©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 7: 13–51. Göttingen 1987

Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster – Methoden, Probleme und Beispiele biozönologischer Forschung[1]

– Anselm Kratochwil –

1. Einführung
2. Einige theoretische Gesichtspunkte
2.1 Zur Stellung der Biozönologie innerhalb der Biologie
2.2 Einige Unterschiede zwischen symbiologischer und synökologischer Forschung
2.3 Entwicklungsrichtungen innerhalb der Ökologie und ihre Beziehungen zur Biozönose-Forschung
3. Die biozönologischen Teildisziplinen
4. Die Zönmorphologie
4.1 Zum Forschungsgegenstand der Zönmorphologie
4.2 Inventar- und Raumstruktur-Forschung
4.3 Zur Biozönose-Bindung ausgewählter Arten (Lepidoptera)
4.4 Zur Individuendominanz innerhalb von Tiergemeinschaften
5. Beispiele für Arbeiten aus dem Bereich der Biozönologie
5.1 Einführung
5.2 Blumen-Insekten-Gemeinschaften eines nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl
5.3 Blütenbesucher-Gemeinschaften eines Vegetationskomplexes (Xerobrometum, Mesobrometum, Arrhenatheretum, Molinietum) im Naturschutzgebiet „Taubergießen" (Südliche Oberrheinebene)
6. Ausblick

Zusammenfassung

Obwohl die Pflanzensoziologie und die Biozönologie annähernd gleich alte Disziplinen innerhalb der Biologie sind, hat sich nur die Pflanzensoziologie bisher lebhaft entwickelt; die Gründe hierfür werden analysiert.
In einem theoretischen Teil dieser Arbeit werden zwei unterschiedliche Gliederungssysteme der Biologie vorgestellt, innerhalb derer bestimmte Teildisziplinen Träger einer Biozönose-Forschung sein können: die Symbiologie, in die sich auch die Pflanzensoziologie einordnen läßt, und die Synökologie innerhalb des Stufenmodells von THIENEMANN, die in den letzten Jahrzehnten besonders stark durch die Ökosystemforschung geprägt wurde.
Eine zoozönologische Forschung mit einem deskriptiv-typologischen Ansatz kann in einem symbiologischen System in Kombination mit den Erkenntnissen der Pflanzensoziologie eine aussichtsreiche Basis für eine allgemeine Biozönologie darstellen und ihr neue Impulse geben.
Es werden verschiedene biozönologische Teildisziplinen ausgeschieden und ihre Forschungsgegenstände kurz beschrieben; beispielhaft wird die Zönmorphologie näher behandelt.

Im Anschluß an diesen theoretischen Teil stellen wir biozönologische Forschungen unserer Freiburger Arbeitsgruppe vor. Es handelt sich hierbei um Untersuchungen über Blütenbesucher-Gemeinschaften (*Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera*) verschiedener Pflanzengesellschaften und Gesellschaftskomplexe (z.B. *Xerobrometum, Mesobrometum, Arrhenatheretum, Molinietum*). Es werden insbesondere Aspekte der Zönmorphologie, der Konnexforschung, der Zönevolution, der Zöndynamik und der Angewandten Biozönologie behandelt. Verschiedene Methoden (Sichtfang, Dauerbeobachtungsflächen, Transekt-Untersuchungen, Analyse des Corbicularpollens von Hummeln, Farbschal-Fang) kommen zum Einsatz. Grundlage ist jeweils eine pflanzensoziologische Charakterisierung des Gebietes.

[1] Erweiterte Fassung eines Vortrags, gehalten bei der Jahrestagung des Arbeitskreises für Pflanzensoziologie der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft am 23. 2. 1986 in Münster/Westf.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abstract

Phytosociology and biocoenology are branches of biological research founded at the beginning of this century. But only phytosociology has succeeded and is rapidly growing.
In the theoretical part of this paper two major classification systems of biology are pointed out. Two subclassifications can realize biocoenological research: a) „symbiology" in the sense of DU RIETZ (1921), which incorporates phytosociology; and b) „synecology" according to THIENEMANN (1956), which has developed into ecosystem research especially in the last decades.
Zoocoenological research using descriptive-typological methods can be integrated into the symbiological system. In combination with the scientific results of phytosociology, zoocoenology should receive new impulses. These two disciplines could develop into a comprehensive biocoenology.
Different branches of biocoenology are described, with special attention drawn to „coenmorphology".

We present some biocoenological studies from our group in Freiburg (FRG) working on the communities of flower visitors (*Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera*) in different plant communities and vegetation complexes (e.g. *Xerobrometum, Mesobrometum, Arrhenatheretum, Molinietum*). Aspects of coenmorphology, connexion research, coenevolution, coendynamics and applied biocoenology are discussed. Different methods are used, such as: collecting of flower visitors in definite areas throughout the vegetation period, transect method, determination of corbicular pollen of bumblebees, and colour traps. Zoocoenological investigations carried out in this way are based on a detailed phytosociological characterization of the study area.

1. Einführung

Der Göttinger Biozönologe Karl FRIEDERICHS hat sicher zu Recht die mangelnde Bereitschaft der Zusammenarbeit zwischen Botanikern und Zoologen innerhalb der Biozönose-Forschung beklagt. So schreibt er 1957 in einem gedankenreichen Artikel mit dem Titel „Der Gegenstand der Ökologie": „In der Botanik besteht leider nicht selten eine Abneigung, mit der Zoologie diesbezüglich zusammenzugehen . . . Man macht von botanischer Seite geltend, zur Kenntnis des Pflanzenlebens sei die Untersuchung ihrer unbelebten Umwelt Voraussetzung. Die Bedeutung der Tierwelt dafür sei dagegen im allgemeinen nur nebensächlich. Für die Zoologie liege es anders, indem für die Tiere die Pflanzendecke die Grundlage ihrer Existenz bilde. Somit sei das Interesse an der Zusammenarbeit zu einseitig . . . Aber nicht überall sind solche ressortmäßigen Überlegungen ausschlaggebend, z.B. nicht in der „Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft" (R. Tüxen)".

An dieser von FRIEDERICHS formulierten Einstellung hat sich in diesem Kreise bis heute nichts geändert: Es gibt kaum einen Band der „Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft", später dann der „Tuexenia", in dem nicht auch ein zoozönologisches Thema zu finden wäre. Dies wird auch durch das Tagungsprogramm des Arbeitskreises für 1986 dokumentiert: Es besteht der Wunsch zur Kooperation mit der Zoologie, zur Synthese, zur biozönologischen Gesamtbetrachtung. Hierin liegt auch ein Erbe Reinhold TÜXENs, dem Gründer dieser Arbeitsgemeinschaft, dessen Anliegen immer die Gesamtschau war, das „Brükkenschlagen" zwischen verschiedenen Disziplinen, das Zusammenfügen zu einem Gesamtbild, die vielseitige Synthese zur tieferen Erkenntnis. Dies bezeugen auch besonders deutlich die „Rintelner Symposien" (z.B. TÜXEN 1965a, 1977; WILMANNS & TÜXEN 1980).

In den vorangegangenen Vorträgen dieser Tagung haben H. DIERSCHKE, K. DIERSSEN, Th. MÜLLER und J. HÜPPE eindrucksvoll gezeigt, welchen Stand die pflanzensoziologisch-synsystematische Forschung – z.B. für die Gliederung der Niedermoore, Buchenwälder oder Ackerunkrautgesellschaften – erreicht hat. Ich möchte im folgenden fragen, wie es mit den Arbeitsrichtungen steht, die dem Gesamtgebiet der Pflanzensoziologie im Bereich der Zoologie entsprechen.

Der zunächst naheliegende Begriff „Tiersoziologie" führt bereits für unsere Fragestellung in eine Sackgasse, denn diese beschäftigt sich mit dem tierischen Sozialverhalten, mit der vorübergehenden, z.T. auch dauernden Vergesellschaftung von Individuen meist nur einer Art. Zu ihrem Forschungsgebiet gehörten z.B. Schlafgesellschaften, etwa Mauerbienen-Männchen, (*Osmia, Megachilidae*), die in einer Blüte übernachten, eine Wintergesellschaft von Laufkäfern (*Carabidae*) in einem Baumstubben, Schwarmgesellschaften z.B. bei Fischen, Rudel von Wölfen oder die Staatenbildung bei Insekten.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

In der Zoologie wird also der Begriff „Soziologie" anders verstanden: ethologisch, nicht soziologisch-ordnend wie in der Botanik, die mit ihm auf das Erfassen von regelmäßig wiederkehrenden Vorkommen bestimmter Artengruppierungen abzielt.

Man muß deshalb einen anderen, ebenfalls eingebürgerten Begriff verwenden und die Frage neu formulieren: Wie steht es mit der Zoozönologie? Dieses Forschungsgebiet beschäftigt sich mit den Lebensgemeinschaften von Tierarten und nicht mit der vorübergehenden Vergesellschaftung einzelner Individuen in ethologischem Sinne.

- Unter welchen Voraussetzungen ist nun eine zoozönologische Forschung sinnvoll möglich?
- Kann die Zoozönologie von den Ergebnissen der so erfolgreichen Pflanzensoziologie profitieren?
- Auf welchem Wege kann eine Synthese phyto- und zoozönologischer Erkenntnisse erfolgen?
- Wie kommen wir der Erfassung und Abgrenzung von Biozönosen näher?

Im folgenden seien zunächst in einem ersten Teil einige theoretische Gesichtspunkte vorangestellt. Sie mögen eine Begründung dafür geben, worin die Vorteile einer induktiv-typologisch ausgerichteten zoozönologischen Forschung liegen, die sich an den Methoden und Erkenntnissen der Pflanzensoziologie orientiert. Eine solche Angleichung ist auch Voraussetzung, wollen beide, Phyto- und Zoozönologie, als integrierende Kräfte einer allgemeinen Biozönose-Forschung dienen.

Der Kreis derjenigen Zoologen, die auf pflanzensoziologischem Raster arbeiten, nimmt zwar unverkennbar zu, dennoch wird in der bisher geführten allgemeinen Diskussion von den meisten Zoologen eine eher skeptische Haltung eingenommen. Ein Kernpunkt der Kritik – nämlich, daß Tiergemeinschaften und Pflanzengesellschaften nicht unbedingt kongruent sein müssen, daß auch viele Tierarten nicht auf eine Pflanzengesellschaft beschränkt sind – läßt sich leicht ausräumen, wie wir zeigen werden.

In einem zweiten Teil sei ein Konzept vorgelegt, nach welchen Gesichtspunkten biozönologische Arbeiten erfolgen könnten; hierbei soll beispielhaft eine bestimmte biozönologische Teildisziplin, die Zönmorphologie, ausführlicher dargestellt werden.
In einem dritten Teil kommen dann einige Beispiele von Untersuchungen unserer kleinen Freiburger Arbeitsgruppe zur Sprache.

2. Einige theoretische Gesichtspunkte

2.1 Zur Stellung der Biozönologie innerhalb der Biologie

Wenn man die Aufgaben und Ziele eines Wissenschaftszweiges überblicken will, so ist es sicher sinnvoll, nach dem Platz innerhalb des Gesamtsystems der Wissenschaft zu fragen. Die Geobotanik und als Teilbereich die Pflanzensoziologie gelten als weithin anerkannte und an den Hochschulen etablierte Disziplinen, terrestrische Zoozönologie und erst recht die Biozönologie sind bisher kaum vertreten oder spielen eine nur untergeordnete Rolle; „Eine eigentliche Biozönologie ist auch heute nur in Ansätzen zu erkennen" (WILMANNS 1987).

Dies ist erstaunlich, denn die Biozönose-Forschung ist schon weit über 100 Jahre alt. Man kann den Zeitpunkt ihres Beginns auf das Jahr 1877 datieren, als der Kieler Meeresbiologe MÖBIUS den Begriff „Biozönose" einführte. Bereits 1918 hat GAMS den Begriff „Biozönologie" geprägt. Zu diesem Zeitpunkt war die Pflanzensoziologie erst 8 Jahre alt, setzt man ihr „Geburtsjahr" auf das Jahr 1910 fest, in dem der Brüsseler Kongreß die international gültige Definition der Assoziation beschloß.
Woher kommt es, daß, obwohl eine so lange Zeit vergangen ist, auf zoozönologischer Seite so wenige Erfolge zu verzeichnen sind, wohingegen die Saat, die BRAUN-BLANQUET Ende der zwanziger Jahre ausgestreut hatte, kräftig aufblühte und fruchtete?

Im folgenden sollen zunächst zwei unterschiedliche Gliederungssysteme der Biologie gegenübergestellt werden, innerhalb derer bestimmte Teildisziplinen als Träger einer Biozönose-Forschung in Frage kommen (Abb. 1):

1. die Symbiologie in System I.
2. die Synökologie in System II.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

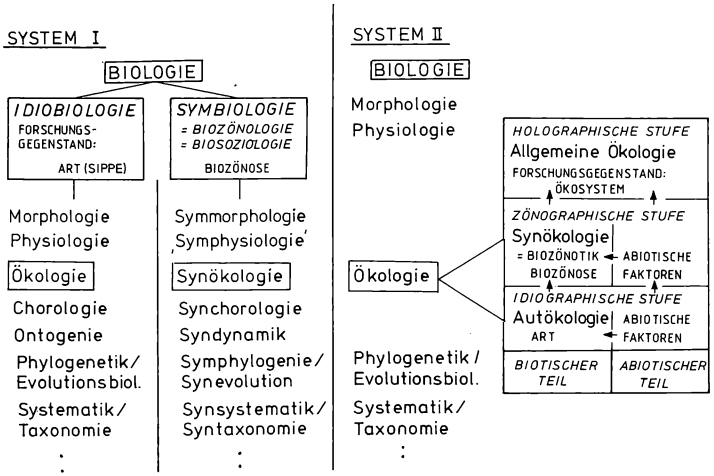

Abb. 1: Zwei Gliederungssysteme der Biologie:
System I: in Anlehnung an GAMS (1918), DU RIETZ (1921) und SCHWENKE (1953);
System II: unter Einschluß des „Drei-Stufen-Modells" der Ökologie nach THIENEMANN (1942).

In beiden Systemen hat die Biozönose-Forschung eine unterschiedliche Bedeutung, gleichzeitig aber auch eine andere Ausrichtung, andere Fragestellungen und Methoden.

Die beiden unterschiedlichen Ansätze seien im folgenden kurz charakterisiert:

Zu 1.:
In diesem System wird die Biologie in eine Idiobiologie, welche die Art als Forschungsgegenstand hat, und eine Symbiologie mit dem Forschungsgegenstand der Lebensgemeinschaft eingeteilt (Abb. 1). Der Begriff „Symbiologie" steht synonym für Biozönologie oder Biosoziologie. Entscheidend hierbei ist, daß es zu jedem Forschungsgebiet der Idiobiologie eine analoge Forschungsrichtung innerhalb der Symbiologie gibt. Dieser Ansatz stammt im wesentlichen aus botanischer Feder, zuerst von GAMS (1918), dann noch konsequenter vertreten von DU RIETZ (1921), der den Begriff „Biosoziologie" prägte, dann weiter ausgebaut durch BRAUN-BLANQUET (1928, 1964). Der Kern der Pflanzensoziologie ist symbiologischer Art. Die „Synökologie" ist hier nur eine Teildisziplin der Symbiologie.

Beide, Idiobiologie und Symbiologie, sind von ihren Fragestellungen her verschiedene Wissenschaftszweige mit unterschiedlichen Methoden. Die Erkenntnisse, die innerhalb der Idiobiologie gewonnen werden, sind recht hilfreich für die Beurteilung symbiologischer Fragestellungen, jedoch nicht alle unmittelbar als Voraussetzung für ein symbiologisches Arbeiten notwendig. Ein Grund liegt darin, daß die Komplexität eines höheren Systems wie das der Biozönose auch anderen, eigenen Gesetzen folgt (THIENEMANN 1956, FRANZ 1962, TÜXEN 1965b). Die Gesamtheit ist auch hier mehr als die einfache Summe der Einzelelemente.

Die Feststellung eines in der Regel immer wiederkehrenden gemeinsamen Vorkommens von bestimmten Arten und einer bestimmten zwischen ihnen bestehenden soziologischen Affinität reicht zunächst aus, ein soziologisches System auf der Basis der Koinzidenz zu entwerfen, das darüberhinaus auch in der Lage ist, generalisierende Aussagen zu ermöglichen. Die gerade aufgrund der Komplexität häufig nur sehr schwer zu bewältigende Kausalanalyse muß einem eigenen Schritt vorbehalten bleiben, wobei in der Regel auch umfassende experimentelle Untersuchungen an einzelnen Arten notwendig werden.

Wenn wir nun nach der Stellung der Geobotanik fragen, so läßt diese sich in das idiobiologische/symbiologische System gut einordnen: eine idiobiologisch ausgerichtete Geobotanik u.a. mit der Ökologie, Arealkunde und Florengeschichte einzelner Sippen, eine symbiologische (soziologische) Geobotanik mit der Pflanzensoziologie.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Unter den Zoozönologen vertreten den symbiologischen Ansatz u.a. SCHWENKE, der sich 1953 in einem Arftikel sehr ausführlich mit der Situation der Biozönologie auseinandergesetzt hat, und besonders auch BALOGH, der das Standardwerk „Lebensgemeinschaften der Landtiere" (1958) verfaßte.

Zu 2.:
In dem zweiten Gliederungssystem der Biologie (Abb. 1) fehlt eine über den einzelnen Disziplinen stehende grundsätzliche Unterscheidung: Forschungsgegenstand Art oder Lebensgemeinschaft. Sie wird nur innerhalb der Ökologie vollzogen: Die Autökologie beschäftigt sich mit den Umweltbeziehungen des Einzelorganismus, die Synökologie bzw. Biozönotik mit den Umweltbeziehungen der Organismengemeinschaft. Später kam die Demökologie hinzu, welche die Struktur und Dynamik von Populationen behandelt.

Eine große Beachtung fand die Auffassung THIENEMANNs (1942), der innerhalb der Ökologie drei Stufen unterscheidet. Diese Gliederung wird auch von den meisten Bio- bzw. Zoozönologen akzeptiert (so z.B. FRIEDERICHS 1930, REMANE 1943, SCHWERDTFEGER 1977).

Entscheidend ist, daß nach dem THIENEMANNschen Stufenmodell (Abb. 1) biologische und physiographische (die abiotische Umwelt betreffende) Elemente als gleichberechtigte Untersuchungsobjekte angesehen werden. Zwar ist die Ökologie im Kern eine biologische Wissenschaft; die Notwendigkeit, die abiotischen Faktoren näher zu analysieren und ihre Wirkung auf die biotischen Komponenten hin zu untersuchen, führen zwangsläufig dazu, zahlreiche andere naturwissenschaftliche Disziplinen zu integrieren.

So urteilt SCHWERDTFEGER (1977): „Bei konsequenter Verfolgung der Tendenz, Belebtes und Unbelebtes in den Lebensstätten jeglichen Umfanges gleichwertig zu untersuchen, bleibt kaum ein Gebiet der Naturwissenschaften ausgeschlossen"; THIENEMANN (1956): „Die allgemeine Ökologie wird so zu einer alle Zweige der Naturkunde verbindenden Brückenwissenschaft". Noch weiter gehen FRIEDERICHS (1937): Ökologie = „Wissenschaft von der Natur oder Biologische Raumwissenschaft" oder WEBER (1941): Ökologie = „Dachwissenschaft".
Auch die „Gesellschaft für Ökologie" charakterisiert die ökologische Wissenschaft in einem umfassenden Sinne (GfÖ 1986): „Dennoch ist die Ökologie kein Teilgebiet der Biologie, denn die Fragestellungen können von Biologen allein nicht gelöst werden, sondern erfordern die gleichrangige Mitarbeit auch von nichtbiologischen Umwelt-Disziplinen von der Physik bis zur Soziologie."
Die heutige Situation, in der sich die Ökologie als Wissenschaft befindet, spiegelt sehr deutlich diese Entwicklung wider, möglichst viele naturwissenschaftliche Bereiche in sich zu integrieren.

Was haben der autökologisch/synökologische Ansatz und die Trennung in einen biologischen und physiographischen Bereich bewirkt?

1. Der Untersuchung der abiotischen Faktoren und ihrer Wirkung auf die Lebensgemeinschaft und deren Teil sind Priorität eingeräumt worden.
2. Die kausalanalytische, besonders häufig experimentelle Ausrichtung hat in der ökologischen Forschung die Vorherrschaft erlangt. Der Aufstieg der Produktionsbiologie und der Ökosystemforschung begann (s.u.).

2.2. Einige Unterschiede zwischen symbiologischer und synökologischer Forschung

– Worin liegt der wesentliche Unterschied dieser beiden Richtungen: Symbiologie und Synökologie (Abb. 1)?

– Gibt es eine Möglichkeit der Integration?

Diese Fragen können einerseits wissenschaftstheoretisch beantwortet werden. Hierbei ist z.B. auch die Stellung der Ökologie sowohl innerhalb der Biologie, als auch innerhalb der gesamten Naturwissenschaft zu klären. Sie können andererseits aber auch dadurch beantwortet werden, daß die unterschiedlichen Fragestellungen und Methoden der einzelnen Richtungen voneinander abgegrenzt werden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Im wesentlichen unterscheiden sich die beiden Richtungen, die als Träger einer Biozönose-Forschung in Frage kommen, die Symbiologie (System I, Abb. 1) und die Synökologie (System II, Abb. 1), in dreierlei Hinsicht (a-c):

a) Innerhalb der Symbiologie wird in vielen ihrer Disziplinen deskriptiv, vergleichend generalisierend und induktiv-typologisch gearbeitet, in der Synökologie des zweiten Systems hingegen vorwiegend kausalanalytisch und deduktiv.

   Die deduktive Ausrichtung vieler Bereiche der Synökologie hat unter anderem auch ihre Ursache darin, daß sie häufig mit mathematischen Operationen arbeitet; dazu ein Beispiel:
   Bei der Berechnung der Artenidentität (Jaccard'sche Zahl), des Ähnlichkeitsindex (Sörensen-Quotient), der Konstantenidentität (Kulczyński'sche Zahl) oder der Dominantenidentität (Renkonen'sche Zahl), um nur einige der am häufigsten bei synökologischen Arbeiten verwendeten Indizes zu nennen, wird, damit überhaupt eine mathematische Behandlung erfolgen kann, davon ausgegangen, daß die einzelnen Arten innerhalb der untersuchten Bestände alle eine – qualitativ betrachtet – gleiche Bedeutung für das System haben. Ohne diese Voraussetzung ist die Bildung einer Arten- und Individuensumme innerhalb einer Formel nicht möglich. Eine solche Berechnung ist von begrenztem Aussagewert; eine qualitative Analyse muß folgen, denn eine Biozönose umfaßt stenöke und euryöke Arten sowie solche, die eine zentrale und eine randliche Bedeutung innerhalb des biozönotischen Konnexes haben. Eine Methode, die solche Rahmenbedingungen vorgibt, ist deduktiv, die jeweiligen Formeln, die zur Berechnung eines Index herangezogen werden, sind primär das Ergebnis eines logischen Denkprozesses, bei dem bestimmte vereinfachte Operationsregeln festgelegt werden. So hat sie auch nur für diejenigen Fragestellungen Gültigkeit, bei denen diese Rahmenbedingungen akzeptiert werden können.

b) Innerhalb der Symbiologie kommt dem Studium des Verhaltens einer Art, völlig losgelöst von der Lebensgemeinschaft, eine nur untergeordnete Rolle zu, es sei denn, es handelt sich um bestimmte Schlüsselarten. Dies trifft für die Synökologie (System II, Abb. 1) nicht zu. Dadurch, daß die Autökologie in die „höhere" Stufe Synökologie integriert wird, hat die Analyse der einzelnen Art eine größere Bedeutung.

c) Die Untersuchung abiotischer Faktoren spielt innerhalb der Symbiologie eine geringere Rolle als innerhalb der Synökologie (System II).

2.3 Entwicklungsrichtungen innerhalb der Ökologie und ihre Beziehungen zur Biozönose-Forschung

Im folgenden seien einige Entwicklungsrichtungen innerhalb der Ökologie aufgezeigt. Das Schwergewicht der letzten 20 Jahre liegt innerhalb des 2. Systems (Abb. 1) und hier in der Ökosystemforschung.
Ihr Hauptziel sieht sie darin, ökologische Zusammenhänge kausal zu analysieren. Diese Forschungsrichtung fand, entstanden bereits in den 30er Jahren in Europa, in den 40er Jahren in Nordamerika eine besonders große Beachtung und Förderung, wobei Hauptgegenstand der Forschung die Frage nach den Stoff- und Energiekreisläufen war. Aber auch eine Strukturanalyse, Typisierung und Klassifikation von Ökosystemen fand statt; sie beschränkte sich jedoch nur auf Formationen mit ihren spezifischen, im wesentlichen pflanzlichen Lebensformtypen. Ihre Methode ist häufig deduktiv, die Analyse erfolgt fast ausschließlich nach funktionellen und physiognomischen Kriterien. Die Ökosystemforschung fand 1967 im Zuge des Internationalen Biologischen Programms verstärkt auch wieder in Mitteleuropa Eingang.

Weitere im wesentlichen auch aus Nordamerika kommende Forschungsrichtungen, die in zunehmendem Maße in Europa Beachtung fanden, und auch zunehmend finden, lassen sich in Anlehnung an REISE (1980) in folgende vier Schulen einteilen:
1. Die numerisch-statistische Schule:
Hierbei werden qualitative Merkmale zur Charakterisierung der Lebensgemeinschaften und deren Organisation durch quantitative statistische Verfahren näher beschrieben. In diesem Zusammenhang sind u.a. zu nennen: die Berechnungsmethoden der Dominanz-, Ähnlichkeits- und Diversitätsindizes, ferner die Gradienten- und Musterdiversitätsanalyse.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

2. Die deduktiv-mathematische Schule:
Hier werden mathematisch-physikalische Modelle zur Beschreibung ökologischer Vorgänge entworfen. In dieser Fachdisziplin spielt die System-Analyse eine große Rolle; sie wird auch als „System-Ökologie" bezeichnet.
3. Die Nischenschule:
Sie ist verbunden u.a. mit den Namen McARTHUR und HUTCHINSON; letzterer entwarf das Konzept der Hypervolumennische. Auch hier spielen mathematische Verfahren, wie z.B. die Berechnung von Nischenbreiten und Nischenüberlappungen einzelner Arten, eine große Rolle. Hinzu kommt eine starke evolutionsbiologische Ausrichtung dieser Schule.
4. Die experimentell-analytische Schule:
Sie untersucht im wesentlichen künstliche, stark vereinfachte Ökosysteme unter Laborbedingungen.

Für Europa typisch sind vorwiegend zwei Schulen:
eine autökologische Schule, in der vorwiegend Beschreibungen der Biologie einzelner Arten geliefert werden,
eine synökologische Schule mit dem Schwerpunkt der Konnexforschung und der Charakterisierung bestimmter Formationen und Landschaftsstrukturen.
Eine für Europa typische biozönologisch ausgerichtete, symbiologisch orientierte Schule gibt es nicht, eine phytozönologisch ausgerichtete, symbiologisch orientierte Schule sehr wohl: die pflanzensoziologische Schule von BRAUN-BLANQUET.

Zusammenfassend ist festzustellen: Die derzeitige Behandlung zoo- bzw. biozönologischer Fragen erfolgt im Rahmen des Stufenmodells von THIENEMANN. Hierin wird der Autökologie und Synökologie, und jeweils den abiotischen und biotischen Komponenten gleiche Bedeutung beigemessen. Die phytozönologische Forschung folgt hingegen weitgehend dem idio-/symbiologischen Ansatz nach DU RIETZ (1921); s. z.B. BRAUN-BLANQUET (1964), WILMANNS (1984).

Da beide Systeme
1. ihre Forschungsgegenstände unterschiedlich definieren,
2. unterschiedliche Methoden verwenden,
kann eine Synthese phyto- und zoozönologischer Forschung im Rahmen einer allgemeinen Biozönose-Forschung nur dann erfolgreich durchgeführt werden, wenn sich beide, Phyto- und Zoozönologie, auf ein und dasselbe Grundsystem beziehen lassen. Die Tatsache, daß bis heute eine Biozönose-Forschung unter gleichwertiger Gewichtung phyto- und zoozönologischer Aspekte nicht oder nur in Ansätzen möglich ist, mag gerade ihre Ursache im Fehlen dieser Abstimmung haben.

Da von Seiten der Pflanzensoziologie auf der Basis des symbiologischen Systems und dessen Methoden so große Erfolge erzielt wurden, halten wir es für besonders aussichtsreich, den Versuch zu unternehmen, die zoozönologische Arbeitsmethode auf die der Pflanzensoziologie

[2] In diesem Zusammenhang seien zwei Zitate von KÜHNELT erwähnt, der die Bedeutung des symbiologischen Ansatzes bei der Beurteilung eines komplexen Systems (z.B. das einer Lebensgemeinschaft) herausstellt:
KÜHNELT (1970, S. 20): „So wertvoll sorgfältig geplante, streng kausal orientierte Laboratoriumsexperimente für das Verständnis im Freiland beobachteter Erscheinungen auch sein mögen, so ist auf diesem Wege ein Verständnis des gesamten Zusammenhanges nicht zu gewinnen. Ökologische Forschung ist ihrem Wesen nach typologisch und synthetisch, so viel Wertvolles sie ihren kausalanalytischen Hilfswissenschaften auch verdankt."
KÜHNELT (1943, S. 590): „Die Zusammensetzung einer Organismengesellschaft eines bestimmten Bestandes erweist sich also als der beste Ausdruck für die Summe der dort herrschenden Lebensbedingungen . . . Damit soll nicht gesagt sein, daß andere Methoden, wie kleinklimatische Messungen, Untersuchungen des Bodens usw. dadurch überflüssig gemacht würden; es wird sich aber empfehlen, zuerst eine Aufnahme des Organismenbestandes durchzuführen, mit deren Hilfe charakteristische Stellen auszuwählen sind, und erst dann zeitraubende und technische komplizierte Messungen durchzuführen, die dann viel eher den gewünschten Aufschluß geben werden als ohne biologische Vorarbeit . . ."

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

abzustimmen. Zoozönologische Untersuchungen mit pflanzensoziologischem Bezug könnten zu vertieften Einblicken in die Lebensgemeinschaft führen, die auf anderem methodischen Wege eben nicht zu erzielen sind[2]. In diesem Sinne gibt es keine notwendige Entscheidung zwischen Symbiologie oder Synökologie zu treffen. Durch ihre Eigenständigkeit in der jeweiligen wissenschaftlichen Fragestellung und der zur Lösungsfindung herangezogenen unterschiedlichen Methoden der einzelnen Disziplinen sind ihre Ergebnisse erst auf einer anderen, höheren Ebene zur Synthese zu führen.

Es ist festzustellen, daß der deskriptive, typologische Ansatz innerhalb der Zoozönologie vernachlässigt und fast ausschließlich – bedingt durch die sich stark entwickelnde Ökosystemforschung – der kausalanalytische Ansatz verfolgt wurde. Dies bedeutet jedoch nicht, daß Erkenntnisse über das Wesen und die Organisation einer Biozönose nur auf einem dieser Wege gewonnen werden können.

3. Die biozönologischen Teildisziplinen

Eine im Sinne der Symbiologie verstandene Biozönologie umfaßt analog zur Pflanzensoziologie im wesentlichen die in Abb. 2 dargestellten Teildisziplinen. Das Präfix „Zön" wurde gewählt, um den Bezug zur Biozönose aufzuzeigen und um keine Verwechslung mit den Disziplinen pflanzensoziologischer Forschung aufkommen zu lassen.

Im folgenden sei nur ein Forschungsbereich, die Zönmorphologie, näher charakterisiert. Die übrigen biozönologischen Teildisziplinen werden an Beispielen einiger Ergebnisse von Untersuchungen unserer Arbeitsgruppe erläutert.

BIOZÖNOLOGISCHE TEILDISZIPLINEN	UNTERSUCHUNGSGEGENSTAND
ZÖNMORPHOLOGIE	Struktur der Biozönose (strukturelle Organisation) – Arteninventar, Individuendominanz – Biozönose-Bindung – Arten-, Individuen-Dispersion
KONNEXFORSCHUNG	Beziehungsgefüge der Organismen (funktionale Organisation)
ZÖNÖKOLOGIE	die von außen einwirkenden biotischen u. abiotischen Faktoren
ZÖNCHOROLOGIE	die räumliche Verbreitung
ZÖNDYNAMIK	die kurzfristig zeitliche Entwicklung
ZÖNPHYLOGENIE / ZÖNEVOLUTION	die Herausbildung von Biozönosen im Laufe der Evolution
ZÖNSYSTEMATIK / ZÖNTAXONOMIE	die systematische Gruppierung und Benennung von Biozönosen
ANGEWANDTE BIOZÖNOLOGIE	land- und forstwirtschaftliche Aspekte, Naturschutz

Abb. 2: Verschiedene biozönologische Teildisziplinen und ihr Forschungsgegenstand.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4. Die Zönmorphologie

4.1 Zum Forschungsgegenstand der Zönmorphologie

Die Zönmorphologie hat die strukturelle Organisation einer Biozönose zum Forschungsgegenstand. Sie analysiert:

1. Arteninventar und Individuendominanz im Rahmen der Inventarforschung;
2. qualitative und quantitative Parameter der Biozönose-Bindung der einzelnen Arten;
3. Arten- und Individuen-Dispersion (Raumstrukturforschung, Erfassung phänologischer Erscheinungen).

4.2 Inventar- und Raumstruktur-Forschung

4.2.1 Allgemeines

Die Inventarforschung hat als Aufgabe die qualitative und quantitative „Artenaufnahme" der Lebensräume.

Auch wenn die Inventarforschung als intellektuell wenig anregend gilt, muß sie eine Voraussetzung für jede weitere biologische Schlußfolgerung sein. Genau wie in der Pflanzensoziologie sollte sie deshalb auch in der Zoozönologie eine angemessene Förderung erhalten. Ohne eine fundierte Sippen-Systematik ist eine sinnvolle Biozönose-Forschung nicht möglich.

Die Basis für die Erfassung der Zoozönose ist zunächst eine pflanzensoziologische Charakterisierung des zu untersuchenden Gebietes. A priori läßt sich natürlich über die räumliche Ausdehnung einer Tiergemeinschaft nichts sagen, es sei denn, man beschränkt sich von vornherein z.B. auf die Tiergemeinschaft einer bestimmten, leicht einzugrenzenden Struktur, z.B. eines Baumstubbens.

Durch den Bezug zu einer floristisch definierten Pflanzengesellschaft werden unabhängig davon, ob bestimmte Koinzidenzen mit Pflanzengesellschaften gesucht werden wollen oder nicht, zwei Voraussetzungen geschaffen:

1. Die gegenüber der Tierwelt leichter erfaßbare floristische Artenzusammensetzung drückt durch die Abgrenzung definierter Pflanzengesellschaften besonders präzise die einheitliche Standortbeschaffenheit eines Geländeabschnittes aus.
2. Dadurch, daß gut gekennzeichnete und festgelegte Untersuchungsflächen, die gleichzeitig standörtlich gleichwertige Bestände darstellen, zugrundegelegt werden, ist eine der wesentlichsten Grundvoraussetzungen für vergleichende Untersuchungen geschaffen. Diese sind unbedingt notwendig, will man zu generalisierenden Aussagen kommen.

Für den Pflanzensoziologen ist in der Regel die Inventarforschung kein Problem: Abgesehen von wenigen Sonderstandorten handelt es sich in der Regel um eine standortsprägende Gesellschaft, die im wesentlichen durch Kormophyten charakterisiert wird. Moos-, Flechten- und Pilz-Synusien werden zumeist ausgeklammert oder eigenständig behandelt.

Einige Schwierigkeiten, die sich im Rahmen einer zoozönologischen Inventarforschung ergeben, seien vorgestellt. Die Problematik wird klar, vergegenwärtigt man sich wesentliche Unterschiede, die zwischen Pflanzen und Tieren, zwischen Phyto- und Zoozönosen bestehen:

1. Innerhalb der Zoozönose gibt es keine dominierende, leicht erfaßbare Gemeinschaft.
2. Im Vergleich zu einer Pflanzengemeinschaft haben Tiergemeinschaften eine viel größere Arten-Mannigfaltigkeit.
3. Im Vergleich zu einer Pflanzengemeinschaft besitzen Tiergemeinschaften eine Vielzahl qualitativ und quantitativ sehr unterschiedlicher Synusien.
4. Zahlreiche Tierarten durchlaufen während ihrer Gesamtentwicklung morphologisch und auch biologisch völlig unterschiedliche Stadien (Semaphoronten, Merkmalsträger im Sinne von HENNIG 1950).
5. Tiere haben die Fähigkeit zur freien Ortsveränderung.
6. Zahlreiche Tierarten sind sehr kurzlebig.

Diese Punkte seien im folgenden näher besprochen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4.2.2 Zootaxozönosen

Die große Arten-Mannigfaltigkeit unter den Tieren führt notwendigerweise dazu, daß eine Beschränkung auf bestimmte Tier-Synusien und darüber hinaus gleichzeitig auch auf gut determinierbare Tiergruppen stattfinden muß. Eine Erfassung aller Tierarten eines Lebensraumes ist derzeit kaum möglich. Aus diesem Grund werden in der Regel auch immer nur bestimmte Zootaxozönosen erfaßt, z.B. Laufkäfer, Spinnen, Vögel. Was die Auswahl nur einer speziellen Zootaxozönose betrifft, so ist zu fordern, daß sie für den zu untersuchenden Lebensraum eine hohe Aussagekraft besitzen muß. Die zu untersuchende Tiergruppe muß Arten- und Individuenreich sein und über ein breites Spektrum stenöker und euryöker Arten verfügen.

Dennoch ist es auch ein Ziel, möglichst Arten verschiedener systematischer Stellung von möglichst unterschiedlichem Lebensform-Typus zu erfassen. Dies ist deshalb notwendig, weil – wie RABELER (1965) richtig betont – die Wahrscheinlichkeit dadurch wächst, daß Arten erfaßt werden, die in besonders charakteristischer Weise auf die ökologischen Unterschiede zwischen den untersuchten Standorten und ihren Pflanzengesellschaften reagieren. Ein Versuch, funktionelle Zusammenhänge zu ergründen, kann mit dieser Methode natürlich nicht erreicht werden. Ein Vorzug liegt jedoch – analog zur pflanzensoziologischen Methode – in der weitgehend schnellen und zuverlässigen Erfassung von tierischen Kenn- und Trenngruppen. Durch die Beschränkung auf bestimmte Synusien (s.u.) wird ein bestimmter Rahmen in der Tierarten-Auswahl (z.B. auch hinsichtlich der Körpergrößen-Relation) vorgegeben.

PASSARGE (1981) schlägt vor, sich gerade Taxozönosen zu widmen, wobei für jede eine eigene Syntaxonomie erarbeitet werden sollte. So naheliegend dies auch sein mag, ich sehe darin eine große Gefahr, daß eine Vielzahl verschiedenster zoozönologischer Syntaxa entsteht, die eine Synthese eher erschweren als erleichtern. Der Versuch, Ordnung und Übersicht zu erreichen, wird dadurch wohl kaum Wirklichkeit.

Es ist meiner Auffassung nach zunächst die vordringlichste Aufgabe zoozönologischer Forschung, Koinzidenzen mit dem pflanzensoziologischen System zu suchen. Eine eigene zoozönologische Syntaxonomie sollte, wenn sie sich überhaupt bewährt, erst zu einem viel späteren Zeitpunkt erfolgen. Eine jetzt bereits beginnende zoozönologische Syntaxonomie ist der Sache nicht dienlich.

Ich bin auch nicht der Meinung von PASSARGE (1981), daß eine Synthese mit dem pflanzensoziologischen System erst dann zu suchen ist, wenn:

a) die Zootaxozönosen unabhängig von Pflanzengesellschaften bereits abgegrenzt,
b) die Vergesellschaftung der Zoozönosen herausgearbeitet wurde.

Einerseits ist dies – unter der Voraussetzung, die Biozönose soll letztlich zumindest in Teilen erfaßt werden – aufgrund des komplexen Zoozönosengefüges ohne pflanzensoziologische Orientierung nur sehr schwer möglich, andererseits würde es bedeuten, die Grundlagen und Hilfestellungen, die das pflanzensoziologische System anbietet, nicht zu nutzen.

4.2.3 Raumstruktur-Typen, Tier-Synusien

Im Vergleich zu einer Pflanzengemeinschaft besitzen Tiergemeinschaften eine Vielzahl qualitativ und quantitativ sehr unterschiedlicher Synusien. Ausgangspunkt für die zoologische Inventarforschung muß immer eine Charakterisierung der räumlichen Strukturvielfalt des zu untersuchenden Lebensraumes sein. Hierbei sind zunächst drei verschiedene Strukturtypen zu unterscheiden, die jeweils eigene tierische, z.T. aber auch pflanzliche Artengruppierungen beherbergen (Abb. 3):

a) Stratotop und Stratozönose,
b) Choriotop und Choriozönose,
c) Merotop und Merozönose.

Diese drei unterschiedlichen Strukturtypen sollen im folgenden näher charakterisiert werden:

a) Die verschiedenen Stratotope mit ihren eigenen Stratozönosen.

Zwei Beispiele seien genannt: So untersuchte RABELER (1957) Spinnen verschiedener Straten mitteleuropäischer Eichen-Birken-Wälder und erhält deutlich unterschiedliche Spinnenarten-Gruppierungen (Abb. 4). Eine vertikale Verteilung verschiedener trophischer Tierarten-Grup-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

TOPISCHE EINHEIT	*BIOTISCHE EINHEIT*	*BEISPIELE*
STRATOTOP (horizontale Struktur)	STRATOZÖNOSE	Kronenschicht Strauchschicht Krautschicht Streuschicht
CHORIOTOP (eigenständige vertikale Strukren des gesamten Raumes oder Teile des Stratotops)	CHORIOZÖNOSE	Baum Baumstumpf Strauch Tierleiche Exkremente Ameisenhaufen Vogelnest
MEROTOP (Strukturelement innerhalb eines Strato- oder Choriotops)	MEROZÖNOSE	Blattbewohner Holz-/Rindenbewohn. Blütenbewohner und -besucher

Abb. 3: Die drei verschiedenen Raumstruktur-Typen innerhalb eines Biotops.

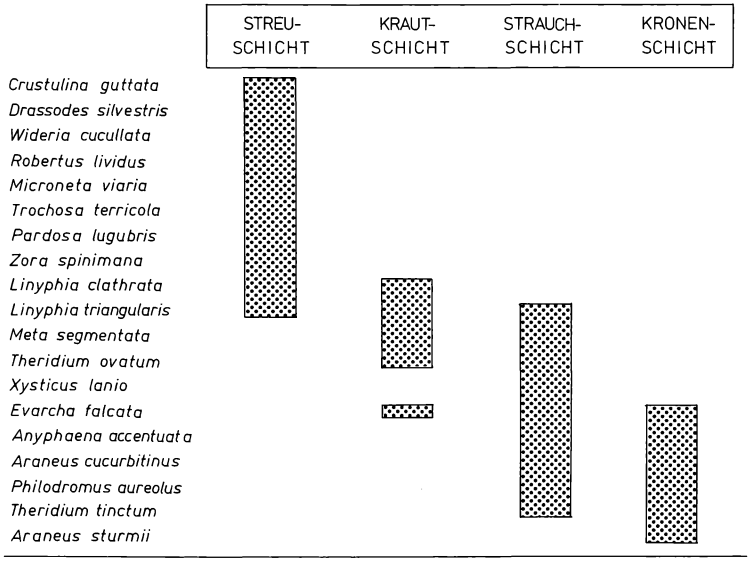

Abb. 4: Dominante Spinnen der verschiedenen Straten des mitteleuropäischen Eichen-Birkenwaldes; nach RABELER (1957), verändert.

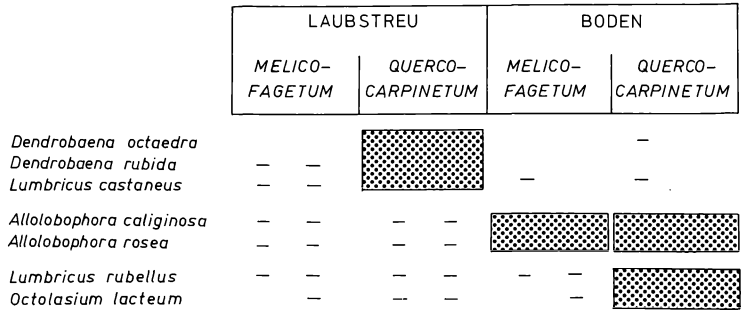

Abb. 5: Regenwürmer in verschiedenen Straten innerhalb eines *Melico-Fagetum* und *Querco-Carpinetum;* nach RABELER (1960), verändert.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

pen auf die Hauptstraten (Kronen-, Stamm-, Streu-/Boden-Schicht) eines *Luzulo-Fagetum* zeigt z.B. auch WEIDEMANN (1977) auf.
Interessant ist nun die Tatsache, daß diesen Straten bei einem Vergleich verschiedener Pflanzengesellschaften nicht unmittelbar gleiche Bedeutung zukommen muß. So unterschied sich die Laubschicht eines *Melico-Fagetum* hinsichtlich der Besiedlung mit Regenwürmern von einem *Querco-Carpinetum* sehr wohl, die Bodenschicht aber nur in einer Artengruppe (Abb. 5)[3]. Solche Phänomene treten auch bei anderen Tiergruppen auf (Beispiele s. RABELER 1950, 1952).

Da es innerhalb eines bestimmten Untersuchungsraumes keine dominierende Tiergemeinschaft gibt, die sich mit einer Pflanzengesellschaft oder einem Gesellschaftskomplex deckt, müssen „Vereine", in diesem Fall „Schichtenvereine", zum Vergleich herangezogen werden.

An dieser Stelle möchte ich auf ein Problem hinweisen, das sich mehrfach noch stellen wird. Innerhalb der Pflanzensoziologie ist es üblich, Synusien in der Regel getrennt zu klassifizieren. So haben besonders die Moos- und die Flechten-Synusien eine eigene Synsystematik. Mit der Problematik eines Synusialsystems hat sich DU RIETZ (1965) im Rahmen des Stolzenauer Symposiums über Biosoziologie unter dem Titel „Biozönosen und Synusien", WILMANNS (1970) anläßlich des Symposiums „Gesellschaftsmorphologie" in Rinteln mit dem Vortrag: „Kryptogamen-Gesellschaften oder Kryptogamen-Synusien?" auseinandergesetzt. Die Frage der Vergesellschaftung von bestimmten Synusien mit bestimmten Pflanzengesellschaften gehört zu den fesselnden Themenbereichen innerhalb der Pflanzensoziologie (SCHUHWERK 1985). Die Tatsache aber, daß es Pflanzengesellschaften gibt, zu denen einzelne Synusien in Beziehung gebracht werden können, erleichtert das Verfahren.
Bei den Tiergemeinschaften handelt es sich aber ausschließlich um Synusien! Will ich diese typologisch analysieren, so ist es folglich notwendig, für jeden Typ ein eigenes hierarchisches System aufzubauen und dann den Treuegrad der Synusien zu bestimmten Pflanzengesellschaften bzw. Gesellschaftskomplexen zu bestimmen.
Erst ein Vergleich des gleichen Stratozönose-Typs (z.B. Kronenschicht) in verschiedenen Pflanzengesellschaften ermöglicht eine Aussagee über seinen Indikatorwert für eine einzelne Pflanzengesellschaft. Die Gesellschaftstreue eines bestimmten Schichtenvereins muß immer ein wichtiger Gegenstand der vergleichenden Untersuchung in möglichst verschiedenen Pflanzengesellschaften sein.

b) Die verschiedenen Choriotope mit ihren eigenen Choriozönosen.

Die Zusammensetzung des Phytophagenkomplexes eines Baumes oder Strauches hängt entscheidend von der jeweiligen Pflanzenart ab. Dennoch kann auch diese Choriozönose nicht losgelöst von ihrer näheren Umwelt betrachtet werden, die sie zweifelsohne mitbeeinflußt. So kann sich der Phytophagenkomplex einer Buche in verschiedenen Pflanzengesellschaften unterschiedlich zusammensetzen. Hinzu kommt eine standortsspezifische bzw. geographische Variation; MIOTK (1977) hat bei dem Rintelner Symposium „Vegetation und Fauna" über Phytophagenkomplexe in einem Vortrag näher berichtet. So ist, ähnlich wie bei den Stratozönosen, auch hier immer nach der Gesellschaftstreue zu fragen.

c) Die verschiedenen Merotope mit ihren eigenen Merozönosen.

Man kann nun, um etwas an Übersicht zu gewinnen, zwischen dominanten Merozönosen, die zumindest quantitativ den Lebensraum charakterisieren, und rezedenten Merozönosen in einzelnen Straten unterscheiden. Dies muß natürlich keinesfalls mit einer qualitativen Charakterisierung einhergehen, welche Bedeutung eine Merozönose für die gesamten Biozönose besitzt.

[3] Bei diesem Beispiel von RABELER (1960) ist auch zu berücksichtigen, daß nicht alle Arten innerhalb einer Gruppe (dargestellt durch die Kästchen in Abb. 5) gleich einzustufen sind. Während nach DUNGER (1974) *Dendrobaena rubida, Allolobophora rosea* und *A. caliginosa* sich in der Regel stenök verhalten, sind *Lumbricus castaneus* und *L. rubellus* euryöke Arten. So haben die zuerst genannten Arten aufgrund ihrer engeren ökologischen Amplitude einen höheren „Indikatorwert".

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Innerhalb der Laubkronenschicht ist das Blattwerk dominanter Strukturteil, diejenige Lebensgemeinschaft, die auf oder in Blättern lebt, bezeichnet man als das Phyllobios. Hierzu gehören nicht nur Phytophage, sondern auch Räuber und Parasiten. Durchsetzt wird das Phyllobios durch Merozönosen, z.B. der Äste, Blüten, Früchte. Die Strauchschicht besitzt die gleichen Merotop-Typen wie die Laubkronenschicht, häufig sind es jedoch andere Tierarten, die hier leben (s. z.B. Abb. 4).
Die Stammschicht beherbergt vorwiegend zwei dominante Merozönosen:
1. Moos- und Flechtenbewohner;
2. Rinden- und Holzbewohner.
Die Krautschicht bildet in der Regel drei dominante Merozönosen aus:
1. das Phyllobios, das völlig von dem der anderen Schichten abweicht;
2. Blütenbewohner und -besucher;
3. Früchtebewohner.

Eine Charakterisierung und Abgrenzung von Strukturtypen im Rahmen der Raumstrukturforschung ist Grundlage für eine zoozönologische Inventarforschung.

4.2.4 Entwicklungsstadien einzelner Tierarten als „Merkmalsträger"

Ein weiterer Unterschied zwischen Tiergemeinschaften und Pflanzengesellschaften liegt darin, daß zahlreiche Tierarten während ihrer Gesamtentwicklung häufig morphologisch und auch biologisch völlig unterschiedliche Stadien durchlaufen, z.B. Ei, Larve, Puppe, Imago. Für solche Tierarten ist die ökologische Einheit nicht die Art unter Einschluß aller Entwicklungsstadien, sondern jedes einzelne Stadium selbst. HENNIG (1950) bezeichnet sie als Merkmalsträger (Semaphoronten).

So kann eine Schmetterlingsart im Larvenstadium zum Phyllobios der Krautschicht gehören, der Falter hingegen verschiedene Merotope nutzen: den Luftraum bis zur Strauch- oder Laubkronenschicht, Blüten als Nektarquellen, Rendezvous-Plätze und Paarungsorte, sogar Kot, Gewölle, „blutende" Baumbereiche und Pfützen als stickstoff-, kohlenhydrat- und elektrolytreiche Nahrungsquellen, ja sogar Sonnenflecken zur Errichtung von „Territorien" durch männliche Falter.

4.2.5 Zur Schwierigkeit einer Lebensraum-Abgrenzung von Tierarten

Tiere haben die Fähigkeit zur freien Ortsveränderung. Dies führt dazu, daß zahlreiche Arten bestimmte Ressourcen und Requisiten (Nahrung, Mikrohabitate, verhaltensbiologisch wichtige Strukturen, z.B. Schlaf- und Überwinterungsplätze) aktiv aufsuchen können. Tiere müssen keinesfalls wie im Fall a des Diagramms (Abb. 6), in dem auf der Abzisse verschiedene pflanzensoziologisch-syntaxonomische Einheiten, auf der Ordinate Vegetationskomplexe schematisiert aufgetragen sind, nur an eine Assoziation gebunden sein. Dies dürfte der seltenere Fall sein.

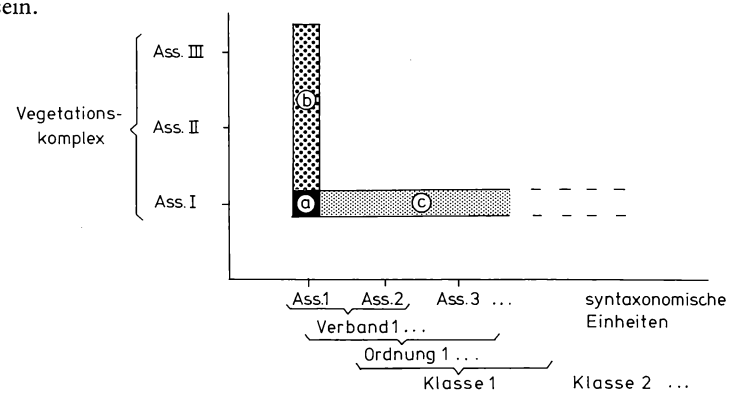

Abb. 6: Zuordnung von Tierarten und Tierarten-Gruppen zu Einheiten der „niederen" und „höheren" Pflanzensoziologie, die bei der Untersuchung von Beständen festgestellt werden können:
a: Assoziations-spezifische Tierarten und Tierarten-Gruppen;
b: Komplex-spezifische und vage Arten und Artengruppen;
c: Verbands-, Ordnungs- oder Klassen-spezifische Arten und Artengruppen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Untersucht man einen Vegetationsbestand auf die in ihm vorkommenden Tierarten, so findet man zahlreiche Arten, für die ein Mosaik bestimmter Pflanzengesellschaften als Lebensraum notwendig ist (Abb. 6: b). Das Aufsuchen verschiedener Pflanzengesellschaften bedeutet dabei noch lange nicht, daß solche Tierarten euryök sein müssen: das Gegenteil ist häufig der Fall. Gerade bestimmte Requisiten oder Ressourcen sind nur in ganz bestimmten Pflanzengesellschafts-Komplexen vorhanden. Ein Wechsel zwischen Pflanzengesellschaften kann tageszeitlich oder jahreszeitlich stattfinden, häufig auch durch verschiedene Semaphoronten gekennzeichnet sein: So leben z.B. die Larven des Apollofalters (*Parnassius apollo* L.) in der Steppenheide an *Sedum*-Arten von *Sedo-Scleranthetea*-Gesellschaften, der Falter hingegen nutzt fast ausschließlich das Blütenangebot von *Trifolio-Geranieta*-Gesellschaften.

Für solche Beispiele eröffnet die Sigmasoziologie zahlreiche Möglichkeiten zu einer Abgrenzung und auch zu einer Systematisierung bestimmter Zoozönosen und Biozönosen. Für die Ornithozönosen des Kaiserstühler Rebgeländes hat SEITZ (1982) basierend auf der Arbeit von WILMANNS & TÜXEN (1978) Untersuchungen durchgeführt.
Zahlreiche Arten in einem Bestand entsprechend dem Fall c (Abb. 6); hierbei handelt es sich häufig um euryöke Tierarten, die in sehr unterschiedlichen pflanzensoziologischen Einheiten vorkommen können.

4.2.6 Aspektwechsel und Zyklen innerhalb von Zoozönosen

Die Kurzlebigkeit zahlreicher Tierarten bzw. ihre kurze Aktivitätszeit führt zwangsläufig zu einem häufigen jahreszeitlichen Aspektwechsel innerhalb der Zoozönose. In einigen Fällen gibt es sogar mehrjährige Zyklen, was häufig populationsbiologische Gründe hat. Daraus ergeben sich weitere Schwierigkeiten in der Erfassung der gesamten Zoozönose. Ähnliche Probleme treten auch bei mykologischen Untersuchungen auf.

4.3 Zur Biozönose-Bindung ausgewählter Arten (Lepidoptera)

Im folgenden seien am Beispiel von vier verschiedenen Schmetterlingsarten unterschiedliche Bindungsgrade an pflanzensoziologische Einheiten vorgestellt und einige Probleme der Einordnung aufgezeigt. Hierbei soll gleichzeitig auch der Versuch unternommen werden, einige der möglichen Ursachen anzusprechen. Zwei dieser Beispiele sollen darüberhinaus auch dokumentieren, welche Bedeutung einzelnen Unterarten bei der Beurteilung von Treuegraden zukommen kann:

a) *Brenthis ino* Rott. (*Nymphalidae*), eine „Charakterart" der *Molinietalia*;
b) *Euphydryas aurinia* Rott. (*Nymphalidae*); Schwerpunktvorkommen im *Molinietum* und *Mesobrometum;*
c) *Erebia medusa hippomedusa* O. und *E.m.brigobanna* Fruhst. (*Satyridae*); verschiedene Unterarten in ein und derselben Pflanzengesellschaft;
d) *Hipparchia semele semele* L. (*Satyridae*); Vorkommen besonders in den Küsten- und Binnendünen, *H.s.cadmus* Fruhst. häufig im *Mesobrometum* Süddeutschlands.

Zu a):

Der Violette Perlmutterfalter *Brenthis ino* ist eine für Pfeifengraswiesen typische Art. Die Raupe lebt in der Regel an *Sanguisorba officinalis* oder an *Filipendula ulmaria,* und auch der Falter verläßt die *Molinietalia*-Gesellschaft nicht (BERGMANN 1952). WEIDEMANN (1985a) stuft die Art als „Leitart" des *Filipendulo-Geranietum palustris* ein. Im Schwarzwald kommt sie im *Molinietum typicum* vor (SCHWABE & KRATOCHWIL 1986).

Zu b):

Der Skabiosen-Scheckenfalter *Euphydryas aurinia* tritt in trockenen und in feuchten Magerrasen auf, im Wirtschaftsgrünland mittlerer Standorte fehlt die Art[4]. So kommen Populationen im Kaiserstuhl im *Mesobrometum* vor, die Raupen leben dort an *Scabiosa columbaria.*

[4] BLAB & KUDRNA (1982) stufen *Euphydryas aurinia* als tyrphophil ein, was sicherlich nur für einen Teil der Populationen gilt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Im *Molinietum typicum* fliegen Populationen, deren Raupen an *Succisa pratensis* fressen (SCHWABE & KRATOCHWIL 1986). Auch die Angaben von WEIDEMANN (1982, 1983, 1985 a, b) bestätigen die Existenz von Populationen, die zwei unterschiedliche Lebensräume im Frankenjura besiedeln: einerseits solche, die die Kalkflachmoor-Gesellschaften der Ornatenton-Terrasse bewohnen, andererseits welche, die in Trockenrasen der Mergelkalkverebnung leben. Vorkommen im *Arrhenatheretum* mit *Knautia arvensis* als Raupenfutterpflanze sind hingegen nicht bekannt; auch wird diese Pflanze weder mit Eiern belegt noch von den Raupen gefressen (WEIDEMANN 1985 b, c).

Es ist bis heute noch ungeklärt, ob solche Trockenrasen- und Feuchtwiesen-Populationen eigenständige Ökotypen darstellen, wie dies etwa beim Samtfalter *Hipparchia semele* der Fall ist, wo die Unterarten verschiedene Lebensräume besiedeln (s.u.). Morphologische Unterschiede in der Flügelzeichnung, wie sie bei den Unterarten von *Hipparchia semele* existieren, sind bei *Euphydryas aurinia* nicht festzustellen, darüberhinaus ist die individuelle Variabilität in der Ausdehnung und Intensität der Gelb- und Rotfärbung der Flügelbinden recht groß (s. auch de LATTIN et al. 1957). Es ist wohl anzunehmen, daß im Falle von *Euphydryas aurinia* eine besondere Bedeutung der Struktur der Pflanzengesellschaft zukommt; dabei ähneln sich die lückigeren Standorte von Trockenrasen und Feuchtwiesen, ganz im Gegensatz zu der dichter geschlossenen Vegetation im Wirtschaftsgrünland auf mittleren Standorten.

Zu c):

Der Rundaugen-Mohrenfalter *Erebia medusa* kommt bei uns in zwei Unterarten[5] vor: Die Unterart *hippomedusa* ist vor allem in hochmontanen und subalpinen Lagen zu finden, u.a. mit Vorkommen im Schwarzwald, Vogesen, Schweizer Jura und den Alpen; die Unterart *brigobanna* besiedelt vor allem tiefere und höchstens montane Lagen. Im Bereich des Ostschwarzwaldes treten nun zahlreiche Übergangsformen auf, so daß die Unterscheidung in einer solchen Bastardierungszone sehr schwierig wird; dies gilt besonders für die mittelmontane Stufe. Aber auch hier gibt es Lokalitäten annähernd gleicher Höhenstufe, wo im *Molinietum typicum* entweder die eine oder die andere Unterart vorkommt. Ein genauer Vergleich der pflanzensoziologischen Aufnahmen der Lebensräume der beiden Unterarten läßt innerhalb des *Molinietum typicum* deutliche floristische Unterschiede erkennen, die sich sehr gut mit der Verbreitung und damit auch den ökologischen Ansprüchen beider Unterarten in Einklang bringen lassen (Originaltabelle der pflanzensoziologischen Aufnahmen s. SCHWABE & KRATOCHWIL 1986):
Eine Fläche (820 m ü.M.), die von der Unterart *hippomedusa* besiedelt wird (hochmontan/subalpine Form), zeigt durch eine Reihe von *Nardion*-Elementen (z.B. *Carex pilulifera, Potentilla erecta*) eine stärkere Verwandschaft mit den Schwarzwald-Hochlagen; auch ist diese lokalklimatisch kühler und feuchter. Als Wärmezeiger treten nur wenige Arten auf, z.B. *Bromus erectus* und *Galium verum:*
Eine andere Fläche (850 m ü.M.), auf der die Unterart *brigobanna* (montane Form) vorkommt, ist hingegen lokalklimatisch wärmer. In der Zusammensetzung der Vegetation ist ein deutlicher *Mesobromion*-Einschlag erkennbar (dokumentiert z.B. durch das Vorkommen von *Avena pratensis, Phyteuma orbiculare, Euphorbia verrucosa, Scabiosa columbaria, Thymus pulegioides)* (SCHWABE & KRATOCHWIL 1986).

Zu d):

In den Dünen und dabei besonders in den Graudünen fliegt von allen Schmetterlingen am häufigsten der Ockerbindige Samtfalter *Hipparchia semele semele*. Sein Verbreitungsgebiet umfaßt das nördliche Fennoskandien, England, Nordfrankreich, Belgien, Holland, Dänemark, Norddeutschland, aber auch das nördliche und mittlere Osteuropa. In *Mesobrometum* des Kai-

[5] Daß die Bezeichnung Unterart gerechtfertigt ist, beweist neben dem Vorkommen morphologischer Unterschiede auch die Tatsache, daß nach unserem derzeitigen Kenntnisstand diese Untertarten nicht syntop vorkommen und in Überlappungsbereichen des Areals Übergangsformen auftreten.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

serstuhls kommt *Hipparchia semele* in der Unterart *cadmus* Fruhst. vor, deren Hauptverbreitungsgebiet in Mittel- und Südeuropa liegt (HIGGINS & RILEY 1978). Auch WEIDEMANN (1985b) nennt das *Mesobrometum* als Lebensraum im Frankenjura.

Sowohl in morphologischen und verhaltensbiologischen Merkmalen, als auch in ihren Habitatpräferenzen unterscheiden sich diese beiden Unterarten deutlich voneinander. Obgleich sich in der Literatur nur wenige Hinweise finden lassen, ist dennoch anzunehmen, daß beide Unterarten verschiedenen Eiszeitrefugien entstammen. So hat *Hipparchia semele cadmus* analog vieler anderer ähnlich verbreiteter Lepidopteren wahrscheinlich in einem altantomediterranen Refugium überdauert (de LATTIN et al. 1957), die Unterart *semele* in einem pontomediterranen. Entsprechend ist die heutige Habitatbindung der Unterarten ein Ergebnis der durch die Eiszeit bedingten Separation.

4.4 Zur Individuendominanz innerhalb von Tiergemeinschaften

Die Frage nach der Bedeutung der Individuendominanz innerhalb der Inventarforschung blieb bisher ausgeklammert. Wir können in diesem Zusammenhang nur darauf hinweisen, daß die Abgrenzung von Zoozönosen in der Regel von den meisten Zoozönose-Forschern nach den Dominanten erfolgt und nicht nach Treuegrad. Dies liegt daran, daß die zumindest älteren Zoologen, die richtungsweisend waren (z.B. AGRELL, RENKONEN), sich hinsichtlich der Abgrenzung nach dem analytischen Merkmal der Dominanz gerichtet haben, also nach der pflanzensoziologisch-nordeuropäischen Schule, und nicht nach der Treueabgrenzung. Ein Grund, warum wir für eine Treueabgrenzung auch innerhalb von Zoozönosen eintreten, liegt u.a. darin, daß dominante Arten häufig (nicht immer[6]) euryöke Arten darstellen, und daher schlecht für eine Charakterisierung und Klassifizierung geeignet sind. Auch das Problem von jährlichen, z.T. großen Populationsschwankungen einzelner Tierarten macht eine Dominantenabgrenzung unsicher; innerhalb der Treueabgrenzung spielen sie nur eine untergeordnete Rolle.

Hinzu kommt, daß nach PRESTON (1949) in einer artenreichen Biozönose die Anzahl der vorkommenden Arten und deren Individuenzahlen in einer logarithmischen Beziehung zueinander stehen: Arten mit geringen Individuenzahlen (rezedente Arten) sind wesentlich häufiger vorhanden als solche in sehr hohen Individuenzahlen (dominante Arten). Ein Lebensraum lizensiert eben nicht das Vorkommen einer größeren Anzahl dominanter Arten gleichen oder ähnlichen Lebensformtyps, dies z.B. allein schon nicht aus nahrungs- und/oder raumspezifischen Gründen. Eine Mehrzahl von dominanten Arten kann nur dann ein und denselben Lebensraum besiedeln, wenn diese entweder unterschiedliche Ressourcen nutzen oder zeitlich so voneinander separiert sind, daß eine Konkurrentsituation ausgeschlossen ist. Aufgrund der Bestätigung dieses logarithmischen Zusammenhangs (Anzahl rezedente/dominante Arten) ist es für verschiedene Tiergruppen sogar möglich, die Erwartungszahlen für Arten und Individuen innerhalb eines Untersuchungsgebietes annähernd vorauszuberechnen. So ist es auch viel wahrscheinlicher, unter den rezedenten Arten, auch wenn sie nicht alle erfaßt werden, doch zahlreiche Kenn- und auch Trennarten herauszufinden, die nach pflanzensoziologischer Terminologie als gesellschaftstreu (oder gesellschaftskomplextreu) bezeichnet werden können.

5. Beispiele für Arbeiten aus dem Bereich der Biozönologie

5.1 Einführung

Im folgenden seien einige Wege biozönologischer Forschung aufgezeigt, wobei ich mich auf Arbeiten, die in jüngster Zeit in Freiburg durchgeführt worden sind, beziehen möchte; hier fand und findet eine Zusammenarbeit zwischen Pflanzensoziologen und Zoologen statt. Ich

[6] Dominante stenöke Tierarten treten häufig in rascher Abfolge von Sukzessionsstadien bestimmter, noch nicht „stabilisierter" Lebensgemeinschaften auf, so z.B. bei der Wiederbesiedlung neu enstandener Standorte.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

beschränke mich hierbei auf das Thema: „Blütenbesucher-Gemeinschaften, Pflanzengesellschaften und Gesellschaftskomplexe", wobei es sich bei der Darstellung im wesentlichen um Untersuchungen in Xerobrometen, Mesobrometen, Arrhenathereten und Molinieten der Südlichen Oberrheinebene handelt.
Weiter bearbeitete, hier jedoch nicht vorgestellte Arbeiten ähnlicher Thematik sind:
- Blütenökologische Untersuchungen in gefährdeten Rasen-Pflanzengesellschaften des Schwarzwaldes (*Juncetum squarrosi, Molinietum caeruleae*) (s. SCHWABE & KRATOCHWIL 1986);
- Blütenbesucher-Gemeinschaften an Extrem-Standorten der Küste (s. SCHWABE & KRATOCHWIL 1984);
- Blütenbesucher in Auenwäldern des Schwarzwaldes (*Alnetum incanae, Stellario-Alnetum glutinosae*) (KRATOCHWIL in Vorb.).

Andere biozönologische Untersuchungen umfassen z.B.:
- Ornithofauna und Pflanzengesellschaftskomplexe;
- pflanzensoziologische Charakterisierung von Lebensräumen gefährdeter Libellen und Schmetterlinge;
- biozönologische Bedeutung von Randstrukturen.

Um eine Verbindung zu den vorhin erwähnten biozönologischen Teildisziplinen herzustellen, kann man die blütenökologische Forschung, da sie sich mit einer bestimmten Gilde als Forschungsobjekt beschäftigt (und zwar auf der Ebene des Biosystems: Blüte/Insekt), zur Konnexforschung stellen. Eine Gilde ist eine Artengruppe gleichen Lebensformtyps und gleicher Funktion.

5.2 Blumen-Insekten-Gemeinschaften eines nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl

Das erste Untersuchungsobjekt waren die sowohl an entomophilen Pflanzen- als auch an blütenbesuchenden Insektenarten besonders artenreichen versaumten Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl (s. ausführlich KRATOCHWIL 1983, 1984, 1985). Schon bei dieser Untersuchung wurden mehrere biozönologische Teildisziplinen angesprochen. Innerhalb von zwei Jahren konnten etwa 3600 blütenbesuchende Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren und Coleopteren erfaßt werden. Bei der nur 0,4 ha großen Untersuchungsfläche handelt es sich um ein versaumtes *Mesobrometum globularietosum* und *primuletosum* in Hanglage, mit einem am Hangfuß sich befindenden verbrachten *Arrhenatheretum*. Über 100 Bienenarten, über 50 Schmetterlings- und 50 Schwebfliegenarten wurden an insgesamt 71 der 144 im Gebiet vorkommenden Pflanzenarten beobachtet.

Eine besondere Berücksichtigung fanden innerhalb dieser Untersuchung die Erfassung der Blühphänologie der entomophilen Pflanzenarten und die jahreszeitlichen Aktivitätszeiten der Blütenbesucher (Bereiche der Zönmorphologie). Hierbei wurde versucht, auch biogeographische und evolotionsbiologische Gesichtspunkte bei der Charakterisierung Pflanzengesellschaft/Blütenbesucher-Gemeinschaft mit zu berücksichtigen, also zönchorologische und zönevolutionsbiologische Gesichtspunkte.
So ergibt eine phänologische Analyse der nach verschiedenen Arealtypen aufgeschlüsselten Arten (Blühzeiten der entomophilen Pflanzenarten/Flugzeiten der die Blüten besuchenden Bienen- und Schmetterlingsarten) vier jahreszeitliche Abschnitte, die nach dem arealgeographischen Schwerpunkt der sie aufbauenden Arten benannt werden können: eurosibirische Phase (März, April), submediterrane Phase (Mai, Juni), eurosibirische Phase (Juli), eurosibirische Phase mit subkontinentalen und submediterranen Elementen (August, September) (Abb. 7).

Es liegt nahe, diese Ergebnisse in Zusammenhang mit den in den Hauptverbreitungs- und Herkunftsgebieten vorherrschenden Klimabedingungen zu sehen: lange Vegetationsperiode im eurosibirischen Bereich, Beschränkung der Vegetationsperiode im submediterranen und subkontinentalen Bereich auf Frühjahr/Frühsommer und Herbst, da der Sommer und der Hochsommer zu hohe Temperaturen aufweisen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

	MARCH	APRIL	MAY	JUNE	JULY	AUGUST	SEPTEMBER
VEGETATION	flowering of *EUROSIBERIAN* species		flowering of *SUBMEDITERRANEAN* species		flowering of *EUROSIBERIAN* species supplemented by *SUBCONTINENTAL* species		
APIDOFAUNA	*EUROSIBERIAN* fauna element		*SUBMEDITERRANEAN* fauna element		*EUROSIBERIAN* fauna element supplemented by *SUBMEDITERRANEAN* and *SUBCONTINENTAL* species		
LEPIDOFAUNA	*EUROSIBERIAN* fauna element		*SUBMEDITERRANEAN* fauna element		*EUROSIBERIAN* fauna element supplemented by *SUBMEDITERRANEAN* and *SUBCONTINENTAL* species		
	I		II		III	IV	

Abb. 7: Vergleich von phänologischen und arealgeographischen Zusammenhängen von Vegetation, Apido- und Lepidofauna eines verbrachten Kaiserstühler Halbtrockenrasens.
I = eurosibirische Phase,
II = submediterrane Phase,
III = eurosibirische Phase,
IV = eurosibirische Phase, subkontinental getönt mit submediterranen Elementen.

Neben diesem, z.T. auf klimatische Ursachen zurückführbaren, recht einheitlichen phänologischen Verhalten der Arten eines Arealtyps könnten jedoch auch rezent wirkende Konkurrenzverhältnisse, die besonders in einer artenreichen Biozönose wirken, einen Einfluß auf die Phänologie haben. Eine Koexistenzmöglichkeit von Arten verschiedenen Arealtyps ist besonders dann gegeben, wenn bereits Adaptationen vorhanden sind, über die ein Konkurrenzausschluß besteht. Als eine solche „Präadaptation zur Koexistenz" könnte die Bindung von Blütenbesuchern an Pflanzenarten desselben Arealtyps angenommen werden.

1. Das eurosibirische Element:
Bienen und Schmetterlinge mit eurosibirischer Verbreitung bevorzugten im Gebiet und nach der Literatur in der Regel eurosibirisch verbreitete Pflanzenarten, auch wenn Arten eines anderen Arealtyps vorhanden waren. Bei diesen eurosibirischen Pflanzenarten handelt es sich um:
a) Arten mit ursprünglicher Verbreitung in Flußauen,
b) Wald-, Mantel- und Saum-Pflanzenarten,
c) Wiesen-Pflanzenarten
   – mit ehemaliger Verbreitung in Wäldern,
   – die polyploide Arten darstellen und erst nacheiszeitlich aus diploiden Ausgangssippen entstanden sind.

2. Das submediterrane Element:
Die submediterran verbreiteten Bienen- und Schmetterlingsarten bevorzugen Cruciferen, Labiaten oder blaue Compositen mit ebenfalls submediterraner Verbreitung. Wald-, Mantel- und Saum-Pflanzenarten werden gemieden.

3. Das subkontinentale Element:
Die Blütenbesucher zeigen z.B. eine Präferenz besonders für Umbelliferen und Boraginaceen, Familien, die sehr viele Arten in der subkontinentalen Waldsteppe beherbergen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die gewonnenen Ergebnisse zeigen, daß die blütenbesuchenden Insektenarten eines bestimmten Arealtyps diejenigen Pflanzenarten bevorzugen, die demselben Geoelement angehören. Man muß daraus schließen, daß die verschiedenen Teilsysteme mit den für sie charakteristischen Pflanzen-/Blütenbesucher-Bindungen auf eigenen, coevolutiv entstandenen Beziehungen in den Zönosen der Ursprungsgebiete beruhen (Abb. 8). Für die heutige Zusammensetzung des Biosystems „entomophile Pflanzen/Blütenbesucher des versaumten *Mesobrometum*" spielt die nacheiszeitliche Floren- und Faunengeschichte eine große Rolle.

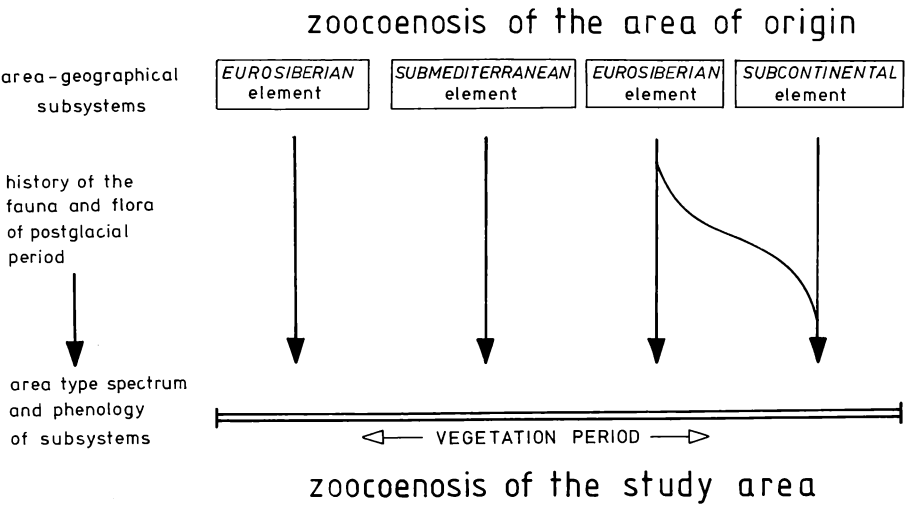

Abb. 8: Die arealgeographischen Teilsysteme des Untersuchungsgebietes und ihr Bezug zur Phänologie.

Abb. 7 und 8 nach einem Vortrag: Co-phenology of plants and anthophilous insects in a limestone grassland: attempt at a historical area-geographical interpretation. (XVII International Congress of Entomology, Hamburg, 20.–26.8.1984)

Eine weitere wichtige Frage bei der Untersuchung der Blütenbesucher-Gemeinschaft der Kaiserstühler Halbtrockenrasen fällt in den Bereich der Zöndynamik. In den letzten 30 Jahren vollzog sich im Kaiserstuhl durch Aufgabe der Bewirtschaftung ein merklicher Wandel in der quantitativen und qualitativen floristischen Zusammensetzung der Halbtrockenrasen. Die heutige pflanzensoziologische Analyse zeigt im Vergleich zu den etwa 40 Jahre zurückliegenden Untersuchungen von ROCHOWs (1948) eine deutliche Zunahme von Saumarten der *Trifolio-Geranietea* und eine Abnahme einiger konkurrenzschwacher *Festuco-Brometea*-Arten (WILMANNS 1975). In welchem Ausmaß reagieren die blütenbesuchenden Insekten auf diese „phytozönotische Umschichtung"? Führt das um die Saumarten erweiterte Nahrungsspektrum auch zu einer quantitativen Förderung der bereits an Rasenarten sich ernährenden Insekten oder sogar zu einer qualitativen Änderung in der Artenzusammensetzung der Blütenbesucher-Zönose? mit der Frage nach den Konsequenzen für den Naturschutz ist der Bereich der Angewandten Biozönologie angesprochen.

In diesem Zusammenhang seien einige Ergebnisse kurz vorgestellt: Während die Rasen-Pflanzenarten mehr zur ersten Jahreshälfte blühen (bis Ende Juli), kommen die Saum-Pflanzenarten im wesentlichen erst zur zweiten Jahreshälfte zur Blüte (KRATOCHWIL 1984, p. 509, Fig. 22).

Noch deutlicher wird das Ergebnis unter quantitativen Gesichtspunkten. Sehr auffällig sind im Jahresverlauf vier Blumenwellen: Zeitpunkte, an denen bestimmte Arten in so hoher Blumendichte auftreten, daß sie im Gebiet den Aspekt bestimmen. Die ersten beiden Blumenwellen

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

werden von zwei Rasen-Pflanzenarten gebildet (*Primula veris* und *Hippocrepis comosa*), die letzten beiden von zwei Saum-Pflanzenarten (*Coronilla varia* und *Origanum vulgare*) (KRATOCHWIL 1984, pp. 504/505, Fig. 16/17).

Für die Bienen führt die Versaumung zu einer deutlichen Erweiterung des Nahrungsspektrums für über 1/3 aller im Gebiet vorkommenden Arten. Besonders die sozialen Arten (*Bombus, Lasioglossum*) profitieren davon. Aber auch für viele solitäre Bienenarten ist das Vorkommen von Saum-Pflanzenarten besonders wichtig. So besucht die seltene Mauerbiene *Osmia mitis* Nyl. (*Megachilidae*) als Campanulaceen-Spezialist im Gebiet *Campanula persicifolia,* die ebenfalls stenanthen Sandbienen-Arten (*Andrenidae*) *Andrena curvungula* Thoms. und *A. pandellei* Pér. besuchen *Geranium sanguineum.*
Auch für zahlreiche Schmetterlingsarten hat die Versaumung der Halbtrockenrasen einen positiven Effekt, so z.B. für die zweite Generation von *Colias australis* Vrty. (*Pieridae)* oder für *Lysandra bellargus* Rott. (*Lycaenidae*). Eine besondere Bedeutung haben die Saumarten auch für Grabwespen (*Sphecidae*), Goldwespen (*Chrysididae*), Schlupfwespen (*Ichneumonidae*), für „Echte" Fliegen (*Muscidae*), Blumenfliegen (*Anthomyiidae*) und Raupenfliegen (*Tachinidae*).

Eine Sukzession in Richtung auf eine eigene Blütenbesucher-Gemeinschaft der Saumpflanzen ist nicht erkennbar. Dies liegt u.a. daran, daß sich Blumentyp-analoge Pflanzenarten in der Sukzession ablösen, die z.T. ähnliche Blütenbesucher-Spektren haben. Als Beispiel sind unter den Schalenblumen *Helianthemum nummularium* als Rasenart und *Geranium sanguineum* als Saumart zu nennen. Beide blühen zur selben Zeit, verteilen sich ähnlich auf die beiden Subassoziationen und haben ein von der Breite her ähnliches Blütenbesucher-Spektrum. Ein anderes Beispiel ist das Artenpaar *Linum tenuifolium* (Rasenart)/*Anthericum ramosum* (Saumart), beide jedoch im *Mesobrometum* nur auf das *Mesobrometum globularietosum* beschränkt. Dies wären Beispiele für eine „blütenökologische Stellenäquivalenz" innerhalb der Sukzession.

Nun gibt es aber auch Beispiele für „blütenökologisch vikariierende" Pflanzenarten in verschiedenen pflanzensoziologischen Einheiten. Hier ändert sich in der Regel das Blütenbesucher-Spektrum. So korrespondieren in der direkt angrenzenden *Arrhenatheretum*-Brache *Heracleum sphondylium,* im versaumten *Mesobrometum primuletosum Daucus carota* und im versaumten *Mesobrometum globularietosum Peucedanum cervaria* miteinander im Blumentyp.

Neben Sichtfängen an Blüten kam eine weitere Methode, die hier kurz vorgestellt sei, zur Anwendung: die Erfassung von Blütenbesuchern durch Farbschalen (zum Verfahren s. BALOGH 1958). 1981 wurde diese Methode auch in den blütenökologisch untersuchten Mesobrometen im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck" (Kaiserstuhl) angewandt (KLEIN 1981, KRATOCHWIL 1984).

Als Fangschalen dienen weiße, gelbe, blaue und rote PVC-Schalen mit einem Durchmesser von 15 cm und einer Höhe von 8 cm; als Fangflüssigkeit wird das schwerflüchtige Äthylenglycol verwendet. Die Farbschalen befinden sich in den einzelnen Untersuchungsflächen 50—60 cm über dem Boden, was sowohl der durchschnittlichen Höhe des Blütenangebotes als auch dem Bereich höchster Insektenflugdichte entspricht. Dennoch ist zu bedenken, daß bei dieser Höhenexposition tiefer fliegende Arten (z.B. Ichneumoniden, Pompiliden) nur unzureichend erfaßt werden.

Die von Ende April bis Ende September 1981 in dem Kaiserstühler *Mesobrometum* aufgestellten 8 Schalen (2 Gruppen mit je einer weißen, gelben, blauen und roten Schale) erbrachten bei der Auswertung der apoiden Hymenopteren 83 Arten, bei den Syrphiden 16 Arten (KLEIN 1981). Zum Vergleich wurden in zwei Jahren (1979, 1980) innerhalb von insgesamt 260 Stunden selektiv an Blüten 104 apoide Hymenopteren- und 57 Syrphiden-Arten gefangen. Dieses Ergebnis zeigt deutlich, daß für die Erfassung der Apidofauna die Farbschalmethode recht gut geeignet ist, weniger für die der Syrphiden. Besonders lernfähige euryanthe Bienenarten (z.B. Vertreter der Gattung *Bombus*, aber auch *Osmia*) sind in den Farbschalen nur in einer geringen Abundanz vertreten (gleiches gilt mit Einschränkung auch für viele soziale Bienenarten), stenanthe Arten hingegen regelmäßig. Erstaunlicherweise sind dabei auch die Dominanzwerte einzelner Arten zwischen Sicht- und Farbschalfängen bei den oben zugrundegelegten Zeiträumen (6 Monate Farbschalfang mit 8 Schalen der beschriebenen Farbgebung / 260 Stunden Sichtgang) sehr ähnlich (KLEIN 1981).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Da, wie KLEIN (l.c.) nachweisen konnte, auch in vielen Fällen eine signifikante Beziehung zwischen Farbschalpräferenz einer Bienenart und Farbe der bevorzugten Nahrungspflanze besteht, ist diese Methode auch im Rahmen blütenökologischer Untersuchungen gut geeignet, als Ergänzung zum selektiven Sichtfang die Blütenbesucher-Gemeinschaft eines Gebietes zu erfassen. Dies gilt nicht nur für die Apidofauna, sondern – von wenigen Ausnahmen abgesehen – auch für sonstige Hymenopteren, für Dipteren und Coleopteren.

Die Untersuchungen in den versaumten Kaiserstühler Halbtrockenrasen sind noch nicht vollständig abgeschlossen. Eine detaillierte Bearbeitung z.B. der Syrphiden und Tachiniden innerhalb der Blütenbesucher-Gemeinschaft ist derzeit in Angriff genommen worden.

5.3 Blütenbesucher-Gemeinschaften eines Vegetationskomplexes

5.3.1 Einführung

Seit 1983 wird über den Lehrstuhl für Geobotanik im Auftrag des Ministeriums für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten, Baden-Württemberg, ein blütenökologisches Untersuchungsprogramm durchgeführt, das die Erarbeitung von Grundlagen für zukünftige Bewirtschaftungs- und Pflegepläne der Rasengesellschaften des Naturschutzgebietes „Taubergießen" in der Oberrheinebene, etwa 50 km nördlich von Freiburg, zum Ziel hat (s. auch STEFFNY, KRATOCHWIL & WOLF 1984). Es handelt sich bei dem ungefähr 10 ha großen Gebiet um ein vielfältiges Vegetationsmosaik, bestehend aus Xerobrometen, Mesobrometen, trockenen und frischeren ein- und zweischürigen Arrhenathereten und Molinieten (Abb. 9).

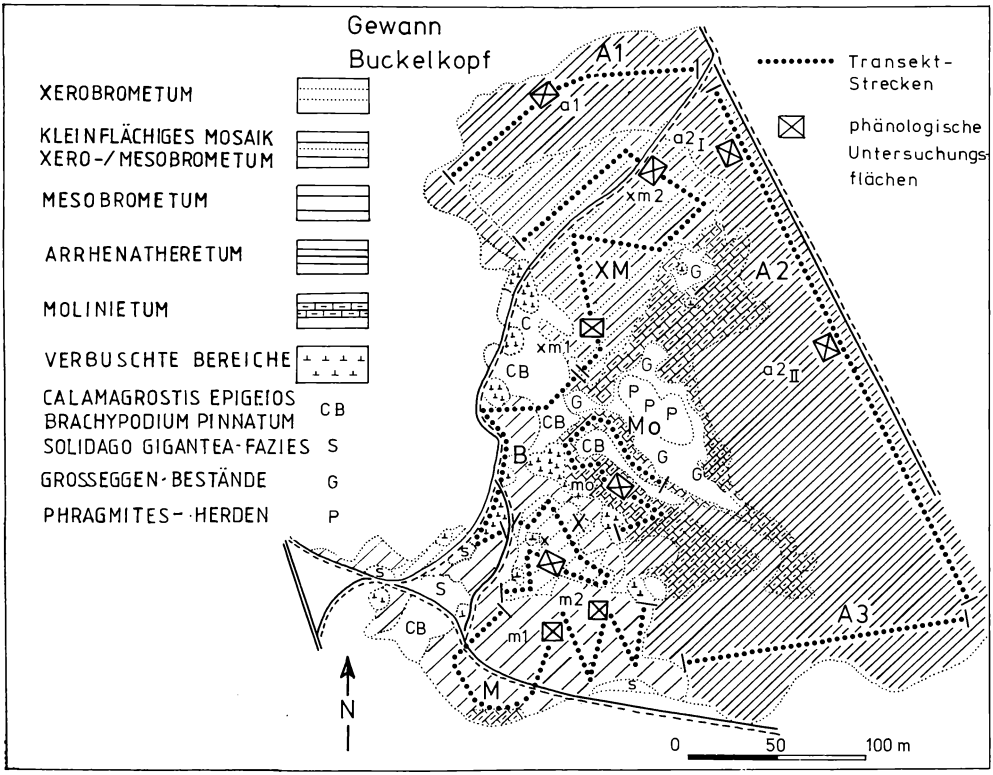

Abb. 9: Die Untersuchungsfläche im Naturschutzgebiet „Taubergießen" (Südliche Oberrheinebene): Vegetationsmosaik, Lage der Dauerbeobachtungsflächen und Transektstrecken.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Folgende Fragen sollen im Rahmen dieses Projektes u.a. geklärt werden:
- Wie setzen sich die Blütenbesucher-Gemeinschaften (Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren) im Untersuchungsgebiet zusammen?
- Welches sind stenanthe, welches euryanthe Arten?
- Werden von den erfaßten Blütenbesuchern im Gebiet einzelne Pflanzengesellschaften bevorzugt aufgesucht?
- Welche Insektenarten verhalten sich indifferent?
- Gibt es unter den Blütenbesuchern Arten, die gerade einen solchen Vegetationskomplex benötigen und worin liegt die Ursache?
- Welche Bedeutung haben bestimmte Pflanzengesellschaften, z.B. als Nahrungshabitat, Ruheplatz, Rendezvous-Platz u.a., und welche Habitatstrukturen sind für die einzelnen Arten notwendig?
- Gibt es jahreszeitliche oder sogar tageszeitliche Unterschiede in den Präferenzen?
- Welche Folgerungen für die Pflege der Flächen lassen sich aus den Untersuchungsergebnissen ableiten?

Auch in diesem Projekt sind wiederum verschiedene Teildisziplinen der biozönologischen Forschung angesprochen. Ein besonderer Schwerpunkt liegt neben der Zönmorphologie, in der Konnexforschung und besonders im Rahmen der Angewandten Biozönologie.

Wir arbeiten in diesem Gebiet mit drei verschiedenen Methoden, die sich insgesamt gut ergänzen:
1. Die Erfassung der Blütenbesucher-Gilde (*Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera*) in einzelnen Dauerbeobachtungsflächen verschiedener Pflanzengesellschaften.
2. Transekt-Untersuchungen zur Erfassung von Tierarten mit größerer Mobilität (z.B. Hummeln, Schmetterlinge).
3. Untersuchung von Corbicularpollen verschiedener in künstlichen Nestern gehaltenen Hummelarten.

5.3.2 Erfassung der Blütenbesucher-Gilde (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) in einzelnen Dauerbeobachtungsflächen verschiedener Pflanzengesellschaften

Die Untersuchungsflächen, in denen blütenbesuchende Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren und Coleopteren erfaßt werden, haben eine Größe von 14×14 m. Sie liegen in einem *Xerobrometum, Mesobrometum, Molinietum* und einem frischeren und trockeneren *Arrhenatheretum.* (Abb. 9) Neben den verschiedenen Blütenbesuchern wird über die gesamte Vegetationsperiode in den einzelnen Flächen gleichzeitig auch die Blühphänologie aller entomophilen Pflanzenarten in den einzelnen Gesellschaften aufgenommen. Zwar sind die Untersuchungen und die Auswertungen der Ergebnisse noch im Gange, dennoch können wir jetzt schon einige erste Ergebnisse vorlegen.

SCHANOWSKI (1985) hat einen Großteil der im Gebiet erfaßten Schwebfliegen-Fauna bearbeitet und näher analysiert. Hierbei kamen über 4000 Beobachtungen von insgesamt 56 Syrphidenarten zur Auswertung. Sie erfolgte nach unterschiedlichen Gesichtspunkten, z.B.
- nach dem Aufenthalt in der jeweiligen pflanzensoziologisch charakterisierten Untersuchungsfläche, unabhängig von den dort besuchten Blütenpflanzen;
- nach der pflanzensoziologischen Zugehörigkeit der besuchten Pflanzenarten, unabhängig von dem jeweiligen Beobachtungsort.

Die kleinflächige Ausbildung der einzelnen Assoziationen im Untersuchungsgebiet, die Tatsache, daß zahlreiche Syrphidenarten ausgezeichnete Flieger sind – manche Arten zeigen Schmetterlingen vergleichbar ein ausgeprägtes Wanderverhalten (s. z.B. HEYDEMANN 1967 a, b; GATTER 1975; DETHIER et al. 1981; AUBERT et al. 1981 a, b) – und auch ihre häufig lange Flugzeit im Jahr ließen zunächst deutlichere Präferenzen nicht erwarten. Dennoch war es auf der Basis des pflanzensoziologischen Rasters möglich, Unterschiede zu finden:

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Drei Gruppen lassen sich für das Untersuchungsgebiet nach ihrem jeweiligen Stenotopie-Grad abgrenzen (Abb. 10):

1. Im Gebiet „assoziationsspezifische" Arten (z.B. *Neoascia dispar* (Mg.) und *Eumerus tuberculatus* Rondani im *Molinietum);*
2. Arten mit einem Schwerpunkt in einer Assoziation (z.B. *Syritta pipiens* (L.) im *Mesobrometum,* weniger häufig auch im trockenen *Arrhenatheretum*);
3. gleichmäßig auf alle untersuchten Assoziationen verteilte Arten (z.B. *Metasyrphus corollae* (Fabr.)).

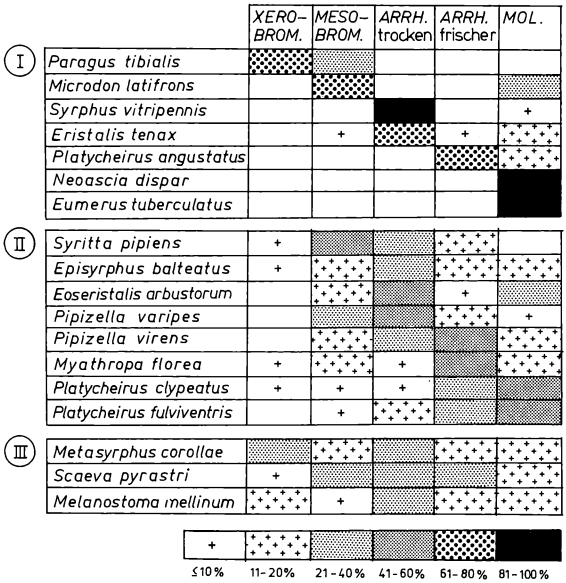

Abb. 10: Einige typische Schwebfliegenarten des Untersuchungsgebietes „Taubergießen" und ihr Stenotopie-Grad in den untersuchten Pflanzengesellschaften (verändert nach SCHANOWSKI 1985):
I = Im Gebiet „assoziationsspezifische" Arten;
II = Arten mit einem Schwerpunkt in einer Assoziation;
III = mehr oder weniger gleichmäßig auf alle untersuchten Assoziationen verteilte Arten.
Die Dauerbeobachtungsflächen sind in Abb. 9 eingetragen; bei dem frischeren *Arrhenatheretum* handelt es sich um die Fläche a1, bei dem trockeneren um a2II.

Bei einigen Syrphidenarten mit recht langer Flugzeit konnte sogar ein Wechsel zwischen zwei Assoziationen im Untersuchungsgebiet festgestellt werden: So besuchte *Eoseristalis arbustorum* (L.) im Juni ausschließlich Molinieten, Mitte August hingegen Arrhenathereten.

Es stellte sich unter anderem die Frage, ob z.B. eine in einem *Mesobrometum* häufig vorkommende Syrphidenart dort tatsächlich nur Blüten von *Festuco-Brometea*-Arten aufsucht. Wenn dies der Fall ist, zieht sie dann in einem *Arrhenatheretum,* wo sie in geringerer Individuenzahl auftritt, auch dort Blüten von *Festuco-Brometea*-Arten denen der *Molinio-Arrhenatheretea* vor?
Syrittta pipiens hat im Gebiet einen Schwerpunkt im *Mesobrometum.* Tritt sie im *Arrhenatheretum* auf, so sucht sie unter den Pflanzenarten hauptsächlich Vertreter der *Festuco-Brometea* auf, um Pollen und Nektar aufzunehmen.

Im folgenden seien an einigen wenigen Beispielen mögliche Gründe solcher Präferenzen genannt. Sie sollen gleichzeitig demonstrieren, daß bestimmte Pflanzengesellschaften als Träger einzelner, z.T. recht spezifischer Requisiten und Strukturen eine Eigenständigkeit besitzen, und sich deshalb auch als Bezugsobjekt gut verwenden lassen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– Anwesenheit bestimmter Nahrungspflanzen: Auch unter den Syrphiden gibt es stenanthe Arten, solche die hinsichtlich ihres Blütenbesuchs gattungs- bzw. familienspezifisch sind. Zwei Beispiele seien angeführt:
Cheilosia albitarsis Mg. besucht fast ausschließlich *Ranunculus*-Blüten. Die Art wurde z.B. in einem *Mesobrometum* (Naturschutzgebiet „Scheibenbuck", Kaiserstuhl) an *Ranunculus bulbosus*, in einem Arrhenatheretum („Taubergießen") an *Ranunculus nemorosus* beobachtet.
Cheilosia illustrata (Harris) bevorzugt vor allem Umbelliferen. Im Untersuchungsgebiet ist sie häufig im verbrachten *Arrhenatheretum* an *Heracleum sphondylium* zu finden, im versaumten *Mesobrometum* (Beobachtungen „Scheibenbuck", Kaiserstuhl), wo sie jedoch seltener auftritt, auch an *Peucedanum cervaria*. KORMANN (1973) nennt als besonders häufig aufgesuchte Art *Aegopodium podagraria*, die einen Schwerpunkt im *Urtico-Aegopodietum* besitzt.
Einige Syrphidenarten besuchen gezielt auch anemophile Pflanzenarten, so z.B. *Plantago lanceolata* und *P. media*, aber auch viele Gräser (STELLEMANN & MEEUSE 1976, LEEREVELD 1982, STELLEMANN 1982, 1984 a, b). Das gehäufte Auftreten während des August von *Platycheirus clypeatus* (Mg.) im *Molinietum* wird durch die späte Blüte von *Molinia caerulea* bedingt, ein wichtiger Pollenlieferant für diese Schwebfliege.

– Konzentration einer bestimmten Blumendichte zum Zeitpunkt des Blühmaximums einer Pflanzengesellschaft: *Eristalis tenax* ist eine recht weit verbreitete Art, die auch ein besonders großes Pflanzenarten-Spektrum nutzen kann. Analog etwa zu Hummeln beschränken sich die Individuen von *Eristalis tenax* häufig auf einzelne Pflanzenarten, deren Blüten sie nach Erfahrung leicht handhaben und möglichst energiesparend und gewinnbringend besammeln können (KUGLER 1950).
Blumenstetigkeit als Sammelstrategie „lohnt" sich nur in Pflanzengesellschaften mit blühdominanten Arten, zumal die Blüten und Blütenstände in hoher Dichte stehen und somit zwischen den einzelnen Nahrungsquellen keine langen Flugstrecken liegen. Besonders an Extremstandorten, wie z.B. in Salzrasen an der Küste, wo die Windverhältnisse einen Blütenbesuch besonders erschweren können, ist eine hohe Pflanzendichte für die Insekten vorteilhaft (SCHWABE & KRATOCHWIL 1984).
Das jahreszeitliche Hauptauftreten von *Eristalis tenax* im Untersuchungsgebiet fällt mit dem Blühmaximum des trockeneren *Arrhenatheretum* Mitte August zusammen, wo von dieser Art besonders häufig *Daucus carota* und *Picris hieracioides* aufgesucht werden. In den anderen Pflanzengesellschaften ist zur selben Zeit die Blumendichte verhältnismäßig gering.

– Vorherrschen einer bestimmten Blumenfarbe: Am Beispiel der eben erwähnten *Eristalis tenax* konnten KUGLER (1950) und KAY (1975) eine spontane Bevorzugung von Gelb nachweisen. Sehr häufig läßt sich bei dieser Art ein Besuch aufeinanderfolgender Blüten verschiedener Pflanzenarten, aber gleicher Farbe beobachten. Dies hängt u.a. auch mit dem blumensteten („farbsteten") Verhalten von *Eristalis tenax* zusammen. Neben gelben Blumen (z.B. die Körbchen von *Picris hieracioides*) werden im Untersuchungsgebiet jedoch auch häufig weiße (z.B. die Dolden von *Daucus carota*), selten auch blaue (z.B. die Köpfchen von *Scabiosa columbaria*) besucht; das große Lernvermögen dieser Art gestattet dennoch ein flexibleres Verhalten. Da sich einzelne Pflanzengesellschaften im Blühaspekt sehr deutlich voneinander unterscheiden, aber auch innerhalb des Jahresverlaufs verschiedenfarbige Blumenwellen aufeinanderfolgen können (KRATOCHWIL 1984), ist es gut möglich, daß gerade für die doch recht große Strecken zurückliegenden Syrphidenarten, wie etwa die wandernden Arten, solche Farbaspekte eine besondere Bedeutung haben. Auch *Eristalis tenax* führt solche Wanderungen durch (GATTER 1975).

– Vorhandensein bestimmter Blumentypen: Die einzelnen Syrphidenarten unterscheiden sich z.T. beträchtlich in der Körpergröße, im Bau und dabei besonders in der Länge ihrer Mundwerkzeuge, aber auch in der Art und Weise, wie sie eine Blüte anfliegen und Nektar und Pollen aufnehmen (GILBERT 1981, SCHUHMACHER & HOFFMANN 1982). So ist es umso verständlicher, daß es bestimmte bevorzugte Blumentypen gibt, die besonders gut „aus-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

beutbar" sind. In der Regel spielen drei Blumentypen eine besondere Rolle: radiärsymmetrische Einzelblüten, Infloreszenzen des Scheiben (Dolden-) und des Körbchens-Typs.

Die einzelnen Pflanzengesellschaften unterscheiden sich in ihrer qualitativen und quantitativen Zusammensetzung. Radiäre Einzelblumen sind in allen Gesellschaften vorhanden; besonders häufig kommen sie im *Xerobrometum* vor. Körbchen-Blumen dominieren im *Mesobrometum* und besonders im *Molinietum* und *Arrhenatheretum*. Scheiben-Blumen sind im *Xerobrometum* und im *Arrhenatheretum* vorhanden, im *Mesobrometum* und besonders im *Molinietum* treten sie stark zurück.
So war *Metasyrphus corollae* vorwiegend Besucher radiärsymmetrischer Blüten; die Art hatte auch keinen Schwerpunkt in einer der einzelnen Gesellschaften. *Myathropa florea* (L.) hingegen bevorzugte Scheiben-Blumen und hatte ihren Schwerpunkt im *Arrhenatheretum*, hier jedoch, obwohl sich die beiden Ausbildungen trockeneres/frischeres *Arrhenatheretum* hinsichtlich der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung nach Blumentypen nicht unterschieden, nur in der frischeren (s.u.).
Eristalis tenax, eine Art mit sehr langen Mundwerkzeugen (GILBERT 1980), bevorzugte Blumen des Körbchen-Typs; am häufigsten war die Art im *Arrhenatheretum* und in geringerer Anzahl im *Molinietum* zu finden.

– Mikroklima: Das *Xerobrometum* wurde von allen untersuchten Flächen von Syrphiden am wenigsten aufgesucht. Dies hat sicher u.a. auch mikroklimatische Gründe. Gerade an besonders heißen Tagen nimmt im Tagesverlauf mit steigender Temperatur und abnehmender Luftfeuchte die Flugaktivität der Syrphiden deutlich ab. Dabei sind jedoch die Unterschiede innerhalb der einzelnen Gesellschaften dieses doch recht kleinflächigen Vegetationsmosaiks recht groß. Während im Hochsommer an den heißesten Tagen im *Xerobrometum* zwischen 12 und 18 Uhr ein Syrphiden-Flug völlig ausbleiben kann, nimmt in einem direkt benachbarten *Molinietum* die Flugaktivität in der selben Zeitspanne nur um 2/3 des morgens um 8 Uhr erreichten maximalen Auftretens ab.

– Larvalhabitat und Bedeutung der Kontaktvegetation: Das lokale Vorkommen bestimmter Syrphidenarten ist häufig gekoppelt mit der Anwesenheit eines zusagenden Larvalhabitats. Zwar müssen Larval- und Adulthabitat nicht deckungsgleich sein, häufig fallen sie dennoch zusammen oder liegen in unmittelbarer Nachbarschaft. MAIER & WALDBAUER (1979) konnten auch tageszeitliche Habitatwechsel bestimmter Syrphidenarten zwischen einem Nahrungsautotop (Offenland-Standort) und einem Larvalautotop (Waldstandort) feststellen.
So unterscheidet sich auch die Zusammensetzung der Syrphiden-Gemeinschaft in einem Lebensraum je nach der Ernährungsweise der Larven, sei es, daß diese saprophag, als aquatische Detritusfresser, in feuchtem sich zersetzenden Pflanzenmaterial, an trockeneren Standorten in Bienen-, Wespen- oder Ameisennestern leben, sei es, daß sie phyto- oder aphidophag sind.
Das gehäufte Vorkommen z.B. von *Myathropa florea* im Untersuchungsgebiet im frischeren *Arrhenatheretum* ist neben dem Vorkommen bestimmter Blumentypen sicher auch auf die Anwesenheit eines sehr nahe gelegenen wasserführenden Altrheinarmes zurückzuführen, der als Larvalhabitat eine große Bedeutung haben dürfte. Die Larven von *Myathropa florea* sind aquatische Detritusfresser.

Es ist zu betonen, daß solche Ergebnisse im wesentlichen zunächst nur Schlüsse für die lokalen Verhältnisse zulassen. Umfassende Kenntnisse über das Verhalten der Tiere an möglichst vielen anderen Stellen ihres Verbreitungsgebietes können erst generalisierende Aussagen möglich machen. Bei vielen Syrphiden ist eine größere ökologische Plastizität im Blütenbesuchsverhalten die Regel. Anders verhalten sich die meisten solitären apoiden Hymenopteren, die Pollen für die Larvalbrut sammeln. Hier gibt es eine Fülle von stenanthen Blütenbesuchern, um so enger ist auch die Bindung an einzelne Pflanzenarten, Gesellschaften oder deren Komplexe (KRATOCHWIL 1984). Wir sind deshalb besonders auf die Ergebnisse bei der Auswertung gerade dieser anthophilen Insektengruppe gespannt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

5.3.3 Transekt-Untersuchungen zur Erfassung von Tierarten mit größerer Mobilität (Hummeln, Schmetterlinge)

Mit dieser zweiten in den Rasengesellschaften des Taubergießengebietes durchgeführten Methode sollen vorwiegend solche Tiergruppen näher untersucht werden, die vor allem größere Ortswechsel durchführen und aufgrund dieser größeren Mobilität mit der zuvor genannten Methode nicht oder nur schlecht erfaßt werden können. Dies gilt für Schmetterlinge und Hummeln.

Bei der sog. Transekt-Methode werden in einem vorher pflanzensoziologisch genau kartierten Gebiet durch verschiedene homogene Teilflächen Strecken gelegt (Abb. 9), die in regel-

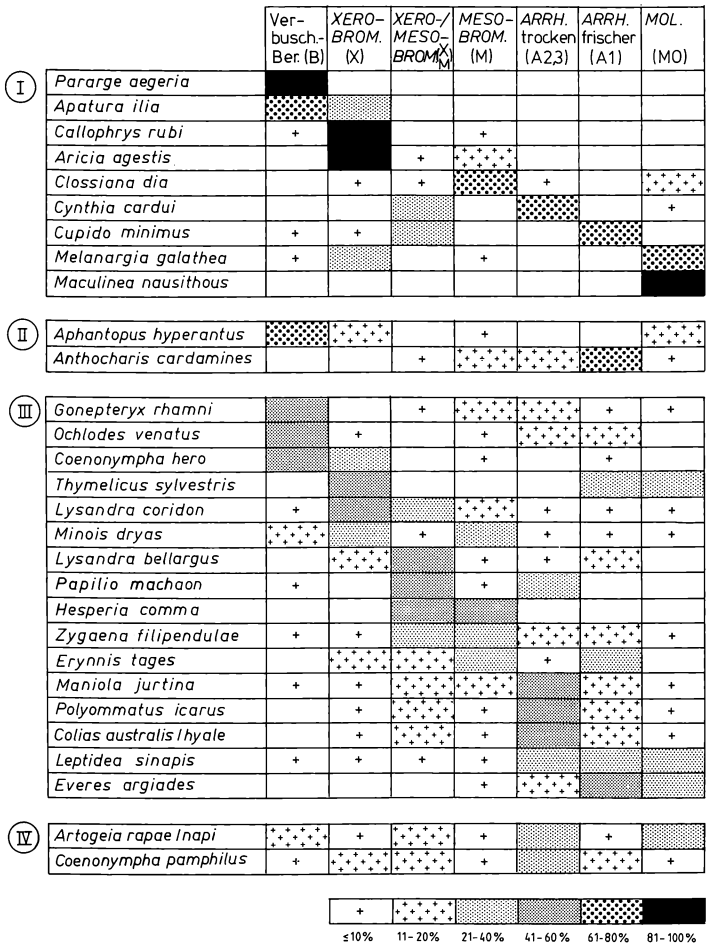

Abb. 11: Einige typische Tagfalter des Untersuchungsgebietes „Taubergießen" und ihr Stenotopie-Grad (verändert nach STEFFNY, KRATOCHWIL & WOLF 1984):
I = Im Gebiet „assoziationsspezifische" Arten;
II = Arten mit einem deutlichen Schwerpunkt in einer Assoziation;
III = Arten mit Schwerpunktvorkommen in einer bzw. zwei Assoziationen;
IV = mehr oder weniger gleichmäßig auf alle untersuchten Assoziationen verteilte Arten.
Die einzelnen Transektstrecken (B, X/M, M, A1, A2, 3, Mo) sind in Abb. 9 gekennzeichnet.
Herrn Dipl.-Biol. H. STEFFNY, Freiburg, sei für die Überlassung der genauen Beobachtungszahlen herzlich gedankt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

mäßigen Abständen durchschritten werden und wo alle in einem gut überschaubaren Ausschnitt angetroffenen Falter und Hummeln erfaßt werden können (STEFFNY 1982; STEFFNY, KRATOCHWIL & WOLF 1984). Voraussetzung ist, daß man die Schmetterlingsarten und Hummeln bereits im Gelände direkt ansprechen kann; dies ist jedoch von einigen Ausnahmen abgesehen keine allzu große Schwierigkeit. Neben dem Vorkommen werden auch Angaben zum Verhalten wie Flug, Ruhen, Sonnen, Kopulation, Blütenbesuch, Witterung u.a. in einem speziellen Erhebungsbogen erfaßt.

Auch hier konnten sowohl für bestimmte Schmetterlings- als auch Hummelarten deutliche Habitatpräferenzen in einzelnen Pflanzengesellschaften festgestellt werden. Für die Lepidopteren lassen sich nach ihrem jeweiligen Stenotopie-Grad vier Gruppen unterscheiden (Abb. 11):

1. Im Gebiet „assoziationsspezifische" Arten (z.B. *Callophrys rubi* L. im *Xerobrometum, Maculinea nausithous* Brgstr. im *Molinietum*);
2. Arten mit einem deutlichen Schwerpunkt in einer Assoziation (z.B. *Anthocharis cardamines* L. im frischeren *Arrhenatheretum);*
3. Arten mit Schwerpunktvorkommen in ein bzw. zwei Assoziationen (z.B. *Thymelicus sylvestris* Poda und *Lysandra bellargus* Rott.);
4. Arten, die mehr oder weniger gleichmäßig auf alle untersuchten Assoziationen verteilt sind (z.B. *Coenonympha pamphilus* L.).

Für das z.T. recht spezifische Auftreten einzelner Arten können wiederum viele Gründe verantwortlich sein: Häufig hängt die Bevorzugung einzelner Nektarpflanzen – analog den Verhältnissen bei den Syrphiden – mit bestimmten Blumentypen und -farben zusammen. So sind die Zygaenen vorzugsweise auf Blumen des Körbchen-Typs zu finden. Zu 97% waren diese Widderchen an blau-rotvioletten Blüten anzutreffen. Der Hauhechelbläuling (*Polyommatus icarus* Rott.) besuchte dagegen zu 78% gelbe Blüten (vor allem *Lotus corniculatus*).

Bei vielen Schmetterlingen spielt der tageszeitliche Ortswechsel, bedingt durch Nahrungssuche, Wahl von Rendezvous-Plätzen, Aufsuchen bestimmter Orte unterschiedlicher Temperatur, eine große Rolle. Zwei Beispiele mögen solche Zusammenhänge näher erläutern:

1. Der Blauäugige Waldportier (*Minois dryas* Scop.) nutzt im Untersuchungsgebiet als Nektarquellen vorwiegend die beiden *Centaurea*-Arten *C. jacea* und *C. scabiosa* und *Scabiosa columbaria* im *Mesobrometum* und *Arrhenatheretum.* Auch im *Xerobrometum* war die Art recht häufig anzutreffen. Der Falter mied größerflächige Offenlandbereiche und blieb meist in der Nähe von Gehölzen. Erreichten die tageszeitlichen Temperaturen annähernd die 30°C Grenze, so reagierten die Tiere mit „Sonnenflucht" und suchten schattenspendende Gehölzbereiche auf. Das *Molinietum* hat dagegen für die Larvalstadien eine besondere Bedeutung; hier leben die Raupen an *Molinia caerulea,* ihrer Hauptfutterpflanze.
Der Lebensraum von *Minois dryas* im Untersuchungsgebiet ist somit ein Vegetationskomplex: *Xerobrometum, Mesobrometum, Arrhenatheretum, Molinietum* mit Gehölzen, Gehölzgruppen und Waldrändern.

2. Der Verbreitungsschwerpunkt des Silbergrünen Bläulings (*Lysandra coridon* Poda) liegt im Gebiet in den Halb- bis Volltrockenrasen. Sie bieten Larval-Futterpflanzen, Nektarpflanzen, Paarungsorte, Schlafplätze u.a. Eine bereits im Juni durchgeführte Mahd in den Mesobrometen hatte zur Folge, daß zwar zur Flugzeit von *Lysandra coridon* im August diese Flächen wieder ausreichend Nektarpflanzen anboten (welche auch reichlich genutzt wurden), eine wichtige „Struktur" jedoch in den Mesobrometen vernichtet war: Die Falter bevorzugen als Schlafplätze im Gebiet die Halme von *Bromus erectus,* an denen sie sich in einer bestimmten Vegetationshöhe in charakteristischer Kopfabwärts-Stellung festhalten (STEFFNY, KRATOCHWIL & WOLF 1984). Da solche Strukturen nur in den benachbarten ungemähten, zur Flugzeit der Falter jedoch blütenarmen Volltrockenrasen vorhanden waren, mußten tageszeitliche Wanderungen zwischen dem „Nahrungsautotop *Mesobrometum*" und dem „Übernachtungsautotop *Xerobrometum*" stattfinden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Auch die Transektuntersuchungen an Hummeln ergaben, daß trotz großer Flugleistung, Mobilität und auch ihrer Fähigkeit, so gut wie alle entomophilen Pflanzenarten nutzen zu können, dennoch deutliche Präferenzen für bestimmte Gesellschaften im Vegetationsmosaik zu erkennen sind (WOLF 1983). Dabei ist der jahreszeitliche Ortswechsel – bedingt durch das unterschiedlich gestaffelte Blumenangebot der einzelnen Pflanzengesellschaften oder auch durch den Einfluß der Mahd – besonders auffällig. Es werden dabei solche Pflanzengesellschaften oder deren Untergesellschaften bevorzugt aufgesucht, in denen der Blühaspekt gerade von einer dominanten Pflanzenart beherrscht wird, welche die Hummeln nutzen können. In diesen ist dann auch die Anzahl sowohl verschiedener Hummelarten, als auch pollen- und nektarsammelnder Arbeiterinnen besonders groß.

Nun können in einer Pflanzengesellschaft oder auch deren Untergesellschaft nicht beliebig viele Pflanzenarten in hoher Blumendichte nebeneinander blühen; zumeist ist es nur eine Art, die den Blühaspekt als „Blumenwelle" bestimmt. Sehr häufig handelt es sich in einer Pflanzengesellschaft oder Untergesellschaft zumeist auch nur um wenige Arten, die eine besonders hohe Blumendichte erreichen. Eine Verteilung der Floreszenzhäufigkeiten der einzelnen Arten nach PRESTON (1949) dokumentiert auch hier, daß ein bestimmter, von einer Phytozönose besiedelter Lebensraum das Vorkommen nur einer sehr geringen Zahl blühdominanter Arten auch über den gesamten Jahresverlauf lizenziert (KRATOCHWIL 1984).

Nach den Transekt-Untersuchungen im Gesellschaftsmosaik der Rasengesellschaften sind im Mai besonders die Trockenrasen mit der aspektbestimmenden *Anthyllis vulneraria* hervorzuheben, wenn sich auch hier noch nicht allzu viele Hummeln aufhalten. Die mit einer anderen Methode (Analyse des Corbicularpollens) gewonnenen Ergebnisse (s. Kap. 5.2.3) werden zeigen, daß zu diesem Zeitpunkt die frischeren Saumgesellschaften und die Mantelgesellschaften eine große Rolle spielen. Im Juni gewinnen langsam die Arrhenathereten mit ihren zahlreichen blühenden Fabaceen-Arten eine Bedeutung, Mitte Juni werden viele von ihnen gemäht. In

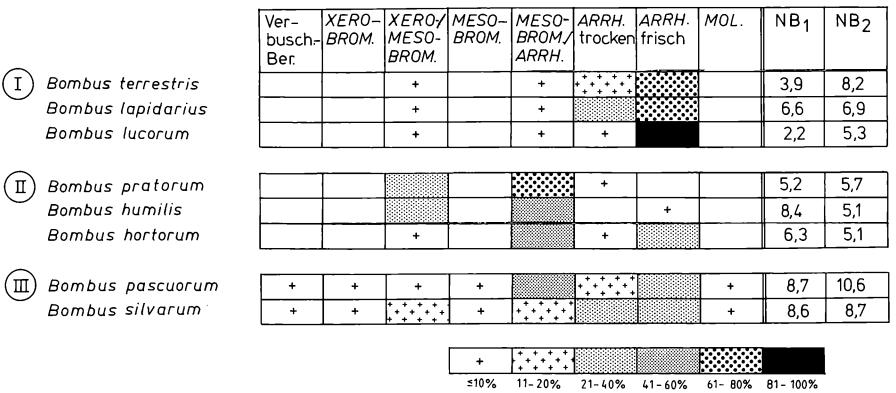

Abb. 12: Typische Hummelarten des Untersuchungsgebietes „Taubergießen" und ihr Stenotopie-Grad (verändert nach STEFFNY, KRATOCHWIL & WOLF 1984):
I = Arten mit einem deutlichen Schwerpunkt in einer Assoziation;
II = Arten mit einem Schwerpunktvorkommen in einem kleinräumigen Gesellschaftsmosaik;
III = Arten, die mehr oder weniger gleichmäßig auf alle untersuchten Flächen verteilt sind.
Es handelt sich um dieselben Transektstrecken wie in Abb. 9; hinzu kamen noch zwei weitere, die außerhalb des in Abb. 9 charakterisierten Untersuchungsgebietes liegen: eine durch ein ruderalisiertes *Mesobrometum* und *Arrhenatheretum* am Hochwasserdamm und eine weitere durch ein frischeres *Arrhenatheretum* nördlich des Untersuchungsgebietes (s. STEFFNY, KRATOCHWIL & WOLF 1984).
NB1 = Nahrungs-Nischenbreite der Hummeln aus dem Naturschutzgebiet „Taubergießen";
NB2 = Nahrungs-Nischenbreite der Hummeln aus dem Naturschutzgebiet „Scheibenbuck"/Kaiserstuhl.
(Nähere Angaben zur Berechnung des Nischenbreiten-Wertes im Text).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Arrhenathereten mit mehr oder weniger regelmäßig späteren Mahdterminen reichert sich *Vicia cracca* als besonders wichtiger Pollenlieferant an und wird besonders im Juli zu einer der am häufigsten besuchten Arten. Aber auch in den früh gemähten Arrhenathereten sind inzwischen wieder eine Anzahl blühender Pflanzenarten vorhanden, und so konzentrieren sich besonders viele Hummeln an *Trifolium pratense* und *Lathyrus pratensis.*
Ein ähnlicher Nahrungswechsel von früher im Jahr blühenden *Festuco-Brometea*-Arten zu später im Jahr blühenden Arten der *Molinio-Arrhenatheretea* bzw. *Trifolio-Geranietea* konnte auch im Kaiserstuhl (Naturschutzgebiet „Scheibenbuck") beobachtet werden.

Daß es sich im Falle der Untersuchungen im Naturschutzgebiet „Taubergießen" nicht nur um lokale Besonderheiten handelt, mag folgender Vergleich zeigen: In einem größeren Untersuchungsgebiet in Südfinnland (Puumala, South Sava) fand TERÄS (1976) heraus, daß zu Beginn des Juli *Lathyrus pratensis,* über den gesamten Juli *Vicia cracca* und im August *Trifolium pratense* die wichtigsten von Hummeln besammelten Pflanzenarten waren. Obwohl im dortigen Gebiet simultan etwa 35 bis 40 andere Pflanzenarten blühten, waren allein über die Hälfte aller Hummelbesuche solche an *Vicia cracca.*

Analog zu den Syrphiden und Lepidopteren lassen sich auch bei den verschiedenen Hummelarten je nach Stenotopie-Grad im Gebiet unterschiedliche Gruppen voneinander abgrenzen (Abb. 12):

1. Arten mit einem deutlichen Schwerpunkt (*B. terrestris* (L.), *B. lapidarius* (L.) und *B. lucorum* (L.) im frischeren *Arrhenatheretum);*
2. Arten mit einem Schwerpunktvorkommen in einem kleinräumigen Gesellschaftsmosaik (*B. pratorum* L., *B. humilis* Ill., *B. hortorum* L.);
3. Arten, die sich mehr oder weniger gleichmäßig auf alle untersuchten Flächen verteilen (*B. pascuorum* (Scop.), B. silvarum (L.)).

Diese Unterschiede zeigen sich auch in der Breite des genutzten Nahrungspflanzen-Spektrums. In Abb. 12 ist die jeweilige Nahrungs-Nischenbreite[7] für die einzelnen Arten angegeben. *Bombus pascuorum* und *B. silvarum* besitzen die größte Nahrungs-Nischenbreite, beide sind zugleich im Gebiet eurytop (Gruppe 3, Abb. 12). Die kleinsten Werte verzeichnen *B. lucorum* und *B. terrestris,* die innerhalb der Rasengesellschaften ihren Schwerpunkt in den frischeren Arrhenathereten haben (Gruppe 1, Abb. 12). Auch *B. lapidarius* besitzt einen Nischenbreiten-Wert unter 7.
In der Gruppe 2 unterscheiden sich die beiden Arten *B. humilis* und *B. pratorum* deutlich in ihrem Wert; dies hat phänologische Gründe. In den Mesobrometen hat die früher im Jahr fliegende Art *B. pratorum* Gelegenheit, den Blühaspekt von *Anthyllis vulneraria* zu nutzen, *B. humilis* hingegen erscheint in höherer Individuenzahl erst Mitte Juni bis Anfang Juli, wo *Anthyllis* nicht mehr blüht. Da während des jahreszeitlichen Auftretens von *B. humilis* keine andere Pflanzenart im kleinflächigen Vegetationskomplex *Xerobrometum/Mesobrometum* in so hoher Blumendichte vorkommt und in großflächigen Mesobrometen des Untersuchungsgebietes auch ab Juni keine blühdominanten Arten mehr auftreten, muß sie mehrere verschiedene Pflanzenarten, die in Blüte sind, aufsuchen.

[7] Die Berechnung der Nahrungs-Nischenbreite folgt der Formel von COLWELL & FUTUYMA (1971):

$$NB_i = \frac{Y_i^2}{\sum_j N_{ij}^2}$$

Y_i = Gesamtanzahl der Blütenbesuche der Art i, die beobachtet wurden
N_{ij} = Anzahl der Blütenbesuche der Art i in der Ressourcenklasse j

Der errechnete Wert wird um so kleiner, je weniger Pflanzenarten eine Insektenart in um so höherem Maße nutzt; er erhöht sich mit steigender Anzahl der genutzten Ressourcen und mit zunehmender Gleichverteilung der Blütenbesuchs-Zahlen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Warum *B. humilis* nicht in die Arrhenathereten überwechselt, kann nicht eindeutig beantwortet werden. Im Gegensatz zu allen anderen im Gebiet vorkommenden Hummelarten ist die hinsichtlich der Körpergröße sehr kleine Art am besten an thermophile Standorte angepaßt. So wird sie auch im allgemeinen als euryök-eremophil eingestuft (s. z.B. WESTRICH 1980) und war auch in den Kaiserstühlen Halbtrockenrasen nicht selten. Aber auch Konkurrenzunterlegenheit gegenüber den anderen Hummelarten, die in den Arrhenathereten vorkommen, könnte eine mögliche Ursache sein.

Es stellt sich nun die Frage, in wie weit solche Ergebnisse repräsentativ sind. Ein Vergleich mit den Nischenbreiten-Werten, welche aus dem Naturschutzgebiet „Scheibenbuck" Kaiserstuhl stammen, zeigt bei vielen Arten eine gute Übereinstimmung (z.B. *B. hortorum, B. pratorum, B. lapidarius, B. silvarum*). Insgesamt liegen die Werte für die Untersuchungsfläche im Kaiserstuhl höher. Größere Unterschiede sind bei *B. terrestris* zu verzeichnen, aber auch der Nischenbreiten-Wert von *B. lucorum* ist höher. Dieser Unterschied liegt u.a. darin begründet, daß im Untersuchungsgebiet im Kaiserstuhl vorwiegend Mesobrometen den Hummeln zum Pollen- und Nektarsammeln im Sommer zur Verfügung stehen. Dabei weisen ab Juni nur noch versaumte Mesobrometen blühdominante Pflanzenarten auf (*Coronilla varia, Origanum vulgare*). Im Vergleich dazu sind die großflächigen Arrhenathereten im Untersuchungsgebiet „Taubergießen" im Hochsommer für Hummelarten durch das Auftreten blühdominanter Pflanzenarten viel Nahrungsquellen-reicher. Hier können z.B. *B. lucorum* und *B. terrestris* viel blumensteter sammeln als in den Kaiserstühler Mesobrometen, was sich dann auch in dem Nischenbreiten-Wert niederschlägt.

In diesem Zusammenhang sei auch auf eine arealgeographische Koinzidenz hingewiesen: die untersuchten vorwiegend nord-/mitteleuropäisch-eurosibirisch verbreiteten Hummelarten besuchen besonders häufig die eurasiatisch-subozeanisch verbreiteten *Molinio-Arrhenatheretea-Arten*. Zahlreiche Vertreter dieser Klasse zeichnen sich durch eine hohe, oft zeitlich gestaffelte Blumendichte aus.

Je nach Stenotopie-Grad und nach der durchschnittlichen Größe des von den Hummelarten genutzten Pflanzenarten-Spektrums (Nahrungs-Nischenbreite) reagieren die einzelnen Arten auch sehr unterschiedlich auf die sich jahreszeitlich ändernden Dominanzstrukturen im Blütenangebot einer Gesellschaft. Dieser Wechsel in der Blütendichte kann biogen (natürliche Abfolge bestimmter Blühaspekte unterschiedlicher Floreszenzdominanz) aber auch anthropogen (durch Mahd) bedingt sein.
Die Arten der Gruppe 1 (Abb. 12) zeigen bei einer Mahd der Arrhenathereten eine viel geringere Flexibilität als die der Gruppe 3. So hatte die Erdhummel *Bombus terrestris* auch nach der Mahd zahlreicher Arrhenathereten immer noch einen Schwerpunkt in noch ungemähten Arrhenathereten, wo besonders *Vicia cracca* blühdominant vorkam. Ein Wechsel auf andere Gesellschaften – zumindest innerhalb des untersuchten Vegetationskomplexes – konnte nicht festgestellt werden. Recht ähnlich verhielt sich auch *Bombus lucorum*.
B. pascuorum und *B. silvarum* hingegen nutzten schnell auch die Blüten anderer Pflanzengesellschaften; ihre Sammelstrategie ist nicht auf das Vorhandensein möglichst blühdominanter Pflanzenarten ausgerichtet, die blumenstet besucht werden; gleiches gilt z.B. auch für *B. hortorum*.

Diese unterschiedliche Flexibilität der einzelnen Hummelarten ist auch sehr deutlich am Beispiel der sich jahreszeitlich ändernden Werte der Nahrungs-Nischenbreiten zu erkennen (Tab. 1): Während sich die Werte von *B. terrestris* und *B. lucorum* im Juni, als in Teilbereichen des Untersuchungsgebietes einzelne Arrhenathereten gemäht wurden, nur geringfügig erhöhten, stiegen die Werte von *B. pascuorum, B. silvarum* und *B. hortorum* stark an. Die geringen Werte im Juli sind auf das Vorkommen blühdominanter Pflanzenarten zurückzuführen, die hohen Werte im August beruhen auf einer zweiten Mahd, die zu diesem Zeitpunkt in einzelnen Arrhenathereten erfolgt war.

Diese Ergebnisse zeigen sehr deutlich, daß die temporäre Bevorzugung einzelner Pflanzengesellschaften durch bestimmte Hummelarten wesentlich durch deren Sammelstrategie und durch die Dominanzstruktur des Blütenangebotes der einzelnen Gesellschaften bestimmt wird. Die hier angeführten Beispiele dokumentieren auch, daß im Rahmen von solchen Tran-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 1: Monatliche Nahrungs-Nischenbreiten der dominanten Hummelarten des Untersuchungsgebietes „Taubergießen" für 1984 (nach WOLF 1984).

	Mai	Juni	Juli	August
Bombus terrestris	1,0	3,2	3,4	5,5
Bombus lapidarius	1,4	2,3	3,8	6,3
Bombus lucorum	1,8	2,0	2,0	–
Bombus hortorum	2,4	6,2	2,2	2,0
Bombus silvarum	3,1	5,3	2,7	7,2
Bombus pascuorum	3,5	6,9	4,5	7,8

sekt-Untersuchungen tages- bzw. jahreszeitlich unterschiedliche Präferenzen einzelner Arten festgestellt werden können. Eine besondere Ergänzung finden sie in der nachfolgend beschriebenen Analyse des von Hummel-Arbeiterinnen eingetragenen Corbicularpollens.
Ein Erkennen der Bedeutung bestimmter Bereiche eines Vegetationsmosaiks ist jedoch nur auf der Basis einer präzisen pflanzensoziologischen Kartierung möglich. Genaue Untersuchungen durch individuelle Markierung von Individuen bestimmter Arten können zu einer weiteren Präzisierung bei der Charakterisierung der Lebensraumnutzung gerade solcher mobiler Tierarten wie z.B. Hummeln und Schmetterlingen führen. Für die tages- und jahreszeitlichen Ortswechsler unter den Tierarten wird die Sigmasoziologie in Zukunft in vermehrtem Maße Beachtung finden müssen.

5.3.4 Untersuchung von Corbicularpollen verschiedener in künstlichen Nestern gehaltener Hummelarten

Eine dritte sehr genaue Methode, um den Lebensraum und die Nahrungsressourcen von Hummelarten bestimmen zu können, wird durch die Analyse von gesammelten Pollen dieser Tiere erreicht. 1980 kam diese Methode im Kaiserstuhl in Halbtrockenrasen des Naturschutzgebietes „Scheibenbuck" zur Anwendung (STRIE 1980). Hummeln wurden mit dem Netz gefangen, betäubt, der gesammelte Pollen abgenommen, dieser anhand eines speziell angelegten Pollenherbars identifiziert und, soweit wie möglich, die Pflanzengesellschaften, die die jeweilige Arbeiterin besucht haben könnte, rekonstruiert.

Schon bereits bei dieser Untersuchung wurde deutlich, daß verschiedene Hummelarten – je nach Jahreszeit – diejenigen Pflanzengesellschaften bevorzugt aufsuchen, in denen gerade bestimmte dominante Pflanzenarten ihr Blühmaximum erreichen, so z.B. die versaumten Halbtrockenrasen im Juli mit *Coronilla varia.* Eine Bestätigung erhalten diese Ergebnisse auch in den oben erwähnten Transekt-Untersuchungen. Weiter konnte STRIE (l.c.) nachweisen, daß sich die Individuen einer Art auch zum gleichen Zeitpunkt nicht unbedingt einheitlich verhalten.

Seit 1985 halten wir im Naturschutzgebiet „Taubergießen" einige Hummelvölker, darunter drei verschiedene Arten (*Bombus terrestris, B. lucorum, B. lapidarius*) in künstlichen Nestern. Die einzelnen Arbeiterinnen der unterschiedlichen Völker sind individuell markiert; die eingetragene Pollentracht wird anhand eines Vergleichsherbars analysiert und die verschiedenen Pollentypen werden mittels einer Hämocytometer-Kammer quantitativ bestimmt. So können neben inter- auch intraspezifische Unterschiede überprüft werden, wobei bei letzteren auch mögliche Differenzen zwischen Völkern oder innerhalb eines Volkes nachweisbar sind.
In zwei Jahren wurden von A. KOHL, der im Rahmen einer Dissertation das Pollensammelverhalten der drei oben genannten Hummelarten unter Berücksichtigung der Pflanzengesellschaften des Gebietes analysiert, bereits annähernd 10.000 Pollenproben aufgearbeitet. Ziel dieser Untersuchungen ist es, das art- und individuenspezifische Sammelverhalten im tages- und jahreszeitlichen Verlauf auf der Basis eines pflanzensoziologischen Rasters zu studieren. Ein Versuch, die sog. „optimale Sammelstrategie" (PYKE 1978, PYKE et al. 1977) auf der Ebene von Pflanzengesellschaften und Gesellschaftskomplexen zu untersuchen, wird hierbei erstmals in Angriff genommen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Eine Voruntersuchung mit zwei Hummelvölkern von *Bombus terrestris* und die Analyse des während der Monate Mai bis August eingetragenen Pollens erbrachte bereits erste Ergebnisse (NEUMANN 1985). Insgesamt kamen hierbei über 600 Pollenproben zur Auswertung, die von insgesamt 113 Arbeiterinnen eingetragen wurden. Eine Analyse des Pollens bis zur Art war in dieser Untersuchung zu 60% möglich, eine Zuordnung zu einer oder wenigen Gattung(en) in den übrigen Fällen. Eine sichere Determination des Pollens bis zur Art ist heute nach über 2-jähriger Praxis zu fast 80% möglich geworden.

Bombus terrestris sammelt im Gebiet sehr blumenstet, wie die Häufigkeitsverteilung der Pollentypen auf die entnommenen Proben dokumentiert (Abb. 13). Dies bestätigen auch die Ergebnisse der Transekt-Untersuchungen, wonach für *B. terrestris* eine sehr geringe Nahrungs-Nischenbreite nachgewiesen wurde. In dem gesamten Untersuchungszeitraum sammelte diese Art insgesamt an 41 Pflanzenarten Pollen. Das entspricht etwa der Hälfte aller entomophilen Pflanzenarten des untersuchten Vegetationsmosaiks. Allein 83% der eingetragenen Pollenmenge stammten dabei von 5 Pflanzenarten: den beiden *Convolvuletalia*-Ordnungscharakterarten *Impatiens glandulifera* und *Symphytum officinale*, den beiden *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten *Lotus corniculatus* und *Trifolium repens*[8], und der im trockeneren *Arrhenatheretum* und besonders im *Mesobrometum* höhere Blütendichte erreichenden *Plantago media*.

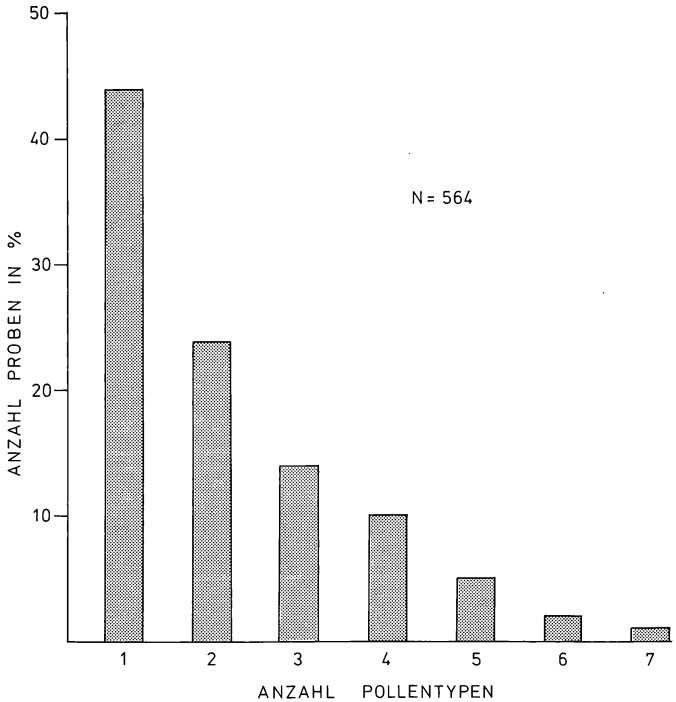

Abb. 13: Häufigkeitsverteilung der Anzahl verschiedener Pollentypen auf die untersuchten Corbicularpollen-Proben in % (nach NEUMANN 1985).

[8] Bei dem Pollen vom *Trifolium*-Typ handelt es sich im wesentlichen um solchen von *Trifolium repens*, der jedoch u.a. von *Trifolium montanum* -, aber auch von *Ononis spinosa* - und *O. repens*-Pollen schwer zu unterscheiden ist. Gut erkennbar hingegen ist der Pollen von *Trifolium pratense*. Herrn Dipl.-Biol. KOHL sei für diese Hinweise herzlich gedankt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Bedeutung dieser einzelnen Arten wechselt im Jahresverlauf in charakteristischer Weise (Abb. 14): Im Mai war mit über 80% des eingetragenen Pollen bei dem untersuchten *Bombus terrestris*-Volk *Symphytum officinale*, das besonders häufig in den frischen Säumen des Untersuchungsgebietes auftritt, die wichtigste besammelte Art. Die Stichproben waren in diesem Monat jedoch noch sehr gering. Nach Untersuchungen von A. KOHL kommt eine zumindest genauso große Bedeutung einigen Straucharten zu (z.B. *Cornus sanguinea*, *Lonicera xylosteum*), Ende Mai auch *Rhinanthus alectorolophus* mit einem Schwerpunkt in den Arrhenathereten.

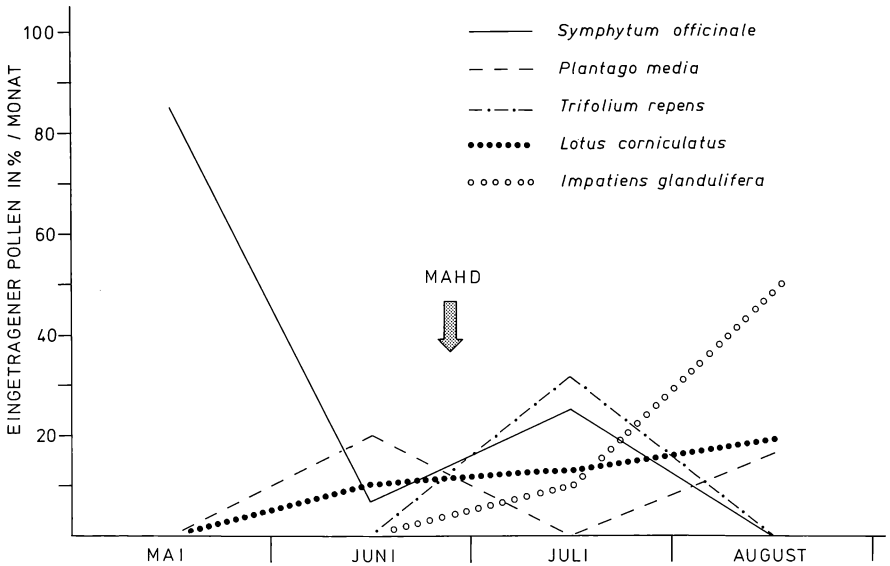

Abb. 14: In den Monaten Mai bis August 1985 eingetragene monatliche Pollenmengen der fünf wichtigsten Sammelpflanzen der *Bombus terrestris*-Arbeiterinnen in % (nach NEUMANN 1985).

Der Juni ist in zweierlei Hinsicht für das Hummelvolk ein recht ungünstiger, da vom Pollenpflanzen-Angebot unvorhersagbarer Monat. Zum einen sind gerade in diesem Monat zwar recht viele Pflanzenarten in den Rasengesellschaften in Blüte, ihre Blütendichte ist aber recht gering. Unter quantitativen Gesichtspunkten kommt es im Juni zu einer sog. „phänologischen Lücke" (KRATOCHWIL 1984, WOLF 1983, NEUMANN 1985), eine Erscheinung, die – wohl wenig beachtet – viel verbreiteter ist als allgemein angenommen (s. dazu die Angaben von ROBERTSON (1895) aus Illinois/USA). Zum anderen werden im Untersuchungsgebiet Mitte bis Ende Juni die Arrhenathereten großflächig gemäht. So ist es auch verständlich, daß gerade in diesem Monat Sammelpräferenzen bei den *B. terrestris*-Arbeiterinnen eingeschränkt sind, es sei denn, es handelt sich wie im Falle einer Transektstrecke bei WOLF (1983), um ein in der Regel erst später im Jahr gemähtes *Arrhenatheretum* mit hoher Blühdominanz von *Vicia cracca*. Mit der bemerkenswerten Ausnahme von *Plantago media*, die etwa 20% des Pollens ausmacht, erreicht keine Pflanzenart mehr als 10% am gesamten eingetragenen Pollen.

Plantago media wird nach KNUTH (1899) je nach Blütenmorphologie als anemophil („forma anemophila") oder entomophil („forma entomophila") eingestuft; KNUTH (l.c.) nennt für letztere als Blütenbesucher auch *Bombus terrestris*-Arbeiterinnen. Nach FAEGRI & v. d. PIJL (1979) wird die Art als anemophil bezeichnet, die jedoch mehr oder weniger regelmäßig von Insekten, z.B. Honigbienen, bestäubt werden kann. HESS (1983) hält die ausschließliche Trennung in die von KNUTH (l.c.) unterschiedenen zwei Formen für unwahrscheinlich; er stuft *P. media* als entomophil ein.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Es ist denkbar, daß es analog zu *Plantago lanceolata* anemophile und entomophile Populationen gibt, je nachdem, welche Bestäubungsart an den jeweiligen Standorten die günstigste ist (STELLEMANN 1979/80, 1982).

Plantago media kommt an lückigen Standorten im Gebiet sehr häufig vor, in den Rasengesellschaften in den Mesobrometen und besonders auch in den trockenen Arrhenathereten. Den zweithöchsten Wert am gesamten Pollenspektrum hat im Juni *Lotus corniculatus* mit 10%; *Cirsium tuberosum, Solanum dulcamara* und *Rhinanthus* sp. decken weitere 30%. Über den gesamten Juni haben die Rasengesellschaften im Gebiet als Nahrungsautotop Priorität.

Ein besonderer Einschnitt ist die Mahd Ende Juni und Anfang Juli, die 1985 alle Arrhenathereten des Untersuchungsgebietes betraf. Im Juli enthielten die Proben der Arbeiterinnen zu 34% Pollen von *Trifolium repens*, in 13% solchen von *Lotus corniculatus.* Gerade diese beiden Arten waren durch die Mahd in den Arrhenathereten am wenigsten geschädigt worden. Die tiefliegenden Blütenstände von *Trifolium repens* wurden nur z.T. von den Messerklingen der Schnittstange des Traktors erfaßt, und *Lotus corniculatus* kam ebenfalls wieder in wenigen Tagen zur Blüte. Auch bei dieser Art waren viele tiefliegende Blüten nicht erreicht worden. Trotz Mahd behalten die Arrhenathereten zumindest für die Hummeln noch eine große Bedeutung. Dennoch reichte ihnen dieses Blütenangebot nicht aus. In den bei WOLF (1983) im Juli noch nicht gemähten Beständen ist dies sicher der Fall. Die Proben enthielten 1985 ferner 25% Pollen von *Symphytum officinale,* 12% von *Impatiens glandulifera.* Somit waren die frischen Säume im Untersuchungsgebiet wichtige Ausweichhabitate. Im August wird für *Bombus terrestris Impatiens glandulifera* zur wichtigsten Pollenpflanze (51%), aber auch *Lotus corniculatus* (17%) und *Plantago media* (16%), die schnell wieder Blütenstände aus der von der Mahd nicht betroffenen Rosette ausbilden konnte, haben eine große Bedeutung.

Diese Voruntersuchungen zeigen bereits, daß *B. terrestris*-Arbeiterinnen im jahreszeitlichen Wechsel verschiedene Pflanzengesellschaften als Sammelhabitate nutzen: im Mai sind es frischere Saumgesellschaften (*Convolvuletalia*) und Strauchgesellschaften (*Prunetalia*), im Juni Mesobrometen und Arrhenathereten. Im Juli können, bedingt durch die Mahd Ende Juni/Anfang Juli, die Rasengesellschaften nur noch etwa zu 50% als Pollenquelle dienen; zu dieser Zeit haben die frischen Säume als Ausweichhabitate eine große Bedeutung. Im August werden sie zur Hauptblütezeit des Neophyten *Impatiens glandulifera* dann ausschließlich besammelt.

Interessante Ergebnisse ergeben sich auch aus der Analyse individuellen Sammelverhaltens. So konnte NEUMANN (1985) nachweisen, daß einzelne Arbeiterinnen sich über einen besonders langen Zeitraum blumenstet verhalten können. Von 29 untersuchten Individuen wurden von 21 im Schnitt über eine Zeitspanne von 8 Tagen überwiegend nur an einer bzw. zwei bestimmten Pflanzenarten gesammelt! Als Maximum waren 17 Tage Blumenstetigkeit an ein bzw. zwei Pflanzenarten festzustellen. Hinzu kommt eine individuelle hohe Präferenz bestimmter Lokalitäten.

Wenn auch hier nur vorläufige und auch noch nicht statistisch abgesicherte Ergebnisse vorliegen, so zeichnen sich auch bereits bei der umfangreichen Analyse von A. KOHL ähnliche Ergebnisse ab. Wir sind gespannt, wie sich die verschiedenen Hummelarten verhalten, ob es jährliche Unterschiede in den Präferenzen gibt und wie stark die Variation zwischen einzelnen Völkern und einzelnen Arbeiterinnen eines Volkes ist.

6. Ausblick

Wo liegen nun die Schwerpunkte unserer weiteren Forschung?

- Innerhalb der blütenökologischen Untersuchungen muß auf lange Zeit hin versucht werden, die Blütenbesucher-Gemeinschaften möglichst verschiedener Pflanzengesellschaften zu erfassen, aber auch möglichst viele Bestände einer Gesellschaft. Nur so gelingt es, auch unter den Tierarten „Gesellschaftstreue" herauszufinden. Wildbienen bieten sich als eine „Schlüsselgruppe" an, aber auch Tagfalter und Schwebfliegen eignen sich gut.
- In diese Untersuchungen muß die Berücksichtigung weiterer für die einzelnen Tiergruppen wesentlicher Requisiten, z.B. Nistplätze bei Bienen, Larvalhabitate bei Lepidopteren und Syrphiden eingehen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– Die Frage der Bedeutung von Vegetationskomplexen sollte weiter verfolgt und vertieft werden. Die Analyse von eingetragenem Pollen bei Hummeln und der Bezug zu definierbaren Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen ist ein erster Anfang; Untersuchungen von Pollen im Verdauungstrakt von Syrphiden eröffnen weitere Möglichkeiten. So ist für viele zoozönologische Fragestellungen eine weitere Förderung der innerhalb der Pflanzensoziologie noch jungen Disziplin der Sigmasoziologie eine wichtige Grundlage (SCHWABE-BRAUN 1979, SCHWABE 1987). Mit ihr wird eine günstige Ausgangssituation für Koinzidenzvergleiche geschaffen.

Voraussetzung für zoozönologische Arbeit ist die Determination, so daß die Forderung besteht, die über lange Zeiträume so vernachlässigte systematische und taxonomische Erforschung vieler Tiergruppen gezielt zu fördern.

BOECKH & PFANNENSTIEL (1986), die eine Bilanz der derzeitigen systematischen Forschung innerhalb der Zoologie für die bundesdeutschen Verhältnisse vorlegen, kennzeichnen die Situation in der Systematik als „prekär": „Die quantitativen und qualitativen Voraussetzungen für eine stete fundierte Weiterentwicklung sind nicht gegeben, selbst die Tradierung systematischer Kenntnisse vieler Taxa wird zunehmend schwieriger . . . Andererseits muß jedoch festgestellt werden, daß die große Tradition deutscher systematischer Forschung abgebrochen ist."

Ein „Nebeneffekt" einer symbiologisch orientierten Biozönose-Forschung ist, daß in der Regel auf kostspielige Fortschungsgeräte verzichtet werden kann. Die Geländeuntersuchungen und die Aufarbeitung des Materials sind entscheidend: eine Chance für Biologen, die den Wunsch nach Geländearbeit und einer symbiologischen Betrachtungsweise haben.

Die angeführten Beispiele sollten zeigen, daß biozönologische Untersuchungen, unabhängig von der Wahl bestimmter Tiergruppen, Lebensformen oder Gilden-Typen, pflanzensoziologische Orientierungshilfen brauchen. Dies sind Wege, sich über den Koinzidenzvergleich der Zusammensetzung von Biozönosen zu nähern, ihre Bestandteile im Ganzen verstehen zu lernen.

Die Pflanzensoziologen sind zum Aufbau einer biozönologischen Forschungsrichtung, die große wissenschaftliche und auch angewandte Bedeutung hat, eines Pendants zur bereits etablierten und ebenfalls notwendigen Ökosystemforschung, mit aufgerufen. Sie haben über Jahrzehnte harte Diskussionen über methodische und inhaltiche Probleme geführt, die sich als sehr fruchtbar erwiesen haben. Die Zoozönologen können von ihnen lernen.

Danksagung

Frau Professor WILMANNS gilt mein besonders herzlicher Dank für Diskussionen, die kritische Durchsicht des Manuskrips und nicht zuletzt für ihre stete Förderung dieser biozönologisch ausgerichteten Forschung. Ohne ihren persönlichen Einsatz wären viele der vorgestellten Ergebnisse nicht zustande gekommen.

Im Rahmen des „Taubergießen"-Projektes haben mitgewirkt: M. BAUER, Th. ESCHE, A. FEDERSCHMIDT, S. HAFNER, Th. IGELHART, J. KILGUS, M. KLATT, A. KOHL, A. LIEGL, M. LÜTH, E. NEUMANN, R. RATTAY, A. SCHANOWSKI, H. STEFFNY, A. WOLF. Ihnen allen sei für die Mithilfe recht herzlich gedankt.

Herrn Dipl. Biol. K. LUNAU, Zoologisches Institut Freiburg, verdanken wir wichtige Ratschläge über die Haltung von Hummeln und das Überlassen einiger Hummelvölker.

Das Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten, Stuttgart, gewährte über Jahre hin finanzielle Mittel, die Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe, die Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege, Freiburg, und das Landratsamt Ortenaukreis, Offenburg, unterstützten ebenfalls unsere Arbeit; ihnen allen gilt unser Dank.

Schriften

AUBERT, J., JACCARD, M. (1981a): La migration des Syrphides (Diptères) dans le Jura vaudois. – Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 54: 367–370. Zürich.

–, GOELDLIN de TIEFENAU, P. (1981b): Observations sur les migrations de Syrphides (Dipt.) dans les Alpes de Suisse occidentale. – Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 54: 377–388. Zürich.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. – Berlin. 560 S.
BERGMANN, A. (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. Bd. II. Tagfalter. – Jena. 495 S.
BLAB, J., KUDRNA, O. (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. – Naturschutz aktuell 6. Greven. 135 S.
BOECKH, J., PFANNENSTIEL, H.D. (1986): Bilanz und Perspektiven zoologischer Teildisziplinen. – In: BOECKH, J., PFANNENSTIEL, H.D. (Hrsg.): Zoologie 1985. Bilanz und Perspektiven: 39–56. Stuttgart, New York.
BRAUN-BLANQUET, J. (1928, 1964): Pflanzensoziologie. 1., 3. Aufl. – Berlin, Wien u.a. 330 S., 865 S.
COLWELL, R.K., FUTUYMA, J. (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. – Ecology 52: 567–576. Durham.
DETHIER, M., GOELDLIN de TIEFENAU, P. (1981): Les Syrphidae des pelouses alpines au Parc national suisse. – Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 54: 65–77. Zürich.
DUNGER, W. (1964): Tiere im Boden. – Die neue Brehm-Bücherei 327. Wittenberg. 265 S.
DU RIETZ, E. (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. – Diss. Univ. Upsala. 272 S.
– (1965): Biozönosen und Synusien in der Pflanzensoziologie. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Biosoziologie. Ber. Internat. Sympos. IVV, Stolzenau/W. 1960: 23–42. Den Haag.
FAEGRI, K., v.d. PIJL, L. (1979): The principles of pollination ecology. 3. Aufl. – New York. 244 pp.
FRANZ, H. (1962): Die ökologischen Ordnungsgesetze und der Mensch. – Wissenschaft und Weltbild 15(1): 100–108. Wien, München.
FRIEDERICHS, K. (1930): Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Bd. 1. Ökologischer Teil. – Berlin. 417 S.
– (1937): Ökologie als Wissenschaft von der Natur.-Bios 7: 1–108. Leipzig.
– (1957): Der Gegenstand der Ökologie. – Stud. Gen. 10 (2): 112–144. Heidelberg.
GAMS, H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. – Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 63: 293–493. Zürich.
GATTER, W. (1975): Regelmäßige Herbstwanderungen der Schwebfliege Eristalis tenax am Randecker Maar, Schwäbische Alb. – Atalanta 6: 78–83. Münnerstadt.
Gesellschaft für Ökologie (Hrsg.) (1986): Studienführer Ökologie. 3. Aufl. – Freising-Weihenstephan. 51 S.

GILBERT, F.S. (1980): Flower visiting by hoverflies (Syrphidae). – J. Biol. Educ. 14: 70–74. London.
– (1981): Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. – Ecol. Entomol. 6: 245–262. Oxford.
HENNIG, W. (1950): Entomologische Beobachtungen an kleinen Wirbeltierleichen. – Z. hyg. Zool. 38: 33–88. Berlin.
HESS, D. (1983): Die Blüte. – Stuttgart. 458 S.
HEYDEMANN, B. (1967a): Die biologische Grenze Land – Meer im Bereich der Salzwiesen. – Wiesbaden. 200 S.
– (1967b): Der Überflug von Insekten über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. – Dtsch. Entomol. Z. N.F. 14: 185–213. Stuttgart.
HIGGINS, L.G., RILEY, N.D. (1978): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. – Hamburg, Berlin. 377 S.
KAY, Q. O. N. (1976): Preferential pollination of yellow-flowered morphs of Raphanus raphanistrum by Pieris and Eristalis spp. – Nature 261: 230–232. London.
KLEIN, W. (1981): Quantitative Untersuchungen zur Farbenpräferenz blütenbesuchender Insekten (Apoidea, Syrphidae) in einem Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl. – Staatsex.Arb. Univ. Freiburg. 90 S.
KNUTH, P. (1899): Handbuch der Blütenbiologie. II. Bd., 2. Teil. – Leipzig. 705 S.
KORMANN, K. (1973): Beitrag zur Syrphidenfauna Südwestdeutschlands (Diptera, Syrphidae). – Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtschl. 32: 143–158. Karlsruhe.
KRATOCHWIL, A. (1983): Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versaumten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl – ein Beitrag zur Erhaltung brachliegender Wiesen als Lizenz-Biotope gefährdeter Tierarten. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ. 34: 57–108. Karlsruhe.
– (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: biozönologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). – Phytocoenologia 11 (4): 455–669. Stuttgart, Braunschweig.
– (1985): Beobachtungen zur Blütenbesucher-Gemeinschaft (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Cole-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

optera) eines aufgelassenen Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl (Südbaden) – ein Beitrag zur Bedeutung brachliegender Wiesen für den Naturschutz. – Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 4: 453–456. Kiel.
KÜHNELT, W. (1943): Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften. – Biol. Gen. 17 (3/4): 566–593. Wien u.a.
– (1970): Grundriß der Ökologie. 2. Aufl. – Jena. 443 S.
KUGLER, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlammfliege (Eristalomyia tenax). – Z. Vgl. Physiol. 32: 328–347. Berlin.
LATTIN, G. de, JÖST, H., HEUSER, H. (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. I. Teil. – Mitt. Pollichia 4 (3): 51–167. Bad Dürkheim.
LEEREVELD, H. (1982): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. III. Worldwide survey of crop and intestine contents of certain anthophilous syrphid flies. – Tijdschr. Entomol. 125 (2): 25–35. Amsterdam.
MAIER, C. T., WALDBAUER, G.P. (1979): Diurnal activity patterns of flower flies in an Illinois sand area. – Ann. Entomol. Soc. Am. 72: 237–245. College Park MD.
MIOTK, P. (1977): Der Phytophagenkomplex am Ruderalstandort Mitteleuropas. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Vegetation und Fauna. – Ber. Int. Sympos. IVV Rinteln 1976. 223–240. Vaduz.
MÖBIUS, K. (1877): Die Auster und die Austernwirthschaft. – Berlin. 126 S.
NEUMANN, E. (1985): Analyse des Corbicularpollens von Bombus terrestris-Völkern (Apidae, Hymenoptera) im Naturschutzgebiet Taubergießen und Rückschlüsse auf die besuchten Pflanzengesellschaften. – Staatsex.Arb. Univ. Freiburg. 136 S.
PASSARGE, H. (1981): Gedanken zur Biozönoseforschung. – Tuexenia 1: 243–247. Göttingen.
PRESTON, F.W. (1949): The commoness and rarity of species. – Ecology 29: 254–283. Durham.
PYKE, G.H. (1978): Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. – Oecologia 36: 281–293. Berlin u.a.
–, PULLIAM, H.R., CHARNOW, E.L. (1977): Optimal foraging: a selective review of theory and tests. – Q. Rev. Biol. 52: 137–154. Stony Brook NY.
RABELER, W. (1950): Die Vogelgemeinschaften einiger waldbaulicher Bestandestypen in Lüneburger Kiefernforsten. – Mitt. Flor.-soz.Arbeitsgem. N.F. 2: 68–76. Stolzenau/W.
– (1952): Die Tiergesellschaft hannoverscher Talfettwiesen (Arrhenatheretum elatioris). – Mitt.Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 3: 130–140. Stolzenau/W.
– (1957): Die Tiergemeinschaft eines Eichen-Birkenwaldes im nordwestdeutschen Altmoränengebiet. – Mitt. Flor.-soz.Arbeitsgem. N.F. 6/7: 297–319. Stolzenau/W.
– (1960): Die Artenbestände der Regenwürmer in Laubwald-Biozönosen (Querco-Fagetea) des oberen und mittleren Wesergebietes. – Mitt.Flor.-soz.Arbeitsgem. N.F. 8: 333–337. Stolzenau/W.
– (1965): Die Pflanzengesellschaften als Grundlage für die landbiozönotische Forschung. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Biosoziologie.Ber.Internal.Sympos. IVV Stolzenau/W. 1960, 43–57. Den Haag.
REISE, K. (1980): Hundert Jahre Biozönose. Die Evolution eines ökologischen Begriffs. – Naturwiss. Rundsch. 33 (8): 328–335. Stuttgart.
REMANE, A. (1943): Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie.-Biol.Gen. 17 (1/2): 164–182. Wien u.a.
ROBERTSON, C. (1895): The philosophy of flower seasons and the phaenological relations of entomophilous flora and the anthophilous insect fauna. – Am.Nat. 29: 97–117. Chicago IL.
ROCHOW, M.v. (1948): Die Vegetation des Kaiserstuhls. Pflanzensoziologische Gebietsmonographie mit einer Karte der Pflanzengesellschaften im Maßstab 1:25.000. – Diss. Univ. Freiburg. 255 S.
SCHANOWSKI, A. (1985): Zur Syrphiden-Fauna verschiedener Rasengesellschaften des Naturschutzgebietes Taubergießen: Phänologie, Habitatpräferenzen und Blütenbesuchsverhalten. – Dipl.Arb. Univ. Freiburg. 133 S.
SCHUHMACHER, H., HOFFMANN, H. (1982): Zur Funktion der Mundwerkzeuge von Schwebfliegen bei der Nahrungsaufnahme (Diptera: Syrphidae). – Entomol. Gen. 7: 327–342. Stuttgart, New York.
SCHUHWERK, F. (1985): Kryptogamengemeinschaften in Waldassoziationen – ein methodischer Vorschlag zur Synthese. – Phytocoenologia 14 (1): 79–108. Stuttgart, Braunschweig.
SCHWABE-BRAUN, A. (1979): Sigma-Soziologie von Weidfeldern im Schwarzwald: Methodik, Interpretation und Bedeutung für den Naturschutz. – Phytocoenologia 6 (Festband Tüxen): 21–31. Stuttgart, Braunschweig.
SCHWABE, A. (1987): Fluß- und bachbegleitende Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Schwarzwald. – Dissert.bot. 102. Stuttgart, 400 S. u. Anhang.
–, KRATOCHWIL, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. – Tuexenia 4: 125–152. Göttingen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

–,– (1986): Schwarzwurzel (Scorzonera humilis) – und Bachkratzdistel (Cirsium rivulare) – reiche Vegetationstypen im Schwarzwald: ein Beitrag zur Erhaltung selten werdender Feuchtwiesen-Typen. – Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 61: 277-333. Karlsruhe.
SCHWENKE, W. (1953): Biozönotik und angewandte Entomologie. – Beitr. Entomol. 3 (Sonderheft): 86–162. Berlin.
SCHWERTFEGER, F. (1977): Ökologie der Tiere. Bd. I: Autökologie. 2. Aufl. – Hamburg, Berlin. 460 S.
SEITZ, B.-J. (1982): Untersuchungen zur Koinzidenz von Vogelgemeinschaften und Vegetationskomplexen im Kaiserstühler Rebgelände. – Tuexenia 2: 233-255. Göttingen.
STEFFNY, H. (1982): Biotopansprüche, Biotopbindung und Populationsstudien an tagfliegenden Schmetterlingen am Schönberg bei Freiburg. – Dipl.Arb. Univ. Freiburg. 179 S.
–, KRATOCHWIL, A., WOLF, A. (1984): Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (Rhopalocera, Hesperiidae, Zygaenidae) und Hummeln (Apidae, Bombus) im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene) – Transekt-Untersuchungen als Entscheidungshilfe für Pflegemaßnahmen. – Natur u. Landschaft 59 (11): 435–443. Stuttgart.
STELLEMANN, P. (1979/80): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. V. Some special aspects of the visiting of Plantago media and P. lanceolata by insects. – Beitr.Biol. Pflanz. 55: 157–167. Berlin.
– (1982): De betekenis van de biotosche bestuiving bij Plantago lanceolata. – Thesis Univ. Amsterdam. 175 S.
– (1984a): The significance of biotic pollination in a nominally anemophilous plant: Plantago lanceolata. – Proc. K.Ned.Akad.Wet. Ser. C Biol. Med. Sci. 87 (1): 95–119. Amsterdam.
– (1984b): Reflections on the transition from wind pollination to ambophily. – Acta Bot. Neerl. 33 (4): 497–508. Leiden.
–, MEEUSE, A.D.J. (1976): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. I. The possible role of syrphid flies as pollinators of Plantago. – Tijdschr. Entomol. 119 (2): 15–31. Amsterdam.
STRIE, B. (1980): Die Zusammensetzung der Pollenhöschen verschiedener Hummelarten im Kaiserstuhl. – Staatsex.Arb. Univ. Freiburg. 104 S.
TERÄS, J. (1976): Flower visits of bumblebees, Bombus Latr. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. – Ann. Zool. Fenn. 13: 200–232. Helsinki.
THIENEMANN, A. (1942): Vom Wesen der Ökologie. – Biol. Gen. 15: 312–331. Wien u.a.
– (1956): Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. – Hamburg. 153 S.
TÜXEN, R. (Hrsg.) (1965a): Biosoziologie. – Ber.Internal.Sympos.IVV Stolzenau/W. 1960. Den Haag. 350 S.
– (1965b): Wesenszüge der Biozönose. Gesetze des Zusammenlebens von Pflanzen und Tieren. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Biosoziologie.-Ber.Internal.Sympos.IVV Stolzenau/W. 1960: 10–13. Den Haag.
– (Hrsg.) (1977): Vegetation und Fauna.-Ber.Internal.Sympos.IVV Rinteln 1976, Vaduz. 566 S.
WEBER, H. (1941): Zum gegenwärtigen Stand der allgemeinen Ökologie. – Naturwiss. 29: 756–763. Berlin u.a.
WEIDEMANN, G. (1977): Struktur der Zoozönose im Buchenwald-Ökosystem des Solling. – Verh. Ges.Ökol. 1976, Göttingen: 59–74. The Hague.
WEIDEMANN, H.J. (1982): Gedanken zum Artenschutz. 3. Über Biotopschutz. – Entomol. Z. 92 (10): 129–141. Stuttgart.
– (1983): Gedanken zum Artenschutz. 6. Artenschutz und Lebensraum. Ein Beitrag zum Ökologieverständnis der Lepidopterologie und der Artenschutzbestrebungen. – Entomol. Z. 93 (5): 49–64. Stuttgart.
– (1985a): Ökologisch orientierte Lepidopterologie als Grundlage für Konzeption und Durchführung von Lepidopterenschutzprogrammen. – Entomol. Z. 95 (4): 33–48. Stuttgart.
– (1985b): Idem. Teil 2. – Entomol. Z. 95 (5): 49–64. Stuttgart.
– (1985c): Idem. Teil 3. – Entomol. Z. 95 (6): 65–80. Stuttgart.
WESTRICH, P. (1980): Die Stechimmen (Hymenoptera, Aculeata) des Tübinger Gebiets mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergs. – Veröff.Natursch.Landschaftspfl. Bad.-Württ. 51/52: 601–680. Karlsruhe.
WILMANNS, O. (1970): Kryptogamen-Gesellschaften oder Kryptogamen-Synusien? – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Gesellschaftsmorphologie (Strukturforschung). Ber.Internal.Sympos. IVV Rinteln 1966: 1–7. Den Haag.
– (1975): Junge Änderungen der Kaiserstühler Halbtrockenrasen. – In: Vortr. Tagung „Umweltforschung" Univ. Hohenheim: 15–22. Stuttgart-Hohenheim.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– (1984): Ökologische Pflanzensoziologie. 3. Aufl. – Heidelberg. 372 S.
– (1987): Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. – Tuexenia 7. Göttingen.
–, TÜXEN, R. (1978): Sigmassoziationen des Kaiserstühler Rebgeländes vor und nach Großflurbereinigungen. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Assoziationskomplexe (Sigmenten) und ihre praktische Anwendung. – Ber.Internal.Sympos. IVV Rinteln 1977: 287–302. Vaduz.
–,– (Hrsg.) (1980): Epharmonie. – Ber.Internal.Sympos. IVV Rinteln 1979. Vaduz.
WOLF, A. (1983): Transekt-Untersuchungen zum Blütenbesuch von Hummelarten (Hymenoptera, Apidae, Bombus) in Rasen-Vegetationskomplexen des Naturschutzgebietes „Taubergießen". – Staatsex.Arb. Univ. Freiburg. 158 S.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Anselm Kratochwil
Institut für Biologie II (Geobotanik) der Universität
Schänzlestr. 1
D-7800 Freiburg i. Br.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: NS_7

Autor(en)/Author(s): Kratochwil Anselm

Artikel/Article: Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster - Methoden, Probleme und Beispiele biozönologischer Forschung 13-51