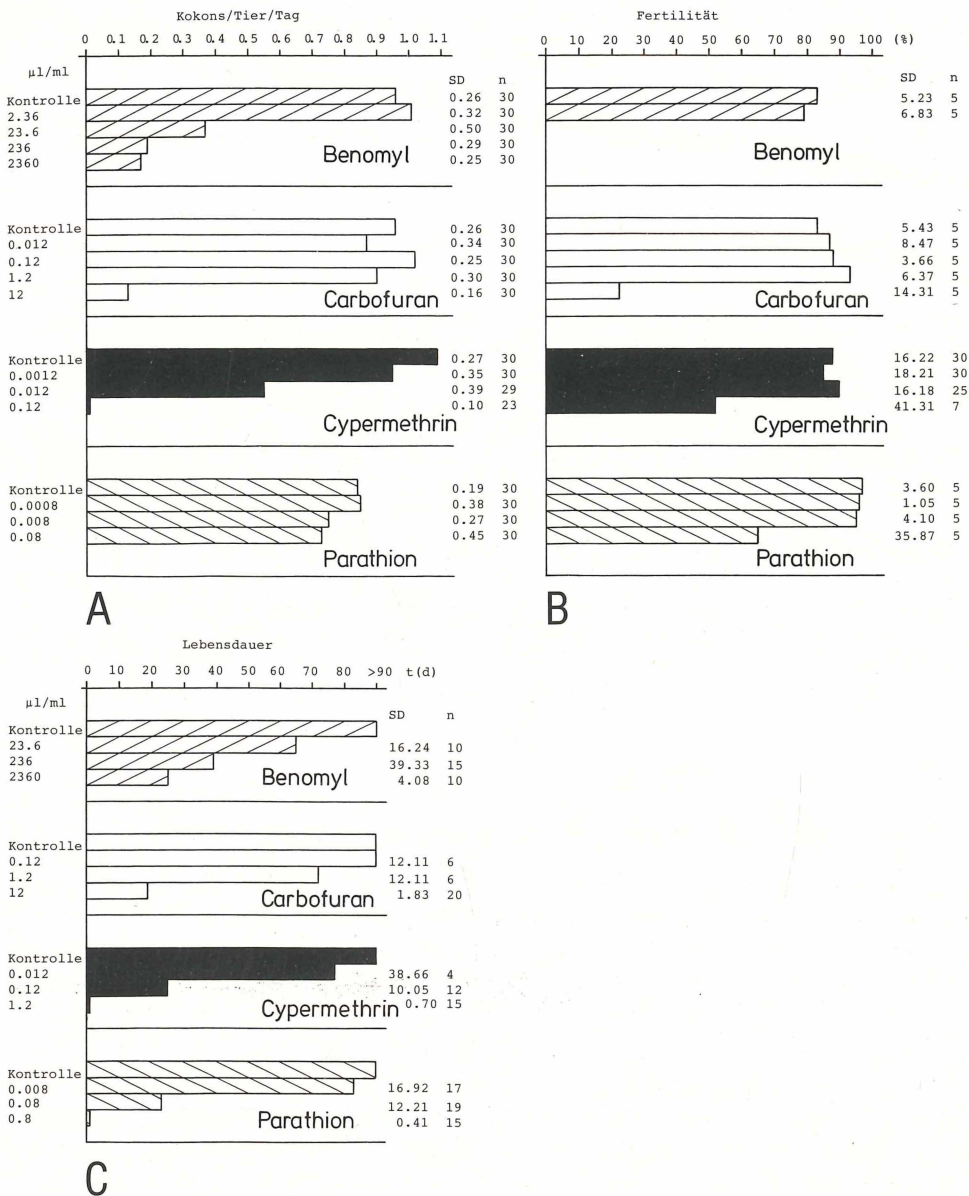


Abb. 3: *Enchytraeus minutus*.

Subletale Schädigungen bei Belastungen mit verschiedenen Konzentrationen der Pflanzenschutzmittel: DuPont Benomyl-Suspension 0.05%ig (Benomyl), Curaterr 500 SC (Carbofuran), Ripcord 10 (Cypermethrin) und E 605f (Parathion); Nährsalzlösungsagar bei 21°C.

A) Durchschnittliche Kokonproduktion in den ersten 30 Tagen nach Geschlechtsreife.

B) Prozentsatz der Kokons, aus denen alle Juvenilen geschlüpft sind (= Fertilität).

C) Lebensdauer.

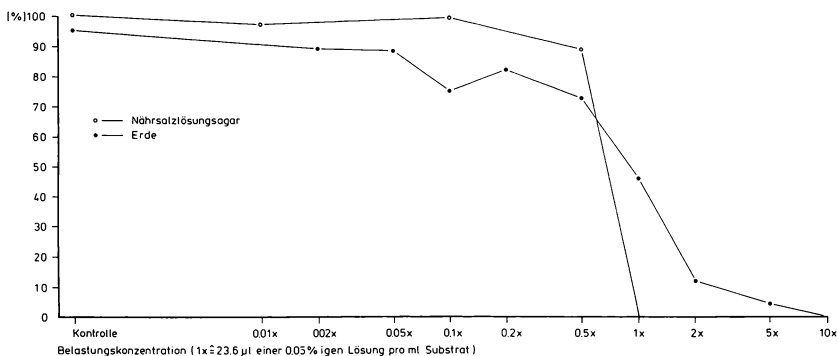


Abb. 4: *Enchytraeus cf. globuliferus*.

Prozentsatz der Kokons, aus denen alle Juvenilen geschlüpft sind (= Fertilität) bei Hälterung (21°C) auf Nährsalzlösungsagar oder wenig Erde nach 30 Tagen Belastung mit einer 0.05%igen DuPont Benomyl-Suspension in unterschiedlichen Konzentrationen.

reich. Weiterführende Versuche müssen die Bewertbarkeit dieser Laborversuchsergebnisse in größeren Substratmengen unter freilandähnlichen Bedingungen und in natürlichen Freilandsituationen ermitteln.

Wir danken Frau Martina Biedermann und Herrn Werner Mangerich für technische Hilfe, Frau Jutta Fuchs für die Ausfertigung der Zeichnungen. Die Untersuchungen sind Teil eines mit Mitteln des BMFT (037426/7) geförderten Vorhabens.

Literatur

- HAGENS M., WESTHEIDE W., 1987: Subletale Schädigungen bei *Enchytraeus minutus* (Oligochaeta, Annelida) durch das Insektizid Parathion: Veränderungen in der Ultrastruktur von Chloragogen- und Darmzellen in Abhängigkeit von der Belastungsdauer. Verh. Ges. Ökol. 16: 423-426.
- HEIMBACH F., 1986: Methoden zur Bestimmung des Gefährdungspotentials von Pflanzenschutzmitteln für Regenwürmer. Verh. Ges. Ökol. 14: 237-241.
- RUDOLPH P., BOJE R., 1986: Ökotoxikologie. Grundlagen für die ökotoxikologische Bewertung von Umweltchemikalien nach dem Chemikaliengesetz. Landsberg/München (Ecomed).

Adresse

Prof. Dr. W. Westheide
Dipl.-Biol. D. Bethke-Beilfuß
Dipl.-Biol. M. Hagens
Dipl.-Biol. V. Brockmeyer
Spezielle Zoologie
FB Biologie/Chemie Univ.
Postfach 4469
D-4500 Osnabrück

Fluktuationskurven einiger Schmetterlingsarten (*Insecta: Lepidoptera*) bewaldeter und offener Lebensräume im südlichen Niedersachsen

Thomas Meineke

Synopsis

Changes in the population density of some larger moths particularly those inhabiting beech woods and spruce forests but also some in open landscape, are described as far as possible by two methods: first, by comparing the variances of the geometric means; and second, by comparing the chronological sequences of peaks and low densities. The moths were captured by a light trap at two sites in southern Lower Saxony 1974/77 - 1986. There are few species with relatively high variances: e.g. *Euproctis chrysorrhoea*, *Perizoma alchemillatum*, *Cerapteryx graminis*, which mainly inhabit open landscape or ecotones. Between the three winter moths *Erannis defoliaria*, *Agriopis aurantiaria* and *Operophtera brumata* inhabiting beech woods, there is a relatively great concordance in the sequence of high and low densities, more than between species inhabiting spruce forests. Density changes, e.g. in *Euxoa nigricans* and *Xestia xanthographa* perhaps indicate declining population trends. Probably gradual density changes are shown by *Euproctis chrysorrhoea* and *Oria musculosa*.

Beech forest, fluctuations, *Lepidoptera*, light traps, open landscape, population density, spruce forest.

1. Untersuchungsgebiet und Methodik

Die Auswertung beruht auf Registrierungen an zwei Lichtfallenstandorten: Herzberg am Harz (1974/77-1984) und Bodensee im Landkreis Göttingen (1986). Beide Standorte sind in den Anteilen bewaldeter und unbewaldeter Biotopstrukturen vergleichbar. Ausführliche Beschreibungen der Methoden und des Untersuchungsgebietes Herzberg s. MEINEKE (1984).

2. Ergebnisse und Diskussion

Nur etwa 100 meist sub- bis eudominante nachtaktive Großschmetterlingsarten wurden in der Regel alljährlich registriert.

2.1 Die Varianz oder das Ausmaß der Dichteänderungen

Die Reihe der Varianzen (Tab. 1) zeigt, daß nur wenige Arten extremen Dichteänderungen im Beobachtungszeitraum unterworfen waren. Für hohe Varianzen ist das Ausmaß der Dichteänderungen entscheidend, also die Differenz zwischen Minimum- und Maximumphasen, nicht so sehr die Folge der Massenwechsel. Es gibt aber einen Zusammenhang zwischen Varianz und Anzahl der erfaßten Jahre. Dies ist bei Vergleichen unterschiedlicher Untersuchungen bzw. abweichender Untersuchungszeiträume zu beachten.

Perizoma alchemillatum (Abb. 18) ist ein Beispiel für zeitlich relativ rasch aufeinanderfolgende Minimum-Maximum-Phasen. Ähnliche Ausmaße und Verlaufsformen der Dichteänderungen treffen offenbar auch für *Opigena polygona* und *Cerapteryx graminis* zu (Abb.

Tab. 1: Varianz von 45 Arten, in einer Rangfolge von hohen zu niedrigen Werten.

1. <i>Euproctis chrysorrhoea</i>		O/Ü	3.4	Abb. 27
2. <i>Perizoma alchemillatum</i>		O/Ü	2.6	Abb. 18
3. <i>Cerapteryx graminis</i>		O	2.3	Abb. 15
4. <i>Peribatodes secundarius</i>	F		2.0	Abb. 11
5. <i>Opigena polygona</i>		O	2.0	Abb. 17
6. <i>Agriopsis aurantiaria</i>	B		1.7	Abb. 3
7. <i>Oria musculosa</i>		O	1.6	Abb. 26
8. <i>Erannis defoliaria</i>	B		1.5	Abb. 2
9. <i>Discestra trifolii</i>		O	1.5	Abb. 16
10. <i>Pseudoips fagana</i>	B		1.4	Abb. 7
11. <i>Operophtera brumata</i>	B		1.3	Abb. 1
12. <i>Euxoa nigricans</i>		O	1.2	Abb. 24
13. <i>Eilema complana</i>		O/Ü	1.2	
14. <i>Agrotis segetum</i>		O	1.1	Abb. 19
15. <i>Aplocera plagiata</i>		O	1.0	
16. <i>Cucullia umbratica</i>		O	0.9	
17. <i>Agrotis exclamationis</i>		O	0.9	
18. <i>Calliteara pudibunda</i>	B		0.9	
19. <i>Operophtera fagata</i>	B		0.8	
20. <i>Xestia c-nigrum</i>		O	0.7	
21. <i>Habrosyne pyritoides</i>		O	0.7	
22. <i>Semiothisa liturata</i>	F		0.7	Abb. 9
23. <i>Cyclophora linearia</i>	B		0.7	Abb. 5
24. <i>Hylaea fasciaria</i>	F		0.7	Abb. 14
25. <i>Drepana cultraria</i>	B		0.7	Abb. 6
26. <i>Eupithecia tantillaria</i>	F		0.7	Abb. 12
27. <i>Cosmia trapezina</i>	B		0.7	Abb. 8
28. <i>Thera variata</i>	F		0.6	Abb. 13
29. <i>Campaea margaritata</i>	B		0.6	Abb. 4
30. <i>Biston betularius</i>		O/Ü	0.6	
31. <i>Spilosoma luteum</i>		O/Ü	0.6	
32. <i>Colocasia coryli</i>	B		0.6	
33. <i>Thera juniperata</i>		O/Ü	0.5	
34. <i>Xestia xanthographa</i>		O/Ü	0.5	Abb. 25
35. <i>Idaea aversata</i>		O/Ü	0.5	
36. <i>Hyloicus pinastri</i>	F		0.5	Abb. 10
37. <i>Poecilocampa populi</i>		O/Ü	0.4	
38. <i>Phalera bucephala</i>		O/Ü	0.4	
39. <i>Noctua pronuba</i>		O	0.4	
40. <i>Spilosoma lubricipedium</i>		O/Ü	0.3	
41. <i>Arctia caja</i>		O/Ü	0.3	Abb. 21
42. <i>Euthrix potatoria</i>		O	0.3	Abb. 20
43. <i>Deilephila elpenor</i>		O/Ü	0.3	Abb. 22
44. <i>Stauropus fagi</i>	B		0.2	
45. <i>Laothoe populi</i>		OÜ	0.1	Abb. 23

B = in Buchenwäldern. F = in Fichtenwäldern.

O = in der offenen Landschaft. Ü = in Übergangsbereichen

15 u.17). *Euproctis chrysorrhoea* (Abb. 27) und *Oria musculosa* (Abb. 26) hatten dagegen während der gesamten Untersuchungszeit jeweils nur eine Maximumphase. Ihre Populationsdichte lag sonst unterhalb der Nachweisgrenze.

Unter den Waldbewohnern fallen neben *Pseudoips fagana* und *Peribatodes secundarius* vor allem die Frostspanner (*Agriopis aurantiaria*, *Erannis defoliaria*, *Operophtera brumata*) durch relativ hohe Varianzen auf. Nach VARLEY et al.(1980) ist der Schlüsselfaktor für die Dichteänderungen des Kleinen Frostspanners in den Winterabgängen, also den klimatischen Umständen zu sehen. Daß auch bei *A. aurantiaria* und *E. defoliaria* Klimafaktoren das Ausmaß der Dichteänderungen entscheidend beeinflussen, liegt danach nahe, müßte aber durch ähnlich detaillierte Analysen der Lebenszyklen noch bestätigt werden. Über die möglichen Ursachen der ebenfalls relativ hohen Dichteschwankungen von *P. fagana* und *P. secundarius* gibt es noch keine Anhaltspunkte.

Die Gründe für eine Mehrzahl der Arten mit (bisher) relativ ausgeglichenen Dichteänderungen sind ebenfalls unklar. Es sind Arten, die vorwiegend Übergangsbereiche wie Vorrwälder, Waldränder, Feldhecken und Saumgesellschaften besiedeln: *Laothoe populi*, *Deilephila elpenor*, *Euthrix potatoria*, *Arctia caja* u.a. (vgl. auch Abb. 20-23). Unter den Waldarten zeichnet sich lediglich *Stauropus fagi* durch besonders geringe Dichteänderungen aus.

2.2 Zeitlicher Verlauf der Dichteänderungen

Die zeitliche Folge einzelner Dichtemaxima und Dichteminima zeigt bei einigen Arten auffällige Übereinstimmungen. So hatten die bereits erwähnten drei Frostspanner (Abb. 1-3) in den Jahren 1979, 1980 sowie 1986 gleichermaßen deutliche Dichtemaxima und in den Jahren 1975, 1982, 1983 sowie 1984 übereinstimmend Dichteminima. In den übrigen Jahren ergeben sich immerhin noch Übereinstimmungen zwischen mindestens zwei der drei Arten. In den Jahren 1979 und 1980 erreichten auch andere Buchenwaldbewohner auffällige Dichtemaxima: *Campaea margaritata*, *Cyclophora linearia*, *Cosmia trapezina*, *Pseudoips fagana* und *Drepana cultraria* (Abb. 4-8). In den Jahren 1975 und 1977 waren bei allen Arten unter dem Mittelwert liegende Populationsdichten zu beobachten. In den übrigen Jahren gibt es Übereinstimmungen nur noch zwischen einzelnen Arten.

Bei den Fichtenwaldbewohnern sind derart weitgehende Ähnlichkeiten nicht erkennbar. Die Populationen von *Semiothisa liturata* (Abb. 9) und *Hyloicus pinastri* (Abb. 10) hatten 1983, 1984 sowie 1986 Dichtemaxima und 1981 ein Dichteminimum. Beide lassen sich damit deutlich von den anderen hier behandelten Nadelwaldbewohnern abgrenzen. Diese hatten übereinstimmend 1981 Dichtemaxima und abgesehen von *H. fasciaria* (Abb. 14) 1983, 1984 sowie 1986 zumindest keine Dichtemaxima. Es ist naheliegend, diese Übereinstimmungen bzw. Unterschiede zunächst mit den Habitatsprüchen in Verbindung zu bringen. *S. liturata* und *H. pinastri* finden optimale Lebensbedingungen in Kiefernwäldern, während *P. secundarius*, *E. tantillaria*, *Th. variata* und *H. fasciaria* (in der Subspezies *prasinaria*), (vgl. Abb. 11-14) vorwiegend oder ausschließlich Fichtenwälder besiedeln.

Auch unter den Bewohnern der offenen Landschaft und der Übergangsbereiche lassen sich Gruppen mit ähnlichem Fluktuationskurvenverlauf zusammenstellen. So hatten etwa *Discestra trifolii*, *Opigena polygona* und *Perizoma alchemillatum* (Abb. 16-18) 1978 und 1979 deutliche Dichteminima, 1982 und 1983 hingegen deutliche Dichtemaxima. Völlig andersartig verliefen die Dichteänderungen der Populationen von *Cerapteryx graminis* und *Agrotis segetum* (Abb. 15 u. 19), die auch untereinander keine Übereinstimmung aufweisen. *Euxoa nigricans* und *Xestia xanthographa* (Abb. 24 u.25), beide typische Bewoh-

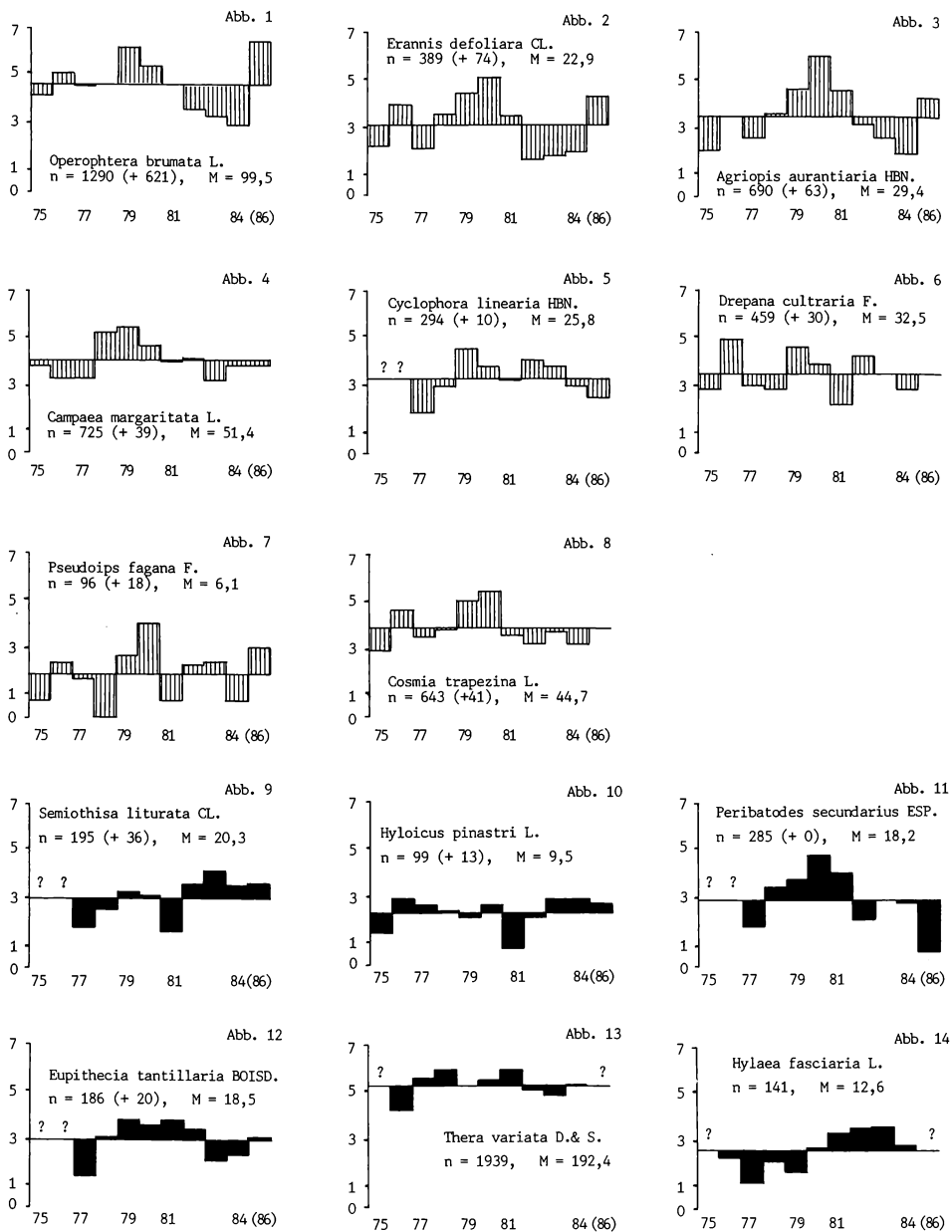


Abb. 1-27: Verlauf der Populationsdichteänderungen einiger Großschmetterlingsarten im südlichen Niedersachsen.

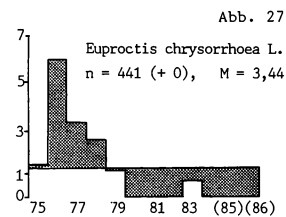
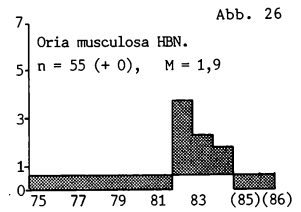
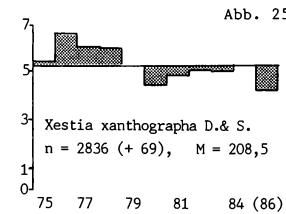
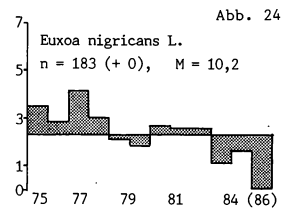
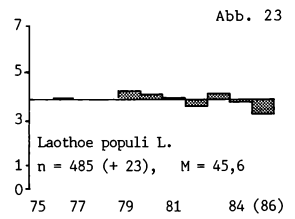
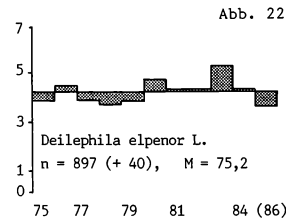
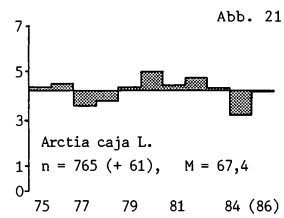
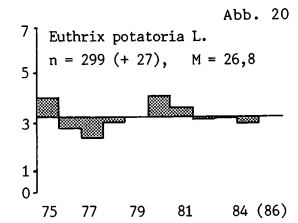
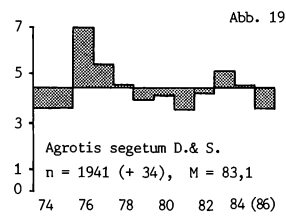
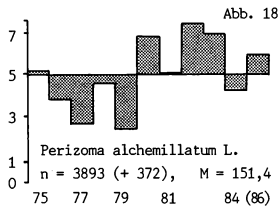
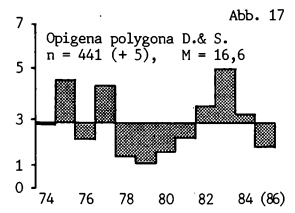
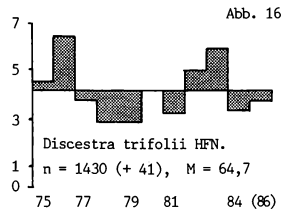
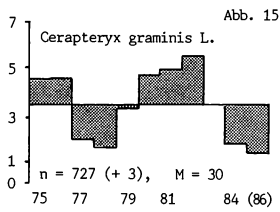
Ordinate: Individuensumme (log. nat.). Abszisse: entspricht geometr. Mittelwert (log. nat.). Säulen: positive bzw. negative Abweichungen vom Mittelwert. Untere Zahlenreihe: Jahre.

n = Gesamtindividuensumme am Lichtfallenstandort Herzberg/Harz. () = Standort Bodensee, Lkr. Göttingen. M = geometr. Mittelwert.

Abb. 1- 8: Arten der Buchenwälder.

Abb. 9-14: Arten der Fichtenwälder.

Abb. 15-27: Arten der offenen Landschaft und der Übergangsbereiche.



ner offener Landschaftsstrukturen, können als Beispiele für einen (bisher) degressiven Trend der Populationsentwicklung während der Untersuchungszeit angeführt werden.

Diesen möglicherweise degressiven Populationsdichteänderungen kann mit *Oria musculosa* (Abb. 26), ebenfalls ein typischer Bewohner der offenen (Kultur-) Landschaft, ein Beispiel zumindest vorübergehend progressiver Populationsdichteänderungen gegenübergestellt werden. Die Art trat 1982-1984 im südlichen Niedersachsen überhaupt erstmalig und außerhalb ihres bis dahin bekannten Areals auf (vgl. MEINEKE 1984).

Literatur

- MEINEKE T., 1984: Untersuchungen zur Struktur, Dynamik und Phänologie der Großschmetterlinge (Insecta, Lepidoptera) im südlichen Niedersachsen. Mitt. Fauna Flora Süd-Niedersachsens 6:1-453.
- VARLEY G.C., GRADWELL G.R., HASSEL M.P., 1980: Populationsökologie der Insekten: Analyse und Theorie. Stuttgart/New York.

Adresse

Dr. T. Meineke
Rosenweg 26
D-3429 Bodensee

**Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie
von *Heterocypris incongruens* (Ramdohr 1808) (Crustacea, Ostracoda)**

Joachim Pfau

Synopsis

The ostracod *Heterocypris incongruens* displays several adaptations to periodic pools in which it prefers living. In the absence of females embryogenesis takes between 2 and 35 days at higher temperatures; only 40% of the eggs hatch. Fifty percent of two-month old eggs which had not hatched could be stimulated to further development by a short drought period. This strategy is not employed if females are present, when 90% of the eggs hatch in a few days. At higher temperatures postembryogenesis is already completed after 2-3 weeks. The eggs are the stages for survival and distribution. They display strong drought and frost resistance. The adults are capable of surviving only short unfavourable periods.

Brood care, drought resistance, embryogenesis, frost resistance, *Heterocypris incongruens*, Ostracoda, postembryogenesis.

1. Einführung

Heterocypris incongruens ist eine kosmopolitisch verbreitete Ostracodenart, die mit Ausnahme schnellfließender und mooriger Gewässer alle Binnengewässertypen besiedelt. Bevorzugt werden schlammige und vegetationslose, periodische Kleinstgewässer, die durch hohe diurnale Temperaturschwankungen, Trockenphasen und das vollständige Durchfrieren des Wasserkörpers charakterisiert sind. Die notwendigen Adaptationen von *Heterocypris incongruens* an diese Lebensräume sind bisher kaum untersucht worden. Einzelbeobachtungen liegen vor von WOHLGEMUTH (1914), ALM (1916), SCHREIBER (1922), NÜCHTERLEIN (1969) und HILLER (1972).

2. Material und Methoden

Das Ausgangsmaterial für die Zuchten der Versuchstiere entstammte einer Regenwasserpflütze auf dem Muschelkalkplateau des Göttinger Waldes (Südniedersachsen). Die Experimente wurden unter den Bedingungen eines Hell-Dunkel-Rhythmus mit korrelierten Wechseltemperaturen (Amplitude: $\Delta T = 4 \pm 0.5^\circ\text{C}$) im 12/12-Stundenwechsel durchgeführt. Lichtperiode und Temperaturmaximum fielen zusammen.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Embryogenese

In Anpassung an die zumeist kurzfristige Wasserführung im Lebensraum wurde die Embryogenese in Abwesenheit der Weibchen in einem Teil der Eier schnell, in anderen verzögert durchlaufen. Bei einer Temperatur von 20°C schlüpften die ersten Nauplien bereits nach 2 Tagen. Andere Larven schlossen die Entwicklung erst nach 24 Tagen ab (vgl. Abb. 1). Ca. 60% der Eier gelangten innerhalb der Beobachtungszeit von 2 Monaten nicht

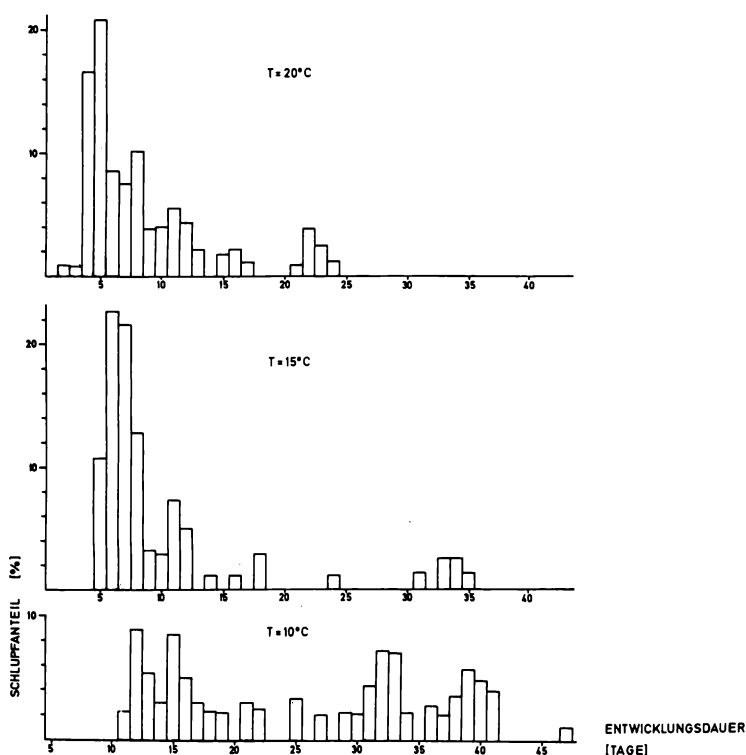


Abb. 1: Embryonalentwicklung von *Heterocypris incongruens* in Abwesenheit der Weibchen in Abhängigkeit von der Temperatur.

zum Schlupf. Von diesen Eiern konnten mehr als 50% durch eine dreitägige Trockenphase zur Weiterentwicklung stimuliert werden. Auf diese Weise erhöht sich die Überlebensfähigkeit einer Population, da einerseits Entwicklungsverzögerungen bei einem Teil der Eier ein Überdauern plötzlich eintretender ungünstiger Perioden ermöglichen und andererseits die Wiederbewässerung als Signal zur Fortführung der Entwicklung eine optimale Nutzung günstiger Phasen zuläßt.

Die Strategie wird durch die Anwesenheit von Weibchen aufgehoben. Innerhalb von 14 Tagen schlüpften aus ca. 90% der Eier die Nauplien (vgl. Abb. 2). Die Eier wurden von den Weibchen an wenigen Orten simultan in großen 'Fladen' abgelegt (vgl. auch GANNING 1971). Vor der Eianheftung wurde der Untergrund häufig durch Abfressen vom Algenbewuchs gesäubert. Die Tiere hielten sich lange Zeit auf den Gelegen auf und unterbanden durch Fraß eine Verpilzung und Veralgung der Eier. Diese Form der Brutpflege 'signalisiert' offensichtlich gute Bedingungen im Lebensraum, die durch die rasche Entwicklung ausgenutzt werden können.

3.2 Postembryogenese

Die Dauer der postembryonalen Entwicklung wurde bei Temperaturen von 10 bis 25°C nach 12 bis 60 Tagen abgeschlossen. Der Entwicklungsnullpunkt lag bei 7.2°C. In Bereichen höherer, den Freilandverhältnissen entsprechenden Temperaturen (20 und 25°C) wurde die Larvalentwicklung in 2 bis 3 Wochen durchlaufen. Damit ist *Heterocypris incongruens* mit kurzen postembryonalen Entwicklungszeiten gut an die Verhältnisse im natürlichen Lebensraum angepaßt.

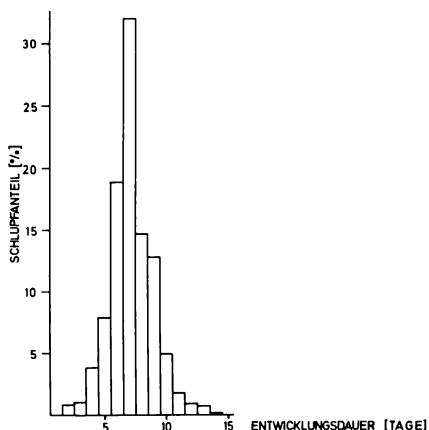


Abb. 2: Embryonalentwicklung von *Heterocypris incongruens* in Gegenwart von Weibchen bei einer Temperatur von 15°C.

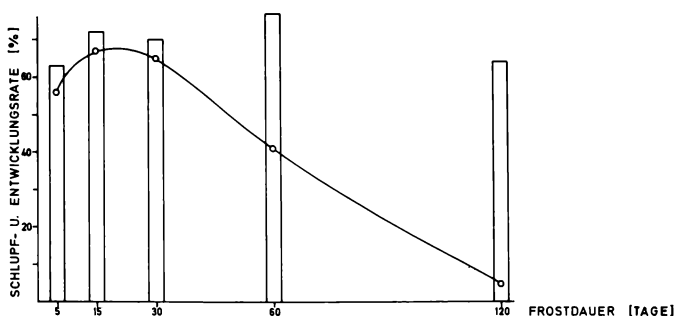


Abb. 3: Schlupf- (o) und Entwicklungsrate von *Heterocypris incongruens* in Abhängigkeit von tiefen Temperaturen (-3°C).

Die Balken (Entwicklungsrate) geben den %-Anteil entwickelter Nauplien in den Eiern an, die jedoch nur teilweise geschlüpft sind (s. Text).

3.3 Resistenz

Nach einer Versuchsdauer von 5 bis 60 Tagen bei Temperaturen von -3°C lag die Schlupfrate zwischen 67 und 41%. Nach 120 Tagen schlüpften nur noch 5.1% der Nauplien (vgl. Abb. 3). Ein Teil der Eier enthielt bei allen Versuchen Embryonen mit abgeschlossener oder nahezu abgeschlossener Entwicklung (sichtbares Nauplius-Auge!). Der Anteil dieser Eier stieg mit zunehmender Versuchsdauer an. Ob in dieser Phase eine Diapause eingeschaltet ist, oder ob die Nauplien abgestorben waren, kann zur Zeit nicht beantwortet werden. Die Einwirkung tiefer Temperaturen (-3°C) von 30 bzw. 60 min überlebten 85 bzw. 31% der Adulten. In beiden Versuchsreihen lagen die verendeten Tiere auf dem Schlamm, während sich die Überlebenden bis zu 4 mm im Substrat eingegraben hatten.

Der Schlupf nach Trockenphasen unterschiedlicher Dauer, Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit ergab kein einheitliches Bild (vgl. Abb. 4). Bei relativer Luftfeuchte von 17, 32 und 54% überlebten nur wenige Nauplien. Im allgemeinen liegen bei höherer Luftfeuchte (75 und 100%) die Schlupfraten der 20°C-Versuchsreihen mit bis zu 60% über denen der 10°C-Reihe (max. ca. 20%). Einige Adulte überdauerten bei Schlammzugabe und relativer Luftfeuchte von 100% Trockenperioden bis zu 15 Tagen. Ohne Schlamm sank die maximale Toleranzgrenze auf 6 Tage.

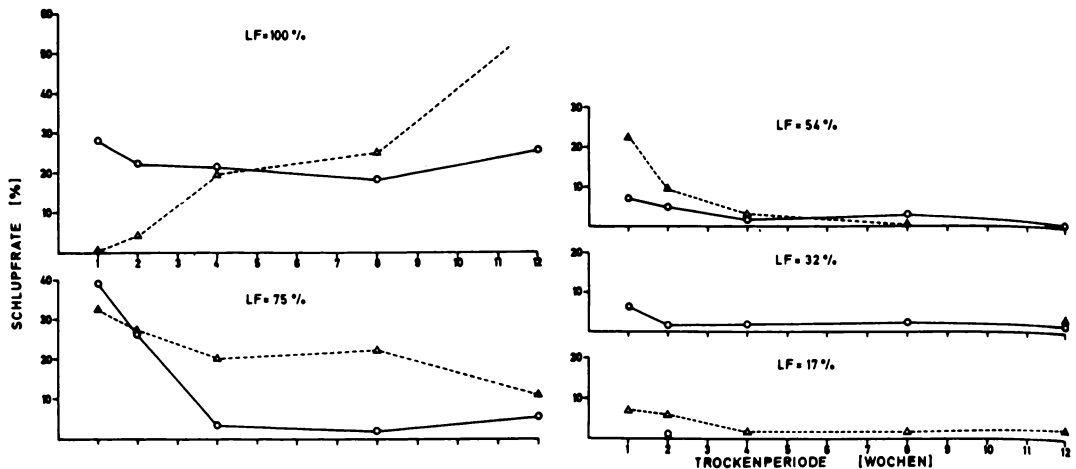


Abb. 4: Schlupfrate trockenliegender Eier von *Heterocypris incongruens* bei unterschiedlicher relativer Luftfeuchte und bei Temperaturen von 10 (o) und 20°C (Δ).

Die Untersuchungen zur Trocken- und Frosttoleranz zeigen, daß adulte Tiere kurze Perioden - vor allem in schlammigen und fallaubreichen Kleinstgewässern - überleben können. Als Stadien zur Überdauerung ungünstiger Perioden und zur Verbreitung haben die Eier entscheidende Bedeutung. *Heterocypris incongruens* ist mit den kurzen Entwicklungszeiten und der hohen Toleranz gegenüber Trockenheit und tiefen Temperaturen optimal an den Lebensraum 'Kleinstgewässer' angepaßt.

Literatur

- ALM G., 1916: Monographie der schwedischen Süßwasser-Ostracoden nebst systematischer Besprechungen der Tribus Podocopa. Zool. Bidr. Uppsala 4: 1-248.
 GANNING B., 1971: On the ecology of *Heterocypris salinus*, *H. incongruens* and *Cypridopsis aculeata* from Baltic brackish water rockpools. Marine Biol. 8: 271-279.
 HILLER D., 1972: Untersuchungen zur Biologie und zur Ökologie limnischer Ostracoden aus der Umgebung von Hamburg. Arch. Hydrobiol. Suppl. 40: 400-497.
 NÜCHTERLEIN H., 1969: Süßwasserostracoden aus Franken. Beitrag zur Systematik und Ökologie der Ostracoden. Int. Rev.ges. Hydrobiol. 54: 485-538.
 SCHREIBER E., 1922: Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Süßwasser-Ostracoden. Zool. Jb. (Anat.) 43: 485-538.
 WOHLGEMUTH R., 1914: Beobachtungen und Untersuchungen über die Biologie der Süßwasserostracoden; ihr Vorkommen in Sachsen und Böhmen, ihre Lebensweise und ihre Fortpflanzung. Int. Rev.ges. Hydrobiol. Hydrogr. Ser. 4(2): 1-72.

Adresse

Dipl.-Biol. J. Pfau
 II. Zoologisches Institut Univ.
 Berliner Str. 28
 D-3400 Göttingen

Zusammensetzung der Plathelminthenzöosen stark lotischer Sandstrände der Insel Sylt

Gerswin Wellner

Synopsis

The composition of plathelminth assemblages of exposed sandy beaches has been analysed. Samples were taken on the island of Sylt (North Sea, Germany) at four stations along its exposed western coast. Twenty species of free-living *Plathelminthes* were found. The abundances per 10 cm² and per 100 cm³ were rather low. In terms of Shannon's index of diversity, the exposed coast is one of the poorest habitats around Sylt. *Proseriata* clearly dominate. About 90% of all individuals and more than 60% of the species belong to this taxon. Beaches differ in abundance, diversity and biomass, whereas species composition is rather similar.

Abundance, diversity, meiofauna, North Sea, *Plathelminthes*, sandy beach.

1. Einführung

Die freilebenden Plathelminthen der Insel Sylt sind sowohl in taxonomischer Hinsicht (AX 1956; AX, HELLER 1970; SOPOTT 1972 u.a.), als auch unter ökologischen Fragestellungen sehr gut untersucht. Die bisherigen Beobachtungen zur Biologie und Ökologie dieser Gruppe der marinen Meiofauna beschränkten sich jedoch in der Regel auf solche Biotope, die vor Wellen, Strömungen und dem Wind der offenen Nordsee geschützt sind. Die exponierten Sandstrände der Westküste blieben weitestgehend unberücksichtigt. Erste vergleichende Untersuchungen bestimmter Strandabschnitte dieses extremen Lebensraumes wurden im Sommer 1986 durchgeführt.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Nordsee-Insel Sylt erstreckt sich in nord-südlicher Richtung parallel zur Schleswig-Holsteinischen Küste. Daher ist die Westküste der Insel der offenen Nordsee ausgesetzt. Ihre Strände sind als stark lotisch anzusehen, während auf der geschützten Ostseite lotische bis lenitische Strände und ausgedehnte Watten zu finden sind. Vier Strandabschnitte der exponierten Küste wurden für die vorliegende Untersuchung ausgesucht. Beginnend bei Hörnum an der südlichen Inselfspitze (A) folgen weiter nach Norden die Strände vor Rantum (B) und Wenningstedt (C) sowie als nördlichster Probenahmeort (D) ein Strandabschnitt des Listlandes (Abb. 1). Die Strände werden gemäß der 20-Punkte-Skala nach McLACHLAN (1980) mit einem Wert von 15 als exponiert bis stark exponiert eingestuft (exposed to very exposed). Die Stationen B, C und D weisen grobes bis sehr grobes Sediment auf, am Hörnumer Strand (A) findet sich Mittelsand. Es liegen durchweg mäßig sortierte Sande vor. Der Gehalt an organischer Substanz in den untersuchten Sedimenten ist gering (0.26%).

An allen vier Stationen wurde der Strandknick als Probestelle gewählt (zur Einteilung des Strandes siehe SCHMIDT 1968). Die Probenahme erfolgte jeweils bei Niedrigwasserstand mit Hilfe eines Kunststoffrohres (Innendurchmesser 2.5 cm). Die Einstichtiefe in das Sediment betrug maximal 15 cm. Die Extraktion der Plathelminthen aus dem Sand wurde mit der SMB-Methode von NOLDT u. WEHRENBURG (1984) durchgeführt. Die Tiere wurden im lebenden Zustand determiniert und vermessen. Volumenabschätzungen und die Annahme einer bestimmten Dichte (WIESER 1960) führten zu den errechneten Frischgewichten. Abschätzungen des Trockengewichtes erfolgten nach ANKAR u. ELMGREN (1976).

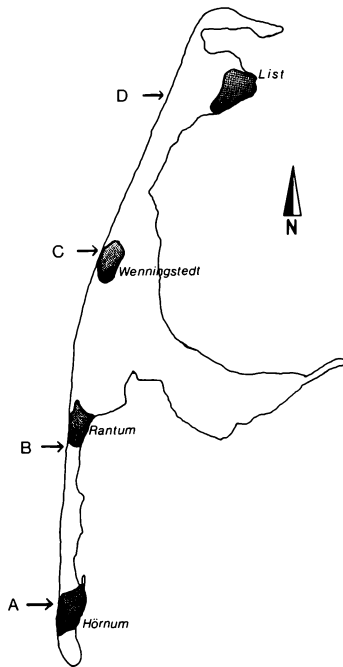


Abb. 1: Sylt. Lage der Probestellen A, B, C und D an der exponierten Westküste.

3. Ergebnisse und Diskussion

Insgesamt wurden 20 freilebende Plathelminthenarten an den vier Stränden determiniert, darunter eine bislang unbekannte Spezies (Tab. 1). Der Vergleich der vier Strandabschnitte hinsichtlich ihrer Abundanzen pro Flächen- (10 cm^2) und pro Raumeinheit (100 cm^3) weist die nördlichste Probestelle (D) als die individuenreichste aus (Abb. 2). Dieser Strand ist über 10 mal dichter besiedelt als der Strand A ($211.7 \text{ Ind./}10 \text{ cm}^2$ bzw. $141.1 \text{ Ind./}100 \text{ cm}^3$ - Station D gegenüber $16.7 \text{ Ind./}10 \text{ cm}^2$ bzw. $11.1 \text{ Ind./}100 \text{ cm}^3$ - Station A).

Die Biomasseverhältnisse an den vier Stränden spiegeln die Verhältnisse der Abundanzen wider. An Probestelle A läßt sich eine etwa 20 mal niedrigere durchschnittliche Biomasse errechnen (0.54 mg FG bzw. $0.08 \text{ mg TG/}10 \text{ cm}^2$) als an der Station D (10.21 mg FG bzw. $1.53 \text{ mg TG/}10 \text{ cm}^2$). Der Grund für diese großen Differenzen liegt im häufigen Auftreten einer sehr langen und massigen Proseriaten-Art (*Nematoplana coelogynoporoïdes*) bei Station D. *N. coelogynoporoïdes* wurde bei Station A nur in geringen Abundanzen gefunden.

Die errechneten Biomasse-Werte nehmen von Strand A bis D zu. Es ergibt sich dabei eine mittlere Biomasse für die stark lotische Küste von 4.52 mg FG bzw. $0.68 \text{ mg TG/}10 \text{ cm}^2$. Die größte Diversität findet sich am Strand B ($H = 1.71$). An Probestelle D, die die meisten Spezies aufweist, errechnet sich die geringste Artenvielfalt ($H = 0.88$). Die Ursache ist wieder die Proseriaten-Art *N. coelogynoporoïdes*, die hier dominant ist, während die anderen Arten nur mit wenigen Individuen vertreten sind. Die H-Werte der Stationen A und C liegen dazwischen ($H = 1.66$ bei A, $H = 0.99$ bei C).

Tab. 1: Artenliste der Stationen A-D an der Westküste (genaue Lage siehe Abb. 1).

	A	B	C	D
<i>Acoela</i>				
<i>Haplogonaria psammalia</i> FAUBEL 1974				x
<i>Macrostomida</i>				
<i>Microstomum papillosum</i> GRAFF 1899				x
<i>Proseriata</i>				
<i>Coelogynopora forcipis</i> SOPOTT-EHLERS 1976	x			
<i>Coelogynopora gynocotyla</i> STEINBÖCK 1924		x		
<i>Kataplana mesopharynx</i> AX 1956	x	x	x	x
<i>Kataplana germanica</i> (MEIXNER in AX 1951)	x			
<i>Parotoplana capitata</i> MEIXNER 1938	x	x	x	x
<i>Parotoplanina geminoducta</i> AX 1956	x	x	x	x
<i>Notocaryoplanella glandulosa</i> (AX 1951)	x	x		x
<i>Itaspiella helgolandica helgolandica</i> (MEIXNER 1938)		x	x	x
<i>Dicoelandropora atriopapillata</i> AX 1956		x	x	x
<i>Praebursoplana steinböcki</i> AX 1956	x			x
<i>Otoplanidae</i> , Spec. 1				x
<i>Nematoplana coelogynoporoides</i> MEIXNER 1938	x	x	x	x
'Typhloplanoida'				
<i>Petaliella spiracauda</i> EHLERS 1974	x			
<i>Ciliopharyngiella intermedia</i> AX 1952				x
<i>Promesostoma serpentistylum</i> AX 1952		x		
<i>Kalyptorhynchia</i>				
<i>Proschizorhynchus helgolandicus</i> L'HARDY 1965	x			x
<i>Thylacorhynchus caudatus</i> MEIXNER 1928		x	x	x
<i>Cheliplana marcusii</i> (KARLING 1956)		x		
Σ	10	11	7	14

'x' markiert den Strand, an dem die Art gefunden wurde.

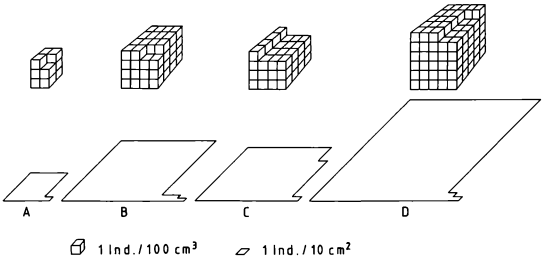


Abb. 2: Mittlere Abundanzen an den vier Stationen.
Die Flächen veranschaulichen die Anzahl der Individuen pro 10 cm². Die Würfel geben die Anzahl der Individuen pro 100 cm³ an.

An allen vier Stränden dominieren die *Proseriata* deutlich bezüglich ihrer Individuendichte und ihrer Artenzahl. Zwischen 90% (Strand A) und 98.3% (Strand C) aller gefundenen Individuen gehörten dieser Gruppe an. Es folgten die *Kalyptorhynchia* mit Anteilen von 0.8% bei Strand C bis 8% bei Strand A. Bei Probestelle C stellten die Proseriaten auch den höchsten Artenanteil mit 85.7%. 64.3% aller Spezies waren an der Station D aus diesem Taxon, die Strände A und B liegen dazwischen. Die *Kalyptorhynchia* verteilen sich etwas anders: Der höchste Artenanteil wurde bei Station B gefunden (18.2%), der geringste bei A (10%). Das starke Dominieren der *Proseriata* ist darin begründet, daß in dieser Gruppe eine große Zahl von Arten zu finden ist, die an die Gegebenheiten des relativ grobsandigen, stark lotischen Strandes sehr gut angepaßt ist. Es sind meist recht große (> 2 mm, z.B. *N. coelogygnoporoides*) und sehr wendige Tiere. Sie besitzen sehr effektive Haftorgane, die es ihnen gestatten, sich an den Sandkörnern festzuheften, um so der Verdriftung durch die Wellen entgegenzuwirken (z.B. die *Kataplana*-Arten oder *Itaspiella h. helgolandica*). Sehr schlecht angepaßt an diese Umweltbedingungen sind hingegen die Vertreter der *Acoela*, *Macrostomida* und '*Dalyellioida*'. Das letztgenannte Taxon ist am exponierten Strand überhaupt nicht zu finden, während die Macrostomiden und die Acoelen nur in geringen Abundanzen und auch nur an der Probestelle D auftraten.

Vergleichsdaten über die Zusammensetzung der Plathelminthengemeinschaften Sylts liegen nur von der geschützten Ostseite der Insel vor. Viele Untersuchungen fanden hier vor allem an einem Sandstrand mit vorgelagertem Sandwatt an der Nordostküste statt (EHLERS 1973, FAUBEL 1976 u.a.). Auch eine nach Osten offene große Bucht (Königshafen) mit unterschiedlichen Watttypen ist intensiv bearbeitet worden (REISE 1984; DITTMANN, REISE 1985). Schließlich waren auch lenitische Strände (HELLWIG 1987) und Salzwiesen der Ostküste Gegenstand umfangreicher Untersuchungen (ARMONIES 1987).

Der Vergleich mit den verschiedenen Lebensräumen vom Sub- bis zum Supralitoral rund um die Insel Sylt macht deutlich, daß die vier ausgewählten Strandabschnitte des Weststrandes zu den Gebieten gehören, die die ärmste Plathelminthenfauna aufweisen.

Die größte Artenmannigfaltigkeit wurde in einem *Arenicola*-Sandwatt festgestellt. REISE (1984) fand dort 83 Spezies und berechnete H zu 3.35. Einen fast ebenso hohen Diversitätsindex weist das Sylter Sublitoral mit $H = 3.15$ auf; die 121 nachgewiesenen Plathelminthenarten stellen die höchste Artenzahl eines einzelnen Lebensraumes auf Sylt dar (WEHRENBURG, REISE 1985). Relativ artenarm zeigten sich ein lenitischer Feinsandstrand und ein feinsandiges (verschlicktes) Mischwatt mit 40 bzw. 38 Arten. Die H -Werte lagen bei 1.18 am Strand und 1.40 im Watt (HELLWIG 1987). Die geringste Artenvielfalt fand ARMONIES (1986) in einer unbeweideten Salzwiese (*Armerietum maritimae*). Der Shannon-Index betrug hier nur 0.94.

Mit 20 Arten freilebender Plathelminthen und einem mittleren Diversitätsindex von 1.36 bilden die untersuchten stark lotischen Strände zusammen mit dem hoch gelegenen Teil einer unbeweideten Salzwiese, einem feinsandigen Strand und einem feinsandig-schllickigen Mischwatt die Schlußglieder in der Reihe der unterschiedlichsten Habitate Sylts. Der Weststrand stellt mit seiner starken Brandungs- und Windexposition sowie seinem groben Sediment für die freilebenden Plathelminthen einen schwer zu besiedelnden Lebensraum dar. Daher finden sich hier nur speziell angepaßte Vertreter dieses Taxons der marinen Meiofauna.

Literatur

- ANKAR S., ELMGREN R., 1976: The benthic macro- and meiofauna of the Askö-Landsort area (Northern Baltic Proper). Contr. Askö Lab. 11: 1-115.
- ARMONIES W., 1986: Plathelminth abundance in North Sea salt marshes: environmental instability causes high diversity. Helgol. Meeresunters. 40: 229-240.
- ARMONIES W., 1987: Freilebende Plathelminthen in supralitoralalen Salzwiesen der Nordsee: Ökologie einer borealen Brackwassergemeinschaft. Microfauna mar. 3: 81-156.
- AX P., 1956: Monographie der Otoplanidae (Turbellaria). Morphologie und Systematik. Abh. Math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz 13: 499-796.
- AX P., HELLER R., 1970: Neue Neorhabdocoela (Turbellaria) vom Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt. Mikrofauna Meeresboden 2: 1-46.
- DITTMANN S., REISE K., 1985: Assemblage of free-living Plathelminthes on an intertidal mud flat in the North Sea. Microfauna mar. 2: 95-115.
- EHLERS U., 1973: Zur Populationsstruktur interstitieller Typhloplanoida und Dalyellioida (Turbellaria, Neorhabdocoela). Mikrofauna Meeresboden 19: 1-105.
- FAUBEL A., 1976: Populationsdynamik und Lebenszyklen interstitieller Acoela und Macrostomida (Turbellaria). Mikrofauna Meeresboden 56: 1-107.
- HELLWIG M., 1987: Ökologie freilebender Plathelminthen im Grenzraum Watt-Salzwiese lenitischer Gezeitenküsten. Microfauna mar. 3: 157-248.
- McLACHLAN A., 1980: The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple rating system. S. Afr. J. Sci. 76: 137-138.
- NOLDT U., WEHRENBURG C., 1984: Quantitative extraction of living Plathelminthes from marine sand. Mar. Ecol. Progr. Ser. 20: 193-201.
- REISE K., 1984: Free-living Platyhelminthes (Turbellaria) of a marine sand flat: An ecological study. Microfauna mar. 1: 1-62.
- SCHMIDT P., 1968: Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. I. Faktorengefüge und biologische Gliederung des Lebensraumes. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 53: 95-174.
- SOPOTT B., 1972: Systematik und Ökologie von Proseriaten (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste. Mikrofauna Meeresboden 13: 1-72.
- WEHRENBURG C., REISE K., 1985: Artenspektrum und Abundanz freilebender Plathelminthen in sublitoralen Sänden der Nordsee bei Sylt. Microfauna mar. 2: 163-180.
- WIESER W., 1960: Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. Limn. Oceanogr. 5: 121-137.

Adresse

G. Wellner
Abt. Ökologie
II. Zoologisches Institut Univ.
Berliner Str. 28
D-3400 Göttingen

Untersuchungen zum Einfluß der Reliefausformung auf die Ausgangsstadien der Bodenbildung und die Entwicklung des Bodentierbesatzes auf Bergehalden

Paul Zimmermann und Wolfgang Burghardt

Synopsis

Coal mining dumps have a low content of plant available water and a high content of sulfuric acid. These characteristics impede vegetation growth. Soil forming processes improve these conditions. The sulfuric acid content is lowered, and the humus content and the frequency of occurrence of euedaphic soil organisms are raised. Intensity of soil forming processes is favoured at locations of higher water infiltration, such as erosion rills and slope breaks. From this follows the possibility of improving vegetation growth by forming the relief of coal mining dumps.

Coal mining dump, grain size distribution, humus, relief, soil formation, soil improvement, soil organisms, sulfur.

1. Einführung

Im zentralen Ruhrgebiet nehmen Bergehalden aus Abraum des Steinkohlebergbaues etwa 4% der Gebietsoberfläche ein (Bodenkarte 1 : 50 000, Blatt Essen, 1985). Dabei bedecken einzelne Halden Flächen zwischen 5 und 75 ha. Das Bergematerial verleiht durch Skelett-(Stein-)anteil mit Korngrößen bis zu 10 (feine Waschberge), teils bis zu 120 mm (grobe Waschberge), den sich auf den Aufschüttungen bildenden Böden gebirgsbodenähnlichen Charakter. Durch Begrünung wird versucht, die Bergehalden in die übrige Landschaft einzufügen (JOCHIMSEN 1986, BLAUROCK 1987). Der Erfolg der Begrünung wird jedoch vom Zustand der Bodenbildung mitbestimmt, die durch die schlechten Substrateigenschaften hoher Skelett- und Schwefelgehalte verzögert wird (KNABE et al. 1968; BRADSHAW, CHADWICK 1980). Die Bodenbildung ist außer vom Substrat auch von der Reliefausformung abhängig. Sie beeinflusst lokal die Bodenbildung durch erhöhte Sickerwassermengen. Daher soll über Bodeneigenschaften einer Bergehalde in Abhängigkeit von der Reliefausformung nachfolgend berichtet werden.

2. Standort und Untersuchungen

Die Untersuchungen erfolgten an der Bergehalde Recklinghausen-Hochlarmark, die vor über 30 Jahren geschüttet wurde. Es wurden auf 2 Teilflächen flache Profilgruben angelegt und bis 30 cm Tiefe beprobt. Reliefpositionen der Bodenprofilgruben sind bei Fläche I:

- Profil 1: Plateaulage, 20-30jähriger Birkenbestand;
 - Profil 2: Hanglage, 20-30jähriger Mischbestand aus Birke, Hainbuche, Stieleiche;
 - Profil 3: Erosionsrinne, 20-30jähriger Mischbestand aus Birke, Hainbuche, Stieleiche;
 - Profil 4: Hangfuß, 20-30jähriger Mischbestand aus Birke, Hainbuche, Stieleiche, Erle, Esche;
- Fläche II:
- Profil 5: fast ebener Oberhang, 3-5jährige Birken;
 - Profil 6: Mittelhang, vegetationsfrei;
 - Profil 7: schwach geneigter Hangabsatz, 3-5jährige Birken.

In einer ausgesuchten Grube wurden Skelettgehalt (Korngröße > 2 mm) sowie die Korngrößenverteilung des Feinbodens (< 2 mm) bestimmt. Von allen Böden wurden die pH-Werte in 0.01 M CaCl₂-Suspension sowie die Gesamt-C- und -S-Gehalte des Feinbodens durch Verbrennen und gaschromatographische Messung ermittelt. Bodentiere und deren Besatzdichten wurden nach folgenden Methoden erfaßt: die Bodenarthropoden durch Trockenextraktion nach Berlese-Tullgren, die Enchytraeiden durch Naßextraktion nach O'Connor, die Lumbriciden durch eine kombinierte Formol-Handverlese-Insitu-Extraktion nach Bouché.

3. Ergebnisse

Bei den Böden handelt es sich um Auftragsböden der Horizontfolge j YA_i - j Y (Profile 5 u. 6) sowie j Y A_{(i)h} - j Y (Profile 1-4 u. 7), deren Auflagen - wo vorhanden - mit der Folge L - Of - (Oh) auf die Humusform Moder hinweisen (nach AG BODENKUNDE 1982). Infolge des geringen wasserspeichernden Feinbodengehaltes (Abb. 1) sind Bergehalden trockene Standorte. Eine Begrünung wird daher an reliefbedingten Wassersammelstellen am ehesten erfolgen. Der in den Bergen in Form von Pyrit, aber auch in Kohleresten vorliegende Schwefel wird unter Luftzufuhr zur Schwefelsäure oxidiert, was zu niedrigen pH-Werten im Mineralboden von 3.2 bis 3.8 bei pH-Werten in den Streuauflagen von 3.9 bis 5.1 führt. Erniedrigung der Schwefelgehalte durch Auswaschung ist auf den Teilflächen stärkerer reliefbedingter Wasseransammlung und Begrünung (Profil 3, 4, 7) deutlich feststellbar (Abb. 2). An diesen Teilflächen tritt oberflächennah ein C-Gehaltsanstieg auf, der in dem sonst durch Kohle C-reichen Bergematerial eine Humusanreicherung andeutet.

Die Besiedlung der Bergehalden durch Bodentiere läßt sich als Sukzession in engem Zusammenhang mit der Entwicklung des Bodens, der Pflanzendecke und des Kleinklimas beschreiben. Die oberflächige Akkumulation von Streu, allochthonem Detritus und Pflanzensaat ist eine Funktion der Reliefvorgabe. Neben dem direkten Eintrag von Bodenorga-

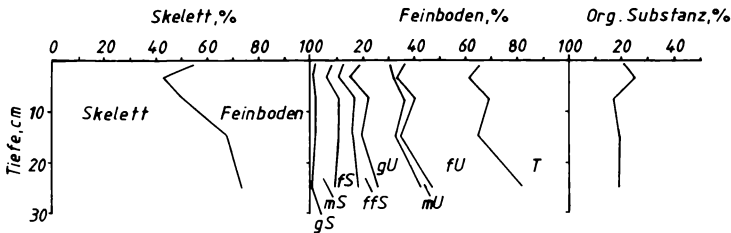


Abb. 1: Skelett-(Stein-)Gehalt, Korngrößenverteilung des Feinbodens und Gehalt an organischer Substanz von Profil 7.

gS = Grobsand, mS = Mittelsand, fS = Feinsand, ffS = Feinstsand, gU = Grobschluff, mU = Mittelschluff, fU = Feinschluff, T = Ton.

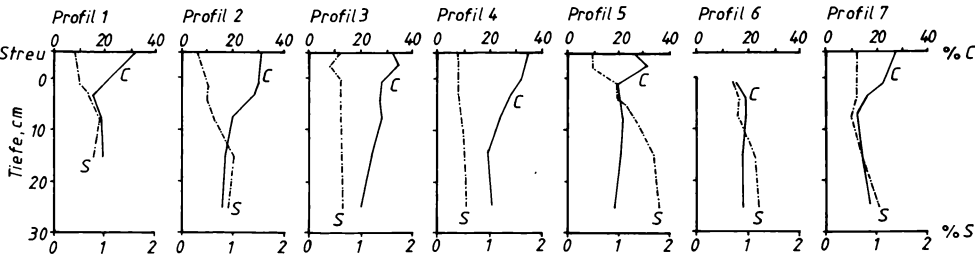
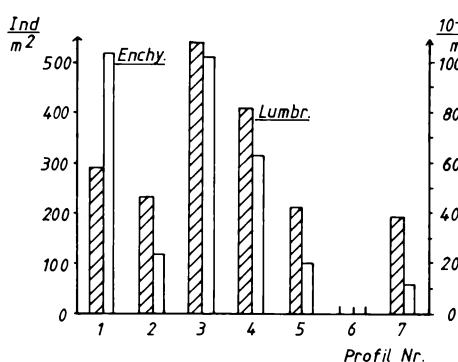
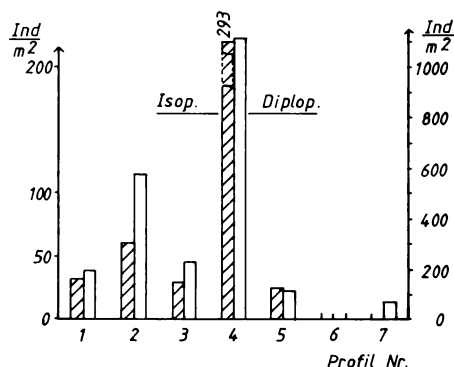


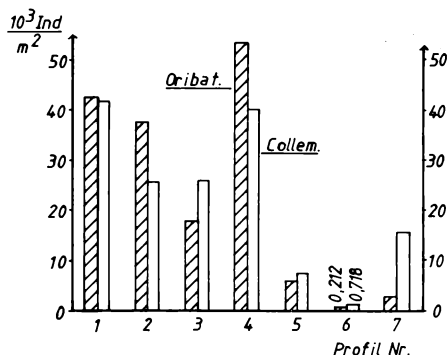
Abb. 2: Tiefenverteilung der Schwefel- und Kohlenstoff-(Humus- und Kohle)gehalte in Abhängigkeit von der Reliefposition (Teilfläche I: Profil 1-4, Teilfläche II: Profil 5-7).



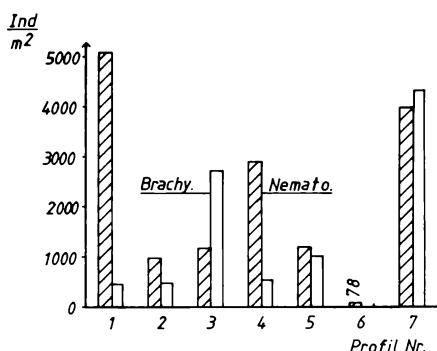
3: Lumbriciden, Enchytraeiden.



4: Isopoden, Diplopoden.



5: Oribatiden, Collembolen.



6: Nematocerenlarven, Brachycerenlarven.

Abb. 3-6: Besatzdichte einiger Bodentiere der Profilpositionen 17, dargestellt in Ind./m².

nismen bieten diese Ansammlungen den Bodenbewohnern erste Nahrung und Schutz und mildern das anfangs extreme Kleinklima durch Bedeckung. An den gleichen Stellen ist durch zusätzlichen Wasserzustrom die Bodenfeuchte, ein wesentlicher Minimumfaktor für Bodenlebewesen, günstiger als an anderen Positionen gestaltet. Profilstelle 6 (ohne Streuauflage) mit geringer Bestandsdichte von Kleinarthropoden entspricht einem Frühstadium der Sukzession. Die beiden anderen Profilstellen der Teilfläche II zeigen zwar im Vergleich zu den Profilen der Teilfläche I deutlich niedrigeren Kleinarthropodenbesatz, weisen aber sowohl Enchytraeiden, Lumbriciden, Diplopoden und Isopoden (Abb. 3 u. 4) in nennenswerten Bestandsstärken auf. Eine Ausnahme macht das Profil 7, welches außerordentlich hohe Dipterenlarvendichten aufweist (Abb. 4 u. 6). Die am besten ausgeglichene Verteilung innerhalb der Teilfläche I zeigt das Profil 4 am Hangfuß mit hohen Makroarthropoden- und Lumbricidendichten (Abb. 3 u. 4). Am Profil 2 (ohne Krautschicht) macht sich bei den Enchytraeiden und *Dendrobaena*-Besatzdichten die nur schütterte Streuschicht negativ bemerkbar (Abb. 3). Das Gegenteil zeigt Profil 3 mit mächtiger Streuauflage und hohen Enchytraeiden- und *Dendrobaena*-Besatzdichten (Abb. 3). Profil 1 fällt durch hohe Enchytraeiden- und Dipterenlarven-Besatzdichten und relativ niedrigen Makroarthropodenbesatz auf, wobei allerdings die 'Waldarten' (nach NEUMANN 1971) *Chordeuma sylvestre* (Diplopode) und *Oniscus asellus* (Isopode) hier gefunden werden. Der Vergleich der Vertikalverteilung von Kleinarthropoden (Abb. 7) in Profil 4, 6 und 7 zeigt exemplarisch das Voranschreiten der Sukzession und der Bodenbildung in die Tiefe. Demgegenüber fällt auf, daß bei den Lumbriciden mit *Allolobophora caliginosa* einer epiendogäischen Form in den Frühstadien (Profil 5 u. 7) mit ca. 25-30% Individuenanteil eine Pionierrolle zukommt (s.a. DUNGER 1968).

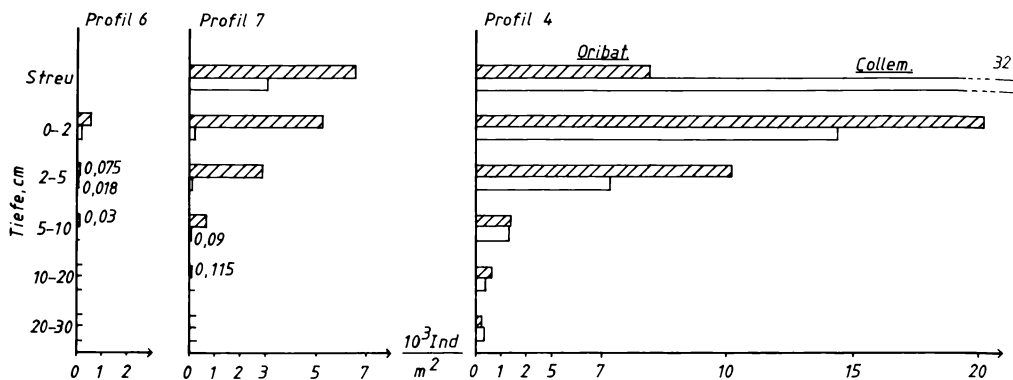


Abb. 7: Vertikalverteilung von Oribatiden und Collembolen auf den Profilpositionen 6, 7 und 4, dargestellt als Besatzdichten in 10^3 Ind./m^2 .

4. Schlußfolgerung

Prozesse fortschreitender Bodenbildung an Bergehalden, die durch Abnahme des Schwefelgehaltes, Zunahme des Humusgehaltes sowie vermehrtes Auftreten an euedaphischen Bodenorganismen gekennzeichnet sind, zeigen eine deutliche Reliefabhängigkeit. Die Reliefgestaltung nimmt dabei wesentlichen Einfluß auf den Bodenwasserhaushalt und die Primärakkumulation von Feststoffen, wodurch obige Prozesse der Bodenbildung und Bodenbesiedlung auf Teilflächen begünstigt werden. Somit wird es möglich sein, über Reliefgestaltung die Bodenentwicklung einer Halde zu beeinflussen.

Diese Arbeit wurde durch die Unterstützung des Kommunalverbandes Ruhrgebiet ermöglicht, dem an dieser Stelle hierfür gedankt wird.

Literatur

- AG BODENKUNDE, 1982: Bodenkundliche Kartieranleitung, 3. Aufl. Hannover.
- BLAUROCK H., 1987: Rekultivierung von Halden aus forstlicher Sicht. Seminarber. Naturschutzzentrum NRW 1: 47-49.
- BRADSHAW A.D., CHADWICK M.J., 1980: The restoration of land. The ecology and reclamation of derelict and degraded land. Oxford (Blackwell): 317.
- DUNGER W., 1968: Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohletagebaues. Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 43(2): 256.
- JOCHIMSEN M., 1986: Begrünungsversuche auf Bergematerial der Halde Ewald/Herten. Verh. Ges. Ökol. 14: 223-228.
- KNABE W., MELLINGHOFF K., MEYER F., SCHMIDT-LORENZ R., 1968: Haldenbegrünung im Ruhrgebiet. Schriftenr. Siedlungsverb. Ruhrkohlenbezirk 22: 137.
- NEUMANN U., 1971: Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae, Coleoptera, Diplopoda und Isopoda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlereviere. Pedobiologia 11: 193-226.

Adresse Dipl.-Biol. P. Zimmermann
 Prof. Dr. W. Burghardt
 Angewandte Bodenkunde/Ökologie
 Universität GHS
 Universitätsstr. 5
 D-4300 Essen

Ökologie-Ausbildung an der Universität

Gerd Weigmann

Synopsis

Teaching of ecology at universities is not based on specially developed didactics. The subjects of scientific ecology and the complexity and social aspects of this science require interdisciplinarity and practical approaches in teaching. With regard to different professional objects of students, the universities should offer a variety of concepts of studies in ecology. Some basic conceptional statements towards a new approach in teaching ecology are presented.

Didactics of ecology, education in ecology, interdisciplinary teaching.

1. Einführung

Die Ausbildung im Bereich Ökologie an Hochschulen ist unbefriedigend, wenn man sie daran mißt, wie erfolgreich Hochschul-Absolventen ihre wissenschaftlichen Kenntnisse von Ökologie in der beruflichen Praxis anwenden. Die ökologischen Probleme in unseren Wäldern, auf Agrarflächen, in Ortschaften und in Gewässern sowie im Bereich des ökologisch-medizinischen Umweltschutzes nehmen eher zu. Offensichtlich sind im Spannungsfeld zwischen politisch-ökonomischem und wissenschaftlich-ökologischem Bereich starke Diskrepanzen darüber vorhanden, was zu tun sei. Wo man sich einig über das Ziel ist, ist dennoch der Weg nicht unumstritten. Jedenfalls wird von verschiedenen Seiten ein Handlungsdefizit in Politik und Wissenschaft angeprangert.

Wir sollten uns fragen, ob nicht der Wissenschafts- und Lehrbetrieb mitverantwortlich für die Handlungsdefizite ist und was dann in den Hochschulen und aus den Hochschulen heraus als Beitrag zur Bewältigung ökologischer Probleme zu leisten ist (vgl. Podiumsdiskussion in JÄNICKE et al. 1985: S. 303 ff.). Ein Kritiker hat einmal den unzureichenden Ausbildungsstand in Biologie von Abiturienten beklagt, die an die Universität kommen. Er gab auch die Erklärung mit: Die Schulen schickten schlecht ausgebildete Abiturienten an die Hochschulen, und die Hochschulen lieferten den Schulen dafür unzureichend bzw. falsch ausgebildete Lehrer: ein sich selbst reproduzierender Kreislauf von Mängeln. Für die Ökologie-Ausbildung scheint mir dies noch deutlicher zu gelten. Fortschritte einer 'Didaktik der Ökologie' zeichnen sich für den Schulunterricht ab (vgl. RIEDEL, TROMMER 1981; div. Beiträge in den Verhandlungen der GfÖ). Unterrichtsprojekte aus Hochschulen werden nur vereinzelt publiziert, sie ergeben keinen Leitfadens einer ökologischen Hochschuldidaktik. Hier seien keine Forderungen aus der Sicht der Universität heraus formuliert, sondern kritische Anmerkungen und Anregungen in die Universität hinein gerichtet; subjektive Gewichtungen können dabei nicht ausbleiben. Noch ein weiterer Gesichtspunkt ist maßgeblich: Die Hochschulen halten sich das Prinzip des 'forschenden Lernens' zugute, das auch beibehalten werden sollte. Wenn aber Mängel des Lehrkonzepts in Ökologie an Hochschulen festgestellt werden, sollte man in diesem Kontext fragen, ob sie auch durch Mängel des Forschungskonzepts mitbedingt sind.

2. Ziele der Ökologieausbildung

Die Ziele der Ökologie-Berufsausbildung sollten bestimmt werden von Berufsfeldern von Ökologen bzw. Fachleuten mit ökologischen Aufgaben und von Kenntnissen und Fähigkeiten, die von diesen Fachleuten erwartet werden müssen. Eine Unterscheidung von 3 Hauptkomplexen ökologischer Tätigkeit ist sinnvoll:

- I) im politisch orientierten Bereich
- II) im Vollzug
- III) im wissenschaftlichen Bereich mit Forschung und Lehre.

Für den politisch orientierten Bereich ökologischer Berufstätigkeit sollte in erster Linie nicht durch spezielle Ausbildungsgänge qualifiziert werden, sondern durch Verbesserung der schulischen Bildung, der politischen Erwachsenenbildung, der fachlichen berufs begleitenden Weiterbildung sowie direkt durch aktive Mitarbeit in Bürgerinitiativen und anderen politischen Organisationen. Dies gilt besonders für Politiker, Verwaltungsfachleute und Juristen.

Im Vollzugsbereich, dessen Hauptträger der öffentliche Dienst ist, lassen sich verschiedene Bedarfsebenen je nach politischer Entscheidungsbefugnis unterscheiden. Der größte Bedarf an ökologischen Fachkräften liegt im kommunalen Bereich, wo von der Ausbildung her praxisorientierte Spezialkenntnisse, die dem Fachhochschulniveau entsprechen, benötigt werden. Der Anspruch an die inhaltliche Breite und Wissenschaftlichkeit der Ausbildung wächst mit den höheren Entscheidungsebenen. Entscheidendes Ausbildungsziel muß generell die Entwicklung von Fähigkeiten sein, mit denen sich wissenschaftliche Erkenntnisse auf der Planungsebene umsetzen lassen. Der Ökologe im Vollzug muß auch als einzelner (wo oft ein interdisziplinäres Team nötig wäre, aber finanziell nicht realisiert werden kann)

- Arbeits- und Denkweisen verschiedener Disziplinen kennen, um mit speziellen Fachvertretern kooperieren zu können,
- wissenschaftliche Fachgutachten lesen, bewerten und umsetzen können.

So vielseitig wie die Ökologie als Wissenschaft, ist die Praxis ökologischer Berufsfelder in Teilbereichen von biologischen, geowissenschaftlichen, medizinischen, landespflegerischen, technischen und gesellschaftswissenschaftlichen Berufen, die Einfluß nehmen auf Natur, Landschaft und menschliche Umwelt. Auch der Ökologe in der Wissenschaft muß sich in Problemen und Fragestellungen der Praxis auskennen, um brauchbare Gutachten zu liefern und Handlungsvorschläge zu unterbreiten, sofern er sich nicht auf spezielle Fragen innerhalb seiner Fachwissenschaft und auf 'reine Ökologie' beschränken will.

In einem Gesprächskreis über ökologische Aufbaustudien (anläßlich der Planung eines Berliner Modellversuchs in einer Expertenbefragung und in einem Arbeitsgespräch im Umweltbundesamt) wurde allgemein die Ansicht vertreten, daß es den Beruf des Ökologen zur Zeit nicht gebe und daß ein genereller Ökologe momentan auf dem Arbeitsmarkt wenig Chancen habe und deshalb an Hochschulen nicht ausgebildet werden sollte, weil

- solch ein Studium zu vielseitig sei, als daß es in zumutbarer Zeit zu bewältigen wäre,
- in speziellen Aufgabenbereichen ein Allgemein-Ökologe nicht gleichwertig, konkurrenzfähig mit Ökologie-Spezialisten von anderen Disziplinen sei.

Daraus ist zu folgern, daß ein gesonderter Studiengang 'Ökologie' nicht sinnvoll ist. Angestrebtes Ziel an Hochschulen sollte es stattdessen sein, verschieden spezialisierte Ökologen auszubilden, spezialisiert in der Handlungskompetenz einer ökologischen Fachrichtung, generell ausgebildet in der Gesamtschau von wissenschaftlicher Ökologie (Theorie), von angewandter Ökologie mit der Einbindung in andere Kräftefelder der Gesellschaft (Politik, Rechtskunde, Wirtschaft, Sozialbereich, Gesundheitswesen). Es besteht noch ein Mangel an wissenschaftlich fundierter angewandter Ökologie an Hochschulen.

Gemeinsam sind allen Berufssektoren mit ökologischer Tätigkeit neben der jeweiligen speziellen Befähigung die Ziele

- Erkennen und Bewerten komplexer ökologischer Zusammenhänge und
- Kommunikations- und Kooperationsfähigkeit mit Partnern aus den Nachbarwissenschaften und aus der Anwendungspraxis.

3. Zur Lehrsituation an Hochschulen

Ganz allgemein spielt in Hochschulstudienfächern die Fachdidaktik eine unbedeutende, unbefriedigende Rolle, wo sie überhaupt vorkommt. Fachdidaktische Ausbildung von Studenten, in der Regel von zukünftigen Lehrern, wird nicht in den Hochschulalltag der Lehre übernommen oder ist nicht übernehmbar, weil z.B. Biologie-Didaktik für die Schule nicht auf Ökologie-Ausbildung, wie sie hier gefordert wird, übertragbar ist. Fachdidaktische Kenntnisse oder Fortbildung von Dozenten sind eher große Ausnahmen. Wichtige Gründe für die allgemeinen und speziellen Ausbildungsprobleme sind folgende:

Lehrpersonen an Hochschulen sind in der Regel fachwissenschaftlich qualifiziert und deshalb in diese Position gekommen. Das fördert den Bezug der Lehre zur aktuellen Wissenschaft und ist sinnvoll. Aber sie sind in der Regel didaktisch unqualifiziert (was nicht heißt unfähig); sie sind fachdidaktisch nur Autodidakten. Die Hochschuldozenten haben sich in den letzten Jahrzehnten immer mehr auf Spezialgebiete ihrer Wissenschaft beschränkt, weil die Informationsfülle und methodische Vielfalt zunimmt. Es bestehen deshalb teilweise Tendenzen, Unterrichtsfächer in Teilfächer zu zergliedern und aus Fachkomplexen nur einige Studieninhalte exemplarisch zu vermitteln, weil die Fülle des Stoffs zu umfangreich wird. Vor allem in den klassischen Naturwissenschaften, möglicherweise weniger in angewandten Fächern wie Landespflege oder Landwirtschaft, sind klassische Lehrpläne sowie Studien- und Prüfungsordnungen konservativ auf traditionelle Inhalte ausgerichtet. Beispielsweise passen Klimakunde oder Bodenkunde schlecht oder nur zusätzlich zu einem Biologie-Studienkonzept. Sozialwissenschaftliche oder wirtschaftliche Aspekte der angewandten Biologie werden vielfach als Lehrgegenstand abgelehnt, oder es herrscht starkes Mißtrauen, sie seien hier unwissenschaftlich oder politisch suspekt. Fachübergreifender Unterricht wird dadurch effektiv behindert, besonders in der Ökologie.

In der ökologischen Forschung besteht dagegen eine zunehmende Tendenz und ein Druck zu fächerüberschreitenden Ansätzen und zu Kooperation mit anderen Spezialisten, obgleich vor allem von Beobachtern von außerhalb der Hochschulen der interdisziplinäre Forschungsansatz als zu selten bezeichnet wird. Ein Transfer dieser Kooperation in fachübergreifenden Unterricht in Ökologie wird kaum praktiziert.

4. Anmerkungen zu einem neuen Konzept des Ökologie-Unterrichts

Im Rahmen dieser Ausführungen können aus Platzgründen nur stichwortartige Vorstellungen zu einer Konzeptdiskussion beigetragen werden.

- I) Klassische Studiengänge mit starker ökologischer Relevanz sollen in ihre Lehrpläne explizit Ökologie aufnehmen. Es reicht nicht, daß in Teilsparten von Studienteilfächern ökologische Aspekte eingebracht werden, z.B. Ökophysiologie spezieller Tiere und Pflanzen in die Tier- oder Pflanzenphysiologie-Vorlesung.
- II) Die verschiedenen fachspezifischen Facetten zu einem Problembereich, wie z.B. Ökologie einer Agrarlandschaft, dürfen nicht nur verteilt in Lehrveranstaltungen mit anderen Hauptinhalten nebenbei vorkommen, so daß der Studierende die Synthese selbst vollziehen müßte. Die Zusammenhänge müssen auch inhaltlich und organisatorisch vorgezeichnet und didaktisch speziell aufbereitet werden.
- III) So wie die Erfassung eines Ökosystems synthetisches Denken voraussetzt, muß unterrichtsmethodisch die Synthese von den Details zur Wechselwirkung von Systemkomponenten und zum Systemganzen vorgegeben werden. Das bedeutet, daß unterrichts- und denkmethodisch systemorientiert vorgegangen werden soll. Wo der einzelne Dozent fachlich und methodisch überfordert ist, sollte die interdisziplinäre Lehrkooperation versucht oder wenigstens der interdisziplinäre Gedankenansatz eingebracht werden. Damit ist analytisches Denken und Arbeiten im einzelnen, wie es durch das übliche kausale Hinterfragen in den Naturwissenschaften betrieben wird, nicht überflüssig. SCHAEFER (1981) beschreibt mit "inklusivem Denken" einen noch besser der Ökologie angemessenen Ansatz.
- IV) Vor allem der letzte Punkt, systemorientiertes Denken und Handeln im ökologisch relevanten Unterricht, erfordert eine veränderte Einstellung des Lehrenden zu seinem Fach in Relation zu anderen Gebieten der Ökologie. Er muß außerdem den persönlichen Konflikt bewältigen, auf einigen Sektoren des Lehrinhaltsfeldes nicht der kompetente Spezialist zu sein, sondern eventuell Wissenslücken im Detail hinnehmen und zugeben.
- V) Neben fächerüberschreitenden Ansätzen im Ökologie-Unterricht ist das Einbeziehen von Fragen der Anwendungspraxis geeignet, die Kluft zwischen wissenschaftlicher Lerntätigkeit an der Hochschule und Anforderungen des späteren Berufsalltags für die Studierenden kleiner werden zu lassen. Dabei bietet sich auf allen Ausbildungsebenen der Projektunterricht als passende Lehrform an (für Hochschulen vgl. EULEFELD, WEIDEMANN 1977; WEIGMANN et al. 1981).
- VI) Die Studienformen sollten stärker als bisher pluralistisch sein. Verschiedene Lehrinstitute müßten hierfür ein vielfältiges Spektrum von Ökologie anbieten, jeweils in bezug auf die Berufsbilder der Auszubildenden in Inhalt und Methodik konzipiert.

Der Studienführer Ökologie der GfÖ (TROMMER 1986) zeigt, daß einiges schon realisiert bzw. erprobt ist. Zur Verbesserung bestehender und zur Konzeption neuer Studiengänge gibt es verschiedene Möglichkeiten, z.B.:

- Fachübergreifende ökologische Lehrveranstaltungen, integriert in traditionelle Studiengänge
- Vertiefungsbereich Ökologie (Wahlschwerpunkt) in landschaftsbezogenen Studiengängen (z.B. Geologie, Biologie, Landschaftsplanung u.a.)
- Hauptstudiengänge Ökologie (Y-Modell) auf der Basis herkömmlicher Studienfächer
- Aufbaustudium Ökologie nach einem natur- oder sozialwissenschaftlichen Erststudium (ergänzend oder auch als vertiefendes Promotionsstudium)
- Weiterbildungsstudiengänge, z.B. als Blockstudium für die Beamten- und Angestellten-Fortbildung, als Kontaktstudium neben der Berufspraxis oder als Fernstudium zur beruflichen Qualifikationsverbesserung.

Auf dem Gebiet der Ökologie ist nicht nur von der Sache her ein zunehmendes Engagement der Universitäten und Dozenten zu fordern. Dazu scheint es auch notwendig, fachdidaktische Grundlagen zu erarbeiten, die die speziellen Erfordernisse von Ökologie-Ausbildung allgemeiner und berufsqualifizierender Studiengänge berücksichtigen. Hier bietet sich außerdem für die Zeit des prognostizierten Rückgangs der Studentenzahlen eine sinnvolle Tätigkeit für freiwerdende Lehrkapazitäten.

Literatur

- EULEFELD G., WEIDEMANN G., 1977: Ökologie und Umwelterziehung in Schulunterricht und Studium. Verh. Ges. Ökol. 5: 551-561.
- JÄNICKE M., SIMONIS U.E., WEIGMANN G. (Ed.), 1985: Wissen für die Umwelt. Berlin (Gruyter): 319 S.
- RIEDEL W., TROMMER G. (Ed.), 1981: Didaktik der Ökologie. Köln (Aulis): 318 S.
- SCHAEFER G., 1981: Grundsätze zu einer Didaktik der Ökologie. In: (Ed. RIEDEL W., TROMMER G., 1981): Didaktik der Ökologie. Köln (Aulis): 318 S.
- TROMMER G. (Ed.), 1986: Studienführer Ökologie. 3. Aufl. (Ges. Ökol.): 51 S.
- WEIGMANN G., BLUME H.-P., MATTES H., SUKOPP H., 1981: Ökologie im Hochschulunterricht - Ein Großpraktikum in der Berliner Innenstadt. In: (Ed. RIEDEL W., TROMMER G., 1981): Didaktik der Ökologie. Köln (Aulis): 318 S.

Adresse

Prof. Dr. Gerd Weigmann
AG Bodenzoologie und Ökologie
Institut f. Zoologie FU
Tietzenweg 85-87
D-1000 Berlin 45

Aspekte der Forschung zur beruflichen Umweltbildung (duale Berufsausbildung, Berufsfachschulen und Fachschulen)

Karlheinz Fingerle

Synopsis

There continue to be great deficits in vocational and technical environmental education and training in the FR of Germany. These deficits are caused by the legal procedures for the incorporation of environmental education in vocational and technical training guidelines and curricula. But there is a deficit in theory, conceptual frameworks and research in environmental education, too. This paper gives some proposals for future research on vocational and technical education and training, especially on environmental aspects of work, education and training.

Environmental education, technical education, vocational education.

1. Situationsanalyse

Schon im Umweltprogramm aus dem Jahre 1971 trat die Bundesregierung dafür ein, "in die Ausbildungsordnungen für die betriebliche Ausbildung und in die Lehrpläne für berufsbezogene Bildungsgänge ökologische Themen" aufzunehmen (BUNDESREGIERUNG 1973). Auch im Jahre 1987 sieht der Bundesminister für Bildung und Wissenschaft die Notwendigkeit, Fragen des Umweltschutzes verstärkt bei der Ordnung der staatlich anerkannten Ausbildungsberufe einzubeziehen, für die berufliche Aus- und Weiterbildung didaktische Konzepte und audiovisuelle Medien zu entwickeln und zu erproben, Lehrer und Ausbilder im Umweltschutz aus- und weiterzubilden und die Kooperation zwischen Betrieben und Schulen in diesem Bereich zu fördern (BMBW 1988).

In die Rahmenlehrpläne für berufliche Schulen wurden berufsbezogene und übergreifende Lernziele zum Umweltschutz aufgenommen (KMK 1987). Allerdings berichtet die Kultusministerkonferenz über die Umwelterziehung in den Schulen, ohne die tatsächliche Relevanz und Effektivität der Behandlung ökologischer Themen und des Umweltschutzes zu bewerten. Trotz der beachtlichen Aktivitäten kann wohl noch immer gelten: Anspruch und Wirklichkeit klaffen "noch recht weit auseinander, wenn es um Implementation und praktische Umsetzung geht" (KAYSER 1984).

Dieses Defizit ist vor allem ein Theorie- und Forschungsdefizit. Wenn dieses Defizit nicht aufgefüllt wird, werden auch mit großem finanziellen Aufwand geförderte Modellversuche kaum zur Verbesserung der Situation beitragen können. Es ist wenig hilfreich, durch vage Vorgaben der Ausbildungsrahmenpläne und schulischen Richtlinien die Auswahl der Themen den Vorlieben von Ausbildern und Lehrern, privaten Interessen von Auszubildenden und Schülern, den zufällig gegebenen Möglichkeiten des Ausbildungsbetriebes oder der augenblicklichen Aktualität in den Massenmedien zu überlassen. Selbstverständlich ist dies kein Plädoyer gegen allgemeine Ziele in der Umwelterziehung - zum Beispiel als Aspekt des politischen Lernens. Aber diese allgemeinen Ziele geben keine Legitimation, auf die angemessene berufliche Qualifikation zu verzichten. Vielmehr ist anzustreben, die allgemeinen Ziele über die berufliche Qualifizierung zu erreichen. Gelungene Ansätze der Berücksichtigung von Umwelaspekten in der Berufsausbildung, in den Berufsfachschulen und in den Fachschulen gibt es bisher nur wenige.

Während zunächst Untersuchungen nachwiesen, daß Umweltthemen in den Ausbildungsvorschriften vieler Berufe unzureichend behandelt wurden (Defizit-Analysen), traten durch die Auftragsarbeiten der UNESCO-Verbindungsstelle für Umwelterziehung im Umweltbundesamt und durch die Arbeiten zur Ordnung der staatlich anerkannten Ausbildungsberufe durch das Bundesinstitut für Berufsbildung (BIBB) zunehmend konstruktive Arbeiten in den Vordergrund. Ob die anwendungsbezogene Forschung des BIBB zur Vorbereitung neuer Ausbildungsberufe und neuer Vorschriften für alte Ausbildungsberufe (vgl. BENNER 1982) überhaupt Fragen des technischen und ökologischen Umweltschutzes genauer untersucht, hängt von den Experten der Sozialparteien (Vertreter der Arbeitgeber und der Arbeitnehmer) und von den Sachverständigen des BIBB ab. Der tarif- und berufsbildungspolitische Kompromißcharakter der Verordnungen über die Berufsausbildung läßt die Berücksichtigung solcher Fragestellungen nur zu, wenn alle Beteiligten zustimmen. Die administrativ gesteuerte und anwendungsbezogene Forschung bedarf daher einer Ergänzung durch eine Forschung an Hochschulen, die (weniger eingeengt durch Rücksichtnahmen auf Politik und Verbände) auch Aspekte untersuchen könnte, die von der staatlichen Auftragsforschung ausgeblendet werden. Auch die mit den Ausbildungsrahmenplänen abgestimmten Rahmenlehrpläne für die Berufsschulen der Kultusministerkonferenz müßten sich auf solche Forschungen stützen. Trotz anderer Rechtslage gelten die vorstehenden Ausführungen mit den notwendigen Einschränkungen auch für die Berufsfachschulen und die Fachschulen, die vollzeitschulisch - evtl. ergänzt durch Praktika - eine berufliche Teilqualifikation oder eine volle berufliche Qualifikation vermitteln.

Auf der Grundlage bisheriger Arbeiten zum Umweltlernen in der beruflichen Bildung (vgl. FINGERLE 1987; FINGERLE, HEID 1987) ist es erforderlich, im Rahmen eines didaktischen Konzepts die möglichen Beiträge der Ökologie und anderen Umweltwissenschaften, der Berufs- und Qualifikationsforschung, der Berufs- und Wirtschaftspädagogik und der Didaktik der beruflichen Fachrichtungen zu beschreiben. Für die Berücksichtigung von Umweltthemen in der Berufsausbildung und zur Entwicklung didaktischer Kriterien hat im Jahre 1981 die ICON-Studie im Auftrag des UBA interessante Vorarbeiten geleistet.

2. Entwicklungsvorschläge

Im folgenden sollen pragmatisch einige Fragestellungen benannt werden, die für die Berufsausbildung in den 383 anerkannten Ausbildungsberufen (Stand: 1. Juli 1987) und in der Ausbildung von Berufsfachschulen und Fachschulen durch die Forschung zu bearbeiten wären.

(I) Fallstudien und Tätigkeitsanalysen

Für die meisten Berufsausbildungsgänge ist unbekannt, wie in den Situationen der Ausbildung und der Erwerbstätigkeit Umweltaspekte thematisch und handlungsrelevant werden. Die Untersuchung der beruflichen Situationen müßte zweckmäßigerweise multidisziplinär geplant werden. Rollenstrukturen, Routinen, szenische Organisation des beruflichen Handelns, kognitive Skripte, moralische Niveaus der Entscheidungen, berufliches Wissen, berufliche Fertigkeiten sind nur einige Stichwörter für unterschiedliche Fragestellungen. Ob zum Beispiel Speditionskaufleute und Kaufleute im Eisenbahn- und Straßenverkehr berufliche Situationen überhaupt unter dem Gesichtspunkt ökologischer Risiken strukturieren, ist eine interessante Fragestellung.

(II) Entwicklungen von Curricula, Schulbüchern und anderen Medien

Die bisher entwickelten Curricula, Schulbücher und Handreichungen stützen sich in vielen Fällen nur auf plausible Vermutungen, nicht auf gesichertes Wissen. Überraschend oft wird nur auf populäre Broschüren, auf Sekundär- oder Tertiärliteratur, auf Zeitungsmeldungen zurückgegriffen. Von Didaktikern ist zu fordern, daß sie häufiger Quellen auswer-

ten, die nicht schon didaktisch reduziert und zum Teil verfälscht sind. Ebenso ist zu prüfen, ob Annahmen über Gemeinsamkeiten in verschiedenen Ausbildungsberufen zutreffen. Die zum Beispiel für das Berufsgrundbildungsjahr Agrarwirtschaft veröffentlichten Schulbücher und die Handreichung der UNESCO-Verbindungsstelle mögen für die Ausbildung von Landwirten geeignet sein, ihre Brauchbarkeit für die demselben Berufsfeld zugeordneten Fischwirte, Forstwirte usw. ist aber zu bezweifeln. Die Erforschung und Entwicklung von Materialien zur Umweltbildung gerade für Berufsausbildungsgänge, die eine so geringe Anzahl von Auszubildenden haben, daß Verlagspublikationen kaum lohnend sind, könnte eine Aufgabe der didaktischen Forschung an Hochschulen sein.

(III) Evaluation

Zur Entwicklung von Materialien müßte auch die Evaluation gehören. Es liegen kaum Studien zur Verwendung und zur Wirksamkeit von curricularen Materialien zur Umweltbildung in der Berufsbildung vor. Diese Evaluation müßte im Blick auf die berufliche Qualifikation geplant werden. Zur Evaluation ist die Frage zu erörtern, ob spezifisches Umweltwissen die erwünschten Folgen für das Handeln hat oder ob allgemeines Wissen in bestimmten Situationen eher zur Vermeidung von Umweltschäden führt als spezifisches Wissen. (So mag für Forstwirte die Beherrschung der Grundrechenarten und der Prozentrechnung für das Ansetzen von Spritzbrühen wichtiger für das Vermeiden von Umweltschäden sein als irgendeine didaktisch-reduzierte Form des Wissens über Insektizide, Fungizide usw.). Die Evaluation muß auch die Beobachtung verschiedener Lehrer und Ausbilder bei der Verwendung von Materialien und Handreichungen einbeziehen.

Literatur

- BENNER H., 1982: Ordnung der staatlich anerkannten Ausbildungsberufe. Berlin (Bundesinst. f. Berufsbildung).
- BUNDESINSTITUT f. BERUFSBILDUNG (BIBB) (Ed.), 1987: Bekanntmachung des Verzeichnisses der anerkannten Ausbildungsberufe und des Verzeichnisses der zuständigen Stellen vom 20.8.1987. Beilage zum Bundesanzeiger 211 vom 10.11.1987.
- BUNDESMINISTER f. BILDUNG u. WISSENSCHAFT (BMBW) (Ed.), 1988: Zukunftsaufgabe Umweltbildung: Stand und Perspektiven der Umweltbildung in der Bundesrepublik Deutschland. Bonn (BMBW).
- BUNDESREGIERUNG (Ed.), 1973: Umweltschutz: Das Umweltprogramm der Bundesregierung. 2. Aufl. Stuttgart (Kohlhammer).
- FINGERLE K., 1987: Umwelterziehung und Berufsbildung in Schule und Betrieb. In: (Ed. CALLIESS J., LOB R.E.): Handbuch Praxis der Umwelt- und Friedenserziehung. Bd. 2: Umwelterziehung. Düsseldorf (Schwann): 130-139.
- FINGERLE K., HEID H. (Ed.), 1987: Umweltlernen in der beruflichen Bildung. Z. Berufs- Wirtschaftspäd., Beih. 7.
- KAYSER B., 1984: Umwelterziehung in der beruflichen Bildung. In: Beiträge zum Workshop: Ökologische Aspekte in der Berufsbildung. Hochschultage Berufliche Bildung '84 (3.-6. Oktober TU), Berlin.
- KMK (KULTUSMINISTERKONFERENZ), 1987: Umwelterziehung in der Schule. Beitrag zum Europäischen Umweltjahr 1987. Bericht der Kultusministerkonferenz vom 12.12.1986. Bonn (KMK).

Adresse

Univ.-Prof. Dr. K. Fingerle
FB 2 (Berufspädagogik, Polytechnik, Arbeitswissenschaft) GH
Postfach 10 13 80
D-3500 Kassel

Keyword-Register

A

abiotic factors	89, 657
abundance	125, 285, 315, 321, 379, 385, 391, 809
accumulation	473, 543
acid deposition	465, 479, 597
additional precipitation	379, 385, 391
<i>Adela</i>	401
<i>Aeolosomatidae</i>	321
aggregation	299
agrarian landscape	671, 683
agricultural landscape	719
air pollutants	529
- pollution	457, 465
<i>Allium ursinum</i>	145, 167, 177
allocation	145
aluminium tolerance	535
<i>Amara aenea</i>	727
ammonification	353
<i>Amoebae</i>	221
anaerobic root environment	771
ancient woodland	663
<i>Anemone nemorosa</i>	145, 177
animal-microbial interaction	61
<i>Apodemus</i>	307, 611
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	237
<i>Arachnida</i>	695
arthropods	365, 417, 619
artificial structures	293
<i>Atropion</i>	341

B

Bavaria	657
bark	417, 567
base saturation	347
beech	
- forest	21, 47, 55, 61, 67, 71, 77, 83, 89, 97, 103, 109, 117, 125, 131, 145, 167, 177, 189, 203, 213, 221, 229, 245, 251, 257, 263, 267, 273, 279, 285, 297, 299, 307, 315, 321, 341, 353, 365, 407, 479, 487, 507, 571, 577, 597, 799
- leaves	407
- seedlings	557, 563
biennial plants	757
bio-accumulation	619
bioindication	379, 567, 571
bioindicator	385, 605
biological variances	779

biological-phenological spectra	131
biomass	67, 103, 117, 145, 315, 321, 379
biomonitoring	487, 549, 793
biotic interactions	213
bioturbation	237
<i>Bombus</i>	713
bone	611
boreal forest	445, 449
brood care	805
browsing pressure	425
buffer capacity	449
- processes	479

C

C/N ratio	353
cadmium	473, 571
calcium	557
calorimetry	177
canopy fauna	21
Ca-oxalate	765
<i>Capreolus capreolus</i>	425
<i>Carabidae</i>	671, 727, 733
carbon budget	167, 203, 457
- dioxide evolution	353
- dioxide gas exchange	497
- flow	221
- stable isotopes	775
<i>Carex</i>	535
- <i>remota</i>	771
carrion insects	739
cascade process	33
cation exchange capacity	479
Central Europe	417, 425
changes in species composition	487
<i>Chilopoda</i>	279
<i>Chrysomelidae</i>	273
<i>Ciliata</i>	385, 391
ciliatostasis	371
<i>Ciliophora</i>	371
clearing	341
<i>Clethrionomys</i>	307, 611
coal mining dump	815
<i>Coleoptera</i>	273, 695
collectors curves	299
<i>Collembola</i>	103, 585, 591
community structure	245, 437, 701
compensation liming	497
competition	159, 513, 785
computer simulation	327
consumption	103, 273, 401

contamination	379, 391	fauna	643
corbicular pollen	713	feedback model	627
cow droppings	745	fertility	159
<i>Cryptostigmata</i>	117	fertilization	379, 385, 391, 507
cultivation management	341	<i>Festuca rubra</i>	785
<i>Curculionidae</i>	273	field experiments	213
		flagellates	221
D		flight muscles	727
dauerlarvae	745	flower constancy	713
decomposer cycle	371	fluctuations	799
decomposition	21, 33, 47, 55, 71, 77, 83, 213, 229, 251, 407, 473, 585	fluoride	619
density fluctuations	299	food	267
detritus	33	forest	379, 385, 401, 417, 425, 437, 591
didactics of ecology	819	- decline	627, 633
<i>Diplogaster</i>	745	- decomposer communities	327
<i>Diplopoda</i>	77, 83, 263	- ecosystem	465, 543, 557
<i>Diptera</i> larvae	89, 229	- floor vegetation	131, 145, 167, 177, 189, 513
distribution	21, 273	- soil	33
diurnal changes	771	- trees	529
diversity	379, 385, 809	frost resistance	805
dominance	391	fumigation	513
drought resistance	805	fungi	67
dynamic feedback model	633		
		G	
E		<i>Galium</i>	535
ecosystem	365, 465, 543, 557, 627, 633	gall midges	738
education in ecology	819, 825	<i>Gamasina</i>	285
element content	61	gaseous air pollutants	513
- cycle	543	<i>Gastropoda</i>	257
- mobilization	543	geographic information system	627, 633
embryogenesis	805	<i>Geophilomorpha</i>	279
emergence order	159	Germany	425
<i>Enchytraeidae</i>	97, 321, 585, 597, 605, 793	<i>Glomeris marginata</i>	237
energetics	97	gradient analysis	577
energy budget	109, 117	grain size distribution	815
- efficiency	177	grasses	785
- flow	327	grassland	701
entomophagous insects	643	- management	695
environmental education	825	grazing	221
enzyme activity	513	guilds	299
epigeic spiders	293, 719	gut contents	267
eutrophication	425		
		H	
F		H ⁺ -excretion	765
facilitation	738	habitat diversity	689
faeces	257, 263	- management	657
<i>Fagopyrum esculentum</i>	765	<i>Harpacticoidea</i>	315
<i>Fagus sylvatica</i>	21, 497, 563	heavy metal	473, 543, 549, 557, 571, 611, 785
(see also beech)		- accumulation	487

- inventory	543	liming	385, 391, 497, 507, 585, 597, 605
- pollution	563	<i>Lithobiidae</i>	279
hedgerow	643, 657	litter	473
- trees	663	- bag	407
hedges	663, 671	- decomposition	61, 67, 117, 401
herb layer	131, 145, 167, 177, 341, 425	- horizons	67
herbivores	273	- input	229, 251
<i>Heterocypris incongruens</i>	805	- production	167
horizontal structure	131	- structure	293
humidity dependence	189	litterfall	55
humus	815	liver	611
hydraulic conductivity	507	<i>Lolium multiflorum</i>	785
- flow	497	<i>Lumbricidae</i>	97, 245, 251, 585, 591, 619
<i>Hymenoptera</i>	299		
<i>Hypnum cupressiforme</i>	571		

I

indicators	597
insulation	417
integrated crop production	671
interception	445, 479
interdisciplinary teaching	819
invertebrates	33
iron deficiency	765
irrigation	397
isolation	719
<i>Isopoda</i>	267

L

<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	177
landscape ecology	689
<i>Larrea tridentata</i>	775
larvae	733
<i>Lauxaniidae</i>	89
leaching	479, 577
lead	473, 563, 571, 611, 764
leaf area index	145
- conductance	189
- gas exchange	457
- litter	47, 213, 251, 407
- mineral contents	577
- water potential	497
<i>Lepidium sativum</i>	764
<i>Lepidoptera</i>	401, 799
life cycle	285, 733, 757
- form	757
- history data	793
light dependence	189
- traps	799
<i>Ligidium</i>	267
lime marl	591

M

macrofauna	71, 407
magnesium	557
management	689
mathematical modelling	327, 633
meiofauna	809
<i>Mercurialis perennis</i>	145, 159, 177
mesh bags	47
mesofauna	407
<i>Mesostigmata</i>	109, 285
metabolic effects	529
metal tolerance	785
microarthropods	117
microbial biomass	221, 237
- respiration	237, 263
microbiostasis	371
microcosms	213
microflora	67, 213
- fauna-interaction	47
migration	727
<i>Milium effusum</i>	347
mineral budget	577
- cycling	529
mineralization	353
<i>Mnium hornum</i>	549
mobility	719
model ecosystem	529
moder soil	55, 61, 71, 77, 83, 89, 97, 103, 109, 117, 605
monitoring	487, 549
mosses	487, 549
motor ways	695
mull soil	203, 273
multi-element analysis	779
<i>Mycelis</i>	535

N		population density	109, 643, 738, 799
<i>Nebria brevicollis</i>	733	- dynamics	159, 245, 745
<i>Necrophorus</i>	739	postembryogenesis	805
<i>Nematoda</i>	125, 391, 397, 745	potassium	557
net photosynthesis	189	predator-prey relationships	739
- primary production	145	prediction	738
niche width	733	prey spectrum	279
nitrification	353, 765	primary production	167
nitrogen	353		
- budget	167		
- nutrition	535	Q	
North Sea	809	quantitative phenology	775
Norway Spruce	543		
nutrient cycling	33		
O			
OH ⁻ -excretion	765	R	
<i>Oniscus</i>	267	Red Data Book	683
open landscape	799	reflooding	677
open-top chambers	513, 529	relief	815
<i>Opilionida</i>	695	representative sampling	779
orchard	379, 385	resource manipulation	775
organic acids	765, 771	- partitioning	279
<i>Oribatei</i>	585	- utilization	643
<i>Ostracoda</i>	805	respiration	67, 77, 83, 125
overheating	417	<i>Rhabditis</i>	745
ozone	513, 529	rizosphere pH	535
		road verges	695
		root depth of the herb layer	487
		- distribution	347
		- growth	563
		- morphology	563
		- /shoot ratio	347
P		<i>Rotatoria</i>	315, 397
parasitoids	299	rural landscape	663
<i>Pardosa</i>	719		
<i>Patrobis atrorufus</i>	733	S	
paved roads	719	sandy beach	809
permanent plots	341, 425	<i>Sarcoptiformes</i>	109
pH	353, 535, 605	Schleswig-Holstein	671
phenological phases	131	<i>Sciaridae</i>	89
phoresis	745	seed predation	307
<i>Phragmites australis</i>	738	segetal flora	683
phytophagous insects	643	sensitivity analysis	327
pigment content	513	simulation	633
pine forest	457	small mammals	307, 437
plant	131	snails	619
- community	513, 713	soil	397, 449, 577, 619
- resistance	738	- acidification	347, 487, 497, 507, 597
plantation	341	- acidity	479
<i>Plathelminthes</i>	809	- biology	465
pollination ecology	713	- fauna	21, 33, 47, 203, 213, 315, 401, 591, 815
pollinators	701	- fauna interactions	237
pollution	571, 619		
polycormone	159		
pool	407		

- formation	815	U	
- heterogeneity	353	ultrahistopathology	793
- improvement	815	understory species	131, 145, 167, 177, 189, 513
- microfauna	371	unpaved paths	719
(see also moder, mull)		urban ecology	465, 739
<i>Sorex</i>	611	- environment	727
southern Africa	417	- forests	473
spatial distribution	257, 733	- green	689
species composition	597	<i>Uropodina</i>	285
- decline	683		
- diversity	689	V	
- pattern	131	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	779
<i>Sphagnum</i> bog	677	vegetation	619
spring geophytes	167	- analysis	425
spruce forest	365, 391, 585, 597, 799	- change	425
- soil	397	- map	131
stemflow	487, 571	vertical distribution	279, 315, 321
stomatal behaviour	497	vocational education	825
succession	103, 117, 125, 341, 407, 677, 745		
sulfur	815	W	
- content	513	water flux	33
- dioxide	513, 529, 785	- gas exchange	189, 497
survival	159	- potentials	507
Sweden	445, 449	- relations	507
synanthropic flies	739	- use efficiency	497
		Westfälische Bucht	347, 549
		wild herbs (in arable land)	683
		wolf spider	719
T		Y	
<i>Tardigrada</i>	315	yield	671
technical education	825		
temperature dependence	189		
terrestrial test system	793		
<i>Testacea</i>	371, 379, 397		
testate <i>amoebae</i>	221		
theriocoenosis	437		
<i>Tilia cordata</i>	567		
time maps	627		
<i>Tipulidae</i>	89, 591		
toxicology	793		
transpiration	189, 497		
tree damage	577		
- trunk	257, 267, 417, 487		
<i>Trichoniscus</i>	267		
<i>Trombidiformes</i>	109		
trunk base	487, 571		
<i>Tubificidae</i>	321		
<i>Turbellaria</i>	315		

Verzeichnis der Autoren (*kursiv*: Poster bzw. Kurzfassungen)

Anderson	33	Godt	479	Mader	719
Arndt	529	Graefe	597	Markert	779
		Greven	605	Marschner	465
Bachhuber	627	Grossmann	627	Marxen-Drewes	671
Bartsch	765			Mayer	479
Beck	47, 55, 117	Hagens	793	Meineke	799
Bender	529	Hartmann Thomas	145	Meisterfeld	221
Bethke-Beilfuß	793	Hartmann Peter	585	Mellin	321
Bielitz	473	Heim	689	Meyercordt	347
Borgschulze	577	Hellmold	177	Mittmann	61, 109
Bornkamm	757	Herrmann	756	Moog	771
Breckle	557, 563	Hertstein	785		
Breimer	619	Heydemann	401, 591	Neite	487
Brockmeyer	793	Heynen	89	Nicolai	417
Bröring	689	Holzki	577	Niederstadt	507
Brux	689	Hövemeyer	229	Niedringhaus	689
Büttner	315			Noack	563
Burghardt	815	Irmeler	401, 591		
				Ottow	619
Clement	549	Jäger	529, 785		
Cornelius	457	Janiesch	771	Petz	397
Corsmann	257	Janz	407	Pfau	805
		Jarrell	775	Phillipson	21
Debus	567	Jeckel	677	Poser Karl	245, 285
Demuth	611	Jochheim	577	Poser Trude	279
Dielmann	103	Joger	245	Pott	663
Dierschke	131	Judas	251		
Draths	341			Ratajczak	391
Dumpert	83	Kegel	695, 733	Rehfeld	745
		Kentner	739	Reif	657
Eggert	167	Knauer	671	Rel	775
Ellenberg	425	Koenies	577	Renger	465
		Kohl	713	Rode	535
Faensen-Thiebes	457	Kolbe	365	Röder	557
Fangmeier	513	Kothe-Heinrich	145, 159	Römbke	97
Fehlberg	577	Kratochwil	701	Runge	507, 765
Fingerle	825	Kratz	473		
Fischer	585	Kriebitzsch	189	Sauer	757
Foissner	371, 391	Kusenberg	267	Sayer	307
Franke	55, 71			Schäfer Heiner	353
Funke	379, 385, 397	Lamersdorf	543	Schaefer Matthias	11, 14, 203, 245, 273
		Lehle	385	Schäfer Volker	577
Gebhardt	689	Lenz	633	Schall	633
Geipel	695, 733	Lottausch	683	Schalles	577
Glavač	577	Lütter	577	Schallnaß	77
Godoy	567				

Scheidler	585	Wittig	347, 487
Scheu	237	Woas	117
Schmidt	145, 177	Wolters	213
Schoch-Bösken	605	Wriedt	577
Schönborn	67	Würz	341
Schopp-Guth	571	Wunderle	117
Schröpfer	437		
Schultz Rüdiger	145, 543	Zell	125, 391
Schulz Eckhard	285	Zimmermann	815
Seufert	529	Zwölfer	643
Sharifi	775		
Sinemus	577		
Sprengel	237, 263		
Stachow	671		
Stechmann	643		
Steubing	513, 567		
Stickan	497, 507		
Stippich	293		
Streit	611		
Strüve-Kusenber	267		
Sudhaus	745		
Theiß	764		
Tischler	401		
Tobias	627		
Tscharntke	738		
Ulrich Bernhard	455		
Ulrich Werner	299		
Venzke	445, 449		
Virginia	775		
Vogel	619		
Wagner	273		
Wallossek	341		
Wanner	379		
Wehner	577		
Weigmann	465		
Weigmann	819		
Wellner	809		
Werner Dietrich	341		
Werner Willy			
	347, 487, 549		
Westheide	793		
Weyer	479		
Wiegleb	689		
Wise	327		

