Biozönotik und angewandte Entomologie

(Ein Beitrag zur Klärung der Situation der Biozönotik und zur Schaffung einer biozönotischen Entomologie)

Von Wolfgang Schwenke

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

Inhalt

Seite

I. Einleitung 86
II. Begriff und Wesen der Biozönose 90
III. Aufgaben der Biozönoseforschung 107
IV. Der Weg zur Korrelationsforschung 118
A. Das Abgrenzungsproblem 118
1. Die begriffliche Abgrenzung der Biozönosen 118
2. Die gegenständliche Abgrenzung der Biozönosen 121
a) Die Abgrenzung der Biozönosen nach dem Standort 122
b) Die Abgrenzung der Biozönosen nach den Organismen 123
α) Die Abgrenzung nach den Lebensformen 123
β) Die Abgrenzung nach den Arten 124
Die Abgrenzung von Pflanzen- und Tiervereinen
Die Synthese von Pflanzen- und Tiervereinen zu Biozönosen
3. Das Problem der natürlichen Ordnung der Biozönosen 145
B. Die Inventarforschung 146
C. Die Korrelationsforschung 151
1. Allgemeines 151
2. Methodik 154
V. Biozönotische Entomologie 156
VI. Verzeichnis der zitierten Literatur 159

I. Einleitung

In sinngemäßer Verwendung der von Blunck (1934) gegebenen Definition der angewandten Zoologie lautet die Aufgabe der angewandten Entomologie: Erarbeitung der Grundlagen zur Steigerung der dem Menschen förderlichen und zur Minderung der ihm abträglichen Beziehungen zu den Insekten.

Bei den hierbei genannten abträglichen Beziehungen handelt es sich um solche, die dem Menschen gesundheitlichen oder wirtschaftlichen Schaden verursachen, bei den anderen, den dem Menschen förderlichen Beziehungen[1]), um solche, die diesen Schaden vermindern helfen. Es bildet

[1]) Abgesehen von den sehr wenigen Fällen der direkten Nutzung von Insektenarten seitens des Menschen (in der Hauptsache Honigbiene und Seidenspinner).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

also der Insektenschaden die Basis der angewandten entomologischen Forschung.

Überblickt man die riesige Zahl der Schadinsektenarten, so findet man, daß verhältnismäßig wenige davon — auf Grund ihrer vorübergehend (seltener dauernd) sehr hohen Individuenzahlen — weit mehr an Schaden anrichten, als alle übrigen Arten zusammengenommen[1]). Auf sie, die sog. Großschädlinge, hat sich naturgemäß ganz besonders das Interesse der angewandten Entomologie gerichtet, und es sind nicht zuletzt die bei ihnen erzielten Bekämpfungserfolge gewesen, denen die angewandte Entomologie ihren raschen Aufstieg in den vergangenen drei Jahrzehnten verdankt. Dieser Aufstieg war wiederum bedingt durch denjenigen der Insektizidforschung, die im gleichen Zeitraum immer neue und noch wirksamere Gifte schuf und weiterhin zu schaffen bemüht ist.

So erfreulich diese mit der chemischen Bekämpfung erzielten Erfolge in wirtschaftlicher Hinsicht sind, so muß ihr Einfluß auf die angewandte Entomologie jedoch insofern als ungünstig bezeichnet werden, als sie zu einer Bevorzugung und Überbetonung des auf die chemische Bekämpfung der Schadinsekten gerichteten Arbeitens führten. In dem begreiflichen Streben nach Schaffung noch wirksamerer und rentabelerer Mittel und Methoden zur chemischen Bekämpfung unserer wichtigsten Schadinsekten vor allem unter den Land-, Forst- und Vorratsschädlingen, übersieht man meist ganz, daß auf diesem Wege ja nicht der Wurzel des Übels, der Ursache der hohen Individuenzahlen mancher Schadinsekten, sondern nur deren Wirkung beizukommen ist.

Und nicht nur das. Es mehren sich die Fälle, wo eine chemische Bekämpfung anstatt der Vernichtung eine Begünstigung des Schädlings zur Folge hatte.

So zählen Schneider (1948) und Hahn (1951) Beispiele auf, bei denen Massenvermehrungen von Schadinsekten infolge unbeabsichtigter chemischer Vernichtung ihrer giftempfindlicheren Feinde entstanden oder begünstigt wurden.

Ja, es sind sogar deutliche Anzeichen dafür vorhanden, daß mit der chemischen Bekämpfung ganz allgemein eine bleibende Begünstigung der für die Entstehung der hohen Individuenzahlen von Schadinsekten verantwortlichen Faktoren verbunden ist.

Hahn (1951) berichtet von einem Fall der Auslese eines Schädlings (Maikäfer) durch chemische Abtötung nur der schwächeren Individuen. Leppik (1951) zeigt die ständig fortschreitende Zerstörung der biologischen Grundlage der Landwirtschaft durch Insektizide auf und nennt den Insektenschutz „die Grundlage für unsere Existenz und menschliche Wohlfahrt" — und Braun (1950) und Rohde (1951) machen darauf aufmerksam, daß trotz aller chemischen Bekämpfung eine Zunahme sowohl der absoluten Zahl an Schädlingen als auch ihrer wirtschaftlichen Bedeutung verzeichnet werden muß.

Auch auf die in den letzten Jahren oft besprochene Tatsache der Bildung giftresistenter Schädlingsrassen, die zu ständiger Erhöhung der Giftdosis nötigt, wäre hier hinzuweisen.

[1]) Man nennt solches nur vorübergehende Auftreten sehr hoher Individuenzahlen eine Massenvermehrung oder Übervermehrung der betreffenden Art.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Diese Anzeichen eines falschen Weges mahnen zur Aufgabe der Überbetonung der auf die chemische Verhinderung von Schäden gerichteten Forschung (Bekämpfungsforschung) und zur verbreiterten Inangriffnahme der sich mit den Ursachen dieser Schäden beschäftigenden Untersuchungen (Ursachenforschung) innerhalb der angewandten Entomologie.

Die Grundfrage der Ursachenforschung lautet: warum haben manche Insektenarten im Gegensatz zu anderen oder zu denselben Arten an anderen Orten bzw. zu anderen Zeiten so hohe Individuenzahlen (Populationsdichte)[1]? Man bezeichnet diese Frage auch kurz als Ursachenfrage (Ursachenproblem) der angewandten Entomologie.

Praktische Untersuchungen zur Beantwortung dieser Frage finden sich in der umfangreichen Literatur der angewandten Entomologie nur ganz vereinzelt. Nach wie vor liegt der Schwerpunkt der Arbeiten auf idiobiologischem, (aut-)ökologischem[2]) Gebiete, d.h. auf der Untersuchung des einzelnen Insektes hinsichtlich Bionomie[3]), Abhängigkeit von Umweltfaktoren und Beeinflußbarkeit durch Gifte. Man betrachtet damit das Insekt isoliert, herausgenommen aus seiner natürlichen Umwelt. Diese Forschungsweise ist notwendig, um die Lebens- und Verhaltensweise der Insekten und deren Bedingungen kennenzulernen; dem Ursachenproblem der angewandten Entomologie kommt man mit ihr aber nicht auf den Grund.

Versucht man dagegen die Frage zu beantworten: welche Faktoren regeln die Populationsdichte einer Insektenart in der Natur?, so betrachtet man das Insekt im Zusammenhang mit seiner natürlichen Umwelt. Man trägt dann der Tatsache Rechnung, daß jedes Lebewesen nur als Glied einer Lebensgemeinschaft (Biozönose) existent ist; man betreibt damit synbiologische, biozönotische[2]) Forschung. Und man hat dann auch alle Aussicht, das Ursachenproblem lösen zu können und damit die Grundlagen zu schaffen für eine Verminderung oder gar dauernde Beseitigung von Insektenschäden auf nicht-chemischem Wege.

Die Forschungsrichtung wird dann allerdings keine angewandte Entomologie im bisherigen Sinne, d.h. eine überwiegend idiobiologische Disziplin mehr sein, sondern eine biozönotische Entomologie, welche ihren Forschungen nicht jeweils einen bestimmten Schädling, sondern die ganze betreffende Biozönose zugrundelegt.

[1]) Population heißt die Gesamtheit der Individuen einer Art (die Bevölkerung) eines bestimmten Lebensraumes. Als Populationsdichte bezeichnet man die Individuenzahl pro Flächen- oder Raumeinheit, als Populationsdynamik (Bevölkerungsbewegung) die Veränderungen der Populationsdichte in der Zeit.

[2]) Näheres über den Unterschied zwischen (Aut-)Ökologie und Biozönotik sowie zwischen Idio- und Synbiologie s. S. 107.

[3]) Bionomie heißt die Lehre von der Lebensweise einer Organismenart, ausgedrückt in bionomischen Daten: Entwicklungsdauer, Eizahl, Generationszahl, Nahrungsart- und -menge usw.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Es entsteht nun die Frage: warum haben die biozönotischen Gesichtspunkte bisher noch keine allgemeine Anwendung innerhalb der angewandten Entomologie gefunden?

Die Antwort lautet: weil über Aufgabenbereich, Begriffsapparat und Methodik der Biozönoseforschung noch immer keine Klarheit herrscht und somit die Arbeitsgrundlage für eine biozönotische Entomologie fehlt.

Das ist um so verwunderlicher, als gerade in den letzten Jahren sich die Veröffentlichungen biozönotischen Inhaltes, darunter viele, die um die Gründung eines Fundamentes der Biozönotik bemüht sind, häufen. Wie ist es zu erklären, daß sie alle die bestehende Unklarheit nicht zu beseitigen vermochten, sondern sie — im Gegenteil — eher noch vergrößerten?

Der Grund hierzu liegt in der Tatsache, daß der größte Teil der Autoren versucht, eine Erfahrungswissenschaft, wie die Biozönotik, ohne ausreichende Erfahrung zu begründen. Anstatt — unter Vermeidung jeder voreiligen Festlegung von Begriffen — bemüht zu sein, auf empirischem Wege, Schritt für Schritt, ein einheitliches Forschungsgebäude der Biozönotik zu errichten, baut ein jeder nichtempirisch, hypothetisch sein eigenes Haus und bietet dieses dem Praktiker als Arbeitsgrundlage an.

Es ist einleuchtend, daß die in die Zwangsjacke eines derartig gewonnenen Begriffs- und Aufgabengebäudes gezwängte praktische Arbeit weder ein Werturteil über das Gebäude selbst abgeben kann, noch imstande ist, der Entwicklung der biozönotischen Wissenschaft zu dienen. Den Beweis hierfür erbringen die Arbeiten praktisch-biozönotischen Inhaltes der letzten Jahre, bei deren Durchsicht man sich des Eindrucks einer auf biozönotischem Gebiet seit längerem herrschenden Stagnation infolge Festgefahrenseins auf Nebengleisen nicht entziehen kann. (Näheres s. S. 146 u. 153.)

Einen Ausweg aus dieser Situation bietet meines Erachtens allein ein induktives Studium unserer Lebensgemeinschaften und Lebensvereine[1]), das vorerst bewußt darauf gerichtet ist, die heute bestehenden verschiedenen Auffassungen über die biozönotischen Prinzipien und Begriffe vergleichend auf ihren Wert für die Praxis hin zu prüfen.

Ich möchte mit vorliegender Arbeit versuchen, an Hand meiner bei biozönotischen Walduntersuchungen in den vergangenen fünf Jahren gewonnenen Erfahrungen und Erkenntnisse[2]), eine derartige Prüfung vorzunehmen. Dabei soll das Schwergewicht auf diejenigen Probleme gelegt werden, deren Klärung zuerst einmal nötig erscheint, um die gegen-

[1]) Begriffserläuterung s. nächstes Kapitel.

[2]) Vorliegende Arbeit stützt sich zum Teil auf die Ergebnisse meiner von 1947 bis 1950 durchgeführten Dissertation: „Vergleichend-biozönotische Untersuchungen im Waldgebiet des südwestlichen Flämings und seines Elbe-Vorlandes (Ein Beitrag zum Problem der Abgrenzung biozönotischer Einheiten)", Universität Leipzig 1950, welche unveröffentlicht geblieben ist und deren wichtigste Ergebnisse hiermit vorgelegt werden — zum anderen Teil auf meine Untersuchungen über den Massenwechsel der Kiefernspanner auf vergleichend-biozönotischer Grundlage, deren I. Teil 1952 veröffentlicht wurde (s. Schwenke, 1952) und deren II. Teil demnächst veröffentlicht werden wird.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

wärtige Stagnation der Biozönotik zu überwinden und damit den Weg zu ebnen für eine Verschmelzung der Biozönotik mit der angewandten Entomologie.

II. Begriff und Wesen der Biozönose

Eine kritische Betrachtung der biozönotischen Grundbegriffe muß notwendig mit dem Begriff der Biozönose selbst beginnen.

Obwohl das Wort Biozönose schon fast zu einem Schlagwort geworden ist, besteht in Wahrheit über seinen Inhalt, also über das Wesen der Biozönose, noch keine Klarheit. Es soll daher zuerst versucht werden, diese Klarheit herzustellen, wobei so gründlich wie — in diesem Rahmen — möglich vorgegangen werden muß.

Welche Erfahrungen der Biologie (also der Lehre von den Lebewesen) führen zum Begriff der Biozönose, und welchen Inhalt verleihen sie ihm?

Zugrunde liegt der Erkenntnis von der Existenz von Lebensgemeinschaften (Biozönosen) eigentlich nichts weiter, als die alte Erfahrung, daß die Organismenarten nicht beliebig und zufällig in der Natur verteilt sind, sondern daß jede Art nur an bestimmten Stellen zu finden ist.

Hieraus läßt sich nun eine Reihe von Folgerungen (die zugleich eine Reihe von Erfahrungen darstellt) ableiten, die notwendig zum Begriff der Biozönose hinführt.

Als erstes ist aus der genannten Tatsache zu schließen, daß jede Organismenart ihre spezifischen Lebensansprüche besitzt, denen zufolge sie nur dort existieren kann, wo sie jene verwirklicht findet. Seit Hesse (1934) nennt man die Gesamtheit dieser spezifischen Lebensansprüche einer Art ihre ökologische Valenz, von Hesse definiert als „die Weite des Spielraumes (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart zu gedeihen vermag". Euryök heißt die Art, wenn die Grenzwerte möglichst vieler Einzelfaktoren weit auseinanderliegen, stenök, wenn sie stark genähert sind.

Die zweite Folgerung ergibt sich, wenn die ökologische Valenz jetzt vom Standort aus betrachtet wird. Sie lautet: an gleichartigen Standorten müssen gleiche Kombinationen von Organismenarten vorhanden sein.

Die Existenz solcher in der Natur sich repetierenden Artenkombinationen war zuerst den Botanikern bekannt, welche seit dem Beginn des 19. Jahrhunderts (Floerke 1800, Humboldt 1805)[1]) die konstanten Pflanzenartenkombinationen, die sie Assoziationen, Pflanzengesellschaften oder Pflanzenvereine nannten, näher untersuchten. Die daraus entstandene eigene Forschungsrichtung der Botanik ist die sog. Pflanzensoziologie.

Als drittes muß nunmehr gefolgert werden, daß eine derartige konstante Organismenarten-Kombination kein beziehungsloses Nebeneinander (Aggre-

[2]) Laut du Rietz (1921).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

gat) von Arten ist, sondern notwendig den Charakter eines Beziehungskomplexes trägt.

Es handelt sich bei der ökologischen Valenz um ein Artmerkmal, das sich, wie alle Artmerkmale, im Verlauf der Phylogenese in Anpassung an die jeweiligen Umweltbedingungen herausgebildet hat und diejenigen Bedingungen umfaßt, die heute lebensnotwendig für die Art sind. Diese lebensnotwendigen Bedingungen sind teils abiotischer (bestimmte Klima- und Bodenfaktoren), teils biotischer Natur (bestimmte Pflanzen- oder Tierarten als Nahrung, Wohnung u. a.). Es besteht somit ein Ursache/Wirkung-Verhältnis einerseits zwischen den abiotischen Faktoren und den Organismen, andrerseits zwischen den Organismen selbst. Ein solches Verhältnis besteht aber auch umgekehrt zwischen Organismen und abiotischen Faktoren, da viele klimatische und edaphische Faktoren von Organismen bedingt oder verändert werden, und es besteht schließlich auch zwischen den abiotischen Faktoren selbst (z. B. Abhängigkeit der Boden- und Luftfeuchtigkeit vom Niederschlag).

Daraus geht hervor, daß in jedem Lebensraum ein komplizierter Beziehungskomplex abiotischer und biotischer Faktoren besteht, der in gleichem Maße wie die Kombination seiner organismischen Beziehungsträger (die Artenkombination) konstant ist[1]).

So bildet z. B. das Blatt einer Pflanze einen derartigen Beziehungskomplex, bestehend aus dem Blatt selbst (z. B. eines Baumes), den daran oder darin lebenden Organismen, den abiotischen Faktoren, denen diese Organismen ausgesetzt sind, den Raum- und Nahrungskonkurrenzbeziehungen, die zwischen ihnen bestehen usw.

Aber auch der ganze Baum, dem dieses Blatt angehört, bildet einen (aus den vielen kleinen Beziehungskomplexen der Blätter, Blüten, Früchte, Äste usw. zusammengesetzten, größeren) Komplex; einen noch größeren bildet schließlich der Wald. Andrerseits läßt sich noch der Komplex Blatt in die Komplexe Blattinneres und Blattäußeres zerlegen.

Der abiotisch-biotische Beziehungskomplex wird also durch die Artenkombination zwar sichtbar repräsentiert, stellt aber doch mehr als nur diese und damit mehr als ein rein biologisches Objekt dar. Diese Erkenntnis ist, wie wir noch sehen werden, entscheidend für eine richtige Auffassung vom Wesen der Biozönose.

Als viertes und letztes wäre zu schließen, daß diejenigen solcher Beziehungskomplexe, die sich aus sich selbst heraus, d. h. unabhängig von andren Komplexen, zu erhalten vermögen, selbstregulatorische Gleichgewichtssysteme darstellen.

Mit der im vorigen gefolgerten Existenz von in ihrer Artenkombination sich repetierenden Beziehungskomplexen ist noch nichts über deren Erhaltungsfähigkeit ausgesagt. Blatt, Baumkrone, Baum, Baumstumpf,

[1]) Er wurde von Tansley (1935) Ökosystem („ecosystem") genannt. Näheres hierüber s. S. 100.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Ameisenhaufen, Kadaver und Wald z. B. genügen alle der genannten Bedingung, sich repetierende Artenkombinationen aufzuweisen. Wie steht es aber mit ihrer Erhaltungsfähigkeit?

Der Beziehungskomplex Blatt vergeht mit der Welkung, der Komplex Baum mit dem Sturz und der Komplex Kadaver mit der Aufzehrung des jeweiligen Lebensraumes; nur der Komplex Wald bleibt — trotz Vergehens von Blättern, Bäumen und Kadavern — bestehen.

Doch nicht nur die mehr oder weniger schnelle Vergänglichkeit unterscheidet die zuerst genannten Beziehungskomplexe vom Komplex Wald, sondern in erster Linie ihr Verhältnis zu den anderen Beziehungskomplexen. Jeder von ihnen ist insofern von anderen Komplexen abhängig, als zahlreiche Beziehungen (der Ernährung, Fortpflanzung, Entwicklung usw., um nur biotische zu nennen) aus ihnen hinausführen zu anderen Komplexen, ohne die sie nicht existent wären[1]). Nicht so beim Wald; er allein, als Komplex all dieser Beziehungskomplexe, ist von anderen Beziehungskomplexen unabhängig.

Das ist nicht im Sinne völliger Autarkie gemeint. Es führen auch aus dem Wald zahlreiche Beziehungen heraus und in ihn hinein, so z. B. das fließende Grundwasser, ohne das der Erlenwald nicht existieren könnte. Der Erlenwald ist aber damit nicht von einem anderen Beziehungskomplex gleicher Kategorie, etwa der benachbarten Wiese, von welcher das Wasser herkommt, abhängig, sondern von einem makroklimatischen Faktor (Niederschlag), von welchem beide abhängen, ohne doch voneinander abhängig zu sein.

Ob damit beide wieder nur Teilkomplexe eines übergeordneten, etwa alle Wiesen, Wälder, Teiche usw. des gleichen Makroklimas umfassenden Komplexes („Landschaft") sind, wie Friederichs (1927) annimmt, muß bezweifelt werden; denn Beziehungskomplexe, denen nichts weiter gemeinsam ist, als daß sie von denselben Makroklimafaktoren abhängen, treten deshalb noch nicht zu einem „höheren" Beziehungskomplex zusammen. Gleichviel ist auf jeden Fall der Komplex Wald von Komplexen gleicher Kategorie unabhängig, was bei den zuvor genannten Teilkomplexen des Waldes nicht der Fall ist.

Daran ändert auch das Bestehen biotischer Beziehungen zwischen Wald und Wiese in Form des Organismenaustausches nichts. Denn geschieht das Eindringen einer Art in den anderen Komplex regelmäßig (gesetzmäßiger periodischer oder aperiodischer Lebensraumwechsel), so ist die Art in beide Beziehungskomplexe (in beide konstanten Artenkombinationen) eingefügt; ist das Eindringen dagegen zufällig (Verirrung), so steht die Art außerhalb des besuchten Komplexes, d. h. gehört dessen konstanter Artenkombination nicht an.

Bei einem Beziehungskomplex nun, der sich trotz der Vergänglichkeit seiner Teile aus sich selbst heraus (unabhängig) erhält, muß es sich notwendig um ein System handeln, das Zahl und Anordnung seiner Teile (die Systemstruktur) selbstregulatorisch im Gleichgewicht erhält.

Man nennt ein solches durch eine sich repetierende Organismenartenkombination repräsentiertes selbstregulatorisches Gleichgewichtssystem

[1]) Auch z. B. beim Ameisenhaufen, der bezüglich seines Lebensraumes (im Gegensatz zu Blatt, Baum und Kadaver) im Prinzip keiner Vergänglichkeit unterworfen ist.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

(wie z. B. den Buchenwald, die Heide, das Hochmoor u. a.) seit K. Möbius (1877) eine Lebensgemeinschaft oder Biozönose.

Möbius definierte damals unter diesem Begriff die Austernbank als „Gemeinschaft von lebenden Wesen, eine den durchschnittlichen äußeren Lebensverhältnissen entsprechende Auswahl und Anzahl von Arten und Individuen, welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten".

Den Gleichgewichtsbegriff führte erst Reswoy (1924) in die Biozönosedefinition ein, obwohl das, was man heute als biozönotisches Gleichgewicht oder Gleichgewicht der Arten (s. u.) bezeichnet, im Prinzip schon lange vor Möbius, nämlich von Bronn (1843) einwandfrei definiert worden war.

Bronn schrieb damals:

„. . . Daher werden sich je nach den klimatischen und Bodenverhältnissen jeder Gegend die Pflanzen im Einzelnen und im Ganzen in bestimmten Verhältnissen der Individuen und Arten zueinander, und ebenso die Tiere in bestimmten Verhältnissen unter sich und zu beiden vorigen, den unorganischen und organischen Momenten ansiedeln. Es wird somit nicht nur jede Gegend ihre passende Fauna und Flora, sondern darin auch ein gewisses für sie geeignetes Gleichgewicht der Arten und Individuen erhalten, welches, wenn einmal zufälliges Schwanken der bedingenden Kräfte es stört, immer wieder von selbst zurückkehren wird und auf gewaltsame Weise nicht geändert werden darf im Einzelnen, ohne daß diese Änderungen wieder solche im Übrigen und Ganzen nach sich zögen."

Die grundlegende Bedeutung, die gerade dem Gleichgewichtsbegriff für die Biozönotik zukommt, erfordert ein näheres Eingehen hierauf.

Zum Verständnis des Wesens des biozönotischen Gleichgewichtes gelangt man am besten, wenn man von dem in der angewandten Entomologie seit langem gebrauchten, merkwürdigerweise aber noch nicht in das Begriffsgebäude der Biozönotik eingefügten Begriff des Artgleichgewichtes ausgeht.

Als Artgleichgewicht wird das Ergebnis des Aufeinanderwirkens der beiden Resultanten Vermehrungskraft[1]) und Sterblichkeit[1]) auf die Populationsdichte einer Art bezeichnet. Es besagt nichts anderes, als daß das Ergebnis des Anpassungsvorganges Organismus-Umwelt die Existenzfähigkeit der Art im betreffenden Lebensraum ist oder — in mathematischer Formulierung — die Erfüllung der Gleichung $\frac{\text{Vermehrungskraft}}{\text{Sterblichkeit}} = 1$. Wäre der Quotient dieser Gleichung (kurz VS-Quotient genannt) konstant kleiner als 1, so würde die Art binnen kurzem aus der betreffenden Biozönose eliminiert sein; wäre er umgekehrt konstant größer als 1, so würde die Art (theoretisch) in ebenso kurzer Zeit alle anderen Arten aus der Biozönose eliminiert und damit sich selbst vernichtet haben.

[1]) Beide Begriffe hier in folgender allgemeiner Fassung: Vermehrungskraft = Resultante der die Populationsdichte steigernden Faktoren; Sterblichkeit = Resultante der die Populationsdichte vermindernden Faktoren.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Zur Existenzfähigkeit der Art ist natürlich nicht nötig, daß der VS-Quotient ständig genau gleich 1 ist; es genügt, wenn er — wie es in Wirklichkeit der Fall ist — auf 1 tendiert, d.h. um eine mittlere Lage herum schwankt. So befindet sich die Population jeder Organismenart in einem beweglichen Gleichgewicht[1]), dem Artgleichgewicht.

Nach all dem ist die Sachlage also die: jede Organismenart ist der Einwirkung abiotischer und biotischer Umweltfaktoren ausgesetzt. Sie hat sich an das Wirkungsmittel dieser mit einer mittleren Keimzahl und einer mittleren Populationsdichte angepaßt und schwankt nun — den Abweichungen der Umweltfaktoren von deren Mittel folgend — mit dem VS-Quotienten um 1 oder, was dasselbe ist, mit der Populationsdichte um einen Mittelwert.

Das soeben formulierte Artgleichgewicht kann verschieden weit gefaßt werden.

Die enge Fassung berücksichtigt nur die direkt auf die betreffende Art einwirkenden Umweltfaktoren, begnügt sich also beispielsweise mit der Feststellung, daß die Dichte-Zunahme einer Art durch die Dichte-Abnahme einer anderen (Feindart) verursacht wurde. Sie entspricht somit dem Umweltbegriff Uexkülls.

Die andere, weite Fassung dagegen, bezieht auch die indirekt auf die Art wirkenden Umweltfaktoren ein, trägt also der Tatsache Rechnung, daß die direkten Wirkungsträger meist nur Endglieder mehr oder weniger langer Ursachenketten bilden und verfolgt diese Ketten bis zu ihrem Anfang.

So könnte z. B. die Dichte-Zunahme einer Art durch folgende Ursachenkette bedingt sein: Dichte-Abnahme des Hauptparasiten infolge Dichte-Abnahme eines Zwischenwirtes infolge Dichte-Abnahme einer Futterpflanzenart infolge Senkung des Grundwasserstandes infolge Abnahme der Niederschlagsmenge.

Da nun alle, sowohl die direkt als auch die indirekt auf eine Art wirkenden Faktoren zugleich Glieder von VS-Quotienten zahlreicher anderer Arten sind, kommt es zu einer Verflechtung aller VS-Quotienten untereinander und damit aller im betreffenden Lebensraum vorhandenen Faktoren, deren sichtbarer Ausdruck das Gleichgewicht der Arten, das biozönotische Gleichgewicht ist. Es besteht in einem für die Biozönose spezifischen Verhältnis der mittleren Populationsdichte-Werte der Arten zueinander, das sich (und damit die Artenkombination der Biozönose) selbstregulatorisch konstant erhält.

Den Schwankungen seiner Komponenten, der VS-Quotienten der Arten, gemäß, ist auch das biozönotische Gleichgewicht ein bewegliches (dynamisches).

[1]) Der heute viel gebrauchte Ausdruck „bewegliches Gleichgewicht" ist an sich ein Paradoxum („labile Stabilität"). Es handelt sich um einen Gleichgewichtsprozeß, der nie zu einer stabilen Lage (einem Gleichgewichtszustand) gelangt. Ist es noch vertretbar, anstatt Gleichgewichtsprozeß kurz „Gleichgewicht" zu sagen, so aber nicht mehr, wie es zum Teil getan wird, von einem „Gleichgewichtszustand" zu sprechen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Es gibt also in Wirklichkeit gar kein als selbständigen Gleichgewichtsprozeß auffaßbares Gleichgewicht der Art, sondern nur eines der Arten. Das Gleichgewicht einer Art (Artgleichgewicht) ist eine Fiktion, ein aus dem biozönotischen Gleichgewichtssystem herausgelöster unselbständiger Beziehungskomplex, der allerdings, wie weiter unten gezeigt werden wird, für die praktische Biozönoseforschung von Bedeutung ist.

Fig. 1 soll — in stark simplifizierter Form — den Unterschied zwischen dem fiktiven Gleichgewichtssystem Art/Umwelt und dem realen Gleichgewichtssystem Biozönose veranschaulichen.

Die Organismenarten sind hierbei als Kreise, ihre Beziehungen zu anderen Organismen oder abiotischen Faktoren als verbindende oder angedeutete Geraden dargestellt. Die Unterscheidung von primär- und sekundär-abiotischen Faktoren soll andeuten, daß die abiotischen Faktoren zum Teil von den Organismen unabhängig sind (makro- und standortklimatische und manche edaphische Faktoren), zum Teil aber von ihnen abhängig (pflanzen- und mikroklimatische und manche edaphische Faktoren).

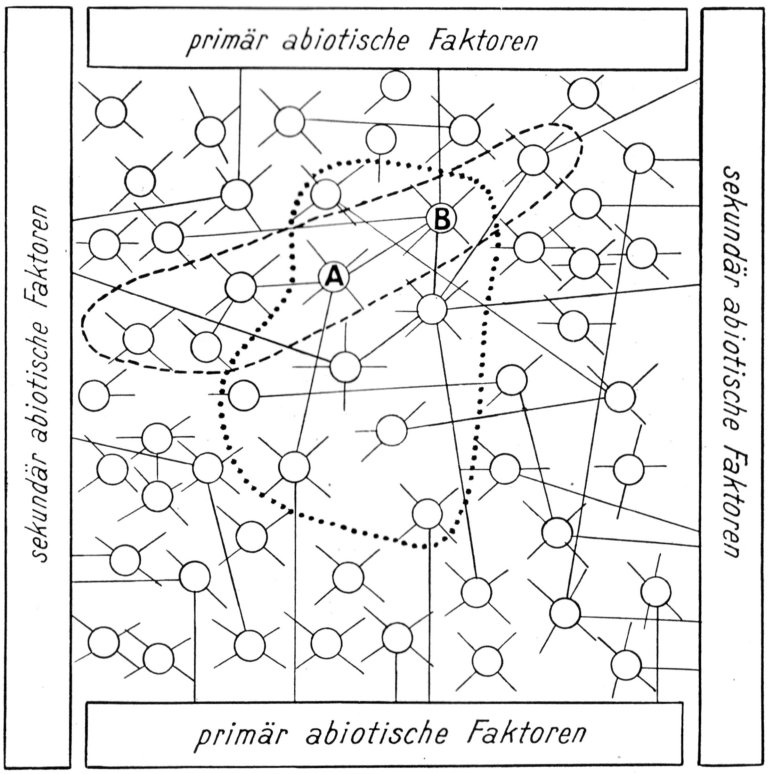


Fig. 1. Schema der Beziehung von zwei Artgleichgewichten zum Gesamt-Gleichgewichtssystem

Das Schema zeigt, daß die mit gestrichelter bzw. punktierter Linie umrahmten Artgleichgewichte der direkt mit den Arten A bzw. B verbundenen Umweltfaktoren vom Gesamtsystem untrennbare Bestandteile sind.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Die vergangene, verhältnismäßig eingehende Betrachtung des biozönotischen Gleichgewichtes war nötig einmal, weil mit diesem Begriff das Wesen der Biozönose schlechthin zu identifizieren ist, zum zweiten, weil hierüber mannigfache Unklarheiten bestehen und zum dritten, weil trotzdem — oder vielleicht gerade deshalb — dieser Begriff zu einem Schlagwort zu werden droht, mit dem gesichertes Wissensgut dort vorgespiegelt wird, wo es nicht besteht. Ich schließe mich hier SOLOMON (1949) an, welcher forderte, den Gleichgewichtsbegriff in der Biologie künftig nur noch unter genauester Kennzeichnung dessen, was damit gemeint ist, zu gebrauchen.

Es sei in diesem Sinne die bei FRIEDRICHS, WOLTERECK, DOTTERWEICH u. a. zu findende Anwendung des Begriffs des selbstregulativen Gleichgewichtes auf noch andere überindividuelle Beziehungskomplexe als die Biozönose einer Prüfung unterzogen.

Aus dem Bisherigen geht hervor, daß sich die Biozönose von allen anderen Beziehungskomplexen durch die Fähigkeit zur Selbstregulation unterscheidet. Dieses einzige Unterscheidungsmerkmal wird nun von manchen Autoren zum Schaden der Begriffsklarheit auch anderen überindividuellen Beziehungskomplexen (Symbiose, Parasitismus, Tierstaat u. a.) zuerkannt.

So schreibt FRIEDERICHS (1927, S. 153) bezüglich der Aufnahme des Kriteriums der Selbstregulation in die Biozönose-Definition durch RESWOY:

„Dies ist zwar insofern unnötig, als diese Eigenschaft jeder biologischen Einheit zukommt, vom Einzeller bis zum Erdball, und nicht etwa nur der Lebensgemeinschaft. Dennoch ist die Betonung dieser Eigenschaft wertvoll, denn aus ihr folgt, daß es eine untere Grenze für den Umfang einer Lebensgemeinschaft gibt."

Diese untere Grenze zu ziehen, ist FRIEDERICHS allerdings schuldig geblieben. Er unterscheidet „kleine" und „große" Lebensvereine, ohne diese klar unterscheiden zu können (S. 155):

„Die Lebensgemeinschaft ist ein großer Lebensverein. Nur sie ist eine Lebenseinheit, wie es der Organismus ist; denn eine Lebenseinheit ist ein biologisches System, das sich durch Selbstregulierung bei Bestand erhält. Die kleinen Lebensvereine sind demnach Stufen innerhalb der Lebenseinheit Biocönose. Symbiose und Tierstaat, letzterer auch unter Hinzurechnung seiner Synöken, sind freilich nicht nur Stufen, sondern Lebenseinheiten. Hier verwischt sich die Grenze zwischen Lebenseinheit und bloßem Lebensverein."

DOTTERWEICH (1940) teilt die „biologischen Gleichgewichtssysteme" in physiologische (= innerhalb des Organismus vorhandene) und in ökologische (= überindividuelle). Zu den letzteren zählt er die Systeme: Organismus/anorganische Umwelt, Organismus/Organismus (Symbiose, Parasitismus u. a.), Tierstaat und Biozönose.

Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß in einer derartigen Einteilung (und damit in FRIEDERICHS u. a. Auffassungen) wesensverschiedene Gleichgewichtsbegriffe zusammengeworfen werden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Der grundlegende Unterschied zwischen dem biozönotischen Gleichgewicht und den nichtbiozönotischen überindividuellen Gleichgewichten besteht darin, daß dem ersteren die Population, den anderen dagegen das Individuum zugrundeliegt.

Man kann das Verhältnis Organismus/Umwelt vom Individuum oder von der Population aus betrachten. Im ersten Falle ist es idiobiologische Betrachtungsweise, die danach fragt, welche morphologischen und physiologischen Merkmale sich im Gleichgewichtsprozeß der Anpassung an die Umwelt bei dem betrachteten Individuum herausgebildet haben; im anderen Falle dagegen ist es synbiologische (biozönotische) Betrachtungsweise, die zu ergründen sucht, welche populationsdynamische Rolle das betreffende Verhältnis für die Art spielt.

Das bisher über das Wesen der Biozönose Gesagte läßt sich wie folgt kurz zusammenfassen.

Der gesamte von Leben erfüllte Raum der Erde, die Biosphäre, gliedert sich in Beziehungskomplexe abiotischer und biotischer Faktoren, deren jeder durch eine sich repetierende Organismenartenkombination sichtbar repräsentiert wird. Da sich dieser sichtbare Teil als eine Gemeinschaft von Lebewesen darstellt, sollen die Komplexe (nach bios = Leben und koinos =gemeinsam) biozönotische Beziehungskomplexe genannt werden[1]).

Innerhalb der biozönotischen Beziehungskomplexe nun lassen sich solche, die ihre Artenkombination aus sich heraus, selbstregulatorisch, konstant (im Gleichgewicht) erhalten von denen unterscheiden, deren Artenkombination nicht aus dem eigenen Komplex heraus, sondern von einem übergeordneten Komplex konstant erhalten wird. Die ersteren, mit einem Gleichgewicht der Arten (biozönotischen Gleichgewicht) versehenen biozönotischen Beziehungskomplexe werden Biozönosen oder Lebensgemeinschaften genannt (z. B. Buchenwald, Heide u. a.), wobei wieder zu beachten ist, daß diese ungeachtet ihres nur die biotische Seite betonenden Namens einen abiotisch-biotischen Charakter aufweisen. Die letzteren, die gleichgewichtslosen biozönotischen Beziehungskomplexe stellen Teilkomplexe der Biozönosen dar (Blatt, Baum, Pilz u. a.).

Soweit die Zusammenfassung des Bisherigen. Sie bedarf noch einer terminologischen Vervollständigung.

Das, was ich oben als biozönotischen Beziehungskomplex abgeleitet und benannt habe, wurde im Prinzip schon von Tansley (1935, S. 299) mit folgenden Worten definiert:

„But the mor fundamental conception is, as it seems to me, the whole system (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome — the habitat factors in the widest sense. ... These ecosystems, as we may call them, are of the most various kinds and sizes."

Ich möchte aus Gründen, auf die erst weiter unten (S. 112) näher eingegangen werden soll, Termini, die sich aus dem griechischen Wort oikos

[1]) Über die Notwendigkeit, für die abiotisch-biotischen Beziehungskomplexe Termini zu verwenden, die nur ihre biotische Seite betonen, s. S. 103.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

= Haus ableiten, nicht zur Benennung biozönotischer Dinge verwenden und somit anstatt Ökosystem lieber umständlicher biozönotischer Beziehungskomplex (oder kürzer: biozönotischer Komplex) sagen.

Als kurze Bezeichnung kann das von FRIEDERICHS (1930, S. 30) geprägte deutsche Wort Lebensverein dienen, wobei allerdings FRIEDERICHS Definition des Lebensvereins als „jede Vergesellschaftung gesetzmäßig verbundener Wesen . . . der Selbstregulation fähig oder nicht" umzuändern wäre in: „jeder durch eine konstante Artenkombination repräsentierte biozönotische Beziehungskomplex der Selbstregulation fähig oder nicht"; denn Arten- und Individuenzahl der Lebewesen der biozönotischen Komplexe (= Lebensvereine) werden nicht von den Lebewesen selbst, sondern von dem betreffenden ganzen Beziehungskomplex reguliert.

Für die Benennung der gleichgewichtslosen biozönotischen Beziehungskomplexe eignet sich am besten — dem Charakter dieser Komplexe als Teile von Biozönosen entsprechend — das Wort Merozönosen (von meros = Teil), das ebenfalls schon im biozönotischen Wortschatz enthalten ist. TISCHLER (1947, S. 50) prägte es zur Benennung der „Bevölkerung eines Stukturteiles" der Biozönose, womit es ohne weiteres auf die von mir definierten Teilkomplexe der Biozönosen anwendbar wäre, wenn TISCHLER nicht als „Strukturteile" etwas ganz Spezielles bezeichnen würde, nämlich „Teilbezirke mit verschiedenem Artenbestand, die in der Natur notwendig gemeinsam auftreten (Beispiele: Blätter, Blüten, Stamm, Wurzel einer Pflanze)".

Ich möchte den Merozönose-Begriff TISCHLERS dahingehend erweitern, daß als Merozönosen alle Teilkomplexe der Biozönose bezeichnet werden, auch die nicht gemeinsam auftretenden wie Baum, Pilz usw. (die TISCHLER „Choriozönosen" nennt) wie auch die Biozönose-„Schichten" (die TISCHLER „Stratozönosen" nennt). (Näheres hierüber s. S. 115.)

Als deutsche Kurzbezeichnung für Merozönose empfiehlt sich das Wort Lebensgruppe. Die Definition lautet dann also: Merozönose oder Lebensgruppe heißen alle sich in ihrer Artenkombination repetierenden biozönotischen Beziehungskomplexe mit Ausnahme der regulationsfähigen.

Eine Zusammenstellung aller vorangehend gebrauchten Termini ergibt dann folgende Übersicht:

Biozönotischer Komplex oder Lebensverein
(„ecosystem" TANSLEYS)

Biozönose oder Lebensgemeinschaft (selbstregulativ)	Merozönose oder Lebensgruppe (regulationsunfähig)

Damit wäre das mit den bisherigen Erfahrungen übereinstimmende Grundsätzliche über das Wesen der Biozönose gesagt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Vergleicht man es mit dem, was über das Wesen der Biozönose in der biozönotischen Literatur enthalten ist, so findet man Vieles, das als unvereinbar mit diesem Grundsätzlichen gelten und somit als nachteilig für das Verständnis der Biozönose und für die Entwicklung der Biozönotik abgelehnt werden muß.

Es handelt sich hierbei in der Hauptsache um folgende drei Gesichtspunkte.

1. Man betrachtet die Biozönose als „Ganzheit"

Es soll und kann hier nicht näher auf das sog. Ganzheitsproblem eingegangen werden. Daß ein auf das „Ganze" der Natur gerichtetes Denken und Forschen im Sinne des Synthetischen und der Erkenntnis, daß die Organismen zu Beziehungskomplexen zusammentreten, außerhalb der sie nicht begreifbar sind, unbedingt notwendig ist, bedarf keiner näheren Erläuterung. Auf solche aber den Ausdruck „Ganzheit" anzuwenden, ist meines Erachtens abzulehnen, weil dieser vitalistisch belastet ist[1]). Die Meisten, die ihn gebrauchen, begreifen, wie Weber (1941, S. 758) sagt:

„zuweilen ohne es selbst klar zu erkennen oder wenigstens ohne es auszusprechen — bewußt oder unbewußt unter dem Einfluß neovitalistischer Gedankengänge „Ganzheit" entelechial als einen in das Getriebe des Organismus oder der Organismengesellschaften eingreifenden ordnenden und übergeordneten, also durchaus dem scholastischen Begriff ‚ordo' entsprechenden Faktor."

Ohne es auszusprechen und wohl unbewußt verwendet ihn z. B. Stute (1952, S. 53), wenn er schreibt:

„In jeder ungestörten Lebensgemeinschaft von Pflanzen und Tieren herrscht ein sog. biologisches Gleichgewicht[2]), wobei jedes Individuum irgendwie im Dienste des Ganzen steht und andrerseits auch von diesem Ganzen abhängig ist", —

bewußt tut es z. B. Friederichs (1928, S. 142), wenn er bezüglich der Heuschrecken-Verheerungen in der vorderasiatischen Steppe meint:

„Und sicherlich begrünt sich die Steppe schnell wieder, sobald Regen fällt, und an die Stelle von Gesträuch, perennierenden Pflanzen und harten, halbverwelkten und

[1]) Er wurde von Driesch als Stütze des von ihm begründeten Vitalismus geprägt.

Auch eine nicht-vitalistische Definition des Begriffs „Ganzheit", wie sie z. B. Feuerborn (1938) und Weber (1941) gaben, ersterer (S. 765): „Die ‚Ganzheit' des lebenden Systems ist die spezifische Ordnung der spezifisch gearteten stofflichen und energetischen Teile des Systems", — ändert an der Belastung dieses Wortes nichts. Die Belastung ist an das Wort, nicht an dessen Sinn geknüpft.

Man kann anstatt „biologische Ganzheit" sehr gut „biologisches Gleichgewichtssystem" sagen. Die Ausdrücke „ganzheitliches Denken" und „die Natur als Ganzes" können aber vielleicht — im Sinne des Synthetischen — weiterhin gebraucht werden.

Im übrigen stimme ich folgender Meinung Feuerborns (S. 771) zu: „Die biologische Forschung hat sich darin zu bewähren, daß sie auch das Problem der ‚Ganzheit' einer kausalanalytischen Analyse zuführt."

[2]) Zugleich ein Beispiel für die unkritische Anwendung des Gleichgewichtsbegriffs auf die Biozönose.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

für Vieh und Wild ungenießbaren Gräsern tritt frische Weise. Eine ordnende Macht[1]) deren Werkzeuge die gefräßigen Insekten sind, hat eingegriffen und Ordnung geschafft, wo eine Stagnation bestand. In anderen Fällen sind Orkane und Waldbrände das Mittel zu gleichem Zweck[1]).“

Mit einer derartigen Ganzheitsauffassung kann der Biozönotik nur geschadet werden und ist ihr auch schon geschadet worden. Sie verleitet einerseits zu der Ansicht, daß der Biozönose infolge ihres „akausalen Charakters“ nicht mit kausalanalytischer Forschung beizukommen sei und andrerseits zu einer unzulässigen Übertragung von Charakteren der einen „Ganzheit“ auf die andere. Bekannt ist z.B. hier die Anwendung des Organismus-Begriffes auf die Biozönose.

Daß sich Biozönose und Organismus grundlegend voneinander unterscheiden, wurde schon von mehreren Autoren, darunter am deutlichsten von Schmid (1941b) hervorgehoben. Danach kommt der Biozönose — im Gegensatz zum Organismus — weder eine Arbeitsteilung der Glieder, noch ein gerichteter Ablauf der Geschehnisse als Folge einer zentralisierten Ordnung zu.

Die Biozönose deshalb, weil sie mit dem Organismus doch einige Merkmale gemeinsam hat, nämlich die Selbstregulation und ein gewisses Regenerationsvermögen, als „Organisation“ zu bezeichnen, wie es Friederichs (1927, S. 156) tut, um damit an die Analogie mit einem Organismus zu erinnern, erscheint ebenfalls unzulässig, weil auch der Begriff Organisation das Vorhandensein einer übergeordneten Leitung einschließt.

2. Man löst die räumliche Grundlage aus der Biozönose heraus

Die eingangs vorgenommene Ableitung der Biozönose zeigte, daß die Biozönose einen Beziehungskomplex abiotischer und biotischer Faktoren darstellt, der zwar durch eine sich repetierende Artenkombination sichtbar repräsentiert wird, aber doch nicht mit dieser schlechthin indentifiziert werden kann. Der Beziehungskomplex bildet ein Ganzes, d.h. ein weder begrifflich noch methodisch in einen abiotischen und einen biotischen Teil zerlegbares System.

Sieht man sich nun dasjenige, was seit Möbius bis heute als Biozönose definiert wurde, an, so findet man, daß nur Tansley (1935) mit seinem Begriff des Ökosystems, der alle biozönotischen Beziehungskomplexe einschließlich der Biozönosen umfaßt, diesen abiotisch-biotischen Charakter zum Ausdruck bringt. Tansley schreibt:

„Though the organisms may claim our primary interest, when we are trying to think fundamentally we cannot separate them from their special environment, with which they form one physical system.“

Alle anderen Autoren dagegen definieren die Biozönose rein biologisch. Schon Möbius (1877) nennt die Biozönose „eine Gemeinschaft von lebenden Wesen . . . welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten.“ Die Biozönose wird dabei also als ein rein biologisches System aufgefaßt, das ein bestimmtes Gebiet (eine Lebensstätte) gewissermaßen „bewohnt“.

[1]) Von mir gesperrt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Diese Trennung von Lebensstätte (von Dahl, 1921, Biotop genannt) und Lebensgemeinschaft (Biozönose) hat sich bis heute erhalten. Die neueren Definitionen nennen die Biozönose das „Bevölkerungssystem eines Biotops" (Reswoy 1924, Friederichs 1930, Thienemann 1942, Tischler 1951 b u. a), wobei unter Biotop der Standort (die Lebensstätte, der Lebensraum) der Lebensgemeinschaft verstanden wird.

Bezüglich der näheren Definition des Biotops ist nun eine bemerkenswerte Verschiedenheit der Auffassung festzustellen.

Während die einen Autoren im Biotop eine physiographische, also abiotische Einheit sehen, definiert als die Gesamtheit der abiotischen Faktoren des Lebensraumes einer Biozönose (von Friederichs 1930 „Abiocön" genannt), — fassen ihn die anderen als eine topographisch-physiognomische Einheit auf, wie sie am klarsten von Hesse (1924, S. 141 u. 143) definiert wird:

„Das für die Betrachtung grundlegende Lebensgebiet, die primäre topographische Einheit ist die Lebensstätte (der Lebensort) oder der Biotop. Sie umfaßt Abschnitte des Lebensraumes, die im wesentlichen Verhalten der Lebendbedingungen und in den dort vorhandenen, an die Bedingungen angepaßten Lebewesen, den Lebensformen, gleichartig sind und von anderen Örtlichkeiten darin abweichen.

... Die Lebensstätte als biogeographische Einheit stellt einen Zug im Antlitz der Erde dar, sie umfaßt ein Gebiet von bestimmten physiognomischem Wert, wie es als charakteristische Einzelheit für die Beschreibung eines Stückes der Erdoberfläche, einer Landschaft etwa, aus mehr oder minder verschiedener Umgebung heraustritt."

Was die erstgenannte Ansicht, der Biotop sei eine alle abiotischen Faktoren des Lebensraumes einer Biozönose umfassende Einheit, betrifft, so versuche man sich einmal vorzustellen, was hierunter in Wirklichkeit zu verstehen ist[1]). Jede Pflanze, ja — jeder Pflanzenteil, jedes Tier, Tiernest usw. weist spezifische abiotische Faktoren und Faktorenkomplexe auf, die zum überwiegenden Teil die Lebensräume für andere Lebewesen bilden. Ein einziger Baum z. B. besitzt schon eine ungeheure Zahl solcher kleinen Lebensräume, wie Früchte, Blätter, Äste, Stamm, Rinde und Wurzeln, wobei z. B. die Früchte und Blätter wieder je nach ihrer Lage (im Innern oder Äußeren der Krone, nach Süden oder Norden u. a.) verschiedengeartete Lebensräume darstellen.

Alle diese unzähligen, nur in Verbindung mit den Lebewesen bestehenden abiotischen Faktoren sollen nun eine unbelebte „Einheit" (Abiocön) bilden, die als solche der belebten „Einheit" (Biocön) gegenübergestellt werden kann?

Eine solche Gegenüberstellung abiotischer und biotischer Faktoren ist zwar möglich, nämlich in statistisch-analytischer Betrachtungsweise. Das abiotisch-biotische Beziehungssystem Biozönose ist aber ein dynamisches und nur in dynamisch-synthetischer Betrachtungsweise begreifbar. Denkt man sich dieses System in seine Einzelfaktoren zerlegt und

[1]) Den folgenden Betrachtungen liegen die terrestrischen Lebensräume zugrunde.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

ordnet diese nach dem Unterscheidungsmerkmal biotisch-abiotisch in zwei Gruppen, so kann man doch diese Gruppen nicht als abiotische und biotische Einheit bezeichnen!

Der anderen — im Biotop eine topographisch-physiognomische Einheit erblickenden Ansicht liegt die Tatsache zugrunde, daß man die Biosphäre nach der unterschiedlichen Ausbildung der Vegetationsbedeckung bzw. der nicht pflanzenbedeckten Erdoberfläche in physiognomisch unterscheidbare Abschnitte zerlegen kann. Was liegt da näher, als diese gut abgrenzbaren Lebensräume als Biotope, Lebensorte und die „Bevölkerungen", die sie ja zweifellos enthalten, als zugehörige Biozönosen zu bezeichnen?

Auf eine derartige Abgrenzung von Biozönosen nach Standorten bzw. nach Lebensformen (der Pflanzen) wird weiter unten näher eingegangen werden. Unabhängig davon ist aber hier zu dieser Biotop-Auffassung zu sagen, daß sie die Unmöglichkeit der Trennung von Lebensraum und Lebewesen schon dadurch zugibt, daß sie die Biotope mit Hilfe der Vegetation, also biotisch definiert.

Warum aber dann noch den Biotop, den man erst an Hand der Lebewesen als solchen anerkennt und definiert[1]) seiner „Bevölkerung" als etwas von dieser Verschiedenes gegenüberstellen?

Die Auffassung, die solches tut, hat zweifellos ihren Ursprung im Idiobiologischen (s. unten): man stellt dem Lebewesen (Organismus) seinen Lebensraum (seine Umwelt) gegenüber und überträgt nun diese Gegenüberstellung Organismus/Umwelt auf die Biozönose.

Das ist aber keine biozönotische Betrachtungsweise. Die Biozönose steht keiner Umwelt, keinem Lebensraum gegenüber, sondern sie ist Lebensraum und Umwelt für die einzelnen Lebewesen in ihr.

Die Definition kann daher nicht lauten: die Biozönose ist das Bevölkerungssystem eines Biotops, sondern vielmehr: der Biotop ist ein topographisch-physiognomischer Faktorenkomplex der Biozönose. Der Biotop stellt die Biozönose in räumlicher Betrachtung dar.

Entsprechend der Bezeichnung der raumbildenden Komponente der Biozönose als Biotop ist es am zweckmäßigsten, die raumbildende Komponente der Merozönose (des gleichgewichtslosen Teilkomplexes der Biozönose) Merotop zu nennen (s. hierüber auch S. 114).

Als Terminus eines generellen Lebensraumbegriffes, dem Lebensverein (s. oben) zugehörig, möchte ich Zönotop vorschlagen.

Zusammenfassend gesagt, bildet also jeder sich in seiner Artenkombination repetierende Abschnitt der Biosphäre — gleich welchen Umfanges — einen abiotisch-biotischen Beziehungskomplex, der generell als biozönotischer Komplex = Lebensverein (räumliche Komponente: Zönotop)

[1]) Ohne Leben gibt es keinen Biotop. Man würde dasjenige, was überbleibt, wenn man sich z. B. aus einem Wald alles Lebende (also auch die Bäume) eliminiert dächte, nicht mehr als Biotop bezeichnen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

und speziell — je nachdem, ob ein Artengleichgewicht vorhanden — als Biozönose = Lebensgemeinschaft (räumliche Komponente: Biotop) oder als Merozönose = Lebensgruppe (räumliche Komponente: Merotop) zu bezeichnen ist.

Es muß hier nun noch kurz auf den Begriff des Holocöns eingegangen werden, mit dem FRIEDERICHS (1927) eine den „Biotop" und die „Biozönose" umfassende Einheit bezeichnete.

Dieser Begriff konnte hier zur Klärung des biozönotischen Begriffsapparates nicht verwendet werden, weil FRIEDRICHS damit nicht etwa Lebensraum und Lebensgemeinschaft als unselbständige Faktorenkomplexe zu einer abiotisch-biotischen Einheit vereinigte, sondern ihn als „Ganzheit" Holocön der „Ganzheit" Bizönose (Biocön) überordnete.

FRIEDERICHS (1930, S. 233) schreibt:

„Solche biologische Ganzheiten, an denen nur einzelne, nicht aber alle Eigenschaften eines Organismus festgestellt werden können, hat Verfasser als (biologische) Organisation bezeichnet.

... Um jeden Irrtum bei etwaiger Anwendung der genannten Termini auszuschließen, sei noch zusammenfassend gesagt, daß diejenigen Organisationen, welche zum Teil aus belebten, zum Teil aus unbelebten Komponenten besteht, ein Holocön, oder, wie man hierzu sagen könnte, ein ‚Cön' bilden.

Die Biocönose (das Biocön) ist eine Organisation. Sie bildet zusammen mit dem Biotop (dem Abicön) oder Standort (einschließlich der Atmosphäre) ein Cön, eine der Cönose übergeordnete Organisation."

Aus dieser Definition ist zu ersehen, daß FRIEDERICHS das Zusammenwirken von „Abiocön" und „Biocön" erkannte und daraus die Notwendigkeit ableitete, beide zu einer Einheit zu verschmelzen. Hätte er nun diese Einheit Biozönose genannt und innerhalb dieser anstatt der „Einheiten" Abiocön und Biocön nur einfach abiotische und biotische Faktoren unterschieden, so hätte er damit das Fundament für eine richtige Auffassung vom Wesen der Biozönose gelegt. Dadurch aber, daß er im Biocön, also, in der Lebensgemeinschaft ohne Lebensraum ein selbstregulatorisches System erblickt das zusammen mit dem Lebensraum wiederum ein „höheres" selbstregulatorisches System bildet, hat er das Gegenteil erreicht.

Was nun noch die Benennung der abiotisch-biotischen Beziehungskomplexe, mit welcher ja nur die biotische Seite zum Ausdruck gebracht wird, betrifft, so macht sich eine solche notwendig einmal deshalb, weil sich die Termini Biozönose, Biozönotik und biozönotisches Gleichgewicht seit einem dreiviertel Jahrhundert fest eingebürgert haben und es als aussichtslos angesehen werden muß, sie durch solche, die auch der abiotischen Seite gerecht werden, zu ersetzen, — zum anderen, weil schon seit jeher das Wort Biozönose sowohl im Sinne des lebenden Teiles, als aber auch — vor allem von Nicht-Biozönologen — im Sinne des Ganzen (der „Wald", der „Teich" usw. als „Biozönose") gebraucht wurde — und zum dritten schließlich, weil ja die Lebewesen tatsächlich das Wesen der Beziehungskomplexe bestimmen, weshalb ja auch die Biozönotik — trotz ihrer nichtbiologischen Elemente — mit zur Biologie gestellt wird.

Abschließend sei die den genannten Gesichtspunkten entsprechende Biozönose-Definition genannt: Biozönose heißt ein abiotisch-bio-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

tischer Beziehungskomplex, der zur Selbstregulation, ausgedrückt in einem beweglichen Gleichgewicht der Arten, befähigt ist.

3. Man wendet den Biozönosebegriff auf Beziehungskomplexe an, denen er nicht zukommt

Der Begriff der Biozönose steht und fällt gemäß obiger Definition mit dem des selbstregulativen Gleichgewichtes der Arten. Die Biozönose ist damit begrifflich klar abgegrenzt. Auch ohne genauere Untersuchungen läßt sich bei jeder sich repetierenden Artenkombination — einfach aus der Überlegung heraus, ob sie von anderen Beziehungskomplexen abhängig ist, oder nicht, — sagen, ob ein Gleichgewicht der Arten (und damit eine Biozönose) vorliegt, oder nicht.

Die Artenkombinationen Pilz, Baum, Kadaver, Ameisenhaufen, Waldboden usw. können sich nur in gegenseitiger Abhängigkeit konstant erhalten; ihnen steht die Bezeichnung Biozönose nicht zu. Man nennt sie, wie gesagt, Lebensgruppen, allerdings unter Beachtung des oben Dargelegten, d.h.: auch die Lebensgruppe stellt mehr als eine Gruppe von Lebewesen, nämlich einen abiotisch-biotischen Beziehungskomplex, dar.

Gegen die Anwendung des Biozönosebegriffs auf derartige Lebensgruppen ist schon von Friederichs (1927), Tischler (1948a) u. a. Stellung genommen worden[1]), noch nicht aber gegen seine Anwendung auf solche Artenkombinationen (Beziehungskomplexe), die der Einwirkung des Menschen ihre Konstanz verdanken. Um welche handelt es sich hierbei?

Zuerst einmal um die Artenkombinationen unserer im Fruchtwechsel landwirtschaftlich genutzten Flächen, die bis heute als „Biozönosen der Felder" (z. B. Friederichs 1930, S. 34; Tischler 1950, S. 80; v. Baudussin 1952, S. 48) aufgefaßt werden.

Sehen wir uns einmal eine solche Feld-„Biozönose" daraufhin näher an. Bei gleichen primär abiotischen Faktoren (Makroklima, Standortklima, Bodenart) wird hier der Boden Jahr für Jahr mit einer anderen Kulturpflanzenart besetzt. Die hierdurch entstehende Vegetation entspricht nicht den mittleren Lebensbedingungen des Standortes, zumindest nicht in in quantitativer Hinsicht (Dominanz). Die Kartoffel z. B. würde, wenn man ein Kartoffelfeld sich selbst überließe, sehr bald von anderen Pflanzen unterdrückt und bestenfalls zu einer Begleitart geringer Dominanz degradiert werden. Im weiteren Verlauf würde sich dann aus dem ehemaligen Kartoffelfeld diejenige Biozönose entwickeln, die hierher gehört, nämlich

[1]) Allerdings ohne genügende Begründung dieser Stellungnahme. Friederichs gelingt die Abgrenzung nicht, weil er idio- und synbiologische Gleichgewichtssysteme nicht trennt und Tischlers Unterscheidung, wonach die Biozönose — im Gegensatz zur Lebensgruppe (Merozönose) — eine „Massenwirkung" auf die Umwelt ausübe, ist unklar.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

der Wald oder die Naturwiese, aus denen durch Rodung oder Umbruch das Feld einstmals entstanden ist.

Welchen Einfluß dieser damalige Umbruch (bzw. die Rodung) auf den Boden ausübte, darüber vermitteln folgende Worte von Franz (1914, S. 14) einen Begriff:

„In den auf den Umbruch folgenden Jahren vollzieht sich ein Raubbau an der Kohlenstoffreserve des Bodens, wie er in der Landwirtschaft unserer Tage kaum in einem anderen Fall in ähnlichem Umfange vor sich geht. Die gewaltige Wurzelmasse des Rasens, die ... eine der Grundlagen des Bodenlebens und der Bodengare ist, schwindet innerhalb der ersten Jahre der Ackernutzung. Die in ihr aufgespeicherten Bodennährstoffe kommen den Ackerfrüchten zugute, ohne daß diese imstande wären, dem Boden eine annähernd gleich große ‚Wurzelernte' zurück zu erstatten. Nach mehrjähriger Ackernutzung sind darum die Bodenreserven des Grünlandes verbraucht, auch wenn durch intensive Düngung die künstliche Zufuhr von Nährstoffreserven nach Möglichkeit gefördert wurde. Außerdem hat durch die wiederholte Bodenbearbeitung, durch die ständige Veränderung des Mikroklimas unter dem Einfluß wechselnder Pflanzenbestände und zeitweiliger Vegetationslosigkeit der Organismenbestand des Bodens eine erhebliche Veränderung erfahren. Die spezifischen Grünlandorganismen sind ausgestorben, weniger empfindliche haben sich dagegen vermehrt, Bodenfauna und -flora sind einseitig geworden."

Der hierbei als einseitig gekennzeichnete Organismenbestand eines Feldes läßt sich nun noch in zwei Teile gliedern. Der erste Teil umfaßt die Organismen, deren Existenz von der jährlich wechselnden Kulturpflanze unabhängig[1]) ist, solche also, deren ökologische Valenz weit genug ist, jeden Fruchtwechsel und damit verbundenen Wechsel abiotischer Faktoren auszuhalten. Er bildet den bleibenden, standortgebundenen Teil der jeweiligen Gesamtartenkombination. Ihm steht der andere, an die Kulturpflanze gebundene und damit standortwechselnde Teil (stenöker Organismen) gegenüber.

Dem ersteren, bleibenden Teil wird also der zweite Teil in jährlicher Veränderung gewissermaßen aufgepfropft. Eine Anpassung beider Teile aneinander, und damit ein Gleichgewicht der Arten, kann nicht zustandekommen. Denn angenommen, es würde als erste Phase eines solchen Anpassungsprozesses sich in beiden Teilen ein bestimmtes Populationsdichteverhältnis der Arten herausgebildet haben, so würde dieses, da es ja erst im nächsten Jahre wirksam werden könnte, dann jedoch infolge Kulturpflanzenwechsels die Anpassungspartner auseinandergerissen werden, wieder zerstört werden.

Nach all dem erscheint es unmöglich, die konstanten Artenkombinationen der Felder[2]) als Biozönosen aufzufassen. Sie stellen vielmehr gleichgewichtslose biozönotische Komplexe dar, genauer gesagt,

[1]) Nur qualitativ unabhängig, nicht quantitativ, denn die Populationsdichte der bleibenden Arten wechselt mit der Kulturpflanze (Mikroklimaänderung).

[2]) „Konstanz" der Artenkombination ist trotz des dauernden Artenwechsels vorhanden, weil die Artenaufnahme die Kulturpflanze zugrundelegt, d. h. den wechselnden Organismenteil fixiert, und der bleibende Teil qualitativ sowieso nicht wechselt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

gleichgewichtslose Merozönosenkomplexe, deren Gleichgewichtslosigkeit der Mensch noch weit stärker als bisher wirtschaftlich zu spüren bekommen würde, wenn nicht gerade der Kulturpflanzenwechsel einen großen Teil der Massenvermehrungen von Schadinsekten immer wieder im Keime ersticken würde.

Anders sieht schon die Sachlage aus, wenn man die Kulturpflanzen nicht jährlich wechselt, sondern sie am selben Ort beläßt. Hier wird den pflanzenabhängigen und -unabhängigen Organismen Zeit gegeben, sich aneinander anzupassen.

Solche Fälle liegen z.B. in den Weinbergen, den Obstplantagen, Kiefernwäldern, Kunstwiesen, Müllhalden u. a. vor. Diese Organismenartenkombinationen haben die Standortfremdheit mit den Fruchtwechselfeldern gemein, denn auch hier wird vom Menschen durch Unterdrückung standortgemäßer und Förderung standortfremder bzw. standortschwacher Arten eine Diskrepanz zwischen Lebensbedingungen und Organismenkombinationen aufrechterhalten.

Und doch stellen sie schon insofern eine natürlichere Stufe dar, als ihre Artenkombination zusammenbleibt und sogar — allerdings nur durch ständige Einwirkung des Menschen — sich ein Gleichgewicht der Arten herausbilden und erhalten kann. Die menschliche Einwirkung ist dabei je nach dem Grad der Standortsfremdheit der Artenkombinationen verschieden. Bei manchen Beziehungskomplexen genügt es, wenn in Form von Bodenbearbeitung, Düngung, Entfernung unerwünschter Pflanzen (wie z. B. von Bäumen aus der Wiese) u. a. eine allmähliche Umwandlung (Sukzession) der Komplexe in die standortgemäßen Biozönosen seitens des Menschen verhindert wird; bei anderen dagegen ist zur Erreichung desselben Zieles außerdem noch nötig, gelegentlich oder gar dauernd Massenvermehrungen von Schadinsekten zu bekämpfen.

Auf diese Weise wird ein künstliches Gleichgewicht der Arten, eben die nicht standortgemäße Artenkombination, aufrechterhalten, aber doch ein Gleichgewicht! Man kann demnach derartige Komplexe nicht zu den gleichgewichtslosen biozönotischen Beziehungskomplexen rechnen, sie aber auch wiederum — gemäß obiger Biozönosedefinition, welche eine Selbstregulation des Gleichgewichtes verlangt — nicht als Biozönosen bezeichnen.

Hier liegt also ein Mittelding zwischen Biozönose und gleichgewichtslosem Merozönosenkomplex vor, allerdings kein natürliches, sondern ein vom Menschen geschaffenes. Man kann es, so wie es in der Biozönotik auch seit längerem getan wird, als künstliche (sekundäre) Biozönose den natürlichen (primären) Biozönosen gegenüberstellen.

Das Gleichgewicht der natürlichen Biozönose ist selbstregulativ, dasjenige der künstlichen dagegen fremdregulativ.

Das gleiche Prinzip der Aufrechterhaltung eines künstlichen Gleichgewichtes durch Fremdregulation findet sich auch bei den Artenkombi-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

nationen unserer Vorrats- und Materialschädlinge. Nur werden hier nicht die Organismen künstlich aufrechterhalten, sondern ihre Medien, die Biotope, während die Organismen unerwünschte Bewohner derselben darstellen. Ein weiterer Unterschied den zuvor genannten Komplexen gegenüber besteht darin, daß es sich hier um reine Heterotrophen- also um „Abbau-"Komplexe handelt, da ihnen die produktiven Autotrophen fehlen.

Die Artenkombinationen der Vorrats- und Materialschädlinge repräsentieren somit Beziehungskomplexe, die ein Maximum an Künstlichkeit (also Abhängigkeit vom Menschen) aufweisen. Der Mensch gibt ihnen abiotische (Sonderklima) und biotische Lebensbedingungen (ständigen Nachschub an Nahrung) und reguliert darüber hinaus ihr Artengleichgewicht durch Verhinderung von selbstvernichtenden Übervermehrungen mit chemischen Mitteln.

Auch diese Beziehungskomplexe stellen also sekundäre Biozönosen dar.

Stellt man nunmehr die im Vorangegangenen behandelten Beziehungskomplexe einmal zusammen, so ergibt sich die in Tabelle 1 enthaltene Übersicht.

III. Aufgaben der Biözönoseforschung

Nach Kennzeichnung des Wesens der Lebensgemeinschaften sollen nunmehr die Aufgaben, welche ihre Erforschung uns stellt, umrissen und der Begriffsapparat, der hierfür zur Verfügung steht, auf seine Verwendbarkeit hin geprüft werden.

Ein Blick in die Literatur zeigt, daß — entsprechend der Unklarheit über das Wesen der Biozönose — auch noch keine Klarheit über die Stellung der Biozönotik innerhalb der Biologie sowie über die Aufgaben der Biozönoseforschung besteht.

Es lassen sich diesbezüglich drei Auffassungen unterscheiden.

Die erste Auffassung betrachtet die Biozönotik als einen Teil der Ökologie[1]), derjenigen Disziplin der Biologie also, deren Forschungsgegenstand die Umweltbeziehungen der Organismen bilden. Innerhalb der Ökologie wird zwischen Autökologie = Lehre von den Umweltbeziehungen des Einzelorganismus — und Synökologie = Biozönotik = Lehre von den Umweltbeziehungen der Organismengemeinschaften unterschieden.

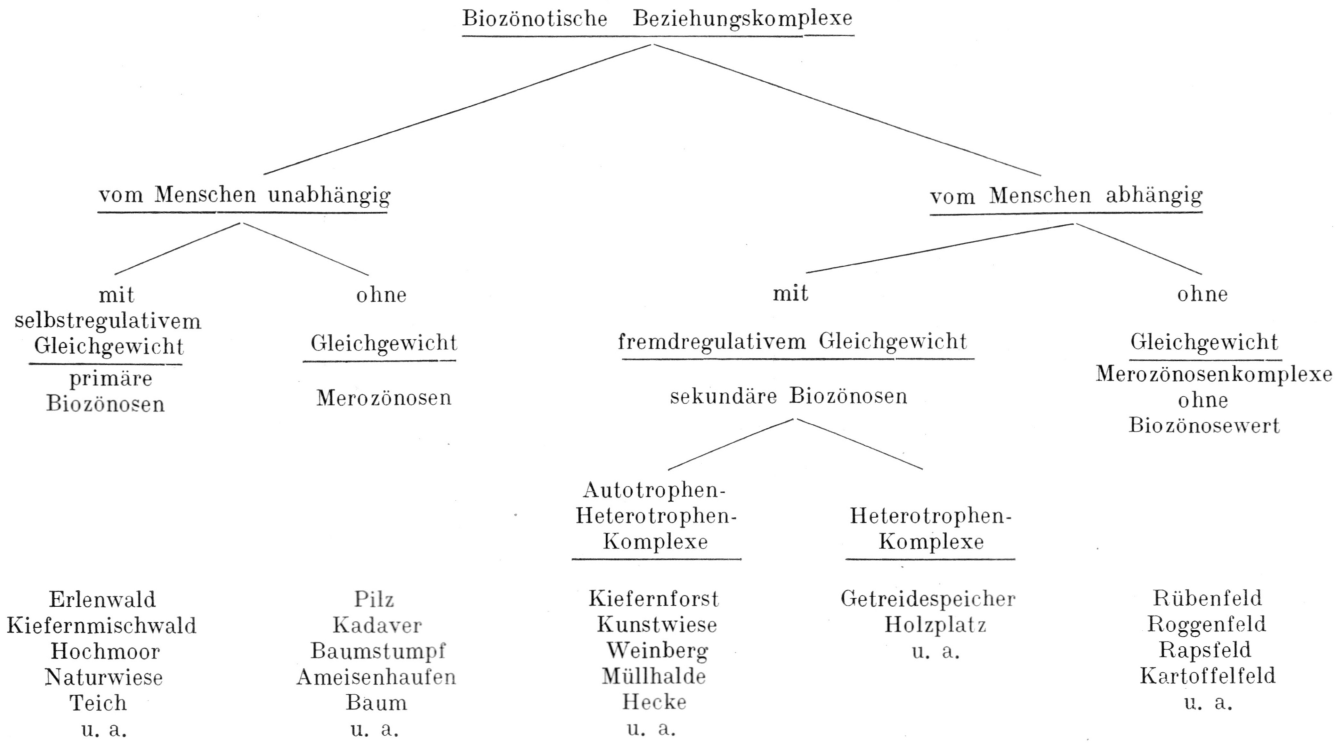
Diese Auffassung vertreten die meisten Biozönologen (Friederichs 1930, Thienemann 1942, Remane 1943, Stammer 1949, Strenzke 1951 u. a.).

Die zweite Auffassung, vertreten von Gisin (1947, 1949) und Franz (1950), stimmt im Prinzip mit der ersten überein; nur wird hier die Biozönotik nicht als gleichbedeutend mit der Synökologie, sondern nur als eine beschreibende Vorstufe dieser betrachtet. Während die Biozönotik die Lebensgemeinschaften „ähnlich wie dies die Taxonomie mit den Arten und

[1]) Von Haeckel (1869) geprägtes Wort: oikos = Haus, also Lehre vom Lebenshaushalt, womit Haeckel meinte: „ die gesamten Beziehungen des Lebewesens sowohl zur anorganischen als zur organischen Umgebung". (Zit. nach Friederichs, 1930.)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Tabelle 1. Zusammenstellung der biozönotischen Beziehungskomplexe



DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

höheren systematischen Kategorien tut, auf Grund der ihnen anhaftenden Merkmale" zu beschreiben habe, sei es die Aufgabe der Ökologie, „die Probleme der kausalen und finalen Verknüpfung der Arten und Lebensgemeinschaften untereinander" zu lösen (FRANZ 1950, S. 101).

Beiden Auffassungen ist gemeinsam, daß sie in der Ökologie eine Disziplin der Biologie erblicken, deren Aufgabe in der Erforschung der Umweltbeziehungen sowohl des Einzelorganismus, als auch der Biozönose besteht.

Auf den Einwand, daß doch die Biozönose nicht durch die Beziehungen zu ihrer Umwelt, sondern vielmehr durch das Gefüge ihrer Innenwelt charakterisiert werde, würde man zur Antwort erhalten, daß ja Umwelt und Innenwelt nur zwei Seiten ein- und derselben Sache, nämlich des Verhältnisses Organismus/Umwelt seien. Betrachte man dieses Verhältnis vom Organismus aus, so spreche man von der Umwelt des Organismus; betrachte man es hingegen von der Biozönose aus, so handele es sich um die Innenwelt der Biozönose.

Diese heute übliche Auffassung sieht also in der Synökologie (= Biozonotik) nur eine Erweiterung und Ergänzung der Autökologie, d.h. setzt beide Disziplinen im Prinzip einander gleich.

Demgegenüber erblickt die dritte Anffassung, die zuerst von GAMS (1918) und danach noch klarer von DU RIETZ (1921) vertreten wurde, in der Biozönose ein ganz neues, von der Grundeinheit der Biologie, dem Organismus[1]), wesensverschiedenes Forschungsobjekt, das genau so, wie der Organismus, nach Form und Geschehen, nach räumlicher und zeitlicher Verteilung, sowie nach seiner Stellung innerhalb eines natürlichen Systems zu erforschen ist.

Sie betrachtet damit die Biozönose als eine dem Organismus gleichberechtigte biologische Grundeinheit und gliedert demgemäß die Biologie

[1]) DU RIETZ bezeichnet als Grundeinheit der Idiobiologie die „Art". Das ist, wie aus den Darlegungen von HENNIG (1950) hervorgeht, aber nicht angängig. HENNIG schreibt (S. 8 u. 9): „Es herrscht ... vielfach die Auffassung, daß als letztes und einfachstes Element der biologischen Systematik ... das einzelne Lebewesen ('Individuum'), wenn nicht gar die Art zu gelten habe, die demnach (Individuum oder Art) auch in allen möglichen Systemen identisch wiederkehren müßten. Es gehört aber zu den einfachsten und ältesten Erkenntnissen der Biologie, daß die Individuen mit allen ihren Eigenschaften bzw. Merkmalen keine konstanten Größen sind, sondern sich vielfach im Laufe kurzer Zeit verändern. ... Aus diesen Überlegungen geht hervor, daß als letztes Element der biologischen Systeme nicht das Lebewesen oder Individuum (von der Art ganz abgesehen) gelten kann, sondern nur das Lebewesen bzw. das Individuum in einem bestimmten Zeitpunkte oder besser während einer bestimmten, theoretisch unendlich klein zu denkenden Zeitspanne des Lebens. Wir bezeichnen dieses in der angegebenen Weise zu charakterisierende Element aller biologischen Systematik ... als Merkmalsträger-Semaphoront".

Um der Notwendigkeit der Unterscheidung von Semaphoronten Rechnung zu tragen, soll im folgenden die Grundeinheit der Idiobiologie neutral „Organismus" genannt und darunter der Semaphoront verstanden werden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

in zwei Teile: die Idiobiologie (Grundeinheit: Organismus) und die Synbiologie[1]) oder Biozönotik (Grundeinheit: Biozönose)[2]). Nachfolgende Tabelle (Tab. 2), welche das System der Biologie von Du Rietz (1921) enthält, veranschaulicht dies.

Tabelle 2. System der Biologie von Du Rietz (1921)

	Forschungsgegenstand	
	Idiobiologie Grundeinheit: Art	Biozosiologie Grundeinheit: Assoziation
Feststellen, Charakterisieren, Ordnen der Einheiten	Systematik (Taxonomie)	Taxonomische Biosoziologie (Gesellschaftssystematik)
Äußere und innere Gestalt der Einheiten	Morphologie	Analytische Biosoziologie (Ges.-Morphologie)
Lebensvorgänge der Einheiten	Physiologie	Physiologische Biosoziologie (Symphysiologie)
Entstehung und Veränderung der Einheiten	Auto — Genetik	Genetische Biosoziologie (Syngenetik)
Verteilung der Einheiten im Raum	Auto — Chorologie	Chorolog. Biosoziologie
Umgebung der Einheiten und ihr Einfluß auf sie	Autökologie	Ökologische Biosoziologie (Synökologie)
Verteilung der Einheiten in der Zeit	Auto-Chronologie (Paläontologie)	Chronologisch. Biosoziologie (Sukzessionsforschung)

Aber auch Du Rietz' Einteilung enthält noch einige Mängel, die sich aus der zu weitgehenden Übertragung der Forschungsaufgaben der Idiobiologie auf die Synbiologie ergeben. Die beiden Grundeinheiten Organismus und Biozönose sind zu wesensverschieden, als daß eine Übereinstimmung der Forschungsaufgaben bis ins Einzelne vorhanden wäre.

In Verbesserung des Systems Du Rietz' möchte ich die nachstehende Einteilung der Biologie (Tab. 3) als die dem heutigen Stand am besten entsprechende bezeichnen[3]).

Ihr liegen folgende Gesichtspunkte zugrunde.

1. Es gibt keine biologische Disziplin, welche den Organismus und die Biozönose gleichermaßen beinhaltet. Beides

[1]) „Synbiologie" ist richtiger als Du Rietz' „Biosoziologie", da die Bezeichnung „Soziologie" (= Gesellschaftslehre) allein der Erforschung der Staatenbildungen (des Menschen und einiger Insekten) zusteht.

[2]) Bei Du Rietz „Assoziation". Wohl kein Terminus der Biozönotik wird so verschiedenartig gebraucht wie gerade „Assoziation". Er sollte auf die Pflanzenvereinslehre, der er entstammt, beschränkt bleiben. Als Grundeinheit der Synbiologie kann nur die Biozönose gelten.

[3]) Unter Verwendung der von Gams (1918) getroffenen Unterscheidung von statisch-morphologischer und dynamisch-physiologischer Betrachtungsweise innerhalb der biologischen Beziehungsforschung sowie der von Hesse (1912) vertretenen Auffassung, daß Ontogenie und Phylogenie ihrem Wesen nach morphologisch-synthetisch sind.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Tabelle 3. System der Biologie kombiniert nach Gams (1918) und Du Rietz (1921) und verbessert gemäß der im Text dargelegten Gesichtspunkte

	Idiobiologie Lehre vom Leben unter Zugrundelegung des Einzelorganismus und seiner nichtbiozönotischen Gruppenbildungen Einheit: Organismus	Synbiologie = Biozönotik Lehre vom Leben unter Zugrundelegung der biozönotischen Beziehungskomplexe Einheit: Biozönose
Strukturlehre: Beziehungen der Teile der Einheit zueinander — statisch:	Morphologie — analytisch (Anatomie)	Inventarforschung Garniturforschung Raumstrukturforschung Zeitstrukturforschung
	Morphologie — synthetisch (Ontogenie Phylogenie)	
dynamisch:	Physiologie	Korrelations-(struktur-)forschung
Umweltlehre: Beziehungen der Einheit zur Außenwelt	(Aut-)Ökologie	
Verteilungslehre: Verteilung der Einheit — im Raum:	Biogeographie	Sukzessionsforschung
in der Erdgeschichte:	Paläontologie	
Ordnungslehre: Charakterisieren, Abgrenzen und Ordnen der Einheiten	Systematik	Synbiologische Ordnungslehre

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

sind wesensverschiedene Grundeinheiten, deren erstere rein biologischen, die andere dagegen nur überwiegend biologischen Charakter besitzt. Ihre Erforschung geschieht nach den gleichen drei Hauptgesichtspunkten: der Struktur, der Verteilung und der natürlichen Ordnung.

2. Die Ökologie ist eine idiobiologische Disziplin, der bisherigen Autökologie entsprechend. Sie ist die Lehre von der Einpassung des Organismus in seine natürliche Umwelt (von der Anpassung an die Umweltfaktoren). Diese Definition entspricht der ursprünglichen, von Haeckel geprägten.

Während der morphologische und der physiologische Gesichtspunkt bei der Erforschung beider Grundeinheiten angewendet werden kann, erscheint es nicht möglich, auch den ökologischen, d. h. den Gesichtspunkt der Einpassung der Einheit in die Umwelt, für die Biozönoseforschung zu gebrauchen; denn der Zusammenschluß der Biozönosen zu Biozönosegruppen auf Grund ihrer Strukturverwandtschaft ist eine Aufgabe der synbiologischen Ordnungslehre, — und eine darüber hinaus gehende Beziehungsforschung (etwa die Untersuchung der Einpassung der Biozönose in das Gesamtsystem „Erde") ist nicht mehr Gegenstand der Biozönotik.

3. Es gibt somit keinen Gegensatz: Autökologie-Synökologie, sondern nur einen solchen: (Aut-)Ökologie-Korrelationsforschung.

Frei-Sulzer (1941) definiert als Korrelation: „die Beziehung eines Wesens zu allen anderen oder zur abiotischen Umwelt".

Ich möchte jedoch den Korrelationsbegriff rein biozönotisch fassen (und ihn dadurch vom Beziehungsbegriff schlechthin abgrenzen), indem ich nur eine solche Beziehung als Korrelation betrachte, die im biozönotischen Geschehenszusammenhang, d. h. als populationsdichteregelnder Faktor, gesehen wird. So wird z. B. die Beziehung Temperatur/Entwicklungsdauer einer Art zur Korrelation Temperatur/Entwicklungsdauer, wenn sie als Teil des VS-Quotienten, also des Artgleichgewichtes dieser Art, betrachtet wird[1]).

Das ist der grundlegende Unterschied zwischen (Aut-)Ökologie und Korrelationsforschung und damit zwischen (Aut-)Ökologie und Biozönonotik. Die Erarbeitung sämtlicher (aut-)ökologischer Beziehungen der Arten eines Lebensraumes ermöglicht noch nicht, wie meist angenommen, eine Synthese zur Biozönose, d. h. die Beantwortung der Frage nach den Regulationsprinzipien des biozönotischen Gleichgewichtes. Diese

[1]) Durch populationsdynamische Betrachtung wird also jeder biozönotische Beziehungskomplex (einschließlich der Biozönose und des fiktiven „VS-Quotienten-Komplexes" einer Art) zu einem Korrelationskomplex.

Friederichs (1930, S. 29) nennt einen Komplex von Organismen, „die durch greifbare, wenn auch zum Teil nur indirekte Beziehungen miteinander verbunden sind", einen „biozönotischen Konnex". Dieser Begriff erscheint überflüssig, weil er im Begriff des Korrelationskomplexes (Definition: Korrelationskomplex heißt ein populationsdynamisch betrachteter Beziehungskomplex) mit enthalten ist. Es wird vorgeschlagen, den Terminus „Konnex" auf die statische Strukturforschung der Biozönotik im Sinne der Erfassung von Lebensform-Beziehungskomplexen (z. B. der Darstellung der Nahrungsbeziehungen der Organismen nach dem Schema: wer frißt wen oder was?, s. unten), so, wie ihn Tischler (1951a) auch schon verwendet, zu beschränken.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Die Biozönosebindung (Treue) ist ein Maß für die Weite der ökologischen Valenz einer Art. Tischler (1947) unterscheidet diesbezüglich euzöne (stenöke), tychozöne (euryöke), azöne (ubiquistische) und xenozöne (xenöke, fremde) Arten.

Die Biozönosehomogenität bildet ein Maß für den Grad der Regelmäßigkeit, mit der man eine Art in den Beständen eines bestimmten Biozönosetyps (Konstanz, wenn auf Flächen- oder Raumeinheit bezogen, — Stetigkeit, wenn nicht darauf bezogen) oder auch innerhalb eines einzelnen Bestandes (Frequenz) antrifft.

Die Menge (Abundanz) wird als Individuendichte (Populationsdichte), als Artdichte und als Dominanz (prozentualer Anteil an der Gesamtflächenbedeckung bzw. Gesamtindividuenzahl) angegeben.

Die Angabe der Merotopzugehörigkeit[1]) lokalisiert die Art innerhalb einer Biozönose bzw. eines Biotops, d.h. weist sie einem bestimmten Teillebensraum der Biozönose zu.

Die Merozönosebildung der Arten schließlich erfassen, heißt die sich repetierenden Artenkombinationen der Teillebensräume (Merotope) herausarbeiten oder, was dasselbe ist, die Arten nach ihrer Merotopzugehörigkeit ordnen.

b) Die Garniturforschung[2]) besteht in der Ordnung der Arten (bzw. genauer der Semaphoronten! s. o.) nach ihrer Lebensweise (Lebensform)[3]) und der daraus hervorgehenden Bildung von Lebensformtypen (z. B. Lebensformtypen der Ernährung: Zoophagen, Phytophagen, Saprophagen, Sekretophagen u. a.).

Da die Lebensformtypen-Betrachtung sich gut zur Charakterisierung und Abgrenzung von Biozönosen eignet, bildet sie ein wichtiges Hilfsmittel der Ordnungslehre (Näheres s. S. 124).

c) Die Raumstrukturforschung.

Tischler (1947) unterscheidet drei verschiedene Raumstrukturelemente innerhalb eines Biotops:

[1]) Krogerus (1932) bezeichnet den Ort innerhalb eines Biotops, der einer Art die lebensnotwendigen Umweltbedingungen bietet, als Biochorion. Dieser Begriff ist damit identisch mit dem des Merotops. Doch möchte ich lieber Merotop anstatt Biochorion sagen, weil einmal mit diesem Namen der Charakter des Merotops als eines Teiles des Biotops zum Ausdruck kommt und zum anderen, weil schon Hesse (1924) eine dem Biotop übergeordnete Einheit Biochor (Lebensbezirk) nannte.

Zwischen demjenigen Ort innerhalb des Biotops, an welchem eine Art gefunden wird und dem, wo eine Artenkombination vorkommt, zu unterscheiden, wie Tischler (1947) es tut („Habitat" auf der einen und Biochorion, Strukturteil bzw. Stratum auf der anderen Seite), sehe ich keine Notwendigkeit. Eine Art lebt stets zusammen mit anderen in einem abgrenzbaren Teillebensraum (Blatt, Baum usw.). Natürlich ist zur Angabe der Merotopzugehörigkeit einer Art der Merotop so klein wie möglich zu wählen.

[2]) Der Begriff „Garnitur" als Summe der Lebensformtypen einer Biozönose stammt von Frei-Sulzer (1941).

[3]) Definitionen von Lebensform und Lebensformtyp s. S. 123.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Biochorion = Bezirk mit charakteristischem Artenbestand (Baum, Pilz, Baumstumpf, Nest usw.);
Strukturteil = Teilbezirk, der notwendig mit anderen Teilbezirken gemeinsam auftritt (z. B. Blatt, Blüte, Stamm und Wurzel einer Pflanze);
Stratum = Schicht im Biotop (Boden-, Moos-, Krautschicht u. a.).

Die Bevölkerungen dieser drei Raumstrukturelemente nennt Tischler Choriozönose, Merozönose und Stratozönose.

Meines Erachtens ist eine derartige Begriffsbildung für die Biozönoseforschung nicht ratsam. Die Biozönose besteht aus abiotischen und biotischen Faktoren, die sich nach unserer Erfahrung nicht homogen über den Lebensraum verteilen, sondern zu biozönotischen Teilkomplexen — repräsentiert durch konstante Artenkombinationen — zusammentreten. Solche Teilkomplexe wurden Merozönosen und ihre räumlichen Komponenten Merotope genannt.

Da die Repetierung der Artenkombination das einzige Kriterium der Merozönose ist, sehe ich weder die Möglichkeit noch die Notwendigkeit zu einer begrifflichen Grenzziehung innerhalb der Merozönosen. Jeder beliebige Teillebensraum der Biozönose, also z. B. Blattinneres, Blattäußeres, Blatt, Blätter eines Baumes, Blätter + Blüten eines Baumes, Krone eines Baumes, ganzer Baum, alle Baumkronen einer Art (im Biotop), alle Baumkronen aller Arten (im Biotop) — enthält einen natürlichen Beziehungskomplex (eine Merozönose). Warum nun das Blatt als Strukturteil (seine Arten als Merozönose), den Baum als Biochorion (seine Arten als Choriozönose) und die Gesamtheit der Baumkronen als Stratum (seine Arten als Stratozönose) bezeichnen?

Daß diese Begriffe nicht eindeutig sind, dafür ließen sich zahlreiche Beispiele anführen. Um nur einige zu nennen:

„Notwendig gemeinsam auftretende Teilbezirke" sind z. B. Oberfläche, Innensubstrat und Hohlraumsystem des Bodens. Sind damit nun Bodenoberfläche und Bodeninneres Strukturteile oder Strata? Handelt es sich bei einem pflanzlichen Einartenteppich, z. B. einer ausgedehnten Vaccinium myrtillus-Herde um ein Stratum (Feldschicht) oder einen Strukturteil (Blätter einer Pflanze)? Ist eine abgefallene Frucht ein Biochorion oder ein Strukturteil?

Es ist also natürlicher, jede Begriffseinengung zu vermeiden und nur Merotope bzw. Lebensgruppen (Merozönosen) geringeren oder größeren Umfanges innerhalb des Biotops bzw. der Lebensgemeinschaft (Biozönose) zu unterscheiden.

Die reine Unterscheidung (an Hand der Artenkombinationen) ist dabei, wie oben gesagt, Aufgabe der Inventarforschung, während die Untersuchung der räumlichen Grundlage (des Merotops) der Raumstrukturforschung obliegt.

Die Raumstrukturforschung hat zum Inhalt: Herausarbeitung der wichtigsten lebensraumbestimmenden Faktoren der Biozönosen. Das sind

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

einmal biotische Faktoren (Schichtung, Deckungsgrad, Massenbildung u. a. der Pflanzen-, Höhlen-, Nestbildung und andere Standortbeeinflussung der Tiere), zum anderen abiotische Faktoren (Boden- und Klimafaktoren bzw. -komplexe).

d) Die Zeitstrukturforschung.

Betrachtet man nun die drei genannten Beziehungsträger: Arten, Lebensformen und Raumstrukturelemente im Hinblick auf ihre jahreszeitliche oder entwicklungsbedingte Periodizität (z. B. phänologische Aspekte der Biozönose infolge jahreszeitlicher Dominanzschwankungen der Pflanzenarten), so treibt man biozönotische Zeitstrukturforschung.

Die soeben gekennzeichnete statische Strukturforschung betrachtet die Organismen und abiotischen Faktoren als Merkmalsträger; z. B. werden der Art *Ichneumon nigritarius* bestimmte Frequenz, Abundanz, Zugehörigkeit zu bestimmten Lebensformtypen und andere qualitative und quantitative Merkmale verliehen.

Die dynamische Strukturforschung hingegen betrachtet die Biozönosekonstituenten als Korrelationsträger, d. h. als Träger bestimmter Wirkungen, deren Angriffsbasis die Populationsdichte der Arten ist (Näheres weiter unten). Sie fragt also nicht danach, welche Frequenz, Abundanz oder Lebensform der Puppenparasit *Ichneumon nigritarius* besitzt, sondern danach, welches seine Rolle als populationsdichteregelnder Faktor bei seinen Wirtsarten ist und von welchen Umweltfaktoren diese seine Rolle wieder abhängt.

Erst eine solche Betrachtungsweise ermöglicht die Erkennung des „biozönotischen Wertes" eines Faktors und die Aufdeckung der das Wesen der Biozönose ausmachenden Regulationsprinzipien des biozönotischen Gleichgewichtes.

Die dynamische Strukturforschung (Korrelationsstrukturforschung) bildet somit das Kernstück der Biozönotik.

Beiden, der statischen und dynamischen Strukturforschung, ist gemeinsam, daß sie die Biozönose unter dem Aspekt des Unveränderlichen betrachten. Zu untersuchen, welche Veränderungen (aperiodischer, nicht periodischer Art) die Struktur in Zeit und Raum erfährt, ist die Aufgabe des zweiten Hauptteiles der Biozönotik, der **Sukzessionsforschung**.

Die Biozönosen verändern sich, wie nicht anders zu erwarten, mit der Änderung der Lebensbedingungen, welche primären (makro- und standortklimatischen) oder sekundären (organismischen) Ursprungs sein kann. Im ersteren Fall handelt es sich um die sog. säkularen, — also innerhalb größerer Zeiträume vor sich gehenden, — Sukzessionen, im anderen Falle um die sog. lokalen Sukzessionen, die meist in Form gesetzmäßiger Serien von Folgestadien verlaufen. Das Endstadium einer solchen Serie wird als Klimaxbiozönose („Dauercönose", Gams 1918) bezeichnet; z. B. ist

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

beim Verlandungsprozeß des Sees die Klimaxbiozönose bei uns (wie bei fast allen Sukzessionsserien der gemäßigten Zone) ein Wald.

Die Sukzessionsforschung untersucht nun, welche Biozönosen zu einer Sukzessionsserie gehören, welche Ursachen das Sukzedieren hat, in welcher Folge und welcher Zeit es verläuft und wie es verläuft, d. h. welche Strukturänderungen dabei vor sich gehen[1]). Sie untersucht das nicht nur bei den Biozönosen selbst, sondern auch bei deren Teilen, den Merozönosen (Kadaver, Baumstümpfe u. a.), welche ebenfalls — wenn auch aus anderen Gründen als die Biozönosen und mit anderem Ende (nämlich dem ihrer Selbstvernichtung) — sukzedieren („Habitatsukzessionen" FRIEDERICHS 1930; nach obigem besser „Merozönosesukzessionen"). Allerdings untersucht sie es hier unabhängig (isoliert) von der betreffenden Gesamtbiozönose; denn im korrelativen Gesamtzusammenhang betrachtet, kann das Sukzedieren der Teile nicht als eine zeitliche Veränderung der Gesamtstruktur angesehen werden, weil infolge des gleichzeitigen Vorhandenseins aller Sukzessionsstadien innerhalb der Biozönose das Nacheinander zum Neben- und Miteinander wird.

Ist nun die Sukzessionsforschung statisch oder dynamisch? Sie ist statisch, denn sie kann nur in vergleichender Untersuchung der Sukzessionsstadien deren Inventar-, Garnitur-, Raumstruktur-, Zeitstruktur- und Korrelationsstruktur-Unterschiede herausarbeiten, nicht aber selbst dynamische Strukturforschung treiben.

Was nun die den dritten Hauptteil der Biozönotik bildende **Ordnungslehre** betrifft, welche die Charakterisierung, Abgrenzung und Ordnung der Biözönosen als Aufgaben hat, so muß sie, da sich Dinge ja erst charakterisieren, gegeneinander abgrenzen und ordnen lassen, wenn man sie genau kennt, die Ergebnisse der beiden anderen Forschungszweige abwarten, um ihre Aufgaben lösen zu können. Sie brauchte daher vorerst nicht zu interessieren, wenn nicht eine Abgrenzung der Biozönosen notwendig wäre, um überhaupt erst einmal Struktur- und Sukzessionsforschung treiben zu können!

Hier liegt also eine dem circulus vitiosus ähnliche Situation vor: die Abgrenzung der Biozönosen ist nicht ohne vorherige Strukturforschung möglich und die Strukturforschung wieder nicht ohne vorherige Abgrenzung.

Das bedeutet eine grundlegende Schwierigkeit für die praktisch-biozönotische Forschung, eine Schwierigkeit, die — bisher noch nicht überwunden — maßgeblich an der genannten Stagnation der Biozönotik mit beteiligt ist.

In den nachfolgenden Kapiteln soll die Überwindung dieser Schwierigkeit versucht und ein Weg gewiesen werden, der zur Inangriffnahme der

[1]) Auch die Neuentstehung von Biozönosen — an Hand von Untersuchungen an Brandplätzen, Bergrutschstellen, auftauchenden Inseln usw. — gehört zu ihren Forschungsgegenständen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Korrelationsforschung — des Kernstückes der Biozönotik — und damit zur Begründung einer biozönotischen Entomologie führt.

IV. Der Weg zur Korrelationsforschung

A. Das Abgrenzungsproblem

Das Problem der Abgrenzung von Biozönosen, das infolge seiner Bedeutung als Voraussetzung jedes fruchtbaren biozönotischen Arbeitens seit jeher im Mittelpunkt des Interesses der Biozönologen steht, hat zwei Seiten: eine begriffliche und eine gegenständliche.

1. Die begriffliche Abgrenzung

Die Definition der (primären) Biozönose enthält als begriffliches Abgrenzungskriterium das Vorhandensein oder Fehlen des selbstregulativen Gleichgewichtes der mittleren Populationsdichtewerte der Arten.

Aus dieser begrifflichen Abgrenzung geht als wichtige, merkwürdigerweise bisher nur von Schmid (1941b) gezogene Folgerung hervor, daß es einen Minimalraum der Biozönose gibt, worunter die Mindestgröße desjenigen Biosphärenabschnittes, in welchem sich das Gleichgewicht der Biozönose ausbildet, zu verstehen ist.

Schmid spricht allerdings von drei verschiedenen Minimalräumen: a) dem Minimalraum der Raumstruktur, in welchem sich raumausfüllende Struktur und lebenswichtige Korrelationen manifestieren, — b) dem Minimalraum der Generativgemeinschaft, in welchem die Erhaltung der wesentlichen Artenkombination garantiert ist — und c) dem Minimalraum für die Erhaltung der Biozönose, welcher die Biozönose von den Wirkungen der Isolation, Separation durch Variation usw. bewahrt.

Von diesen drei Minimalräumen sind die ersten zwei miteinander identisch, denn raumausfüllende Struktur, lebenswichtige Korrelationen und wesentliche Artenkombination sind — nach allem bisher Gesagten — weder begrifflich noch gegenständlich trennbar.

Die Annahme eines die Biozönose erhaltenden, d. h. vor Isolation usw. bewahrenden Minimalraumes, ist nicht angängig, da mit „Erhaltung" hierbei nicht die Existenz des biozönotischen Gleichgewichtes an sich, sondern die Unveränderlichkeit desselben im evolutionistischen Sinne gemeint ist. Das ist aber idiobiologische Betrachtung eines synbiologischen Gegenstandes.

Schmid nennt Lebensräume, welche kleiner sind als der Minimalraum, Biozönose-Segmente.

Mit dieser Namensgebung ist es aber noch nicht getan. Was soll man sich unter einem solchen Segment vorstellen? Ein Beziehungskomplex, der kein biozönotisches Gleichgewicht besitzt und trotzdem seine Artenkombination repetiert, wurde oben Merozönose oder Lebensgruppe genannt (Blatt, Baum, Baumschicht). Um einen solchen handelt es sich aber beim Biozönosesegment zweifellos nicht, denn letzteres ist komplexer als die umfangreichste Merozönose (die Schicht). Das Biozönosesegment ist vielmehr ein vom Menschen fiktiv isoliertes Stück der Biozönose, das zwar alle Schichten enthält, dessen Struktur aber dennoch „offen" ist, weil ein Teil der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Strukturträger diesem Stück fehlt. Würde man in einem Wald ein Segment von z. B. 5 × 5 m Grundfläche abstecken, so wäre dies ein Biozönosesegment. Die Biozönosestruktur wäre hierin noch nicht vollständig ausgebildet.

Nimmt man nun an, daß Grad der Struktur-Vollständigkeit und Grad der Artenkombination-Vollständigkeit einander proportional sind, und diese Annahme hat großen Wahrscheinlichkeitswert, weil die Artenkombination ja die Biozönosestruktur repräsentiert, so kann man an Hand der Artenaufnahme die Minimalraumgröße der Biozönose ermitteln.

Man steckt also z. B. in einer einheitlichen Biozönose eine Fläche von 5 × 5 m ab und erfaßt alle Organismenarten, die in dem betreffenden Raumsegment enthalten sind. Man wird damit zweifellos noch nicht die Gesamtartenzahl der Biozönose erfaßt haben. Erst, wenn bei ständiger Vergrößerung dieses Segmentes der Fall eintritt, wo das nächstgrößere Segment dieselben Arten wie das vorherige kleinere enthält (und zur Sicherheit das übernächste auch noch), ist (mit dem kleineren) die Minimalraumgrenze erreicht.

In Wirklichkeit wird sich bei diesem „Zuwachsverfahren" nur eine sich asymptotisch der unbekannten Höchstzahl nähernde Flächen-Artenzahl-Kurve ergeben, so daß praktisch die Minimalraumgrenze dort angenommen werden muß, wo diese Kurve in den ungefähr waagerechten Verlauf übergeht.

Nicht anwendbar ist der Biozönosesegment-Begriff bei räumlich vom Hauptteil der Biozönose getrennten Teilen, also etwa bei durch Kahlschläge Brandflächen usw. isolierten Waldteilen. Entweder haben solche die gleiche Artenkombination, dann bilden sie Bestände derselben Biozönose (genauer: desselben Biozönosetyps, s. unten) — oder sie haben verschiedene Artenkombinationen, dann handelt es sich bei ihnen auch um verschiedene Biozönosetypen.

Es ist somit eine falsche Auffassung vom Biozönosesegment, wenn DAENIKER (1939) über die Reliktbestände der schweizerischen Föhrenwaldsteppe schreibt:

„Diese Relikt-Vegetation entwickelt sich zweifellos gegen die konkurrenzkräftigere, sich im Optimum befindliche des Buchenwaldes hin. Sie wäre längst verschwunden, wenn nicht durch Rutschungen, Erdschlipfe usw. immer wieder Siedlungsmöglichkeiten entständen. Die anspruchslose Föhrenwaldsteppe springt über von einem zum anderen Standort und bleibt erhalten nur im gesamten und nicht am einzelnen Standort. ... Nicht der Einzelstandort kann da als Biocoenose betrachtet werden[1]), sondern diese verteilt sich auf eine Anzahl von immer in langsamem Wechsel sich befindlichen Standorten. Die Teilstandorte sind weder floristisch noch ökologisch unter sich gleich."

Diese einzelnen „Teilstandorte" können nach dem oben Gesagten nur Biozönosen (Biozönose-Bestände) sein, die deshalb nicht ökologisch gleich sind, weil sie ganz verschiedene Stadien der lokalen Sukzessionsreihe Rutschhalde — Buchenwald darstellen.

In engem Zusammenhang mit dem soeben erörterten Problem steht die in der pflanzensoziologischen Literatur oft behandelte und auch auf

[1]) Von mir gesperrt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

die Biozönose zu übertragende Frage, ob der Pflanzenverein (bzw. die Biozönose) eine konkrete oder abstrakte Einheit sei.

Während Gams (1918), Cajander (1922), Sukatschew (1929) u. a. zwischen dem konkreten Bestand (dem Individuum) und dem abstrakten Bestandestypus des Pflanzenvereins unterscheiden, vertreten Du Rietz (1921), Alechin (1925) u. a. die Ansicht, daß der Pflanzenverein eine konkrete, sich nur in „Abschnitten" repräsentierende Einheit sei.

Palmgren (1930, S. 24/25) schreibt zu letzterer Auffassung:

„Dieser Gedankengang scheint mir sich dem Kern des Verhaltens zu nähern; man könnte ihn weiter ausbauen, indem man sich eine Assoziation als Ganzes durch eine gewaltige, aber schmale Ebene repräsentiert vorstellt. Sie ist dann etwas Konkretes, wenn die Pflanzendecke auch geringere Variationen und kleine Differenzen zwischen beiden Enden des Gebietes zeigt. Nehmen wir an, daß z. B. eine große Rodung quer durch diese ‚Assoziation' gelegt wird, so daß diese in zwei Abschnitte geteilt wird. Es hat wohl keinen Sinn anzunehmen, daß dieser einfache agrikulturelle Eingriff eine so wesentliche Verwandlung, eine Art mystischer Transsubstantation vom Konkreten in das Abstrakte verursache.

Es gibt, scheint mir, in diesem Falle keine bestimmte Grenze zwischen dem Konkreten und dem Abstrakten.

Hierzu wäre zu sagen, daß die oben (Abschn. II) gegebene Definition, welche die Biozönose ein sich selbst regulierendes System nennt, eine Individuierung der Biozönose und damit eine Unterscheidung von konkretem Biozönosebestand und abstraktem Biozönosetyp verlangt.

Betrachtet man z. B. zwei räumlich getrennte Buchenwaldbestände, so kann man diese doch nicht als ein- und dieselbe Biozönose in dem Sinne bezeichnen, daß beide zusammen ein sich selbst regulierendes System bilden. Jeder dieser zwei Bestände ist vielmehr ein System für sich, ein Biozönose-Individuum, ein konkreter Biozönosebestand, auch wenn — wie im Beispiel Palmgrens — die beiden Bestände durch eine quer durch einen einheitlichen Bestand gelegte große Rodung entstanden sind.

Da beide nun die gleiche Struktur, ausgedrückt durch die gleiche Artenkombination, besitzen, bezeichnet man sie als zum gleichen Strukturtyp, d. h. zum gleichen Biozönosetyp zugehörig. Letzterer definiert die besonderen (von anderen Biozönosebeständen unterschiedenen) gemeinsamen Eigenschaften der zwei Buchenwaldbiozönosebestände und ist damit — wie jeder Begriff — eine Abstraktion.

Natürlich würde auch der Buchenwald, wenn er nicht in Form verteilter Einzelbestände, sondern in Form nur eines einzigen großen lückenlos zusammenhängenden Bestandes vorkäme, einen besonderen Strukturtyp repräsentieren, eben den „Buchenwaldtyp". In diesem Falle könnte man den Buchenwald tatsächlich sowohl als etwas Konkretes als auch als etwas Abstraktes bezeichnen.

Man braucht nun allerdings damit nicht gänzlich auf den Gebrauch des Wortes „Biozönose" zugunsten der genaueren Unterscheidung von „Biozönosebestand" und „Biozönosetyp" zu verzichten. Im folgenden soll nur dann, wenn es die Klarheit verlangt, zwischen Biozönosebestand und -typ unterschieden werden. Die gegenständ-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

liche Abgrenzung z. B. betrifft sie beide, also die Biozönose allgemein. Denn damit, daß man gleichartige Biozönosebestände zusammentut und sie von anderen trennt, grenzt man zugleich die Bestände wie die Typen ab.

2. Die gegenständliche Abgrenzung

Worin besteht das Problem der gegenständlichen, praktischen Abgrenzung der Biozönosen?

Die begriffliche Abgrenzung nannte die (primäre) Biozönose einen selbstregulatorischen Beziehungskomplex abiotischer und biotischer Faktoren, repräsentiert durch eine statistisch erfaßbare, also konstante Organismenartenkombination[1]).

Man könnte auf Grund dessen die Abgrenzung der Biozönosen mit der Nennung ihrer Artenkombination als getätigt betrachten.

Wie sollte das aber praktisch aussehen? Man findet ja überall Artenkombinationen, die sich an gleichen Stellen repetieren, ohne daß daraus ersichtlich wäre, ob sie eine Biozönose repräsentieren oder nicht.

Es bildet also nicht die Abgrenzung von Artenkombinationen schlechthin die zu lösende Aufgabe, sondern die Abgrenzung der Kombinationen von Biozönosewert, d. h. solcher, deren Grenzen sich mit denen der Biozönose decken.

Ob eine Artenkombination Biozönosewert besitzt oder nicht, ist allein mit Hilfe der Korrelationsforschung entscheidbar.

Daraus geht hervor, daß die nicht auf der Korrelationsforschung basierenden Abgrenzungen bzw. Abgrenzungsmethoden nur als provisorisch bezeichnet werden können. Sie werden eines Tages von definitiven Grenzen und einer definitiven Abgrenzungsmethode, die einen Extrakt aus den Ergebnissen der gesamten Biozönoseforschung darstellen werden, abgelöst.

Die Aufgabe einer Überprüfung der biozönotischen Abgrenzungsmethoden, die ich im folgenden zu lösen versuchen möchte, lautet demgemäß: Prüfung der bestehenden provisorischen Abgrenzungsmethoden daraufhin, welche unter ihnen der definitiven Methode vermutlich am nächsten kommt.

Obwohl diese definitive Methode unbekannt ist, läßt sich die Aufgabe lösen und zwar auf Grund einer Bewertung der Abgrenzungsmethoden nach dem Grad ihrer Übereinstimmung mit dem Charakter der Biozönose.

Es ist nicht einfach, alles das, was über das Abgrenzungsproblem der Biozönotik geschrieben wurde, zu einigen wenigen, grundsätzlich verschie-

[1]) Nicht etwa repräsentiert durch eine Kombination von abiotischen und biotischen Konstituenten; denn „Kombination" heißt hier so viel wie „namentliche" Aufzählung, also Individuierung der Teilnehmer. In solcher Form ist der abiotische Teil der biozönotischen Konstituenten aber nicht faßbar; z. B. ist die Temperatur an zahlreichen Stellen, in sehr verschiedener Größe und sehr verschiedener Form und Bedeutung in das Beziehungssystem eingebaut; sie kann somit nicht, wie die Art, als fixierter und isolierter Repräsentant des Systems zur Kennzeichnung des letzteren herangezogen werden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

denen Auffassungen zu ordnen. Am besten geschieht dies meines Erachtens durch Unterscheidung folgender Abgrenzungsmethoden:

a) Abgrenzung der Biozönosen nach dem Standort;
b) Abgrenzung der Biozönosen nach den Organismen;
   α: nach den Lebensformen;
   β: nach den Arten.

a) Abgrenzung der Biozönosen nach dem Standort

Darauf, daß sich die abiotischen Faktoren einer Biozönose nicht — wie die Organismenarten — losgelöst von den Korrelationen erfassen lassen, wurde bereits hingewiesen (s. Fußnote, S. 121).

Löst man dennoch einige solcher Faktoren aus dem Beziehungskomplex heraus (z. B. ph-Zahl, Bodenart o. ä.), so vermögen diese auf Grund der Tatsachen: 1., daß mit ihnen nur ein Teil der abiotischen Faktoren berücksichtigt ist, — 2., daß auf die Verteilung sehr vieler Organismen nicht die abiotischen, sondern die biotischen Faktoren in erster Linie bestimmend wirken und schließlich 3., daß sich die abiotischen Faktoren in ihrer Wirkung auf die Organismen als ersetzbar erwiesen haben[1]), wodurch sich von bestimmten Standortfaktoren nicht auf bestimmte Organismenarten schließen läßt, — nichts über die Artenzusammensetzung und damit den Charakter der Biozönose auszusagen.

Die von einigen Pflanzensoziologen versuchte Einteilung der Vegetationseinheiten nach den Standortfaktoren (z. B. Warming-Graebner 1918: „Der Standort ist die Basis für die Klassifikation der Vereine") mußte daher scheitern. Die Einheiten der Pflanzensoziologie sind heute ausnahmslos floristisch, also nach eigenen Merkmalen, abgegrenzt.

Es liegt somit ein Irrtum vor, wenn Tischler (1950) dadurch die Begrenzung von Biozönosen nach dem Standort vorzunehmen glaubt, daß er die Pflanzenvereine als „Biotope", also als Repräsentanten der Standortfaktoren der Biozönose, zugrundelegt. Da die Pflanzenvereine floristische und keine Standort-Einheiten sind, kann eine Biozönoseabgrenzung mit ihrer Hilfe auch keine Abgrenzung nach den Standorten sein!

Das vorstehend bezüglich der Unmöglichkeit der Abgrenzung von Pflanzenvereinen und Biozönosen nach dem Standort Gesagte, hat natürlich auch für die Abgrenzung von Tierartenkombinationen (Tiervereinen, s. unten) Gültigkeit. Auch für sie gilt die Ersetzbarkeit der abiotischen Faktoren untereinander und vor allem die Bedeutung der biotischen Faktoren (Vorhandensein anderer Organismen als Nahrung oder Wohnung) für ihre Verteilung. Es lassen sich deshalb auch die Tiervereine nicht nach Standorten („Biotopen"), wie Remane (1952) meint, abgrenzen, sondern nur nach ihrer Artenzusammensetzung.

[1]) Z. B. Drude (1890, S. 57): „Es ist also unmöglich, die Ersatzfähigkeit chemischer Bodeneigenschaften durch physikalische zu leugnen; jede einseitige Erklärung der Bodenwirkung muß zu Fehlschlüssen führen", — oder Rübel (1913, S. 865): „Es können edaphische Faktoren die klimatischen ersetzen ... und auch in den einzelnen Arten einer Kategorie können sich die Faktoren unter sich ersetzen".

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

b) Abgrenzung der Biozönosen nach den Organismen

Schließt man den Standort, also die abiotischen Faktoren aus der Abgrenzung aus, so bleiben für letztere nur die biotischen Beziehungsträger[2]), die Organismen, über.

Diese lassen sich von zwei ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus erfassen, einmal floristisch oder faunistisch als Arten und zum andren physiologisch-morphologisch als Lebensformtypen.

Der zu zweit genannte Gesichtspunkt sei zunächst behandelt.

α: Abgrenzung nach den Lebensformen

Zur gleichen Lebensform gehören nach Gams (1918) alle Lebewesen, die „in ähnlichen Habitats in ähnlicher Weise leben". Die betreffenden Organismen gehören dann ein- und demselben Lebensformtyp an.

Remane (1943) definiert den Lebensformtyp als „Organismen, die im Zusammenhang mit gleicher Lebensweise einen Komplex gleichartiger Strukturen aufweisen, so daß Rückschlüsse von der Struktur auf die Lebensweise möglich sind". Damit beschränkt er den Lebensformtyp-Begriff auf solche Organismen, deren Strukturen ihre Lebensweise erkennen läßt. Die anderen Typen, bei denen das nicht möglich ist (z. B. lassen sich die Saprophagen = Moderfresser, Koprophagen = Kotfresser und die Nekrophagen = Aasfresser nicht nach bestimmten Stukturen unterscheiden), bezeichnet er als Lebensweisetypen. Diese Unterscheidung von Lebensform und Lebensweise wird sich wohl kaum durchsetzen, da unter Beidem seit jeher dasselbe verstanden wird (s. Gams' Definition).

Läßt sich nun die Garnitur, das Lebensformtypen-Spektrum, zur Abgrenzung von Biozönosen verwenden?

Diese Frage ist für die definitive Abgrenzung zu bejahen, für die provisorische dagegen zu verneinen. Erst wenn die Biozönosen einmal korrelativ durchforscht und monographisch bearbeitet sein werden, wird das Verhältnis der Lebensformtypen (z. B. der Ernährung: Autotrophe, Heterotrophe, bei letzteren wieder Phytophagen, Zoophagen usw. oder der Fortbewegung: Flieger, Kriecher, Kletterer usw.) in jeder Biozönose feststellbar sein und dazu dienen können, die Biozönosen zu charakterisieren und gegeneinander abzugrenzen. Für die derzeitige Aufgabe einer provisorischen Biozönoseabgrenzung ist das nicht möglich.

Wie ist es aber mit einer diesbezüglichen Beschränkung auf die Pflanzen, welche in ihrer Wuchsform leicht erkennbare Lebensformtypen repräsentieren, die zur Abgrenzung gut geeignet erscheinen?

Auf diese Weise grenzten die Vertreter der physiognomischen Richtung der Pflanzensoziologie[2]) (Grisebach 1872[3]); Hult 1881; Schimper 1898

[1]) Die Klarheit verlangt, zwischen biotischen Faktoren und biotischen Beziehungsträgern zu unterscheiden; letztere sind nur ein Teil der ersteren. „Hunger" oder „Raumkonkurrenz" sind z. B. biotische Faktoren; die hungernden oder in Konkurrenz zueinander stehenden Arten dagegen sind biotische Beziehungsträger. Nur sie sind zur Repräsentation der Biozönose imstande.

[2]) Die andere Richtung ist die floristisch-statistische s. u.

[3]) Laut du Rietz (1921).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

u. a.) ihre Vegetationseinheiten ab, indem sie die Pflanzendecke der Erde nach der Wuchsform der Pflanzen in physiognomisch unterschiedene Formationen einteilten. Eine solche Einteilung ist durchaus berechtigt, da sich — unabhängig von den Arten — in den verschiedensten Gebieten der Erde die gleichen Lebensform-Einheiten unterscheiden lassen (z. B. Wald, Steppe, Heide, Wüste u. a., bezüglich des Waldes wieder: tropischer Regenwald in Amerika, Afrika und Asien oder sommergrüner Laubwald in Nordamerika, im Sudan, in Europa und Ostasien). Sie ist aber für biozönotische Belange viel zu grob.

Höchstwahrscheinlich wird aber sie, und nur sie, später einmal eine natürliche Ordnung der Biozönosen zu höheren Verwandtschaftsgruppen ermöglichen.

Versucht man, wie Hult (1881), diese physiognomischen Großbezirke durch Unterscheidung von Schichten, „Grundformen" und „Vegetationsformen"[1]) (z. B. die Pinus-Form, die Festuca-Form, die Stellaria-Form u. a.) bis in die Größe der statisch-floristisch unterscheidbaren Pflanzenvereine (s. unten) aufzugliedern, so wird der physiognomische Boden damit verlassen und der floristisch-statistische betreten.

Werden andrerseits, wie von Schimper (1898), die Pflanzenformationen in klimatische (Gehölze, Grasfluren und Wüsten) und edaphische (Moore, Geröllhalden, Dünen u. a.) eingeteilt, so wird auch damit der rein physiognomische Standpunkt der Abgrenzung aufgegeben und mit demjenigen, der den Standort verwendet, verquickt.

In Europa bildet die physiognomische Richtung eine Frühstufe der Pflanzensoziologie. Die amerikanische Pflanzensoziologie dagegen hat in der Hauptsache an dieser Richtung festgehalten und sie nur nach dem entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkt („sukzessionistisch") weiterentwickelt. Das ist biozönotisch insofern von Belang, als die nordamerikanischen Biozönologen diese Gesichtspunkte übernahmen. Indem sie aber die pflanzliche Formation durch „Tierfüllung" einfach zur biotischen Formation, dem „Biom" machen (Clements 1916, Carpenter 1939 u. a.)[2]) und hierunter sämtliche tiererfüllten pflanzlichen Sukzessionsstadien verstehen, die zum gleichen Klimax (Endstadium) tendieren, beschäftigen sie sich gar nicht mit dem Problem der Abgrenzung von Biozönosen, sondern nehmen dieses quasi als gelöst hin.

Daß das Biom, genau so wie die Formation, ein biogeographischer (und kein biozönotischer) Begriff ist, der infolge der vielen (räumlich getrennten) Entwicklungsstadien viel zu Heterogenes umschließt, als daß er zu einer natürlichen Biozönosegruppierung brauchbar wäre, zeigte schon Tischler (1948).

Man kann also zusammenfassend sagen, daß die Verwendung der Lebensformen von Tieren oder Pflanzen zur Lösung der Aufgabe einer provisorischen Abgrenzung der Biozönosen nicht geeignet ist.

β: Abgrenzung nach den Arten

Die Abgrenzung von Biozönosen muß sich nach all dem auf die Organismenarten stützen.

[1]) Alle drei Begriffe sind unter dem der Lebensform vereinbar.
[2]) Laut Tischler (1948).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Sie tut das durch Artenvergleich von physiognomisch gleichen Biosphärenabschnitten. Besteht Artengleichheit, so gehören die betreffenden Abschnitte derselben Biozönose an; besteht Artenverschiedenheit, handelt es sich um verschiedene Biozönosen. Provisorische Abgrenzung von Biozönosen heißt hier also: Ordnung von Biosphärenabschnitten nach dem Grad ihrer Inventarverwandtschaft.

Da nun eine Art *A* in einer Biozönose die gleiche biozönotische Rolle wie die Art *B* in einer anderen Biozönose und umgekehrt eine Art *C* in beiden Biozönosen verschiedene biozönotische Rollen spielen kann, erscheint die Abgrenzung von Biozönosen nach Arten, wenn sie auf dem Vergleich nur weniger Arten beruht, unsicher. Der Wahrscheinlichkeitswert der Annahme, daß der Verschiedenheit des Arteninventars eine Verschiedenheit der Biozönose (der biozönotischen Struktur) entspricht, steigt mit der zugrundegelegten Artenzahl.

Daß sich hier keine objektive Grenze (etwa derart, daß man sagen könnte, oberhalb eines bestimmten Prozentsatzes nicht gemeinsamer Art handele es sich um verschiedene Biozönosen, unterhalb desselben um die gleiche Biozönose) ziehen läßt, die Abgrenzung also stets einem gewissen subjektiven Empfinden unterworfen ist, läßt sich nicht ändern und verstärkt nur den provisorischen Charakter der Abgrenzung.

Will man nun die Artenbestände von Lebensräumen auf ihre Verwandtschaft hin prüfen, so muß das aus Gründen, auf die später noch näher eingegangen wird, nach Pflanzen- und Tierartenkombinationen getrennt erfolgen, wobei diese — durch Vergleich mehrerer Bestände desselben Biozönosetyps (bzw. Lebensraumtyps) — statistisch gewonnene Artenkombinationen darstellen, die Pflanzen- und Tiervereine genannt werden.

Es ist nötig, sich mit diesen beiden Begriffen noch etwas näher auseinanderzusetzen.

Wie ist, zuerst, ihr Verhältnis zum Merozönose-Begriff? Dieses Verhältnis ist bei beiden nicht dasslbe. Während der Tierverein die faunistische Komponente der oben definierten Merozönose (s. S. 98) bildet, stellt dagegen der Pflanzenverein nicht die floristische Komponente einer solchen dar (da ja bei vielen Merozönosen, wie Blatt, Blüte, Baum, u. a., die pflanzliche Komponente nur aus einem Individuum oder gar nur Teilen eines solchen besteht), sondern steht außerhalb des Merozönose-Begriffes.

Als Pflanzenverein bezeichnet man die statistische Artenkombination höherer Pflanzen (Archegoniaten und Spermatophyten) eines floristischen Minimalraumes, d. h. (entsprechend der Difinition des biozönotischen Mineralraumes, s. oben) eines physiognomisch einheitlichen Raumes, über dessen Umfang hinaus keine Zunahme von Pflanzenarten mehr zu verzeichnen ist.

Es gibt nun zwei verschiedene Ansichten über den Pflanzenverein. Die eine, vertreten von dem größten Teil der Pflanzensoziologen, betrachtet alle Pflanzen eine Lebensraumes, von den Moosen bis zu den Bäumen, als eine synbiologische Einheit; die andere dagegen, vertreten vor allem von einigen nordeuropäischen Pflanzensoziologen (Du Rietz, Cajander u. a.), betrachtet die einzelnen Vegetationsschichten (die sie

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Schichtvereine oder Synusien nennt) als selbständige Einheiten, die sich unabhängig von den übrigen Schichten desselben Lebensraumes mit den Schichten anderer Lebensräume zu höheren Vegetationseinheiten vereinigen lassen.

Z. B. nennen die Vertreter dieser Ansicht die Kiefer einen Schichtverein (Einartverein), der verschiedene (ein- oder wenigartige) Bodenschichtvereine wie z. B. den *Cladonia-*, den *Hylocomium-* oder den *Myrtillus*-Verein, unter seinem Dach beherbergen kann, während diese Bodensynusien wieder z. T. unter anderen Bäumen, z. B. der Fichte, vorkommen können.

Ein Wald ist nach dieser Auffassung also keine synbiologische, sondern eine topographische Einheit, zusammengesetzt aus mehreren idiobiologischen Einheiten.

Eine solche Interpretation des Pflanzenvereines entspricht aber nicht den biozönotischen Gegebenheiten und Belangen. Sie kann überhaupt nur in nordischen Ländern, wo floristische Armut und Vegetationseinförmigkeit herrschen, vertreten werden. In südlicheren Breiten, schon in Mitteleuropa, geschweige denn in den Tropen, wäre die Zerlegung einer Landschaft in zahllose Baum-, Strauch-, Farn-, Gras-, Kraut-, Moos- und Flechten-Vereine unmöglich und unlogisch, da viele Kletterpflanzen und Epiphyten durch mehrere Schichten hindurchgehen, und die Kräuter, Sträucher und Bäume als junge Pflanzen mit zu den niedrigeren Schichten, als ältere zu den höheren Schichten gerechnet werden müßten.

Würde man die nordischen Synusien nicht, wie die betreffenden Botaniker, idiobiologisch betrachten, sondern synbiologisch als Beziehungskomplexe, so würde sich z. B. sofort zeigen, daß die „Synusie-Kiefer" über Flechten eine andere Kronenfauna aufweist als über *Myrtillus*, selbst, wenn es sich um zwei benachbarte Kiefernbestände handelt, — während innerhalb des gleichen Flechten- oder *Myrtillus*-Kiefernbestandes die Kronenfauna homogen wäre.

Es ist also nur diejenige Auffassung dem biozönotischen Sachverhalt entsprechend, die im Pflanzenverein die Kombination aller (höheren) Pflanzenarten des betreffenden Lebensraumes erblickt.

Die Artenaufnahme des floristischen Minimalraumes des als Beispiel genannten einheitlichen Flechten-Kiefernwaldes ergibt einen aus Flechtenarten und der Kiefer bestehenden Pflanzenverein; ebenso ergibt die Artenaufnahme im benachbarten gleichförmigen *Myrtillus*-Kiefernwald einen aus der Heidelbeere und der Kiefer bestehenden Pflanzenverein. Hier ist also die Voraussetzung zur Erfassung eines Pflanzenvereins, die physiognomische Einheitlichkeit des Lebensraumes, ohne weiteres gegeben. Schwieriger wird die Erfüllung dieser Voraussetzung, wenn die Bodenvegetation des Kiefernwaldes sich fleckenweise aus Flechten und *Myrtillus* zusammensetzen würde. Hier ist wieder der Subjektivität Spielraum gelassen. Bei völlig gleicher Verteilung wird man den Bestand einheitlich nennen, bei sehr ungleichmäßiger Verteilung ihn aber besser in zwei Teile gliedern: einen Flechten-*Myrtillus*-Kiefernwald und einen *Myrtillus*-Flechten-Kiefernwald.

Auch zur Definition des Tiervereins ist einiges zu bemerken. Der Tierverein wurde oben als faunistische Komponente der Merozönose oder Lebensgruppe definiert, wonach also jede Tierartenkombination eines ein-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

heitlichen Lebensraumes — vom Blatt bis zur Vegetationsschicht — einen Tierverein darstellt. Die Summe der Tiervereine des Gesamtlebensraumes bildet dann den Tieranteil der Gesamtartenkombination, der im Falle, daß dieser Lebensraum ein Biotop ist, auch Zoozönose (Tieranteil der Biozönose) genannt wird.

Es erscheint mir weder richtig, die Tiervereine allgemein als „Synusien" zu bezeichnen, noch ratsam, die „Lebensform" in die Definition des Tiervereines mit aufzunehmen, so wie es viele neuere Autoren (Strenzke, Tischler, Gisin u. a.) tuen (Strenzke 1949, S. 247: „Als Synusie wird ein statistisch zu erfassender Verein von Lebewesen der gleichen oder ähnlichen Lebensform bezeichnet").

Dem Sinne des Synusie-Begriffs (s. oben) als eines Schichtvereins entsprechend, können nur die Tierartenkombinationen von Schichten (Boden- oder Vegetationsschichten) Synusien genannt werden. Doch ist meines Erachtens kein Grund für eine solche Sonderbenennung innerhalb der Merozönosen vorhanden.

Was die Lebensform betrifft, so läßt sich dieser Begriff viel zu verschieden weit beinhalten, als daß es ratsam wäre, ihn an den des Tiervereins zu koppeln; das zeigt ein von Friederichs (1930) zusammengestelltes Lebensformsystem.

Danach gehören z. B. die im Wassersystem des Bodenlumens lebenden Organismen dem Lebensformtyp Edaphonekton an; sie bilden wieder zusammen mit den in ephemeren Wasseransammlungen (Angonekton), im freien Wasser (Plankton) u. a. lebenden Organismen den Lebensformtyp Hydrobios (Bewohner des Wassers); sie alle vereinigen sich mit den in Blut, Protoplasma, Urin u. a. Flüssigkeiten lebenden Organismen zum Lebensformtyp Dyticon (Bewohner flüssiger und halbflüssiger Medien), diese schließlich wieder mit den Bewohnern der festen Medien und der Luft zum Lebensformtyp Errantia (zum Ortswechsel befähigte Organismen).

Es ist somit völlig gleichgültig, welche Tierarten man zu statistischen Kombinationen zusammenfaßt; sie erfüllen immer die Bedingung „gleiche oder ähnliche Lebensform", auch wenn es sich gar nicht um Tiervereine in dem von mir definierten Sinne handelt, sondern etwa um systematische Gruppen wie „die Schnecken des Buchenwaldes". Die Begriffe „gleiche Lebensform" und „Tierverein" entsprechen sich daher nicht.

Kommen wir auf das Abgrenzungsproblem zurück.

Die Tatsache, daß die Organismenarten eines Biosphärenabschnittes nur in Form von getrennten Pflanzen- und Tiervereinen erfaßt werden können, kompliziert das biozönotische Abgrenzungsproblem nun bedeutend. Letzteres besteht jetzt nicht mehr, wie vorher gesagt, nur in einer Ordnung der Biosphärenabschnitte nach dem Grad ihrer Artenverwandtschaft, sondern in einer Ordnung der Pflanzen- und Tiervereine solcher Abschnitte nach der Inventarverwandtschaft und der anschließenden Synthese dieser Vereine zu Biozönosen.

Damit besteht das Abgrenzungsproblem der Biozönotik also in Wirklichkeit aus zwei Problemen: 1. Abgrenzung der Pflanzen- und Tiervereine und 2. Synthese dieser zu Biozönosen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Was zuerst die Abgrenzung der Pflanzen- und Tiervereine eines Untersuchungsgebietes betrifft, so besteht diese in der Ordnung der Pflanzen- und Tierarten des Gebietes nach ihren sich repetierenden Artenkombinationen.

Dieser Ordnung liegt die Artenaufnahme zugrunde und der Artenaufnahme wieder die Einteilung des Gebietes in physiognomisch einheitliche Lebensräume. Letzteres ist notwendig, weil die Erfassung einer statistischen Artenkombination — als Abstraktion aus mehreren gleichartigen konkreten Artenkombinationen — den Vergleich milieugleicher Lebensräume voraussetzt, das Erkennen der Milieugleichheit dem Biozönologen aber nur physiognomisch (nach der Vegetation) möglich ist.

Der Vorgang einer Artenaufnahme soll im folgenden an Hand einer floristischen Artenaufnahme demonstriert werden.

Zunächst muß ein physiognomisch einheitlicher Vegetationsbestand ausgewählt werden.

Innerhalb desselben ist nun im schon erörterten „Zuwachsverfahren" der floristische Minimalraum zu ermitteln und an diesen die Artenaufnahme anzusetzen.

Die Artenaufnahme hat — außer den Namen der Arten — folgende zur Abgrenzung geeignete Merkmale der Arten zu erfassen:

Individuenzahl (Abundanz), Deckungsgrad (Dominanz) — beide zusammen in Form der kombinierten „AD-Zahl" Braun-Blanquets (1928) nach 6teiliger Skala (+, 1, 2, 3, 4, 5) —, Vitalität (Gedeihen) und Schichtung.

Wenn oben die Ermittlung des floristischen Minimalraumes als Grundlage der Artenaufnahme bezeichnet wurde, so muß hier ergänzend dazu gesagt werden, daß dieser Minimalraum zwar zur Bestimmung der reinen Artenzahl genügt, nicht aber zur Angabe der Abundanz und Dominanz. Letztere haben sich ja auf den gesamten physiognomisch einheitlichen Vegetationsbestand zu beziehen und in diesem sind die Pflanzen niemals so homogen verteilt, daß die in einem Minimalraum der Artenzahl vorhandenen Abundanz- und Dominanzwerte für den ganzen Bestand Gültigkeit hätten. Es müssen daher die im floristischen Minimalraum festgestellten AD-Zahlen an Hand der außerhalb des Minimalraumes liegenden Vegetation überprüft und gegebenenfalls korrigiert werden, was am genauesten dadurch geschieht, daß man nicht einen, sondern mehrere Minimalräume im Bestande verteilt.

Die eigentliche Artenaufnahme ist damit beendet.

Die statistische Auswertung mehrerer Artenlisten von Aufnahmeflächen (Minimalraumflächen) ein- und desselben Bestandes ergibt nun die Frequenz (= Zahl der Flächen, worin eine Art enthalten ist).

Abundanz, Dominanz, Frequenz, Schichtung und Vitalität bilden die sog. analytischen Abgrenzungsmerkmale, so bezeichnet, weil sie aus der Aufnahme jedes einzelnen Pflanzenvereinsbestandes zu entnehmen sind.

Untersucht man derart mehrere — räumlich getrennte — Bestände, die in ihrer Physiognomie und demgemäß in ihrer Artenkombination übereinstimmen und auf Grund dessen zusammen denselben (abstrakten) Vereinstyp bilden, so läßt sich die Konstanz der Arten (= Zahl der Bestände, worin eine Art enthalten ist) bestimmen.

Dehnt man schließlich den Vergleich auf alle Vereinstypen des Gebietes aus, so erhält man Aufschluß über die Treue der Arten (= mehr oder weniger festes Gebundensein einer Art an bestimmte Typen), angegeben in Prozentklassen.

Da Konstanz und Treue sich erst nach Synthese der Einzelbestände zu Vereinstypen bestimmen lassen, nennt man sie synthetische Merkmale.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Bis hierher handelt es sich um objektiv-statistisches Kennzeichnen von Arten bestimmter Probeflächen und Probebestände. Die eigentliche Abgrenzung der Artenkombinationen ist nun jedoch infolge der Möglichkeit, zwischen den Abgrenzungsmerkmalen zu wählen, von der Auffassung des Einzelnen abhängig. Es haben sich hier die zwei bekannten Richtungen der Pflanzensoziologie herausgebildet, die man vereinfachend als westeuropäische und nordeuropäische Schule der Pflanzensoziologie bezeichnen kann.

Die Anhänger der erstgenannten (Braun-Blanquet, Koch, Tüxen, Knapp u. a.) stützen die Abgrenzung der Pflanzenvereine auf das synthetische Merkmal der Treue der Arten, die der anderen Schule (Gams, Du Rietz, Cajander, Sukatschew u. a.) auf das analytische der Dominanz.

Die Vertreter der Westschule bezeichnen die Arten der höchsten Treueklasse (80—100 %), also diejenigen, die ausschließlich oder fast ausschließlich auf einen Pflanzenverein beschränkt sind, als dessen Charakterarten, summativ als Charakterartenkombination. Die Dominanz spielt dabei keine Rolle; es kann also auch eine vereinzelt wachsende Pflanze Charakterart sein. Auch die Konstanz ist unwesentlich; eine Art, die z. B. von 10 Beständen eines Vereinstyps nur in drei davon vorkommt, ist eine Charakterart, wenn sie auf den Vereinstyp als solchen beschränkt ist. Die dominanten Pflanzenarten, die meist euryök sind, d. h. in ganz verschiedenen Vereinstypen vorkommen, werden den Charakterartenkombinationen nur als „Begleiter" angefügt.

Demgegenüber sehen die Vertreter der Nordschule in der Dominanz, verbunden mit Konstanz, einer Art, deren Wert für Kennzeichnung und Abgrenzung der Pflanzenvereine. Das seien die für die Abgrenzung wichtigsten Arten, „die den Pflanzenteppich an erster Stelle wirken" (Drude 1913/14, nach Daeniker 1936). Wenn auch zahlreiche Dominanten euryök seien, so sei doch die Dominanten-Kombination eines Pflanzenvereins spezifisch und als Abgrenzungsmittel gut geeignet[1]).

Beiden Schulen gemeinsam ist der Gebrauch von Differentialarten, d. h. solcher Arten (beliebiger Treue oder Dominanz), durch die sich zwei benachbarte oder artenverwandte Pflanzenvereine unterscheiden lassen.

Wie nicht anders zu erwarten, hat sich entsprechend diesen zwei Richtungen der Pflanzensoziologie auch das Lager der von der Tierwelt aus an die Biozönosen herangehenden Biozönologen geteilt. Die Entsprechung geht sogar so weit, daß sich auch hier eine West- und eine Nordschule unterscheiden läßt, da die der Treueabgrenzung folgenden Zoozönologen überwiegend in West- und Mitteleuropa (Gisin, Franz, Strenzke u. a.), die der Dominanzabgrenzung folgenden dagegen überwiegend in Nordeuropa (Renkonen, Agrell u. a.) beheimatet sind.

[1]) Genauer besehen, gliedert sich die Nordschule nochmals in zwei Richtungen, die Upsalaer Schule (Gams, Du Rietz, Cajander u. a.) und die Stockholm-Leningrader Schule (Sambuk, Katz, Sinskaja u. a.). Während die Vertreter der ersteren die Vegetation in selbständige Schichtvereine (Synusien) gliedern (s. oben), erblicken die Anderen im Pflanzenverein eine Einheit, die durch die Arten sämtlicher Schichten zu charakterisieren ist und nicht zerrissen werden darf. Da, wie oben gezeigt wurde, nur diese letztere Auffassung dem biozönotischen Standpunkt genügt, wird sie der vorliegenden Gegenüberstellung Westschule — Nordschule zugrundegelegt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Die Vertreter der zoozönologischen Westschule gebrauchen das Merkmal der Treue entweder in der gleichen Form wie die Pflanzensoziologen (Tischler, Kühnelt, Palmgren u. a.), — oder in Form der der Vikarianz der Arten (Gisin, Franz, Strenzke u. a.) oder schließlich in Form der Konstanzverwandtschaft von Tiervereinen (Kseneman).

Der nach Art der Pflanzensoziologen geübte Treue-Gebrauch besteht, wie oben dargestellt, in der Abgrenzung der Vereine nach ihren Treuenkombinationen (= Charakterartenkombinationen), deren Arten den höchsten Treuegrad einem Verein gegenüber aufweisen.

Die Verwendung vikariierender, d. h. sich gegenseitig ausschließender Arten zur Abgrenzung von Tiervereinen wurde von Gisin (1947) eingeführt. Franz (1950, S. 103) schreibt diesbezüglich sehr richtig: „Die Erscheinung der Vikarianz deckt sich . . . weitgehend mit derjenigen der ‚Gesellschaftstreue' im Sinne Braun-Blanquets: den verschiedenen Treuegraden auf der einen Seite entspricht ein verschiedener Grad der gegenseitigen räumlichen Ausschließung auf der anderen."

Ganz Ähnliches könnte man über die Verwendung der Konstanzverwandtschaft von Vereinen zu deren Abgrenzung sagen. Das Verfahren geht auf Kulczynski (1928)[1]) zurück, der die Pflanzenvereine der Tatra danach abgrenzte. Es beruht auf der Errechnung des Prozentsatzes konstanter Arten, der zwei Vereinen gemeinsam ist (s. unten). Kseneman (1938) grenzte auf diese Weise Collembolen-Vereine ab.

Auch die Abgrenzung nach der Konstanzverwandtschaft von Vereinen basiert auf dem Grad der Biozönoseverbindung (der Treue) der Arten.

Die Vertreter der Nordschule hingegen (Renkonen, Agrell u. a.) verwenden die Berechnung der Dominanzverwandtschaft zur Abgrenzung ihrer Tiervereine. Renkonen (1938) schuf diese Methode, indem er in das Kulczynskische Verfahren (s. oben) anstatt des Prozentsatzes gemeinsamer konstanter Arten den Prozentsatz der gemeinsamen Dominanz zweier Tiervereine einsetzte.

Folgendes Beispiel von ihm gibt darüber Auskunft:

konstante Arten	Bestand I	Bestand II
A	60 %	—
B	35 %	20 %
C	5 %	80 %
	100 %	100 %

Die Konstanzverwandtschaft zwischen den Artenbeständen (Tierverinen) I und II beträgt im Beispiel 67 %, da beiden Beständen $^2/_3$ der Arten gemeinsam sind. Die Dominanzverwandtschaft dagegen beträgt nur 25 % als Summe der den beiden Beständen gemeinsamen Dominanzwerte (20 % bei Art B und 5 % bei Art C).

Nachdem im Vorstehenden die beiden Möglichkeiten der Abgrenzung von Pflanzen- und Tiervereinen, die Abgrenzung nach Treuen und die nach Dominanten, charakterisiert worden sind, sollen sie nunmehr vom biozönotischen Gesichtspunkt aus betrachtet werden.

Welche der beiden Methoden entspricht den biozönotischen Gesichtspunkten besser?

[1]) Laut Renkonen (1938).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Das heute überwiegende Verfahren, an bestimmte Pflanzen- oder Tiervereine gebundene (treue) Arten zur Abgrenzung derselben zu verwenden, erscheint einleuchtend, einfach und einwandfrei.

Ist es das aber wirklich?

Schon 1921 schrieb Du Rietz über die Behauptung Jerosch-Rübels und Braun-Blanquets, daß jeder Pflanzenverein (von ihnen „Pflanzenassoziation" genannt) durch Charakterarten, d. h. Treuen, ausgezeichnet sei:

„Hiermit ist also noch ein rein hypothetisches Moment in die Assoziationsbegrenzung eingeführt oder sogar zwei: die Annahme daß jede natürliche Assoziation solche Charakterarten haben muß (was, wie z. B. Tengwall 1920 zeigte, keineswegs stimmt) — und die Annahme, daß gerade diese Charakterarten den Ausdruck der Ökologie der ganzen Assoziation verkörpern.

Das äußerst Unwahrscheinliche und auf jeden Fall völlig Unbewiesene in der Annahme, daß eine Art, die lt. Braun, nur sporadisch, sehr spärlich und vereinzelt in einer Assoziation auftreten brauche, doch ‚den vollkommenen Ausdruck der gegebenen Faktoren verkörpern' solle, ist von Tengwall hervorgehoben und liegt übrigens klar zutage."

In der Folge mehrten sich die Stimmen, die darauf hinwiesen, daß es auch natürliche und wohl abgrenzbare Pflanzenvereine ohne Charakterarten gäbe wie z. B. den azidophilen Buchenwald (Hesmer 1932, Gams 1933, Meusel 1942).

Als allgemeines biozönotisches Abgrenzungsprinzip scheint sich somit die Treue nicht verwenden zu lassen.

Um eindeutig über die Brauchbarkeit der Treue als biozönotisches Abgrenzungsmittel urteilen zu können, ist es nötig, die Frage zu beantworten, unter welchen Voraussetzungen ihr denn diese Brauchbarkeit zugestanden werden könnte.

Das wäre bei Erfüllung folgender zwei Voraussetzungen der Fall:

1. Konstanz der Treue und
2. Übereinstimmung von Art- und Biozönoseareal.

Schon die erste Voraussetzung muß als nicht erfüllt betrachtet werden. Kühnelt (1943, S. 110) schreibt über die Inkostanz der Treue:

„Aus diesen Beispielen ergibt sich, daß viele Tiere innerhalb des für ihre Entwicklung allgemein günstigen (optimalen) Bereiches keine ausgesprochene Bindung an bestimmte Biotope erkennen lassen, also weitgehend euryök sind. In Gebieten, in denen sich dagegen einer der lebenswichtigen Faktoren seinem Grenzwert nähert, sucht die Art diejenigen Stellen auf, an denen ihre Lebensansprüche noch befriedigt werden können: sie wird dort stenök. Diese ‚regionale Stenözie' ist selbstverständlich bei derselben Art an den verschiedenen Grenzen ihres Verbreitungsgebietes verschieden. Die Art kann also z. B. an der Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes eine Leitform für die relativ wärmsten Stellen, an der Südgrenze eine Leitform für die relativ kühlsten Stellen sein.

... Aus dieser Feststellung ergibt sich die eingangs erwähnte Seltenheit absolut stenöker Arten und die Schwierigkeit der Aufstellung von Leitformen für bestimmte Biotope über ein Gebiet mit größeren Unterschieden des Klimas."

Auch die zweite Voraussetzung: Deckung von Art- und Biozönoseareal, ist nicht erfüllt. Wenn eingangs die Konstanz der Artenkombination zur

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Erarbeitung des Biozönosebegriffes verwendet wurde, so muß dieses Biozönosemerkmal jetzt eingeschränkt werden: konstant ist die Artenkombination einer Biozönose nur innerhalb eines engen Gebietes. Vergleicht man etwas weiter auseinanderliegende Bestände einer Biozönose, so findet man Abänderung der Artenkombination. Das ist leicht erklärlich, da jede Organismenart ihr spezifisches Areal besitzt, und der Kreuzungspunkt von Arealen, den eine Biozönose in dieser Beziehung darstellt, notwendig ein kleines Gebiet umfaßt und sich nicht wiederholt.

Mit welcher Berechtigung können wir aber dann noch von zwei Beständen des gleichen Biozönosetyps sprechen, wenn diese weit voneinander entfernt liegen wie z. B. von einem nordungarischen und einem südschwedischen Bestand des Erlenbruchs?

Diese Berechtigung kann sich nur darauf gründen, daß dieselben grundlegenden Struktureigenschaften durch alle Erlenbrücher von Nordungarn bis Südschweden hindurchgehen. Sieht man nun, daß ein Teil des Arteninventars allen diesen Brüchern gemeinsam ist und daß gerade diese Arten dominant sind, also mit hoher Populationsdichte bzw. hohem Deckungsgrad vorkommen, so darf man ohne weiteres annehmen, daß dieses Gleichbleiben von dominanten Arten am Gleichbleiben der Grundstruktur des Biozönosetyps entscheidend beteiligt ist. Es handelt sich um die Hauptarten (s. u.) des Biozönosetyps, die trotz relativ geringer Artenzahl doch mehr biozönotisches Gewicht (biozönotischen Wert) besitzen, als alle anderen (natürlich gleichfalls an der Struktur beteiligten) Arten zusammen.

Diese dominanten Hauptarten nun — und das ist das Wesentliche der Betrachtung — sind zum überwiegenden Teil keine stenöken, treuen Arten, sondern kommen auch in anderen Biozönosetypen vor. Gerade sie, welche den Biozönosetyp wirklich charakterisieren, können also nicht als Charakterarten im Sinne der Westschule zur Abgrenzung verwendet werden, wohl aber im Sinne der Nordschule, die ja ihre biozönotischen Einheiten auf die konstanten Dominanten gründet.

Man könnte nun — und hat es getan (z. B. Franz 1950) — die Anwendung der Dominanz zur Abgrenzung von Pflanzen- und Tiervereinen (und damit Biozönosen) für beschränkt auf die artenärmere, einförmigere Flora und Fauna Nordeuropas halten.

Eine solche Auffassung ist aber irrig. Es handelt sich bei der Dominanzabgrenzung um ein Prinzip, das ebenso gut in Mitteleuropa (und ich möchte vermuten: sogar in allen außertropischen Zonen der Erde) anwendbar ist.

Den Beweis dieser Behauptung liefern die Ergebnisse meiner 1947 bis 1949 im südwestlichen Fläminggebiet durchgeführten Untersuchungen zum biozönotischen Abgrenzungsproblem[1]), die zugleich die Überlegenheit der Dominanzabgrenzung in biozönotischer Hinsicht der Treuabgrenzung gegenüber zeigen.

[1]) Siehe Fußnote S. 89.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Tabelle 4. Übersicht über die Kombinationen dominanter Pflanzenarten des Waldgebietes des südwestlichen Flämings und seines Elbe-Vorlandes

1. *Cladonia*-Kiefernwald		2. *Myrtillus*-Kiefernwald		3. Gras-Kiefernwald	
Pinus silvestris	(*B*)	*Pinus silvestris*	(*B*)	*Pinus silvestris*	(*B*)
Cladina	(*M*)	*Vaccinium Myrtillus*	(*F*)	*Hylocomium Schreb.*	(*M*)
Calluna vulgaris	(*F*)	*Hylocomium Schreberi*	(*M*)	*Aira flexuosa*	(*F*)
Dicranum scoparium	(*M*)	*Dicranum undulatum*	(*M*)	*Carex hirta*	(*F*)
Hypnum cupressif.	(*M*)			*Sarothamnus scop.*	(*F*)
				Holcus mollis	(*F*)
				Festuca ovina	(*F*)
4. Eichen-Birken-Kiefernwald		5. *Melica*-Buchenwald		6. *Milium*-Buchenwald	
Quercus robur	(*B*)	*Fagus silvatica*	(*B*)	*Fagus silvatica*	(*B*)
Pinus silvestris	(*B*)	*Dryopteris phegopt.*	(*F*)	*Poa nemor./triv.*	(*F*)
Betula spec.	(*B*)	*Calamagrostis epig.*	(*F*)	*Rubus idaeus*	(*F*)
Frangula alnus	(*S*)	*Melica nutans*	(*F*)	*Urtica dioeca*	(*F*)
Molinia coerulea	(*F*)			*Milium effusum*	(*F*)
Pteris aquilina	(*F*)			*Festuca gigantea*	(*F*)
Pinus silvestris	(*S*)			*Oxalis acetosella*	(*F*)
Aira flexuosa	(*F*)			*Anemone nemorosa*	(*F*)
Hylocomium Schreb.	(*M*)			*Catharinea undul.*	(*M*)
Melampyrum pratense	(*F*)				
Lonicera periclym.	(*F*)				
7. Elbe-Auwald		8. Erlenauwald		9. Erlenwald	
Quercus robur	(*B*)	*Alnus glutinosa*	(*B*)	*Alnus glutinosa*	(*B*)
Ulmus campestris	(*B*)	*Athyrium filix fem.*	(*F*)	*Carex acut./rip.*	(*F*)
Fraxinus spec.	(*B*)	*Carex acutifolium*	(*F*)	*Solanum dulcamara*	(*F*)
Tilia ulmifolia	(*B*)	*Rubus idaeus*	(*F*)	*Athyrium filx fem.*	(*F*)
Ulmus campestris	(*F*)	*Prunus padus*	(*S*)	*Frangula alnus*	(*S*)
Carex brizoides	(*F*)	*Catharinea undulata*	(*M*)	*Dryopteris spin.*	(*F*)
Rubus spec.	(*F*)	*Aira caespitosa*	(*F*)	*Peucedanum palustre*	(*F*)
Acer campestre	(*S*)	*Dryopteris thelypt.*	(*F*)	*Galeopsis tetrahit*	(*F*)
Crataegus oxyac.	(*S*)	*Urtica dioeca*	(*F*)	*Sphagnum* spec.	(*M*)
Urtica dioeca	(*F*)	*Glechoma hederacea*	(*F*)	*Mnium hornum*	(*M*)
Aira caespitosa	(*F*)			*Mnium* spec.	(*M*)
Milium effusum	(*F*)				
Dactylis glomerata	(*F*)				
Pulmonaria officin.	(*F*)				
Glechoma hederacea	(*F*)				

Ich hatte mir damals die Aufgabe gestellt, die Pflanzenvereine sowie die Boden- und Krautschichtvereine der Käfer, Wanzen und Zikaden innerhalb eines etwa 20×30 km großen Waldgebietes (zwischen Dessau, Zerbst, Wiesenburg und Coswig), das vom trockensten Kiefernwald bis zum feuchtesten Erlenwald alle Übergänge aufwies, abzugrenzen und zu Waldbiozönosen zu synthetisieren.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Im folgenden seien zunächst die Ergebnisse der Abgrenzung der Pflanzenvereine (Waldtypen) des Gebietes dargestellt. Von der Abgrenzung der Tiervereine wird weiter unten noch die Rede sein.

Ich grenzte — nach oben schon erörtertem Artenaufnahmeverfahren (S. 128) — die Pflanzen-(Wald-)Vereine nach konstanten Dominanten ab.

Es ergaben sich folgende neun konstante Dominantenkombinationen = Pflanzenvereine = Waldtypen (Tab. 4[1]).

Da meine Artenaufnahmen natürlich sämtliche Arten (nicht nur die dominanten) umfaßten, und da weiterhin die treuen Pflanzenarten (Charakterarten) der deutschen „Waldgesellschaften" (Assoziationen) der pflanzensoziologischen Westschule durch Tüxen (1937), Knapp (1948) u. a. bekanntgemacht worden sind, ist es nunmehr möglich, einen Vergleich zwischen meinen auf Dominanten gegründeten Waldtypen und den auf Treuen gegründeten Waldassoziationen der Westschule vorzunehmen und daraus den biozönotischen Wert beider Abgrenzungsmethoden zu erkennen.

Dieser Vergleich hat folgendes Aussehen[2]):

Waldassoziationen		Waldtypen
Assoz.: Dicrano-Pinetum (Moos-Kiefernwald)	3/1	
Subassoz. von *Cladonia*		*Cladonia*-Kiefernwald
„ typicum		*Myrtillus*-Kiefernwald
— — —		Gras-Kiefernwald
Assoz.: Periclymeno-Quercetum ..... (Geisblatt-Eichenwald)	10/3	Eichen-Birken-Kiefernwald
Assoz.: Cariceto-Alnetum ..... (Farn-Schwarzerlenbruch)	5/4	Erlenwald
Assoz.: Querceto-Carpinetum..... (Eichen-Hainbuchen-Mischwald)	13/3	} *Melica*-Buchenwald } *Milium*-Buchenwald
Assoz.: Ficario-Ulmetum ..... (Ulmen-Mischwald)	10/3	
Subassoz. typicum		Auwald
„ von *Alnus glutinosa*.....		Erlenauwald

Aus vorstehender Gegenüberstellung geht hervor, daß nur vier meiner neun Waldtypen mit Waldassoziationen übereinstimmen, nämlich: *Cladonia*- und *Myrtillus*-Kiefernwald, Erlenwald und Auwald. Die übrigen fünf werden von der Assoziationslehre wie folgt aufgefaßt:

[1]) Arten mit AD-Faktor 2 und mehr, d. h. Deckungsgrad 5% und mehr enthaltend; Anordnung der Arten nach fallender Dominanz; Anordnung der Waldtypen nach steigender Feuchtigkeit; *B* = Baum-, *S* = Strauch-, *F* = Feld-, *M* = Moos-Schicht. Cladina = Flechten verschiedener Gattungen und Arten. Jedem Waldtyp liegen die Artenaufnahmen aus mindestens drei räumlich getrennten Beständen zugrunde.

[2]) Der Gegenüberstellung liegt die Arbeit von Knapp (1948) zugrunde. 3/1 bedeutet: von den bei Knapp angegebenen drei Charakterarten (Treuen) kommt eine in meinen Wäldern vor.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Den Gras-Kiefernwald gibt es in der Assoziationslehre nicht, weil er keine treuen Waldarten besitzt.

Der Eichen-Birken-Kiefernwald des Flämings stellt, obwohl Kiefer und Birke in ihm mit der gleichen Dominanz wie die Eiche vorkommen, nach der Assoziationslehre einen sauren Eichenwald dar. Es ginge noch, wenn man ihn wenigstens als Mischwald zwischen Eichenwald und Kiefernwald auffassen könnte; das ist aber nicht möglich, weil keine der Treuen der Nadelwälder in ihm vorhanden ist.

Der Melica- und der Milium-Buchenwald des Hochflämings, Wälder, in denen die Rotbuche die höchste Dominanz (5) erreicht, werden von der Assoziationslehre als (ein- und derselbe) Eichen-Hainbuchenwald (!) aufgefaßt, weil sie drei Treue dieses Waldes, dagegen keine Treue des Buchenwaldes (Fagetum) enthalten. Sie können also auch nicht einmal als Mischwald zwischen Eichen-Hainbuchenwald und Buchenwald aufgefaßt werden.

Trotz Vorhandenseins ganz verschiedener Dominantenkombinationen (s. oben), ist eine Unterscheidung in *Melica*- und *Milium*-Typ nach der Treuen-Lehre nicht möglich.

Der Erlenauwald schließlich ist zwar auch bei der Assoziationslehre ein solcher, wird aber hier eindeutig zum Ulmenmischwald (Auwald) gestellt. Hierzu besteht — nach den Dominanten zu urteilen — keine Berechtigung (s. auch die Tierdominantenverteilung S. 151).

Mit diesem Vergleich dürfte nicht nur die Brauchbarkeit der Vegetationsabgrenzung nach den Dominanten auch in Mitteleuropa, sondern darüber hinaus die Unbrauchbarkeit der Treuen-Abgrenzung vom biozönotischen Gesichtspunkt aus erwiesen sein.

Zugleich ist damit die oben gestellte Frage: analytische oder synthetische Abgrenzungsmerkmale? zugunsten der ersteren, d. h. der Dominanz in Verbindung mit Konstanz, entschieden.

Das analytische Merkmal der Dominanz der Arten — ganz gleich, ob Pflanzen- oder Tierarten — ist ein synbiologisches, biozönotisches, — das synthetische Merkmal der Treue dagegen ein idiobiologisch-(aut-)ökologisches. Nur die Dominanten-Kombination vermag etwas über die Struktur einer Biozönose und damit über ihre natürliche Begrenzung auszusagen, weil in der Populationsdichte (Dominanz) der Arten die Korrelationsstruktur der Biozönose ihren Niederschlag findet.

Die Forderung, zur Begrenzung der Biozönosen ihre Struktur zu verwenden, haben meines Wissens bisher nur Daeniker (1936) und Schmid (1941a, b), die Vertreter der „strukturs oziologischen" Richtung der Pflanzensoziologie, gestellt. Schmid (1941b) schreibt:

„... und weil der Großteil unserer Arten in verschiedenen Lebensgemeinschaften vorkommt, weil die Artenzahl größer als die Rollenzahl in der Biocoenose ist, weil also Artenkombination und Biocoenose nicht das gleiche bedeuten[1]), weil die Kombination sich bis zu einem gewissen Prozentsatz ändern kann, ohne daß die Biocoenose eine andere wird, kurz: weil die Lebensgemeinschaften keine biochorologischen, sondern biocoenologischen Einheiten sind, müssen wir zu ihrer Erfassung das Gefüge (Struktur und Korrelationen) an erster Stelle verwenden. Wenn wir die Biocoenose

[1]) Von mir gesperrt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

nur floristisch-statistisch erfassen wollten, so kämen wir lediglich zu einer ökologisch verbrämten Biochorologie der untersuchten Gebiete."

Schmid will also die statistische Abgrenzung nach Arten überhaupt (nicht nur die nach treuen Arten) aus dem Abgrenzungsproblem eliminiert wissen und geht damit — zumindest im Sinne einer provisorischen Abgrenzung, und nur diese steht zur Debatte, — zu weit. Im Sinne der definitiven Abgrenzung ist ihm natürlich zuzustimmen. Wie will er letztere aber ohne provisorische Abgrenzung nach Arten erreichen? Sein „Standard-Modell" der Biozönose, das er hierfür vorschlägt und worunter er die Zusammenfassung der wichtigsten bioklimatischen, Nährstoffkreislauf-, Verbreitungs- und blütenbiologischen Korrelationen in Form von Typisierungen versteht, stellt das Ende der Biozönosenforschung dar, nicht aber den Anfang. Um dieses Ende erreichen zu können, müssen wir uns, wie gesagt, eines provisorischen, auf der unterschiedlichen Artenzusammensetzung basierenden, also statistisch-floristischen und -faunistischen Abgrenzungsverfahrens bedienen. Als das im biozönotischen Sinne hierfür geeignetste Merkmal der Arten wurde die Dominanz erkannt.

Damit wäre der erste Teil des Abgrenzungsproblems, die Abgrenzung von Pflanzen- und Tiervereinen, im Prinzip erörtert.

Im folgenden soll nun der zweite Teil, die Synthese der Vereine zu Biozönosen, betrachtet werden.

Welche Ansichten sind zu diesem Problem bisher in der Biozönotik vertreten worden?

Es lassen sich hier zwei solcher Ansichten unterscheiden.

Die erste Ansicht drückt sich in dem Vorschlag Renkonens (1938) aus, die Synthese von Pflanzen- und Tiervereinen in Form einer stufenweise erfolgenden Angleichung der (auf Dominanten gegründeten) Tiervereine an das (gleichfalls auf Dominanten gegründete) Vegetationssystem Cajanders vorzunehmen. Renkonen (1938, S. 22) schreibt:

„Sobald die Tiersynökologie irgendeinen Bestandestyp[1]) auf ihrem eigenen Gebiete definiert hat, muß sie versuchen, das Verhalten dieses Bestandestyps zu den Vegetationstypen Cajanders zu erklären. Sie muß die gegenseitigen Beziehungen des Standortes ihres Bestandestyps einerseits und der Vegetationstypen sowie der diesen entsprechenden Standorte anderseits klarlegen. Die Tiersynökologie kann so Punkt für Punkt ihre Resultate dem von den Vegetationstypen gebildeten Gerüst anschließen. Es leuchtet ein, daß die Bestandestypen der Tiersynökologie in vielen Fällen sich nicht genau mit den Vegetationstypen Cajanders decken. Die endgültige Synthese (= Biozönose) muß demnach das Ergebnis eines vielleicht weitgehenden Kompromisses sein. . ."

Renkonens Vorschlag bedeutet, daß jeder Tierverein Schritt für Schritt mit dem Pflanzenvereinssystem synthetisiert werden soll, bis — nach Herausarbeitung aller Tiervereine eines Gebietes — die endgültige Synthese hergestellt ist, d. h. die Biozönosen dieses Gebietes abgegrenzt sind.

Was heißt aber ‚Herausarbeitung aller Tiervereine eines Gebietes' in praktischer Hinsicht und damit in Hinsicht auf den Zeitpunkt, wann uns

[1]) gemeint: Tierverein.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

eine solche provisorische Biozönosebegrenzung[1]) für die weitere biozönotische Forschung, die Korrelations-, Sukzessions- und Ordnungsforschung zur Verfügung steht?

Es sei daraufhin die Abgrenzung der Tiervereine noch etwas näher betrachtet.

Diese Abgrenzung unterscheidet sich von derjenigen der Pflanzenvereine dadurch sehr erheblich, daß die Tiervereine auf Grund der Mannigfaltigkeit der Tiere bezüglich Lebensform und Körpergröße — im Gegensatz zu den Pflanzenvereinen — qualitativ und quantitativ sehr ungleichwertige Gruppen darstellen. Jeder, oft winzig kleine, Teillebensraum eines Biosphärenabschnittes weist eine konstante Kombination von Tierarten auf, eben derjenigen Tierarten, die in dem betreffenden biozönotischen Teilkomplex die notwendigen Lebensbedingungen finden und zusammen die faunistische Komponente dieses Komplexes, einen Tierverein, bilden.

Die Konkret-Abstrakt-Frage sieht hier so aus, daß z. B. das einzelne Eichenblatt oder die einzelne Birke den konkreten Bestand, mehrere Eichenblätter bzw. mehrere Birken dagegen den abstrakten Typ der Merozönose „Eichenblatt" bzw. „Birke" darstellen. Entsprechendes gilt natürlich für die betreffenden Tiervereine.

Für die Artenaufnahme jedes dieser Tiervereine trifft nun dasselbe zu, was bezüglich der floristischen Artenaufnahme (s. oben) gesagt wurde: der Verein ist zuerst physiognomisch nach der Gleichartigkeit seines Lebensraumes abzugrenzen und sodann — nach Bestimmung des Minimalraumes der Artenkombination — artenmäßig zu erfassen.

Damit ist gesagt, daß es eine in einem Arbeitsgang durchführbare Artenaufnahme der ganzen Tierwelt eines Biosphärenabschnittes (entsprechend der Vegetationsaufnahme) nicht gibt. Man kann z. B. die Fauna eines Waldbestandes nie auf einmal aufnehmen, selbst wenn das technisch möglich wäre, weil man auf diese Weise die Arten nur qualitativ, nicht aber — worauf es gerade ankommt — quantitativ (nach der Populationsdichte) erfassen könnte. Die quantitative Beurteilung einer Art ist an den Minimalraum ihrer Merozönose gebunden, der dadurch, daß er als derjenige Raumteil, der gerade die vollständige Artenzahl des betreffenden gleichartigen Lebensraumes enthält[2]), die einzige objektive Bezugseinheit darstellt, welche die Ermittlung der Populationsdichte[3]) bzw. des Dominanzwertes[4]) der Arten ermöglicht.

[1]) Mehr als provisorisch wäre auch die so entstandene Biozönoseabgrenzung nicht, da sie nicht auf der korrelativen Erforschung der Biozönosestrukturen beruht.

[2]) Der Minimalraum wird bei den kleinen Merozönosen (Blatt, Frucht, kleine Pflanze u. a.) den ganzen Merotop umfassen.

[3]) Populationsdichte = Individuenzahl der Art pro Minimalraum (oder eines Teiles desselben).

[4]) Dominanzwert (= Dominanz) = prozentualer Anteil der Individuenzahl einer Art an der Gesamtindividuenzahl im Minimalraum. Es ist somit falsch, die Dominanz — wie es oft geschieht — als absolute Zahl darzustellen, d. h. sie auf die Art zu beziehen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Als Beispiel zu dem Gesagten sei der Boden eines Waldes betrachtet. Es wird nicht schwerfallen, diesen in physiognomisch gleichartige Flächen zu zerlegen, also z. B. in von bestimmten Pflanzenarten bewachsene und in vegetationslose (z. B. Laubstreu-)Flächen. Innerhalb der Laubstreuflächen wird es vielleicht möglich sein, nochmals zwischen einem feuchteren Teil (in Senken) und einem trockneren Teil zu unterscheiden. Beide Teile, die auf Grund der verschiedenen Milieuverhältnisse verschiedene Artenkombinationen enthalten werden, sind getrennt zu untersuchen.

Wählt man nun z. B. den „Feuchtstreu-Verein" zur Artenaufnahme, so ist zunächst sein Minimalraum zu bestimmen, der wieder nur einen kleinen Teil einer Feuchtstreu-Senke ausmachen wird.

Entsprechendes gilt für die Artenaufnahme aller anderen Tiervereine des Waldbodens wie auch des ganzen Waldes.

Damit aber noch nicht genug. Es wird sich in den meisten Fällen eine weitere Zergliederung der Tiervereine nötig machen, und zwar auf Grund der verschiedenen Körpergröße der Tiere. Da der Tierverein aus Arten sehr verschiedener Körpergröße besteht und die kleinen Formen im gleichen Lebensraum in größerer Individuenzahl als die größeren auftreten können und meistens auch werden, erhalten stets die kleinsten Arten den höchsten Dominanzwert. Dadurch wird natürlich ein zu hoher biozönotischer Wert der kleinen Arten (z. B. Collembolen, Milben oder gar Enchytraeiden oder Protozoen) bzw. ein zu geringer biozönotischer Wert der großen (Käfer, Schnecken usw.) vorgetäuscht.

Um diesen Mißstand zu beseitigen, könnte man die Tiervereine nochmals in „Körpergrößenvereine" aufteilen, wobei auch die Minimalräume nach diesen zu bestimmen wären (und dadurch bei den kleinen Formen kleiner würden).

Eine solche Aufteilung in Größengruppen wäre aber nun wieder zur quantitativen Erfassung sehr ungeeignet, weil bei der Einteilung der Tiere nach Körpergröße die Jugendstadien von den erwachsenen Stadien getrennt und somit einwandfreie quantitative Angaben unmöglich gemacht werden.

Der einzige Ausweg scheint hier der zu sein, daß man die Tiere nach systematischen Kategorien gruppiert und diese so wählt, daß keine zu großen Unterschiede in der Körpergröße vorhanden sind. In dieser Form, also als Milben-, Collembolen-, Zikaden- usw.-Vereine werden die Tiervereine heute auch von den meisten Zoozönologen untersucht.

Alles das macht die Abgrenzung der Tiervereine zu einem technisch nur sehr schwer lösbaren — wenn nicht gar unlösbaren — Problem.

Stellen wir uns doch einmal vor, was die Erfassung der Tiervereine eines Gebietes damit bedeutet.

Angenommen, man untersucht einen Biosphärenabschnitt, z. B. eine Bodenfläche im Kiefernwald mit bestimmter Moosbedeckung, auf ihren Bestand an Käfern der obersten Bodenschicht hin, so gelangt man, wenn man das bei mehreren solchen gleichartigen, möglichst weit voneinander entfernten Moosflächen tut, zu einer statistisch erfaßten —

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

durch eine eigene Dominantenkombination ausgezeichnete — Käferartengruppe, also zu einem Tierverein.

Legt man nun auf diese Weise in alle innerhalb der Kiefernwälder des Untersuchungsgebietes physiognomisch unterscheidbare Bodenbedeckungsarten (andere Moose, Gräser, Kräuter, trockne Streu, feuchte Streu u. a.) ebenfalls Aufnahmeflächen, so wird man schließlich alle Bodenkrume-Vereine der Käfer (oder nach einer Bezeichnung von GISIN, 1947: alle „Hemiedaphon"-Käfervereine) der Kiefernwälder erhalten.

Handelt es sich hierbei nun schon um eine sehr mühevolle, von einer Person kaum zu bewältigende Aufgabe, so bedeutet sie doch erst den Anfang. Die nächsten Schritte sind: Ausdehnung der Untersuchungen der Hemiedaphon-Käfervereine auch auf die anderen Wälder und nicht bewaldeten Lebensräume des Gebietes, — sodann Ausdehnung auf die Käfervereine der übrigen Schichten, (tiefere Bodenschicht, Moos-, Kraut-, Strauch- und Baumschicht) jede dieser wieder aufgeteilt in einzelne Pflanzenarten und diese wieder in Blätter, Blüten usw., auf die nicht in Schichten einteilbaren Merozönosen (Nester, Baumstümpfe usw.) — und schließlich Ausdehnung der Untersuchung auf alle anderen Tiergruppen, denn bisher handelte es sich allein um die Käfervereine.

Hinzu kommt die starke Abhängigkeit der Tiervereine von der Jahreszeit, die es zu berücksichtigen gilt. Der verschiedene Entwicklungsmodus der Arten sowie die jahreszeitliche Veränderung des Milieus bedingen zusammen mit der leichten Beweglichkeit der meisten Tiere qualitative und quantitative Veränderungen in der Artenzusammensetzung einer Merozönose, d. h. also jahreszeitlichen Sukzessionen der Tiervereine, so daß an derselben Stelle zu verschiedenen Jahreszeiten verschiedene Tiervereine — auch derselben systematischen Kategorie — feststellbar sind.

Man muß nach alldem die Aufgabe, alle Tiervereine eines Untersuchungsgebietes herauszuarbeiten und damit auch die Aufgabe einer Gesamtsynthese aller Tier- und Pflanzenvereine dieses Gebietes als sehr zeitraubend und mühevoll, wenn nicht gar als praktisch unmöglich, bezeichnen.

Das technische Hindernis, welches der Verwirklichung des soeben erörterten Vorschlags von RENKONEN entgegensteht, sucht nun die zweite bisher (von RABELER, KÜHNELT und TISCHLER) vertretene Auffassung dadurch zu umgehen, daß sie zur Synthese nicht Pflanzenvereine und Tiervereine, sondern Pflanzenvereine und Tierartenspektren dieser Pflanzenvereine verwendet.

Das geschieht derart, daß die Pflanzenvereine als Biotope (also räumliche Grundlagen von Biozönosen) betrachtet werden und nunmehr die in ihnen enthaltene Tierwelt — in Form von Artenspektren — daraufhin untersucht wird, ob sie die derart vermuteten Biozönosegrenzen bestätigt.

Da ein Artenspektrum eine Zusammenstellung der in einem Lebensraum (hier in dem eines Pflanzenvereines) gefundenen (meist nur auffälligen) Tierarten — ohne Rücksicht auf deren Zugehörigkeit zu bestimmten Tiervereinen, zumindest ohne quantitative Kennzeichnung — bedeutet, hat der Vergleich von Artenspektren verschiedener Pflanzenvereine qualitativen Charakter, d. h. basiert auf Treuen.

Nach dem, was oben über die Unbrauchbarkeit des Treuemerkmals zur biozönotischen Angrenzung gesagt wurde, muß der biozönotische Charakter einer Synthese von Pflanzenvereinen und treuen Tierarten angezweifelt werden, schon gar, wenn es sich auch bei den Pflanzenvereinen, wie bei

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Rabeler, Tischler und Kühnelt, um auf Treuen basierende (Assoziationen) handelt.

Doch sehen wir uns das auf diesem Wege bisher Erreichte einmal an, ob es geeignet ist, diesen Zweifel zu widerlegen.

Kühnelt (1944) fand bei einem Vergleich der auffälligsten Arthropoden- und Molluskenarten von vier Kärntner Waldassoziationen, daß einmal zwischen den Tierartenspektren der (konkreten) Bestände einer Waldassoziation „eine weitgehende Übereinstimmung" bestand und zum anderen, daß sich die Artenspektren verschiedener (abstrakter) Waldassoziationen jeweils „durch eine charakteristische Artenkombination" (sensu Braun-Blanquet) kennzeichnen lassen.

Die gleiche Übereinstimmung zwischen Pflanzenassoziation und Tierwelt fanden Hölscher (1949), Rabeler (1950) u. a.

Was ist damit aber nun für das Abgrenzungsproblem gewonnen? Wenn man etwa behaupten wollte, daß es die Berechtigung nachweisen würde, die untersuchten Pflanzenassoziationen als Biozönosen aufzufassen, so könnte man letzteres für jede beliebige Pflanzenassoziation der Westschule behaupten (was Rabeler, 1937, auch tat) und damit eine Waldassoziation und eine rindenhaftende Flechtenassoziation im Walde gleichermaßen als Biozönose ansehen.

Auch ein biozönotischer Komplex ohne Biozönosewert (ohne Selbstregulation) kann Arten engster ökologischer Valenz enthalten, die an irgendwelche speziellen Umweltfaktoren dieses Komplexes gebunden, d. h. treue Arten sind; — ebenso kann ein biozönotischer Komplex mit Biozönosewert (mit Selbstregulation) ohne solche Arten sein.

Die Treue einer Art kann aus schon genannten Gründen kein Kriterium für den Biozönosewert ihres Lebensraumes sein!

Daran ändert sich auch nichts, daß Tischler (1948b) bei seinen Wallheckenuntersuchungen zu dem Ergebnis gelangte, nicht die Assoziation der Westschule sei die den Biozönosen entsprechende Einheit, sondern eine ihr übergeordnete „Gesellschaftskategorie". Er schreibt (1948b, S. 236):

„Es ergab sich dabei ..., daß die Grenzen von Tiergemeinschaften zwar mit denen von Pflanzenassoziationen übereinstimmen, daß aber im allgemeinen mehrere Assoziationen der Ausdehnung einer einzigen Biozönose entsprechen.

... Wir müssen uns nun fragen, welche pflanzensoziologische Einheit am besten der Bevölkerung eines Biotops entspricht. Dies ist mit der sog. Ordnung der Fall."

Tischler unterscheidet demgemäß — dem Vegetationssystem Tüxens (1937) folgend — in Mitteleuropa drei Waldordnungen (= Biotope = Biozönosen): Quercetalia roboris-sessiliflorae = azidophiler Laubwald, Fagetalia = mesophiler Laubwald und Alnetalia = eutropher Bruchwald.

Daß diese Auffassung nicht den biozönotischen Gegebenheiten entspricht, beweisen die Ergebnisse meiner schon genannten Abgrenzungsuntersuchung im Fläming, von denen nachfolgend zunächst die phytozö-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

notischen (pflanzensoziologischen) daraufhin geprüft werden sollen, während die zoozönotischen weiter unten (S. 150) Stellung dazu nehmen werden.

Aus der Gegenüberstellung von Tüxens „Waldordnungen" und meinen Waldtypen:

Waldordnungen Tüxens	Waldtypen des Flämings
— (?)	*Cladonia*-KiW, *Myrtillus*-KiW, Gras-KiW
Quercetalia rob.-sessiliflorae	Eichen-Birken-KiW
Fagetalia	*Melica*-BuW, *Milium*-BuW, Auwald, Erlenauwald
Alnetalia	Erlenwald

ergibt sich:

1. Die ersten drei meiner Waldtypen, die reinen Kiefernwaldtypen, finden in Tischlers (Tüxens) System keinen Platz, da sie — der Treuen entbehrend — ihm nicht angehören.

2. Der trockene, zu Dreivierteln aus Kiefern und Eichen bestehende Eichen-Birken-Kiefernwald würde mit dem gleichfalls zur Ordnung der Quercetalia rob.-sess. gehörenden nassen Birkenbruch (*Betuletum pubescentis* Tüxens) zur gleichen Biozönose gehören, was ganz ausgeschlossen ist!

3. Der vegetationsärmste Waldtyp Mitteleuropas, der völlig ungeschichtete Buchenwald, würde mit dem vegetationsreichsten Waldtyp, dem maximal geschichteten Auwald, ein und dieselbe Biozönose bilden, obwohl sich beide auch faunistisch wie Tag und Nacht verhalten.

4. Der Erlenwaldtyp (Erlenbruch) würde mit dem gleichfalls der Ordnung Alnetalia angehörenden flußbegleitenden Weiden-Pappel-Auwald (*Salix alba-Populus nigra*-Assoz. Tüxens) einer Biozönose angehören, was wiederum ausgeschlossen erscheint.

Die biozönotisch also völlig unbefriedigende Gleichsetzung von Assoziationsordnung und Biotop (= Biozönose) bessert sich nur wenig, wenn man anstatt des Tüxenschen Vegetationssystems dasjenige von Knapp (1948) zugrundelegt, das zum wenigsten eine die Kiefernwälder umfassende Ordnung enthält. Es würden danach meine zwei ersten Waldtypen (*Cladonia*- und *Myrtillus*-Kiefernwald) zur gleichen Biozönose zu stellen sein (wozu keine Berechtigung besteht, s. S. 133 u. 148), während mein dritter Waldtyp, der Gras-Kiefernwald, auch hiernach — infolge Fehlens von Treuen — nicht einzuordnen ginge. Die übrigen Verhältnisse würden bestehen bleiben.

Man muß somit, nachdem sich schon die Assoziationen der West-Schule als untauglich zur Abgrenzung von Biozönosen erwiesen haben (s. S. 135), dasselbe Urteil auch bezüglich der Assoziations-„Ordnungen" fällen.

Zugleich mit diesem Urteil ist auch das obige, das dem Versuch einer Synthese von Treuen-Pflanzenvereinen und treuen Tierarten zu Biozönosen einen nichtbiozönotischen Charakter zuschrieb, bestätigt.

Das bisher über die Synthese von Pflanzen- und Tiervereinen zu Biozönosen Gesagte läßt sich dahingehend zusammenfassen, daß von den zwei zur Erreichung dieses Zieles vorgeschlagenen Wegen nur der Renkonen-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

sche Weg einer stufenweise vorzunehmenden Synthese von Dominanten-Pflanzenvereinen und Dominanten-Tiervereinen den biozönotischen Gesichtspunkten entspricht, daß dieser aber aus technischen Gründen eine Lösung des biozönotischen Abgrenzungsproblemes in naher Zukunft nicht erwarten läßt.

Ist das nun aber wirklich der einzige Grund? Steht es fest, daß es keine prinzipiellen Gründe gibt, die einer Synthese der phytozönotischen und zoozönotischen Einheiten zu biozönotischen Einheiten im Wege stehen? Welches ist denn das Wesen einer derartigen Synthese? Angenommen, es wären alle Pflanzen- und Tiervereine eines Gebietes tatsächlich abgegrenzt, wie sollte dann eine Synthese zu Biozönosen aussehen?

Diese Fragen möchte ich aus folgenden Überlegungen zu beantworten versuchen.

Als das Prinzip der biozönotischen Abgrenzung nach Arten wurde oben genannt: Ordnung von Lebensräumen nach der Inventarverwandtschaft. Weiter wurde gezeigt, daß dieses Ordnen an physiognomisch einheitlichen Lebensräumen ansetzen muß.

Betrachten wir z. B. wieder einen Kiefernwaldbestand und zwar einen, dessen Bodendecke ein Gemisch von Flechten- und *Calluna*-„Inseln" sowie vegetationslosen Flächen darstellt.

Hinsichtlich der Pflanzenvereinsabgrenzung bildet dieser ganze Bestand — sofern er *Calluna* und Flechten in homogener Verteilung besitzt — einen physiognomisch einheitlichen Lebensraum. Die Flechten- und *Calluna*-Inseln können hier nicht einzeln als physiognomisch einheitliche Lebensräume angesehen werden, weil sie ja jeweils nur eine Teilpopulation einer Pflanzenart innerhalb des Lebensraumes dieser Arten bilden.

Hinsichtlich der Tiervereinsabgrenzung dagegen müssen die Flechten- und *Calluna*-Inseln, die Kiefern, sowie der Boden unter diesen Pflanzen bzw. derjenige ohne Vegetationsbedeckung alle als jeweils physiognomisch einheitliche Lebensräume betrachtet werden, ebenso wieder die Teile der genannten Pflanzen wie Krone und Stamm der Kiefer sowie wiederum deren Teile.

Jeder dieser Lebensräume weist eine sich repetierende Artenkombination, eine Lebensgruppe — und demgemäß auch deren zoologische Komponente, einen Tierverein — auf. Die statistische Erarbeitung von Tiervereinen kann also — im Gegensatz zu der der Pflanzenvereine — an sehr verschieden großen Einheiten ansetzen, wobei die größeren Einheiten Komplexe kleinerer darstellen.

Für eine Synthese von Pflanzen- und Tiervereinen brauchbar sind aber nur die nicht-komplexen Tiervereine und zwar deshalb, weil mit zunehmender Komplexheit die Areale der Tiervereine sich immer mehr denen der Pflanzenvereine nähern, bis sich schließlich Schichtvereins- und Pflanzenvereinsgrenzen decken.

Ein Tierverein „Blatt" einer bestimmten Pflanzenart z. B. kann in mehreren Pflanzenvereinen (entsprechend der ökologischen Valenz der Pflanzenart) vorkommen. Wenn auch die die Blätter dieser Pflanze bewohnende Tierartenkombination niemals in allen Pflanzenvereinen genau die gleiche sein wird, eben deshalb, weil ein Pflanzenblatt kein selbstregulativer Beziehungskomplex, sondern ein Teil einer Biozönose ist, so daß

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

immer einige Arten das Blatt und eine bestimmte Biozönose zugleich benötigen, — so wird doch in vielen Fällen die Dominanten-Kombination des Tiervereins „Blatt", auf Grund deren der Verein abgegrenzt wird und die dessen biozönotischen Wert ausmacht, in den verschiedenen Pflanzenvereinen dieselbe bleiben.

Bei dem schon komplexeren Tierverein „Pflanze" (Blätter + Blüten + Stengel + Wurzel) sind solche Fälle schon viel seltener zu erwarten, da hier ja mehrere Tiervereine sich hinsichtlich der ökologischen Valenz ihrer Arten gleich verhalten müssen. Es kommt dabei natürlich auf die Größe der betreffenden Pflanze (Veilchen oder Eiche!) an.

Beim komplexesten Tierverein „Schicht" (Boden- oder Vegetationsschicht) schließlich ist die Ausdehnung des Areals auf mehrere Pflanzenvereine nicht mehr möglich. Der Tier-Schichtverein besitzt denselben Lebensraum, also auch dieselben Grenzen wie der Pflanzenverein.

Dadurch hat dieser Tierverein den Charakter eines Artenspektrums des Pflanzenvereins angenommen, und von einer „Synthese" von Pflanzen- und Tiervereinen im Sinne einer Verknüpfung von gleichwertigen Einzelteilen zu einem Ganzen kann nun nicht mehr die Rede sein. Die statistische Abgrenzung von Tier-Schichtvereinen bedeutet eine „Füllung" des Pflanzenvereins mit Tieren, wodurch keine Biozönose entsteht, wenn nicht schon vorher der Pflanzenverein den Biozönosegrenzen entsprach.

Daraus geht hervor, daß ein Artenspektrum niemals die Grenzen seines Pflanzenvereins im Sinne einer Synthese „überprüfen" kann, da seine Kopplung an den Pflanzenverein nur eine Bestätigung dessen Grenzen zuläßt. Das gilt jedoch nur für eine Zugrundelegung der Dominanz der Arten als „Überprüfungs"merkmal. Legt man dagegen die Treue zugrunde, dann ist es allerdings durchaus möglich, daß ein Artenspektrum (eine Treuenkombination) verschiedenen Pflanzenvereinen gemeinsam ist, dann nämlich, wenn diese Pflanzenvereine einzeln keine treuen Tierarten aufweisen, zusammen betrachtet solche jedoch haben. Dann entstehen aber auch Gebilde wie die oben genannte aus Buchenwald und Auwald zusammengesetzte „Waldbiozönose", die mit natürlichen Biozönosen nichts mehr gemein haben.

Zur Synthese von Pflanzen- und Tiervereinen sind nach all dem nur pflanzenvereinsunabhängige Tiervereine brauchbar und das sind die kleineren, nicht oder wenig komplexen Vereine.

Angenommen nun, es wären die Pflanzenvereine und alle diese kleineren Tiervereine (aller systematischen Verwandtschaftsgruppen und Kategorienstufen und jeder Jahreszeit) eines Gebietes abgegrenzt, so stände dem Biozönologen damit auf der einen Seite eine relativ geringe Zahl Pflanzenvereine und auf der anderen Seite eine riesige Zahl Tiervereine, die jeden Grad der Bindung an bestimmte Pflanzenvereine aufweisen, für eine Synthese zur Verfügung.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Betrachtet man z. B. vier Kiefernwaldtypen (1, 2, 3, 4), so wird man finden, daß alle (oder zumindest die meisten) Möglichkeiten der Kombinierung von Tiervereinen mit den vier Pflanzenvereinen verwirklicht sind. So werden manche Tiervereine in 1+2+3+4, andere nur in 1+2+3 oder in 1+2 oder gar nur in 1 vorkommen, ebenso welche in 1+4, 2+3, 2+4 usw.

Wie soll hier eine Synthese, eine „Einarbeitung" der Tiervereine in die Pflanzenvereine, wie RENKONEN vorschlägt, erfolgen?

Das erscheint prinzipiell unmöglich, weil man den biozönotischen Wert der die Tiervereine zusammensetzenden Arten nicht kennt. Selbst, wenn z. B. die Kiefernwaldtypen 2 und 3 miteinander 80 % und mit anderen Typen nur 20 % Tierarten gemeinsam hätten, könnte daraus nicht der Schluß gezogen werden, es handele sich bei beiden um dieselbe Biozönose, sondern höchstens die Wahrscheinlichkeit abgeleitet werden, daß sie sich strukturell (sofern es sich natürlich um Dominanten-Tiervereine handelt) ähnlicher sind als den anderen beiden Vereinen.

Aber auch diese Wahrscheinlichkeit ist deshalb nicht sehr hoch, weil sich von der Dominanz einer Tierart nicht mit der gleichen Berechtigung auf eine strukturbildende Bedeutung schließen läßt wie von der Dominanz einer Pflanzenart. Dominante Tierarten gibt es entsprechend der Vielzahl der Vereine sehr viele. Was dabei die Dominanten eines Tiervereins für die ganze Biozönose bedeuten, darüber läßt sich ohne Korrelationsforschung kaum etwas aussagen, wohl aber läßt sich auch ohne Korrelationsforschung behaupten, daß eine dominante Pflanzenart auf jeden Fall auf Grund ihrer Massenproduktion, Klimabildung, Bodenbeeinflussung u. a. eine strukturelle Hauptrolle in der Biozönose spielt.

Die Tiervereine haben somit in Wahrheit gar keine Bedeutung für das biozönotische Abgrenzungsproblem!

Wie man sie auch auf die Dominanten-Pflanzenvereine verteilt (sie mit diesen „synthetisiert"), für das Problem der Abgrenzung provisorischer Biozönosen springt dabei nichts heraus; und ob man sie dann richtig, d. h. ihrem Wert für die Biozönosestruktur entsprechend, verteilt hat, ist mehr als fraglich.

Aus all dem müssen folgende Schlüsse gezogen werden:

1. Das Problem der Synthese von Pflanzen- und Tiervereinen zu Biozönosen ist ein Scheinproblem, da es eine wirkliche Synthese von Pflanzen- und Tiervereinen ohne Korrelationsforschung nicht geben kann.

2. Das biozönotische Abgrenzungsproblem reduziert sich demgemäß auf die Frage, welche der Organismenartenvereine Grenzen besitzen, die den definitiven Biozönosegrenzen vermutlich am besten entsprechen.

3. Diese Frage ist auf Grund der Tatsachen, daß die Tiervereine zu wenig umfänglich sind, um Biozönosen zu entsprechen und daß eine strukturelle Bewertung der Tier-Dominanten nicht möglich ist, daß dagegen die Pflanzenvereine größere Lebensräume einnehmen und ihre Dominanten zweifellos eine erhebliche raum- und korrelationsstrukturelle Bedeutung besitzen, zugunsten der Dominanten-Pflanzenvereine zu entscheiden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

In der Abgrenzung von Dominanten-Pflanzenvereinen und der Betrachtung dieser als Biotope ist somit diejenige Methode zu erblicken, welche die zwei Forderungen: möglichst gute Entsprechung des Charakters der Biozönose und möglichst baldige Lösung des Problems der provisorischen Biozönose-Abgrenzung in denkbar bester Weise erfüllt.
Der Abgrenzungsweg verläuft wie folgt:
Floristische Artenaufnahme an Hand von (im Zuwachsverfahren ermittelten) Minimal-Artenflächen in allen physiognomisch unterscheidbaren Lebensräumen eines Untersuchungsgebietes.
Statistische Abgrenzung der Pflanzenvereine in Auswertung der gewonnenen Artentabellen nach konstanten Dominanten, d. h. solchen Pflanzenarten, die mehr als 5% der Aufnahmefläche decken.

Die derart gewonnenen Pflanzenvereine sind als provisorisch abgegrenzte Biotope allen weiteren biozönotischen Forschungen zugrundezulegen.

Die Abgrenzung der Tiervereine bildet schon den Gegenstand der nachfolgenden Disziplin: der Inventarforschung.

3. Das Problem der natürlichen Ordnung der Biozönosen

Zum Schluß des Abgrenzungsproblems sei noch mit wenigen Worten auf das Problem der natürlichen Ordnung der Biozönosen eingegangen.

Dieses Problem gehört — wie das Abgrenzungsproblem — zur biozönotischen Ordnungsforschung, bildet aber denjenigen Teil dieser, der erst bearbeitet werden kann, wenn die Ergebnisse der biozönotischen Struktur- und Sukzessionsforschung einmal vorliegen. Es ist daher heute noch nicht an der Zeit, sich mit einem natürlichen System der Biozönosen näher zu befassen.

Da aber die Gefahr besteht, daß im Zuge des Einbauens der Pflanzensoziologie in die Biozönotik das hierarchische Vegetationssystem der Westschule der Pflanzensoziologie zu einem hierarchischen Biozönosesystem erweitert wird, ist es nötig, wenigstens diesbezüglich ein paar Worte zu sagen.

Daß das von der Westschule in künstlicher Analogie zum hierarchischen System der phylogenetischen idiobiologischen Systematik aufgestellte Vegetationssystem nicht den natürlichen Gegebenheiten entspricht, wurde schon mehrfach von botanischer Seite betont (Gams, Meusel, Schmid u. a.). Daß der hierarchische Systemtypus prinzipiell nicht zur Ordnung biozönotischer Objekte (und damit auch der Vegetationseinheiten) verwendbar ist, wies Hennig (1950) nach.

Hennig zeigte, daß die Arten nach ihrem phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnis, das nur im hierarchischen Systemtypus wiedergegeben werden kann, klassifiziert werden müssen, — daß sich dagegen bei den Lebensgemeinschaften die Klassifizierungsgrundlage vom Artenbestande auf die (sich in verschiedenen Richtungen voneinander unterscheidenden) Existenzbedingungen verschiebt, wodurch hier die Klassifizierung nur eine typologische sein kann.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Vermutlich wird das Problem der natürlichen Ordnung der Biozönosen einmal auf der Basis der Gruppierung dieser zu biozönotischen Groß-Lebensräumen, wie sie etwa die Formationen der physiognomischen Richtung der Pflanzensoziologie darstellen und von Tischler (1951b) zu einem System der Lebensraumtypen zusammengefaßt wurden, gelöst werden.

B. Die Inventarforschung

In das Gerüst der Pflanzenvereine (= provisorischen Biozönosen) kann nunmehr das Tierarteninventar eingearbeitet werden.

Das bedeutet nach dem oben Gesagten eine gewaltige Arbeit. Wieweit dabei die bisher bestehenden zahlreichen Artenaufnahmen aus den verschiedensten Lebensräumen, die den größten Teil der biozönotischen Literatur ausmachen (und deshalb zu der eingangs aufgestellten Behauptung, die Biozönotik habe sich auf Nebengleisen festgefahren, beitrugen) Verwendung finden können, bleibt zu prüfen. Auswahl der untersuchten Lebensräume nach verschiedenen Gesichtspunkten (und damit Fehlen der Vergleichbarkeit), Nichtbeachtung der zeitlichen Veränderung von Artenspektren und mangelnde genaue quantitative Angaben werden ihre Verwendungsmöglichkeit wahrscheinlich stark einschränken.

Es ist nun aber nicht so, daß die Korrelationsforschung auf die vollständige Lösung der Aufgaben der Inventarforschung warten müßte, um ihrerseits mit der Arbeit beginnen zu können. Jede Untersuchung zur Korrelationsforschung kann ja nur (s. unten) an einer Tierart ansetzen und wählt hierzu am zweckmäßigsten eine von jenen Arten, die an der Korrelationsstruktur der Biozönose (also an der Regulation des biozönotischen Gleichgewichtes) einen möglichst großen Anteil haben. Das sind zweifellos die Arten mit hoher Populationsdichte. Sie der Korrelationsforschung zur Verfügung zu stellen, ist die vordringliche Aufgabe einer „verkürzten" Inventarforschung, deren Hauptgesichtspunkte folgende sind.

1. Da die Korrelationsforschung vergleichend arbeiten muß (s. S. 155), d. h. nicht eigentlich an den hohen Populationsdichte-Werten der Arten selbst, sondern an den Populationsdichte-Unterschieden anzusetzen hat, muß auch die Inventarforschung ihre Dominanten vergleichend-biozönotisch erarbeiten, um diese Unterschiede aufdecken zu können. Das geschieht am besten dadurch, daß alle Pflanzenvereine derselben „Wuchsform" (Wälder, Wiesen, Moore usw.) eines Gebietes zugleich untersucht werden, wodurch die Lückenlosigkeit der Stufen- bzw. Reihenfolge der wichtigsten abiotischen Faktoren (vor allem Feuchtigkeit und Bodenart) gewährleistet ist.

Die Auswahl meiner Waldbiozönosen des Flämings (s. oben) geschah z. B. nach diesem Gesichtspunkt, indem mit den trocknen Kiefernwäldern auf Sand, den frischen Buchenwäldern auf Sand oder Mergel, den feuchten Auwäldern auf Ton und den nassen Erlenbruchwäldern auf Torf — alle diesbezüglichen Unterschiede (und damit auch die Populationsdichte-Unterschiede der Tierarten) erfaßt wurden.

2. Die Erarbeitung der Tierdominanten kann aus früher schon genannten Gründen nur etappenweise — getrennt nach Tiervereinen — erfolgen. Da

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

es bei der verkürzten Inventarforschung aber nur darum geht, erst einmal die Arten der absolut größten Populationsdichte zu ermitteln, ist es nicht notwendig, die kleinen und kleinsten Tiervereine der Artenaufnahme zugrundezulegen, sondern — im Gegenteil — zweckmäßig, sie so groß wie möglich zu wählen. Für die in Lebensraumschichten erfaßbaren Tiere ist die geeignetste Form der Schichtverein.

Bei Vegetations-Schichtvereinen lassen sich mit Hilfe des Streifsackes allerdings nur die den Pflanzenteilen lose aufsitzenden Tierarten einwandfrei erfassen. Für alle versteckt oder festsitzenden Formen sowie für diejenigen, die im Innern von Pflanzenteilen leben, sind besondere Erfassungsmethoden noch auszuarbeiten.

3. Eine Schwierigkeit bei der Aufnahme von Tier-Schichtvereinen bildet die quantitative Seite. Von der Bestimmung eines Minimalraumes als Bezugsbasis zur Ermittlung der Populationsdichte muß hier abgesehen werden, da dieser infolge der Abhängigkeit der Arten- und Individuenzahl, der Tiere von bestandes- und mikroklimatischen bzw. edaphischen Unterschieden praktisch den ganzen Lebensraum des Pflanzenvereins umfassen müßte. Man begegnet dieser Schwierigkeit am besten dadurch, daß man mehrere Aufnahmeflächen über den Pflanzenvereinsbestand derart verteilt, daß möglichst viele und typische solcher Unterschiede damit erfaßt werden[1]).

Bei Vegetations-Aufnahmeflächen ist dabei natürlich eine genaue Bestimmung von Abundanz und Dominanz der enthaltenen Pflanzenarten nötig.

4. Sinn der verkürzten Inventarforschung ist es, die Dominanten ohne Determination aller Arten zu erfassen, wodurch mehrere systematische Tiergruppen des Schichtvereins auf einmal aufgenommen werden können, soweit auf Grund ihrer Lebensweise mit einer vollständigen Erfassung gerechnet werden kann.

„Vollständigkeit" ist natürlich dabei relativ gemeint. Es entgeht dem Biozönologen stets ein gewisser Teil der Tiere, den so niedrig wie möglich zu machen, Aufgabe von die Methoden überprüfenden Untersuchungen ist. Wichtiger als der Aufnahmefehler (Suchfehler) an sich ist für die Korrelationsforschung die Kenntnis seiner Variationsbreite.

Die Erfassung der dominanten Arten geschieht wie folgt. Zuerst wird bei der am Ende der Freilandarbeit stattfindenden Sichtung des in Alkohol aufbewahrten, ausgelesenen Tiermaterials die Gesamtindividuenzahl der betreffenden Aufnahmefläche bestimmt. Diese wird dann nach Formen — auf Grund deren äußerlich sichtbaren Unterscheidungsmerkmale — getrennt, was ohne Hilfe von Spezialisten möglich ist. Nur die Formen höchster Populationsdichte werden nun (soweit nötig, von Spezialisten) determiniert.

[1]) Ihr Umfang ist der Körpergröße und Lebensform der untersuchten Tiere anzupassen (z. B. Collembolen und Milben des Bodens 20 × 20 cm, — Käfer, Wanzen und Ameisen des Bodens 50 × 50 cm oder 1 × 1 m, — Käfer, Wanzen und Zikaden der Strauchschicht 4 × 4 m o. ä.).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Tabelle 5. Die konstanten und dominanten Wanzen, Zikaden, Blattflöhe und Käfer der Bodenkrumen- und Krautschicht der Waldtypen des südwestlichen Fläminggebietes
(*W* = Wanze, *Z* = Zikade, *B* = Blattfloh; alle anderen Tiere sind Käfer)

***Cladonia*-Kiefernwald**		
Hemiedaphon:		
	Calathus erratus Sahlb.	(*Carabidae*)
	Calathus melanocephalus L.	(*Carabidae*)
	Notiophilus hypocrita Putz.	(*Carabidae*)
	Metabletus truncatellus L.	(*Carabidae*)
	Metabletus foveatus Geoffr.	(*Carabidae*)
Atmobios:		
B	*Strophingia ericae Curt.*	(*Psyllidae*)
	Micrelus ericae Gyll.	(*Curcul.*)
Z	*Ulopa reticulata F.*	(*Jassidae*)
	Coccinella septempunctata L.	(*Coccin.*)
Gras-Kiefernwald		
Hemiedaphon:		
	Metabletus truncatellus L.	(*Carabidae*)
	Stenus impressus Germ.	(*Staphyl.*)
	Harpalus latus L.	(*Carabidae*)
W	*Plinthisus brevipennis Latr.*	(*Lygaeidae*)
	Amara lunicollis Schiödte	(*Carabidae*)
Atmobios:		
	Bruchidius cisti Payk.	(*Lariidae*)
B	*Arytaena genistae Latr.*	(*Psyllidae*)
W	*Stenodema laevigatum L.*	(*Miridae*)
***Melica*-Buchenwald**		
Hemiedaphon:		
	Atheta granigera Kiesw.	(*Staphyl.*)
	Sipalia circellaris Grav.	(*Staphyl.*)
	Oxypoda annularis Mannh.	(*Staphyl.*)
***Myrtillus*-Kiefernwald**		
Hemiedaphon:		
W	*Acalypta parvula Fall.*	(*Tingidae*)
	Agathidium laevigatum Er.	(*Liodidae*)
	Stenus impressus Germ.	(*Staphyl.*)
	Mycetoporus Mulsanti Ganglb.	(*Staphyl.*)
	Barypithes mollicomus Ahr.	(*Curcul.*)
	Mycetoporus brunneus Mrsh.	(*Staphyl.*)
Atmobios:		
Z	*Balclutha punctata Thunb.*	(*Jassidae*)
	Strophosomus rufipes Steph.	(*Curcul.*)
	Athous subfuscus Müll.	(*Elaterid.*)
Z	*Liburnia pallens Stal.*	(*Delphac.*)
B	*Strophingia ericae Curt.*	(*Psyllidae*)
Eichen-Birken-Kiefernwald		
Hemiedaphon:		
	Oxypoda abdominalis Mannh.	(*Staphyl.*)
	Stenus impressus Germ.	(*Staphyl.*)
	Amara communis Panz.	(*Carabidae*)
Atmobios:		
Z	*Stiroma pteridis Boh.*	(*Fulgorid.*)
	Strophosomus rufipes Steph.	(*Curcul.*)
W	*Monalocoris filicis L.*	(*Miridae*)
	Byturus tomentosus Fbr.	(*Byturidae*)
	Phyllobius argentatus L.	(*Curcul.*)
***Milium*-Buchenwald**		
Hemiedaphon:		
	Pterostichus strenuus Panz.	(*Carabidae*)
	Atheta analis Grav.	(*Staphyl.*)
	Harpalus latus L.	(*Carabidae*)

5. Die etappenweise Erarbeitung der Tierdominanten bringt es mit sich, daß infolge der zeitlichen Populationsdichte-Veränderungen aus verschiedenen Jahren stammende Ergebnisse nicht miteinander vergleichbar sind. Diesen Mangel zu beheben, also die zeitliche Konstanz der Popu-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

	Atheta fungi Er.	(*Staphyl.*)
	Othius myrmecophilus Kiesw.	(*Staphyl.*)
	Barypithes mollicomus Ahr.	(*Curcul.*)
	Bradycellus harpalinus Serv.	(*Carabidae*)
Atmobios:		
	Strophosomus rufipes Steph.	(*Curcul.*)
Z	*Dicraneura citrinella Zett.*	(*Typhloc.*)
W	*Monalocoris filicis L.*	(*Miridae*)
	Phyllobius argentatus L.	(*Curcul.*)
	Strophosomus melanogramm. Forst.	(*Curcul.*)
	Rhagonycha lignosa Müll.	(*Canthar.*)
	Scymnus haemorrhoidalis Hbst.	(*Coccin.*)

	Acrotrichis intermedia Gillm.	(*Ptiliidae*)
	Stenichnus collaris Müll.	(*Scydmaen.*)
	Philonthus decorus Grav.	(*Staphyl.*)
	Pterostichus oblongopunct. Fbr.	(*Carabidae*)
	Clivina fossor L.	(*Carabidae*)
Atmobios:		
	Meligethes brunnicornis Strm.	(*Nitidul.*)
	Cidnorrhinus 4-maculatus L.	(*Curcul.*)
	Brachypterus urticae Fbr.	(*Nitidul.*)

Auwald

Hemiedaphon:		
	Stenus humilis Er.	(*Staphyl.*)
	Platynus obscurus Hbst.	(*Carabidae*)
	Stenus Argus Grav.	(*Staphyl.*)
	Pterostichus strenuus Panz.	(*Carabidae*)
Atmobios:		
	Brachypterus urticae Fbr.	(*Nitidul.*)
	Phyllotreta vittula Redtb.	(*Chrysom.*)
	Byturus tomentosus Fbr.	(*Byturidae*)
W	*Miris dolabratus L.*	(*Miridae*)
	Axinotarsus marginalis Lap.	(*Malachiid.*)
Z	*Eupteryx urticae F.*	(*Jassidae*)
	Cidnorrhinus 4-maculatus L.	(*Curcul.*)

Erlenauwald

Hemiedaphon:		
	Sipalia circellaris Grav.	(*Staphyl.*)
W	*Drymus brunneus F. Shlb.*	(*Lygaeidae*)
	Astilbus canaliculatus Fbr.	(*Staphyl.*)
	Atomaria fuscata Schönh.	(*Cryptoph.*)
	Atomaria analis Er.	(*Cryptoph.*)
	Pterostichus nigrita F.	(*Carabidae*)
Atmobius:		
	Brachypterus urticae Fbr.	(*Nitidul.*)
	Cidnorrhinus 4-maculatus L.	(*Curcul.*)
	Meligethes aeneus F.	(*Nitidul.*)
B	*Psylla alni L.*	(*Psyllidae*)

Erlenwald

Hemiedaphon		
W	*Drymus brunneus F. Shlb.*	(*Lygaeidae*)
	Acrotrichis Montandoni Allib.	(*Ptiliidae*)
	Oxyteles fulvipes Er.	(*Staphyl.*)
	Megasternum boletophagum Mrsh.	(*Hydroph.*)
	Sipalia circellaris Grav.	(*Staphyl.*)
	Enicmus transversus Oliv.	(*Lathriid.*)
Atmobios:		
	Phyllotreta vittula Redtb.	(*Chrysom.*)
	Lagria hirta L.	(*Lagriidae*)
W	*Scoloposthetus affinis Schill.*	(*Lygaeidae*)
W	*Monalocoris filicis L.*	(*Miridae*)
	Cyphon variabilis Thunb.	(*Helodidae*)
W	*Bryocoris pteridis Fall.*	(*Miridae*)
	Nanophyus marmoratus Goeze	(*Curcul.*)

lationsdichte einer Art aufzuklären, ist nur mit Hilfe von viele Jahre hindurch wiederholten Untersuchungen möglich. Man kann diese zeitliche Konstanz als Differenz zwischen maximaler und minimaler Populationsdichte in Prozenten der maximalen bezeichnen. Je geringer die Schwan-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

kungsbreite, um so höher die zeitliche Konstanz. 80 % Zeit-Konstanz bedeutet: die Populationsdichte der Art schwankt um maximal 20 % der Höchstdichte.

Die Kenntnis der Zeitkonstanz der Populationsdichte erscheint zur Inangriffnahme der Korrelationsforschung aber nicht nötig.

Vorstehende Gesichtspunkte sind nach den Erfahrungen, die ich bei Aufnahmen von Tier-Schichtvereinen in Wäldern machte, zusammengestellt worden.

Ich möchte in Tabelle 5 die Ergebnisse eines Teils dieser Aufnahmen, desjenigen nämlich, den ich 1948 und 1949 bei meinen biozönotischen Abgrenzungsuntersuchungen im Fläming durchführte, mitteilen, einmal, um damit die oben (Tab. 4) aufgeführten floristischen Dominantenkombinationen der Flämingwälder durch faunistische zu ergänzen, zum anderen als Nachtrag zum Abgrenzungsproblem, insbesondere als Gegenbeweis zur Auffassung Tischlers, die „Ordnungen" der Assoziationslehre würden einheitliche Biotope darstellen.

Es handelt sich bei den aufgenommenen Schichtvereinen um den Verein der in der Bodenkrume lebenden Käfer und Wanzen (im folgenden „Hemiedaphon"-Verein genannt) und um den Verein der an Blättern und Blüten der Krautschicht lebenden Käfer, Wanzen und Zikaden (im folgenden „Atmobios" genannt). Die Vereine der Nadelwälder wurden im Mai und Juni, die der Laubwälder im Juni und Juli aufgenommen.

Ihnen zugrunde liegen nach obigen Gesichtspunkten im Waldbestand verteilte Einzelaufnahmeflächen und zwar 10—15 Krautschichtflächen von 4×4 m Umfang („Pflanzen-Einartflächen" wie Brennesselherden oder *Rubus*gebüsch und Mischflächen) sowie 5—10 Bodenflächen von 0,50 $\times$ 0,50 m Umfang, welche die Unterschiede in der Bodenkrume berücksichtigten. Die Vegetationsflächen wurden mit 50 Kescherschlägen abgestreift; die Bodenkrume wurde in Tullgren-Apparaten ausgelesen. Pro Waldtyp wurden drei Bestände (beim *Milium*-Buchenwald nur zwei) untersucht.

Die umstehend (Tabelle 5) zusammengestellten konstanten Dominanten der zwei Tier-Schichtvereine[1]) (also die Arten mit 5 % und mehr Gesamtindividuenzahl-Anteil) sind der Einfachheit halber nicht auf die Einzelaufnahmeflächen, sondern auf die Summe dieser, die Gesamtfläche, gegründet.

Stellt man die in Tab. 5 enthaltenen dominanten Tierarten zahlenmäßig zusammen derart, daß man die Dominanten jedes Waldtyps in drei Klassen einteilt: 1. Dominanten, die (als Dominanten) auf den Waldtyp beschränkt sind, — 2. Dominanten, die in mehreren Waldtypen dominant vorkommen, aber im betreffenden Typ deutlich ihren maximalen Dominanzwert er-

[1]) Ich möchte an dieser Stelle für die Determination der Tiere den Herren O. Michalk, Leipzig (Wanzen), Dr. H. J. Müller, Quedlinburg (Zikaden) und Dr. W. Borchert, Schönebeck (Käfer) herzlichen Dank sagen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

reichen und 3. Dominanten, die in mehreren Waldtypen dominant vorkommen und ohne solches Maximum sind, — so ergibt sich als Übersicht (Hemiedaphon und Atmobios zusammengerechnet):

cKW	mKW	gKW	EBKW	meBW	miBW	AuW	EAuW	EW	
6	7	5	3	3	6	7	5	9	1.
1	—	3	1	—	2	1	1	—	2.
2	4	—	4	7	3	3	4	4	3.
9	11	8	8	14	11	11	10	13	

Die Übersicht zeigt, daß keiner der neun Waldtypen weniger als 50% „eigene" Dominanten der zwei Tier-Schichtvereine besitzt, wenn man als solche diejenigen bezeichnet, deren Vorkommen (als Dominante) entweder auf ihn beschränkt ist oder die in ihm ihr deutliches Optimum finden.

Damit ist auch seitens der Tiervereine (auch wenn die beiden vorliegenden nur einen kleinen Teil derselben bilden) eindeutig gegen die Ansicht Tischlers Stellung genommen, die „Waldordnung" der Assoziationslehre sei ein einheitlicher biozönotischer Lebensraum und habe demgemäß eine einheitliche Tierwelt. Denn danach müßten meine Waldtypen: *Melica*-Buchenwald, *Milium*-Buchenwald, Auwald und Erlenauwald ein- und dieselbe Biozönose (des Biotops „Fagetalia") darstellen. Die dominanten Tierarten dieser Waldtypen zeigen es aber anders. Von den 38 dominanten Tierarten der vier Waldtypen geht keine einzige durch alle vier Typen hindurch(!); nur zwei (Atm.-)Arten gehen durch drei Typen (miBW, AuW, EAuW) und weitere zwei (Hem.-)Arten durch je zwei Typen (1. miBW, EAuW; 2. miBW, AuW) hindurch. Alle anderen Arten sind entweder auf die einzelnen Typen beschränkt (25) oder mit Kiefern- und Erlenwaldtypen gemeinsam (9).

Der Übersicht ist die biozönotisch wichtige Tatsache zu entnehmen, daß jedem durch eine eigene Kombination dominanter Pflanzenarten ausgezeichneten Pflanzenverein auch eine eigene Kombination dominanter Tierarten entspricht, wodurch die Spezifität der Raumstruktur eines Pflanzenvereins (einer provisorischen Biozönose) zweifellos sehr verstärkt wird.

C. Die Korrelationsforschung

1. Allgemeines

Nachdem nunmehr die Biozönosen (provisorisch) abgegrenzt und die dominantesten Tierarten herausgearbeitet sind, kann die Korrelationsforschung beginnen. Sie besteht in einer populationsanalytischen Untersuchung dieser Arten, d. h. in dem Versuch, jeweils möglichst alle Faktoren bzw. Faktorenkomplexe qualitativ und quantitativ zu erfassen, die innerhalb einer bestimmten Zeitdauer direkt auf die Populationsdichte einer Art einwirken.

Die pflanzlichen Dominanten lassen sich auf Grund der Tatsachen, daß bei ihnen die Raumkonkurrenz der wichtigste biotische — alle anderen Faktoren meist über-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

deckende — Umweltfaktor ist und daß sich die Korrelationen nicht in ihrer Populationsdichte widerspiegeln (ungeachtet der zahlreichen Pflanzenfresser bewahren sie ihre Populationsdichte) — nicht populationsanalytisch untersuchen.

Sie werden einmal als Nahrungs- und Raumfaktoren der Tiere bei deren Populationsanalysen mit erfaßt und in das Korrelationsgerüst eingebaut und zum anderen unabhängig von Populationsanalysen auf ihren Einfluß auf die Umwelt (vor allem Klima- und Bodenbildung) sowie ihre Beeinflussung durch die Umwelt (Raumkonkurrenz, Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren) hin untersucht.

Sind die Tierarten hoher Populationsdichte populationsanalytisch erforscht, so werden die erzielten Ergebnisse die Synthese eines Grundgerüstes der Korrelationsstruktur erlauben.

Ergibt sich dabei, daß dieses Grundgerüst nicht in sich geschlossen ist, daß also wesentliche Beziehungen hinausgehen in andere Lebensräume, so handelt es sich bei dem untersuchten Pflanzenverein um keine Biozönose, sondern nur um einen Teil einer solchen. Lassen sich andrerseits innerhalb eines Grundgerüstes ein oder mehrere in sich geschlossene verschiedenstrukturierte Teile erkennen, so liegen hier mehrere Biozönosetypen vor.

Das korrelationsstrukturelle Grundgerüst der auf diese Weise definitiv umgrenzten Biozönose wird nunmehr mit Hilfe der wichtigsten Inventar-, Garnitur-, Raumstruktur- und Zeitstruktur-Komponenten zu einem synthetischen Strukturschema der Biozönose, wie es Schmid (1941a) vorschlug, erweitert.

Die Biozönose steht sodann der monographischen Bearbeitung, also der Erweiterung des Strukturgerüstes zur Gesamtstruktur, zur Verfügung, an dessen Ende schließlich die Darstellung der produktionsbiologischen Verhältnisse der Biozönose (ihres Stoffhaushaltes) steht.

Nach all dem basiert also die Biozönotik auf der Korrelationsforschung und diese wieder auf der Populationsanalyse. Die populationsanalytische Untersuchung ist somit nicht, wie heute meist angenommen, die Aufgabe eines ganz speziellen Teiles der angewandten Zoologie (vor allem Entomologie), desjenigen Teiles nämlich, der sich mit den Massenvermehrungen tierischer Schädlinge befaßt (Gradologie), sondern sie ist das Hauptinstrument der angewandten Zoologie (bzw. Entomologie) schlechthin, die letzten Endes Biozönoseforschung sein muß.

Nur durch Eindringen in die Korrelationsstruktur der Biozönosen ist es uns möglich, die Probleme, welche die wirtschaftlich schädlichen und nützlichen Tiere (vor allem Insekten) uns bieten, zu lösen.

Nur durch Eindringen in die Korrelationsstruktur der Biozönosen ist aber auch der Aufbau einer einheitlichen Biozönotik möglich. So notwendig Inventar-, Raumstruktur-, Sukzessions- u. a. Untersuchungen für die Biozönotik sind, so können sie doch niemals von sich aus, ohne daß die Biozönosen nicht ihrem Wesen (ihrer Korrelationsstruktur) nach erfaßt sind, ein einheitliches biozönotisches Forschungsgebäude errichten. Sie werden dann den Charakter beziehungsloser Einzelforschungen nicht verlieren, weil ihre Synthese nicht möglich ist.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

In diesem Sinne wurde eingangs von einer gegenwärtigen Stagnation der Biozönoseforschung, von einem Festgefahrensein auf Nebengleisen, gesprochen, denn bis auf wenige Ansätze einer populationsanalytisch-biozönotischen Korrelationsforschung innerhalb der Forstentomologie (s. unten), bewegt man sich nach wie vor auf solchen Nebengleisen (vor allem auf dem der Inventarforschung).

Auch die von Tischler durchgeführte Konnex-Forschung muß als Nebengleis betrachtet werden. Tischler (1951a) versucht, einen Teil der Abhängigkeitsbeziehungen zwischen den Organismen einer Biozönose, und zwar die Ernährungsbeziehungen, diagrammatisch mit Hilfe sog. Konnex-Schemata (s. Fußnote, S. 112) zu erfassen und veranschaulichen. Es handelt sich bei einem solchen Schema um ein Netz von durch Pfeile = Ernährungsbeziehungen verbundenen Arten oder Artengruppen, das gewissermaßen die Frage beantwortet: wer frißt wen oder was?

Tischler (1951a, S. 518) schreibt hierzu:

„Selbstverständlich ist es unmöglich, alle Verknüpfungen auf eigene Beobachtungen zu gründen. Sie müssen jedoch die Basis bilden, die dann durch Informationen über Nahrung und Feinde der Arten aus der Literatur zu ergänzen ist. In dieser Methode darf man keine unwirklichen Konstruktionen erblicken. Falsch wäre es dagegen, biozönotische Konnexe auf rein kompilatorische Weise zu konstruieren, weil dann Tiere, die zwar in einem Biotoptyp leben können, in einem einzelnen Biotopbestand aber in Wirklichkeit gar nicht zusammen vorkommen, in ein imaginäres Abhängigkeitsgefüge gebracht würden."

Welche Stellung innerhalb der Biozönotik nehmen nun derartige Ernährungskonnex-Schemata, die Tischler für die verschiedensten Biozönosen herstellte, ein?

Zweifellos handelt es sich hierbei um einen Versuch, ein Teilschema des synthetischen Schemas der Biozönose unter Umgehung der Korrelationsforschung aufzustellen. Das Ergebnis eines solchen Verfahrens kann aber nur, auch wenn Tischler dies bestreitet, zu unwirklichen Konstruktionen führen.

Oder ist es etwa den tatsächlichen Verhältnissen entsprechend, wenn man in einem Konnex-Schema z. B. von einer Schlupfwespenart aus an Hand der in der Literatur genannten Wirte und dem Vergleich dieser Wirtsliste mit der Artenaufnahme der betreffenden Biozönose Beziehungspfeile zu so und so vielen verschiedenen Wirtsarten richtet? Die Wirtsliste kann ja — bzw. wird sogar — Wirte enthalten, die von dem Parasiten nur zu bestimmten Zeiten oder bei bestimmten Umständen in bestimmten Biozönosen belegt werden, so daß mit der Tatsache des Vorkommens von so und so vielen als Wirte bekannter Arten in der betreffenden Biozönose noch nichts darüber gesagt ist, ob diese auch von dem Parasiten wirklich angestochen werden. Entsprechendes gilt für alle anderen Ernährungsbeziehungen. Es handelt sich also um ein Schema von „Kann"-Beziehungen und nicht von „Ist"-Beziehungen.

Was ist aber gar damit gewonnen, wenn die Angabe genauer Ernährungsbeziehungen dadurch umgangen wird, daß die Beziehungsträger anstatt Arten zum größten Teile Gattungen, Familien oder gar Ordnungen sind? Z. B. enthält Tischlers Konnexschema der Wallhecke (1951) u. a. eine Ernährungsbeziehung zwischen der Gruppe „Hymenoptera parasitica" auf der einen Seite und einem Wirtsgruppenkomplex, be-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

stehend aus Aphiden, Cocciden, Psychiden, Chrysomeliden, Curculioniden, Mikrolepidoptera, Makrolepidoptera u. a. auf der anderen Seite!

Die im synthetischen Schema der Biozönose nach vorangegangener Korrelationsforschung enthaltenen Ernährungsbeziehungen werden ganz anders aussehen. Dort wird es nicht darauf ankommen, daß z. B. der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* von so und so vielen Schlupfwespenarten der Biozönose parasitiert werden kann oder wird, sondern darauf, wie stark das Parasitierungsprozent jeder dieser Arten und somit deren Einfluß auf die Populationsdichte des Spanners in der betreffenden Biozönose ist.

2. Methodik

Worin besteht nun, praktisch gesehen, eine Populationsanalyse? Das soll am Verlauf einer solchen in großen Zügen erläutert werden.

Die Populationsanalyse verläuft über den Zeitraum einer Generation der betreffenden Tierart. Sie beginnt mit der Ermittlung der Populationsdichte des geschlechtsreifen Stadiums der einen Generation und endet mit derjenigen der nächsten Generation.

Z. B. wird im Falle des Kiefernspanners *Bupalus piniarius* L. die Ermittlung der Populationsdichte des geschlechtsreifen Stadiums (geschlüpfter Falter) durch die Populationsdichteermittlung des vorhergehenden, in der Bodenstreu überwinternden Puppenstadiums mit anschließender Überwachung des Schlüpfvorganges vorgenommen.

Es wird nunmehr die gegenwärtige Vermehrungspotenz der Art durch Multiplikation der beiden Komponenten: Weibchenanteil (an der Populationsdichte) und Zahl abgelegter Eier pro Weibchen (bei den eierlegenden Tieren, bei lebendgebärenden entsprechend Zahl der Jungen) berechnet. Die Vermehrungspotenz einer Art ist diejenige Zahl an geschlechtsreifen Individuen der nächsten Generation, die entstehen würde, wenn jedes abgelegte Ei (bzw. jedes geborene Junge) ein geschlechtsreifes Individuum ergäbe.

Die Differenz zwischen dieser errechneten Populationsdichte und der in der nächsten Generation tatsächlich vorhandenen ergibt die Gesamt-Mortalität. Diese möglichst vollständig in einzelne Posten zu zerlegen, welche den einzelnen Mortalitätsfaktoren entsprechen, ist nun die eigentliche Aufgabe der Populationsanalyse. Sie kann hier nicht näher betrachtet werden. Auskunft geben hierüber die — allerdings nur wenigen — vorliegenden Populationsanalysen in der Forstentomologie (s. nächst. Kap.).

Der Einwand, daß es sich bei der Ermittlung der Mortalitätsprozente der einzelnen Faktoren bzw. Faktorenkomplexe (Witterungsfaktoren, Räuber, Parasiten, Krankheiten u. a.) zum Teil nur um Schätzungen handeln könne, ist berechtigt, nimmt aber der Populationsanalyse nichts von ihrer biozönotischen Bedeutung. Durch immer weitergehende Verbesserung der Methodik wird auch dieser Unsicherheitsfaktor auf ein Minimum reduziert werden können. Die wichtigsten Mittel hierzu sind das Freilandexperiment und der Biozönosenvergleich.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Ein Beispiel eines Freilandexperimentes. Man kann die (ja stets miteinander gekoppelten) Mortalitätsfaktoren: Witterungsfaktoren und Räuberarten, welche auf das Raupenstadium des Kiefernspanners z. B. wirken[1]), dadurch zu trennen versuchen, daß man Kiefernzweige mit Raupen im Wald 1. mit feiner Gaze umgibt, durch die keine Räuber eindringen können; 2. mit Maschendraht umgibt, durch welche fliegende und kriechende Raubarthropoden, nicht aber Vögel eindringen können, — nochmals getrennt in a) Äste mit Leimring: es können nur fliegende Kleinräuber zu den Raupen und b) Äste ohne Leimring: es können fliegende und kriechende Kleinräuber zu den Raupen — und schließlich 3. ohne jede Behandlung beläßt und somit allen Einflüssen aussetzt.

Durch Vergleich der an den verschiedenen Ästen erzielten Mortalitätsprozente läßt sich dann der Anteil der Witterungsfaktoren, der fliegenden und kriechenden Kleinräuber und der Vögel an der Raupenmortalität voneinander abgrenzen.

Eine gleichzeitige Erfassung der Kronenfauna (mittels Fällungen und Leimplatten-Aushang) ermöglicht dabei Rückschlüsse darauf, welche Arten die Kleinräuber zusammensetzen.

Der Biozönosenvergleich, wie er von mir im ersten Teil meiner „Untersuchungen zum Kiefernspannermassenwechsel" vorgeschlagen[2]) und im gegenwärtig in Bearbeitung befindlichen zweiten Teil praktisch angewandt wird, bildet ebenfalls eine bedeutende Verminderung der Unsicherheitsfaktoren, die notwendig der Populationsanalyse anhaften.

Führt man die populationsanalytischen Untersuchungen gleichzeitig in mehreren Biozönosetypen durch, die sich in der Populationsdichte der Untersuchungsart möglichst stark unterscheiden, so nimmt der Sicherheitsgrad der Aussagen über die Rolle der einzelnen Mortalitätsfaktoren durch Vergleich der Analysenergebnisse beträchtlich zu. Die Unterschiedlichkeit in der Populationsdichte einer Art kann ja nur auf qualitativen und quantitativen Unterschieden der sie beeinflussenden biozönotischen Faktoren beruhen. Diese Unterschiedlichkeit bildet eine gute Kontrolle der Aussagen. Vermute ich z. B., daß der Ursachenfaktor eines bestimmten Prozentsatzes abgestorbener Puppen des Kiefernspanners die zu hohe Feuchtigkeit des Bodens in der betreffenden Biozönose sei, so wird diese Vermutung zur bestätigten Aussage, wenn ich auf trocknerem Boden tatsächlich ein geringeres diesbezügliches Mortalitätsprozent feststelle.

Eine wesentliche Frage bliebe nun noch zu klären, nämlich diejenige nach der Abhängigkeit der Populationsanalyse von einer bestimmten Populationsdichte der Art.

Die Frage entspringt der Tatsache, daß die Populationsanalyse ihrem Charakter nach statistisch ist, statistische Aussagen aber bekanntlich um so mehr an Wert verlieren, je geringer die Zahl der ihnen zugrundeliegenden Bobachtungen ist, woraus hervorgeht, daß eine Populationsanalyse nur bei hoher Populationsdichte durchgeführt werden kann.

Hierzu wäre zu sagen, daß diesen Verhältnissen ja schon damit Rechnung getragen wird, daß nur die dominanten Tierarten vorerst zur Populationsanalyse verwendet werden. Da jedoch diese — je nach dem Umfang des Tiervereins — sehr verschieden hohe Populationsdichtewerte aufweisen, wird zweifellos bei vielen solcher Arten die Individuenzahl für eine statistische Untersuchung zu niedrig sein. Bedenkt man weiter, daß ja schließ-

[1]) Parasiten- und Krankheitsprozente lassen sich dagegen leicht isolieren.
[2]) Siehe Schwenke (1952).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

lich auch einmal die nicht-dominanten Tierarten korrelativ erforscht werden müssen, so erscheint tatsächlich die Anwendungsmöglichkeit der Populationsanalyse für die Korrelationsforschung recht beschränkt.

Hier ist nun dem Biozönologen mit dem oben genannten biozönotischen Vergleich ein Mittel in die Hand gegeben, diese Grenze aufzuheben. Je geringer die Populationsdichte wird, um so mehr tritt die vergleichend-biozönotische Analyse an die Stelle der Populationsanalyse. Die Vermehrungspotenz einer Art ist auch bei geringer Populationsdichte feststellbar, so daß die Gesamtmortalität wohl stets bestimmt werden kann. Durch Populationsdichteermittlung der einzelnen Entwicklungsstadien läßt sich diese Gesamtmortalität auch noch in ein paar Teile gliedern. Der Vergleich der Teilmortalitätsprozente mit dem Tierartenbesatz und den meßbaren abiotischen Faktoren der betreffenden Biozönose einmal — und der Vergleich der sich hierbei ergebenden Verhältnisse mit denjenigen in anderen Biozönosen zum anderen — wird trotz dieser Vergröberung der Populationsanalyse die wichtigsten populationsdichteregelnden Umweltfaktoren der Art erkennen lassen.

Besondere Bedeutung gewinnt die so gekennzeichnete „biozönotische Populationsanalyse" in der angewandten Entomologie als einziges Mittel zur Untersuchung des gradologischen Ursachenproblems (s. unten).

Damit wäre das Prinzipielle über die Methodik der Korrelationsforschung gesagt. Im einzelnen sind für jede Tierart natürlich eigene Methoden des Fanges, der Populationsdichteermittlung und der Populationsanalyse anzuwenden bzw. zu entwickeln. Über die erstgenannten, die Fangmethoden, steht schon eine relativ reiche Literatur zur Verfügung.

V. Biozönotische Entomologie

Nachdem die Prinzipien und Grundbegriffe der Biozönotik einer kritischen Betrachtung unterworfen worden sind, soll noch einmal kurz auf diejenige Forderung zurückgekommen werden, für deren Erfüllung die Voraussetzung schaffen zu helfen, Sinn dieser Untersuchung war, nämlich der Forderung, die angewandte Entomologie in eine biozönotische Entomologie umzuwandeln.

Das soll nicht bedeuten, daß damit die Forderung erhoben worden wäre, die Untersuchungen zur Autökologie und chemischen Bekämpfung der Schadinsekten einzustellen, sondern, daß gefordert ist, alle angewandt-entomologischen Untersuchungen möglichst unter dem Blickpunkt der Biozönotik anzustellen (auch Bionomie- und Valenzuntersuchungen lassen sich — wenigstens zum Teil — im Freiland vornehmen[1]), und auch bei der

[1]) Schwerdtfeger (1941, S. 262) schreibt bezüglich Laboratoriums- und Freilandarbeit: „Wenn erstere den Vorteil hat, unter künstlich vereinfachten Bedingungen mit feinster Methodik bestimmten Teilfragen nachgehen zu können, muß sie sich gefallen lassen, daß ihre Ergebnisse nur dann für die Klärung biologischer Geschehnisse, die sich im Freiland abspielen, als wertvoll anerkannt werden, wenn sie sich unter den natürlichen Verhältnissen des Biotops bestätigen lassen".

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

chemischen Bekämpfungsforschung lassen sich die biozönotischen Belange berücksichtigen)[1]) und daß weiterhin gefordert ist, das Schwergewicht der angewandten Entomologie von der Autökologie und der Mittelforschung zur biozönotischen Korrelationsforschung zu verlagern.

Diese Forderung basiert darauf, daß das Grundproblem der angewandten Entomologie, das Massenwechselproblem, ein biozönotisches Problem ist und demgemäß nur biozönotisch gelöst werden kann. Es besteht in den Fragen nach den Ursachen von Populationsdichte-Zunahmen oder -Abnahmen von Schadinsekten. Gemessen an der grundlegenden Bedeutung dieser Fragen für die angewandte Entomologie sind bisher nur überraschend wenige Populationsanalysen (dafür aber um so mehr Laboruntersuchungen und theoretische Erörterungen)[2]) zu ihrer Lösung angestellt worden.

Der Grund hierfür ist darin zu suchen, daß die Schadinsektenarten eben infolge ihres Massenwechsels nur zu manchen Zeiten und an manchen Orten dominant sind und — dem statistischen Charakter der Populationsanalyse gemäß — auch nur dann und dort populationsanalytisch untersucht werden konnten. Die wenigen bisher durchgeführten Populationsanalysen (Rübenfliege: Bremer 1929, Kiefernspanner: Schwerdtfeger 1932, Subklew 1939, Engel 1942, Forleule: Schwerdtfeger 1934, Kiefernspinner: Schwerdtfeger 1936, Kiefernbuschhornblattwespe: Thalenhorst 1942) sind demgemäß zu Zeiten hoher Populationsdichte, d. h. am Ende einer Massenvermehrung (im Zusammenbruchsjahr derselben) unternommen worden. Damit geben sie aber nur Auskunft über die Ursachen des Zusammenbruchs einer Massenvermehrung, während die wichtigere — das gradologische Ursachenproblem genannte — Frage nach den Ursachen der Entstehung einer Massenvermehrung weiterhin und prinzipiell unbeantwortet bleibt.

Hier ist nun die Anwendung der genannten vergleichend-biozönotischen Populationsanalyse (und nur sie) geeignet, einen grundlegenden Wandel hervorzurufen. Wenn mit ihrer Hilfe die populationsdichteregelnden Faktoren auch derjenigen Arten erkannt werden können, welche eine geringe Populationsdichte aufweisen, erscheint damit das Ursachenproblem prinzipiell lösbar. Ja, noch mehr, es erscheint zu jeder Zeit und an jedem Ort, nicht nur zu Beginn einer schädlichen Massenvermehrung und nur im Schadgebiet, lösbar.

Zur näheren Erläuterung dieses muß der Massenwechselbegriff etwas näher betrachtet werden. Ich habe diese Betrachtung schon an anderer Stelle[3]) durchgeführt und kann mich daher hier kurz fassen.

[1]) Siehe z. B. die Untersuchungen von Engel (1938) und Jahn (1941) über die Einwirkung von Giften auf die Kronenfauna der Kiefern.

[2]) Solomon (1949) zählt nicht weniger als 152 diesbezügliche Arbeiten auf.

[3]) Siehe Schwenke (1952).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Es wird in der heutigen angewandten Entomologie unter Massenwechsel fast nur noch eine Massenvermehrung im Sinne einer „übernormalen" Vermehrung („Übervermehrung"), die schwere wirtschaftliche Schäden verursacht, verstanden. Diese Übervermehrung wird Gradation, ihre Forschungsrichtung Gradologie genannt. Sie wird damit als etwas prinzipiell Anderes als die „normalen" Populationsdichteschwankungen des wirtschaftlich bedeutungslosen „eisernen Bestandes" des Schädlings oder als die Schwankungen der Dichte anderer Insekten hingestellt.

Das ist aber zweifellos eine nicht berechtigte und für die angewandte Entomologie sich ungünstig auswirkende Auffassung. Jede Insektenart wechselt ihre Masse, d. h. ändert ihre Populationsdichte und zwar, wie Schwerdtfeger (1941) unterscheidet: einmal innerhalb einer Generation in gleicher, abnehmender Tendenz (intrazyklische Bevölkerungsbewegung) und zum anderen über längere Zeiträume in unregelmäßiger Weise (eigentlicher Massenwechsel)[1]). Martini (1931, S. 441) schreibt: „Massenwechsel, Gradation, ist also Änderung der Häufigkeit eines Organismus". Gradation ist somit gleichbedeutend mit Massenwechsel, nicht aber mit „übernormaler" Massenvermehrung. Es gibt keinen prinzipiellen Unterschied zwischen den kleinen und großen Populationsdichteschwankungen, es sei denn den wissenschaftlich unbrauchbaren des Schadens.

Diese Klarstellung ist wichtig, weil sie das Massenwechselproblem aus seiner zeitlichen und örtlichen Bindung befreit und zu einer allgemeinen Forschungsaufgabe der angewandten Entomologie, die dadurch biozönotischen Charakter erhält, macht.

Für das Ursachenproblem bedeutet das, daß damit auch dieses auf eine viel breitere Basis gestellt wird, insofern es jetzt nicht mehr nur die großen Gradationen, sondern auch die kleinen betrifft.

Ist damit aber, so kann man fragen, etwas für die Lösung des Ursachenproblems der großen Gradationen gewonnen?, d. h. kann man von den Ursachen kleinerer Gradationen auf die der größeren schließen?

Ich möchte diese Frage bejahen. Denn wenn die Grundkonzeption der Biozönotik: die strukturelle Übereinstimmung vieler — räumlich getrennter — Bestände und damit ihre Zugehörigkeit zum selben Biozönosetyp zu Recht besteht, und daran kann nicht gezweifelt werden, dann müssen sich auch innerhalb der Gradationen den Biozönosetypen entsprechende Gradationstypen unterscheiden lassen!, denn die die Gradationen einer Insektenart bedingenden Faktoren (von Schwerdtfeger 1941 in ihrer Gesamtheit das Gradocoen genannt) repräsentieren den betreffenden biozönotischen Strukturtyp.

Man kann daher erwarten, daß genau so, wie die räumlich weiter auseinanderliegenden Bestände eines Biozönosetyps (z. B. eines bestimmten Kiefernwaldtyps) in ihrer Struktur nur graduell, nicht prinzipiell, vonein-

[1]) Beide Populationsdichte-Änderungen bilden den Gegenstand des Massenwechselproblems und sind beide gleichzeitig durch die Populationsanalyse erfaßbar.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

ander verschieden sind, sich auch die Gradationen einer Tierart (z. B. des Kiefernspanners) in diesen Beständen nur graduell unterscheiden, ungeachtet dessen, ob sie in dem einen Bestand die Schadensgrenze übersteigen und im anderen nicht.

Dies wird sich allerdings nicht immer gleich aus den Populationsanalysen nur eines Jahres deutlich ersehen lassen, da örtliche Klimaschwankungen überdeckend wirken können.

Zudem ist zu beachten, daß bei Waldbiozönosen nur Bestände gleicher Altersklasse zum selben Biozönosetyp gehören.

Die Biozönotik steht noch immer am Anfang. Es bedarf noch vieler und gründlicher praktischer Untersuchungen, um sie zu einer festgefügten Wissenschaft zu machen, welche die ihr im Rahmen der Naturwissenschaften zustehende Stellung auch wirklich einnimmt.

Dise Voraussetzung hierfür, zu deren Schaffung beizutragen sich auch die vorstehende Arbeit bemühte, besteht in der Errichtung eines einheitlichen Begriffs- und Aufgabengebäudes, welches es einerseits ermöglicht, die von Jahr zu Jahr an Zahl zunehmenden praktisch-biozönotischen Arbeiten zu vergleichen und auszuwerten und das andererseits imstande ist, künftiger biozönotischer Forschung die Richtung zu weisen.

Literaturverzeichnis

Alechin, W. W., Ist die Pflanzenassociation eine Abstraktion oder eine Realität? Englers Botan. Jahrb. **60**, Beibl. 135, S. 17—25, 1925.

Baudissin, F. Graf v., Die Wirkung von Pflanzenschutzmitteln auf Collembolen und Milben in verschiedenen Böden. Zool. Jahrb. (Syst.) **81**, 47—90, 1952.

Blunck, H., Angewandte Zoologie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. **10**, 1034—1070, 1934.

Braun, H., Steht der Pflanzenschutz vor einer Krise? Landwirtsch.-angew. Wiss., 42—56, 1950.

Braun-Blanquet, J., Pflanzensoziologie. Berlin 1928.

Bremer, H., Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten. Z. angew. Entomol. **14**, 254—272, 1929.

Bronn, H. G., Handbuch einer Geschichte der Natur, Bd. 2. Stuttgart 1843.

Cajander, A. K., Zur Begriffsbestimmung im Gebiete der Pflanzentopographie. Acta Forestalia Fennica **20**, 1922.

Carpenter, J. R., The biome. Amer. Midl. Naturalist **21**, 1939.

Clements, F. E., Plant succession. Carnegie Inst. Washington Publ. **242**, 1916.

Däniker, A. U., Die Struktur der Pflanzengesellschaft. Ber. Schweiz. Botan. Ges. **46**, 576—593, 1936.

—, Die Pflanzengesellschaft, ihre Struktur und ihr Standort. Ber. Schweiz. Botan. Ges. **49**, 522—540, 1939.

Dahl, F., Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Jena 1921.

Dotterweich, H., Das Biologische Gleichgewicht. Jena 1940.

Drude, O., Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart 1890.

Du Rietz, G. E., Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzengeographie Upsala 1921.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Engel, H., Wirkung des Kontaktgiftes Dental auf die Fauna der Kiefernkronen. N. S. B. Z. Dtsche Forstztg. **7**, 407, 1938.
—, Über die Populationsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius L.*) in verschiedenen Bestandestypen. Z. angew. Entomol. **29**, 116—163, 1942.
Feuerborn, H. J., Zum Begriffe der „Ganzheit" lebender Systeme. Naturwiss. **26**, 761—771, 1938.
Franz, H., Die Tätigkeit der Kleintiere im Boden und Wirtschaftsdünger und ihre Bedeutung für das Dauergrünland. Pflanzenbau **20**, 1—27, 1944.
—, Qualitative und quantitative Untersuchungsmethoden in Biozönotik und Ökologie. Acta Biotheor. **9**, 101—114, 1950.
Frei-Sulzer, M., Erste Ergebnisse einer biocoenologischen Untersuchung schweizerischer Buchenwälder. Ber. Schweiz. Botan. Ges. **51**, 479—525, 1941.
Friederichs, K., Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. **15**, 153—157 und 182—186, 1927.
—, Waldkatastrophen in biozönotischer Betrachtung. Anz. Schädlingskde. **4**, 139 bis 142, 1928.
—, Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 1. Band. Berlin 1930.
Gams, H., Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffserklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr. Naturforsch.-Ges. Zürich **63**, 1918.
—, Die Stellung der Waldtypen im Vegetationssystem. Forstarchiv **9**, 53—59, 1933.
Gisin, H., Analyses et synthèses biocénotiques. Arch. Sci. phys. nat., sér. 5, **29**, 42—75, 1947.
—, L'écologie. Acta Biotheor. **9**, 89—100, 1949.
Hahn, S., Unerwünschte Nebenwirkungen der biologischen und chemischen Schädlingsbekämpfung in Land- und Forstwirtschaft. Schädlingsbekämpfung **43**, 7—11, 1951.
Hennig, W., Entomologische Beobachtungen an kleinen Wirbeltierleichen. Z. hygien. Zool. **38**, 33—88, 1950.
Hesmer, H., Die Entwicklung der Wälder des nordwestdeutschen Flachlandes; zugleich ein Beitrag zur Frage seiner natürlichen Waldgesellschaften. Z. Forst- u. Jagdwesen **64**, 577—607, 1932.
Hesse, R., Biologie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, I. Band, 1139—1147, 1912.
—, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924.
Hölscher, R., Dümmerbeobachtungen 1948. (Von der Vogelwelt und ihren Beziehungen zu den Pflanzengesellschaften.) Ornith. Mittlg. **1**, 17—20, 1949.
Hult, R., Försök till analytisk behandling av växtformationerna. Helsingfors 1881.
Jahn, E., Die Wirkung der dinitroorthokresolhaltigen Kontaktgifte „K IV" und „Effusan" auf die Arthropodenfauna der Kiefernkronen. Cbl. ges. Forstw. **67**, 4—11, 1941.
Knapp, R., Einführung in die Pflanzensoziologie; Heft 2: Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Stuttgart 1948.
Krogerus, R., Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta zool. Fenn. **12**, 1—308, 1932.
Kseneman, M., Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen der Apterygotenfauna zu den Eigenschaften der Standorte mit besonderer Berücksichtigung der Waldböden (tschechisch, deutscher Auszug). Bull. l'Institut National Agronom. **26**, 48—54, 1938.
Kühnelt, W., Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. Biol. Generalis **17**, 106—146, 1943.
—, Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften. Biol. Generalis **17**, 566—593, 1944.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Leppik, E., Pflanzenschutz — Bienenschutz — Insektenschutz. Anz. Schädlingskde. **24**, 161—165, 1951.

Martini, E., Zur Terminologie in der Lehre vom Massenwechsel der Organismen. Z. angew. Entomol. **18**, 440—459, 1931.

Meusel, H., Pflanzengeographische Betrachtungen über mitteleuropäische Waldgesellschaften. 2. Der Buchenwald als Vegetationstypus. Botan. Arch. **43**, 305—21, 1942.

Möbius, K., Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin 1877.

Palmgren, P., Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. Acta Zool. Fenn. **7**, 1—218, 1930.

Rabeler, W., Die planmäßige Untersuchung der Soziologie, Ökologie und Geographie der heimischen Tiere, besonders der land- und forstwirtschaftlich wichtigen Arten. Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachs. **3**, 236—247, 1937.

—, Die Vogelgemeinschaften einiger waldbaulicher Bestandestypen in Lüneburger Kiefernforsten. Mitt. florist.-soziol. Arbeitsgem., Niedersachsen, N.F. **2**, 68—76, 1950.

Remane, A., Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biol. Generalis **17**, 164—181, 1943.

—, Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Zool. Anz., 16. Supplementband, 327—359, 1952.

Renkonen, O., Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Ann. Zool. Vanamo **6**, 1—226, 1938.

Reswoy, P. D., Zur Definition des Biocönose-Begriffes. Russ. Hydrobiol. Ztschr. **3**, 204—209, 1924.

Rohde, G., Biologische Bekämpfung der pflanzenschädlichen Insekten auf fruchtbaren Böden. Dtsch. Landwirtsch. **2**, 324—327, 1951.

Rübel, E., Ökologische Pflanzengeographie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 4. Band, 858—907, 1913.

Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

Schmid, E., Über einige Grundbegriffe der Biocoenologie. Ber. Geobotan. Forsch.-Inst. Rübel, Zürich, 12—26, 1941 (a).

—, Vegetationsgürtel und Biocoenose. Ber. Schweiz. Botan. Ges. **51**, 461—474, 1941 (b).

Schneider, F., Das biologische Gleichgewicht und die chemische Schädlingsbekämpfung. Neuere Forschungen über Pflanzenschutz u. Viruskrankh. **16**, 52—61, 1948.

Schwenke, W., Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius L.* und *Semiothisa liturata Cl.* auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. I: Über die Abhängigkeit der Populationsdichte der beiden Spannerarten von Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima im Kieferngebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde. Beiträge zur Entomologie **2**, 1—55, 1952.

Schwerdtfeger, F., Betrachtungen zur Epidemiologie des Kiefernspanners. Z. angew. Entomol. **19**, 104—129, 1932.

—, Untersuchungen über die Mortalität der Forleule (*Panolis flammea Schiff.*) im Krisenjahr einer Epidemie. Mitt. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **5**, 417—474, 1934.

—, Beitrage zur Kenntnis des Kiefernspinners, *Dendrolimus pini L.* und seiner Bekämpfung. Mitt. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **7**, 169—242, 1936.

—, Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Z. angew. Entomol. **28**, 254—303, 1941.

Solomon, M. E., The natural control of animal populations. The Journal of animal ecology **18**, 1—35, 1949.

Stammer, H. J., Die Ökologie und der Entomologe. Entomon **1**, 25—30, 1949.

Strentzke, K., Die biozönotischen Grundlagen der Bodenzoologie. Z. Pflanzenernähr., Düng. Bodenkunde **45**, 245—262, 1949.

—, Grundfragen der Autökologie. Acta Biotheor. **9**, 163—184, 1951.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162

Stute, K., Erfahrungen bei der Ermittlung von Bienenvergiftungen. Leipziger Bienenztg. **66**, 53—55, 1952.

Subklew, W., Untersuchungen über die Bevölkerungsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius L.*). Mitt. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **10**, 10—51, 1939.

Sukatschew, W., Über einige Grundbegriffe in der Phytosoziologie. Ber. Dtsch. Botan. Ges. **47**, 196—312, 1929.

Tansley, A. G., The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology **16**, 284—307, 1935.

Thalenhorst, W., Der Zusammenbruch einer Massenvermehrung von *Diprion pini L.* und seine Ursachen. Z. angew. Entomol. **29**, 367—411, 1942.

Thienemann, A., Vom Wesen der Ökologie. Biol. Generalis **15**, 312—331, 1942.

Tischler, W., Über die Grundbegriffe synökolischer Forschung. Biol. Zbl. **66**, 49—56, 1947.

—, Zum Geltungsbereich der biozönotischen Grundeinheiten. Forsch. u. Fortschr. **24**, 235—238, 1948 (a).

—, Biocönotische Untersuchungen an Wallhecken. Zool. Jb. (Syst.) **77**, 283—400, 1948 (b).

—, Ergebnisse und Probleme der Agrarökologie. Schriftenreihe Landw. Fakultät Univ. Kiel **3**, 71—81, 1950.

—, Der biozönotische Konnex. Biol. Zbl. **70**, 517—523, 1951 (a).

—, Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta Biotheor. **9**, 135—161, 1951 (b).

Tüxen, R., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. florist.-soziol. Arbeitsgemein., Niedersachsen **3**, 1—170, 1937.

Warming, E. & Graebner, P., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1918.

Weber, H., Zum gegenwärtigen Stand der Allgemeinen Ökologie. Naturwiss. **29**, 756 bis 763, 1941.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.3.Sonderheft.86-162