Fachinformationsdienst Biodiversitätsforschung
UB Universitäts Bibliothek Frankfurt am Main
DFG Deutsche Forschungsgemeinschaft

FID Biodiversitätsforschung

Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Biozönotik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften - Arbeiten aus der Bundesanstalt für Vegetationskartierung

Rabeler, Werner

1960

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen
Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:
Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten Identifikator:

urn:nbn:de:hebis:30:4-90804

Visual Library

Arbeiten aus der Bundesanstalt für Vegetationskartierung

Biozönotik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften

von

WERNER RABELER, Stolzenau/Weser

In den Jahren seit dem Kriege ist eine Anzahl von Arbeiten zur Biozönotik der landbewohnenden Tiergesellschaften erschienen, in denen auch die Möglichkeiten einer Zusammenarbeit zwischen Zoozönotik und Pflanzensoziologie erörtert werden. Diese Arbeiten zeigen, daß der Wert, den die Pflanzensoziologie für die zoologische Untersuchung der Lebensgemeinschaften hat, mehr und mehr erkannt wird. Die Klärung der Zusammenhänge, die zwischen den Tier- und Pflanzengesellschaften bestehen, ist zu einem Hauptproblem der Biozönotik geworden.

Die Berücksichtigung pflanzensoziologischer Vorarbeiten wird in der Zoozönotik heute wohl nirgends mehr völlig abgelehnt. Erforschung von Synökologie und Autökologie der Tiere ist ohne Berücksichtigung der Pflanzen und der Vegetation nicht möglich, und da wäre es widersinnig, die Ergebnisse einer methodisch durchgeführten floristisch-soziologischen Untersuchung der Pflanzendecke unberücksichtigt zu lassen. Wohl aber bestehen noch Meinungsverschiedenheiten über die für die Weiterentwicklung der Biozönotik grundsätzlich wichtige Frage, ob und wieweit die Pflanzen- und Tiergesellschaften unter einheitlichen Gesichtspunkten betrachtet werden können, und ob dementsprechend das pflanzensoziologische System zugleich als Grundlage für eine Gliederung der Tiergesellschaften im Sinne eines Systems der Biozönosen benutzt werden kann.

Der Begriff der Biozönose ist aus der Zoologie hervorgegangen (MÖBIUS 1877), und er ist in der Zoologie auch weit mehr zu einem Mittelpunktsbegriff geworden als in der Pflanzensoziologie. Während die Pflanzengesellschaften wenigstens in den Grundzügen und als Einheiten ohne Berücksichtigung der Tiergesellschaften erfaßt werden können, führt die Betrachtung der standörtlich gebundenen Tiergesellschaften zwangsläufig auf die Betrachtung der Vegetation als Aufenthaltsort und Ernährungsgrundlage. Die landbewohnenden Tiergesellschaften sind — im ganzen genommen — ohne die Pflanzengesellschaften weder lebensfähig noch ökologisch verständlich. Aber sie sind auch als räumlich gegebene Artengruppierungen, und das heißt als systematische Einheiten, von den räumlich gegebenen Pflanzengesellschaften abhängig. Die Untersuchung der Tiergesellschaften stößt daher viel mehr als die Untersuchung der Pflanzengesellschaften immer wieder auf die Frage der gegenseitigen Einpassung von Pflanzen- und Tiergesellschaften — auf die Fragen der Biozönotik.

Das mußte von vornherein den Gedanken nahelegen, bei zoologisch-biozönotischen Arbeiten pflanzensoziologische Vorarbeiten heranzuziehen. Mit dem Durchdringen der Lehre und des Systems von BRAUN-BLANQUET seit 1928 und der einsetzenden pflanzensoziologischen Bearbeitung ganzer Landschaften (TÜXEN 1937) sind denn auch in der mitteleuropäischen Zoozönotik bald pflanzensoziologische Einteilungen bei den Untersuchungen berücksichtigt worden, und zugleich wurde damit begonnen, Erkenntnisse und Gesichtspunkte der Pflanzensoziologie in die zoozönotische Betrachtung der Lebensgemeinschaften einzubeziehen.

Die Erörterungen haben neue Gesichtspunkte gebracht und neue Fragestellungen aufgeworfen, sie haben zugleich aber auch manche noch be-

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

stehenden Unklarheiten begrifflicher oder auch methodischer Art sichtbar gemacht. Begriffsbildung und Methodik haben sich in der zoologischen Biozönotik und in der Pflanzensoziologie bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander vollzogen. Daraus erwachsen für das Verständnis und für die Zusammenarbeit manche Schwierigkeiten, die überwunden werden müssen. Man könnte die Klärung mancher dieser Fragen den heute verstärkt einsetzenden induktiven Untersuchungen überlassen, aber es erscheint doch angebracht, auch die theoretische Erörterung weiterzuführen. Dabei handelt es sich heute nicht mehr so sehr darum, einzelnen Einwänden der Kritik zu begegnen, als zu versuchen, von den aufgeworfenen Fragen ausgehend, in mehr grundsätzlicher Form die Gesichtspunkte der zoozönotischen und der pflanzensoziologischen Betrachtungsweise einander anzunähern.

1.

Die Benutzung der Pflanzengesellschaften als Untersuchungseinheiten bei zoozönotischen Arbeiten bedeutet eine vorwegnehmende Standortsbestimmung. Lassen sich die Tiergesellschaften aber, da die Wirksamkeit der Standortsfaktoren schwer zu erkennen ist, überhaupt durch eine Standortsbestimmung, und sei es mit Hilfe der Pflanzengesellschaften, erfassen?

Botaniker und Zoologen sind sich darin einig, daß die Standorte als Inbegriff der abiotischen Standortsfaktoren nicht unmittelbar greifbar sind. So bestimmt die Pflanzensoziologie ihre Gesellschaften tatsächlich auch nicht vom Standort aus, sondern durch das Studium der Vegetation selbst. Dieses Vorgehen ist für den Pflanzensoziologen eine grundsätzliche methodische Forderung, aber es ist für ihn doch zugleich auch das einfachste, sicherste, ja einzig durchführbare Verfahren. Denn im Gegensatz zu den als Einzelfaktoren nur schwer, als Faktorenkomplex aber überhaupt nicht unmittelbar erfaßbaren abiotischen Standortsfaktoren sind die Pflanzenbestände augenfällig und überschaubar, und ihre floristische Artenzusammensetzung ist dadurch einer soziologischen Analyse unmittelbar zugänglich.

Anders die Tiergesellschaften. Sie sind als Gesamterscheinung, als Artenbestand, dem Auge genau so verborgen wie der Komplex der Umweltfaktoren. Daher ist die Landzoozönotik von ihren Anfängen an mit gutem Grund eine Standortsforschung gewesen, die aus der Geländebeschaffenheit — dem Boden, dem Relief, vor allem aber dem Pflanzenbestande — vorweg zu erkennen suchte, wo einheitliche, charakterisierbare, als typisch zu erfassende biozönotische Einheiten zu erwarten sind.

Nun hat die zoologische „Biotopforschung", schon vor dem Aufkommen der Pflanzensoziologie, bei der Biotopbestimmung nicht lediglich die abiotischen Standortsfaktoren oder gar nur den „besiedelten Bodenabschnitt" ins Auge gefaßt. Schon so frühe Arbeiten wie das Werk JÄGERS (1874) über die deutsche Tierwelt nach ihren Standorten, die Mooruntersuchungen von KUHLGATZ (1902, 1910), die Moor- und Dünenstudien von ENDERLEIN (1907) und die Beschreibung der Tierwelt des Plagefenn-Gebiets durch DAHL (1912) beziehen ganz selbstverständlich die Vegetation in die Standortsbestimmung ein und orientieren die Untersuchung danach. Deshalb trifft für die zoologische Standortsforschung nicht der Einwand zu, daß eine Auswahl der Untersuchungsflächen vom Standort her wohl die abiotischen Voraussetzungen der Gesellschaftsbildung, nicht aber im biozönotischen Sinne die umgrenzende Wirksamkeit der biotischen Faktoren berücksichtige. Werden den zoologischen Untersuchungen nun die systematisch geklärten Pflanzengesellschaften zugrunde gelegt, so erfaßt die Standortsauswahl die Vegetation als standörtliche Umwelt der Tiergesellschaft sogar sehr genau.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Die Pflanzengesellschaft stellt, als Vegetationsabschnitt und als floristische Artenverbindung, für die Tiergesellschaft einen Komplex von standörtlichen Umweltfaktoren dar, der für die Umgrenzung der Biozönose ebenso wichtig ist wie der Komplex der abiotischen Faktoren. Die Artenzusammensetzung der Pflanzengesellschaft ist aber ihrerseits durch die Gesamtheit der abiotischen Standortsfaktoren und durch die Wirkung des Tierlebens auf die Vegetation mitbestimmt. Man darf also erwarten, daß die Pflanzengesellschaften mit denkbarer Genauigkeit Standorte mit einer Gesamtheit aufeinander abgestimmter abiotischer und biotischer Faktoren umschreiben und im Gelände abgrenzen. Dadurch wird die Untersuchung der Tiergesellschaft im engsten Zusammenhang mit der Pflanzengesellschaft desselben Standorts möglich, und das heißt Biozönoseforschung im eigentlichen und vollen Sinne des Worts.

2.

Damit ist eine zweite Frage berührt. Steht nicht eine Bezugnahme auf die Pflanzengesellschaften einer unvoreingenommenen Fassung der Tiergesellschaften, der Zoozönosen, im Wege? Wäre es nicht richtiger, die Tiergesellschaften „voraussetzungslos" und unabhängig von den Pflanzengesellschaften aus sich selbst zu erkennen, als selbständige Erscheinungen herauszuarbeiten und zu charakterisieren?

Eine getrennte Untersuchung und Aufzeichnung von Pflanzen- und Tiergesellschaften ist im ganzen unvermeidlich. Das ist nicht so allein eine Frage der fachlichen Trennung von Botanik und Zoologie, sondern hat auch einen stichhaltigen Grund in der Verschiedenartigkeit der Untersuchungsmethoden. Das darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Aufteilung der Biozönosen in Pflanzengesellschaften und Tiergesellschaften nur begrifflich möglich ist. Eine von Standort und Pflanzengesellschaft losgelöste terrestrische Tiergesellschaft gibt es nicht — sofern man die Betrachtung zunächst einmal auf die Biozönosen im Umfang der Assoziationen von BRAUN-BLANQUET beschränkt. Man könnte hier zwar auf manche artenarmen Tierartengruppierungen hinweisen, die, etwa auf unbewachsenem Sand, eine gewisse standörtliche Unabhängigkeit vom Pflanzenwuchs haben. Aber das sind im Bereich der höher entwickelten Biozönosen Randerscheinungen, Artenverarmungen unter extremen Lebensbedingungen oder auch Wohngemeinschaften, die zum Teil möglicherweise auch schon zu den kleinräumig siedelnden Synusien überleiten. Unter den einfach gegliederten Gesellschaftsbildungen, die gern in dem verschieden gebrauchten Begriff der Synusie zusammengefaßt werden, gibt es Tierartengruppierungen, die sich, wenigstens solange die Mikroflora nicht zur Beurteilung herangezogen werden kann, wohnörtlich nicht unmittelbar auf Pflanzengesellschaften beziehen lassen und die deshalb zunächst für sich selbst genommen werden müssen. Weiter unten wird noch mehrfach auf die Synusien einzugehen sein. Das berührt aber nicht die Frage, um die es sich hier handelt, daß nämlich die am gleichen Standort, etwa im Buchenwald oder auf einer Wiese, zusammenlebenden Pflanzen- und Tiergesellschaften unlöslich miteinander verbunden sind und die eine ohne die andere nicht vorhanden und nicht vorstellbar ist.

So gibt es hier eigentlich gar keine voraussetzungslose, von den Pflanzengesellschaften unabhängige Betrachtung der Zoozönosen — genau genommen, gibt es nicht einmal diesen Begriff. Will man den Tierbestand einer aus Pflanzen und Tieren zusammengesetzten Biozönose untersuchen, so muß man zwangsläufig von dem standörtlichen Zusammenhang mit der Pflanzengesellschaft ausgehen. Zum Zweck der Untersuchung wird es aber aus methodischen

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Gründen nötig, den Tierartenbestand, die „Zoozönose", gesondert herauszuarbeiten und systematisch darzustellen — insofern ist auch beim Anschluß an die pflanzensoziologischen Einteilungen methodisch doch eine „selbständige" Fassung der Tiergesellschaft, als Durchgangsstufe zur Fassung der Biozönose, stets vorhanden und sie ist auch insofern „voraussetzungslos", als sich erst nachträglich aus dem Vergleich der Ergebnisse erkennen läßt, ob eine Deckung zwischen Pflanzen- und Tiergesellschaften vorhanden ist.

Diese zum Zweck der Untersuchung erforderliche begriffliche Herauslösung der Tiergesellschaft aus der Biozönose ist für eine synökologische Betrachtung aber nur ein mangelhafter Notbehelf, der nur mit Hinblick auf eine spätere Synthese gerechtfertigt ist. Es müssen schon sehr stichhaltige Gründe sein, die nun gar dazu berechtigen könnten, grundsätzlich eine getrennte Behandlung von Pflanzen- und Tiergesellschaften zu fordern, bis hin zu dem Punkte, daß ein selbständiges System der Tiergesellschaften geschaffen werden müsse. Diese Forderung könnte sich doch nur durch den einen Umstand rechtfertigen, daß Pflanzen- und Tiergesellschaften sich nicht decken und nicht als Biozönosen zusammengefaßt werden können — Fragen, zu denen in anderem Zusammenhang noch Stellung zu nehmen ist.

Eine von Standort und Vegetation losgelöste Betrachtung der Tierbestände lag der älteren Biozönotik — im ganzen genommen — fern. Sie suchte, wie es dem Sinn des Biozönosebegriffs entspricht, den Zusammenhang zwischen Tierleben, Standort und Pflanzenwuchs zu erkennen, mochte dieses Ziel im Sinne einer Biozönosedarstellung auch noch nicht immer zu erreichen sein. So hat die theoretische Forderung nach einer „voraussetzungslosen" Untersuchung der Tiergesellschaften auch erst unter dem Eindruck der voraussetzungslosen Arbeitsweise der Pflanzensoziologie in der Biozönotik größeres Gewicht bekommen. Sie wurde gelegentlich sogar unmittelbar mit dem Hinweis begründet, daß sich doch auch die Pflanzensoziologie nach langem Hin und Her der Meinungen auf eine voraussetzungslose Untersuchung der Pflanzengesellschaften geeinigt habe.

An sich erscheint eine voraussetzungslose Herausarbeitung der Tiergesellschaften denkbar. Man nimmt die Tierartenbestände ohne Rücksicht auf Pflanzengesellschaft und Standortsbeschaffenheit auf, ordnet die Aufnahmen nach dem Grade ihrer Artenübereinstimmung an und müßte dann theoretisch schließlich dahin gelangen, typisch wiederkehrende Artenverbindungen aussondern und klassifizieren zu können. Tatsächlich aber ist dieses Verfahren undurchführbar, weil man bei einer solchen Arbeitsweise eine solche Menge von Übergangs- und Mischbeständen und gestörten Gesellschaften erfassen würde, daß die Herauskristallisierung typischer Biozönosen praktisch auf diesem Wege nie erreicht werden kann.

So arbeitet denn auch kein Zoologe in dieser Weise völlig voraussetzungslos, sondern stets werden die Geländeunterschiede berücksichtigt. Und da doch keine beziehungslose Kenntnis der Tiergesellschaften erstrebt wird, sondern ihre Umweltbedingtheit erkannt werden soll, wird die Standortsbeschaffenheit so oder anders stets verzeichnet, und mit Vorliebe werden dabei auch Pflanzen namhaft gemacht. Am besten aber wird der synökologische Zusammenhang hergestellt, wenn die Untersuchung an eine methodisch geklärte Pflanzengesellschaft anschließen kann.

Die Frage, ob Tier- und Pflanzengesellschaften sich entsprechen oder ob das eine vorgefaßte Meinung ist, läßt sich nur durch die faunistische Untersuchung der Pflanzengesellschaften klarstellen. Selbst wenn sich dabei ein Auseinanderweichen ergeben sollte, so ist durch die Pflanzengesellschaft die

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Beziehung zu Standort und Vegetation doch immer gut festgelegt, und für eine gegebenenfalls nötig werdende selbständige Fassung der Tiergesellschaften ist das so gewonnene Material so gut brauchbar wie anders standörtlich-vegetationskundlich charakterisierte Aufsammlungen. Ergibt sich aber die Deckung zwischen Pflanzen- und Tiergesellschaften, so ist durch die Benutzung des pflanzensoziologischen Systems als Einteilungsgrundlage sogleich das System der floristisch-faunistisch definierten Biozönosen gewonnen.

3.

Was bedeutet nun überhaupt „Deckung von Pflanzen- und Tiergesellschaft"?

Der Begriff der Biozönose, der die Pflanzen- und Tierarten eines Standortes zur Einheit zusammenfaßt, ist ein Begriff der Synökologie. Die Deckung der Pflanzen- und Tiergesellschaften ist in ihrer synökologisch bedingten standörtlichen Gleichlagerung und in der synökologischen Verknüpfung ihrer Arten zu suchen. Die Einwände aber sind durchweg autökologischer Natur: Die Tierarten reagieren anders auf die Standortsfaktoren als die Pflanzenarten; die einzelnen Umweltfaktoren haben eine ganz verschiedene Reichweite in die Nachbarstandorte hinein, und dementsprechend überschreiten auch die ihnen folgenden Tierarten in einer stark auseinanderfallenden Streuung, und zwar anders als entsprechend die Pflanzenarten, die „Grenzen" der „Standorte". Woraus dann manchmal sogar die Folgerung gezogen wird, daß es gar keine Biozönosen gäbe.

Zu diesen Begründungen wurde teilweise bereits in einem anderen Zusammenhange Stellung genommen (RABELER 1952). Darum möge hier zusammenfassend die Bemerkung genügen, daß die synökologische Betrachtung nicht von der Einzelart und dem Einzelfaktor ausgeht, sondern daß sie die Artenverbindung der Biozönose als ganze in ihrer Abhängigkeit vom Komplex der Umweltfaktoren zu erfassen sucht. Wie FRANZ (1950) sehr klar hervorgehoben hat, führt „die Komplexwirkung einer Vielzahl von Faktoren zu einem anderen Ergebnis, als die Summe der Einzelfaktoren". Die Gesamtwirkung der an einem Standort herrschenden Faktoren gestattet nur einer ganz bestimmten Auslese von Pflanzen- und Tierarten die dauernde Ansiedelung, und an Standorten mit annähernd gleichartigem Faktorenkomplex können daher Lebensgemeinschaften erwartet werden, die in den Grundzügen gleichartig aus Pflanzen- und Tierarten zusammengesetzt sind.

Wir sagen: „in den Grundzügen" gleichartig. Das soll heißen, daß die Standorte und ihre Biozönosen an sich individuelle Gegebenheiten sind. Eine bis in alle Einzelheiten gleiche Faktorenzusammensetzung wiederholt sich wohl so gut wie nie, und so entsprechen sich auch die Artenverbindungen von Pflanzen und Tieren in den Biozönosen „gleicher" Standorte nicht restlos, zumal auch noch der viel berufene historische Faktor der Besiedelung hinzukommt. Aber sie haben angenähert übereinstimmende Artenbestände, mit denen sie sich von den ebenfalls angenähert übereinstimmenden Artenbeständen anderer Standorts- und Biozönosetypen unterscheiden. Da in einer bestimmten Landschaft von Geologie und Allgemeinklima her nach Gestein, Bodenart, Höhenlage, Relief, Standortsklima, Wasserhaushalt und menschlicher Wirtschaftsweise nur eine begrenzte Zahl von immer wiederkehrenden Standortstypen vorgebildet ist, lassen sich Typen von Biozönosen mit bestimmten zeitlichen Sukzessionsreihen und räumlicher Kontaktgruppierung unterscheiden.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Diese Biozönosen haben nun allerdings oft eine erhebliche Variationsbreite, die durch die individuellen Abweichungen zwischen den Einzelbeständen des gleichen Standortstyps, durch die verschiedene Schwankungsbreite und Reichweite der einzelnen Umweltfaktoren und durch die verschiedene Reaktionsweise der Organismenarten bedingt ist. Die verschiedene Reichweite der Einzelfaktoren und die verschiedene Reaktionsweise der Organismenarten führt dazu, daß zwischen den Biozönosen Durchdringungen und Übergänge bestehen — damit hängt die „Streuung" der Arten über die Grenzen des Standorts und in andere Biozönosen hinein zusammen. Gerade diese verschiedene Reichweite der einzelnen Faktoren und die verschiedene Reaktionsweise der Organismenarten ermöglichen es nun aber auch, das Variieren der Biozönosen und ihrer Standorte zu erkennen und beschreibend festzulegen. Auf den Unterschieden in der Reaktionsweise der Organismenarten beruht es, daß man neben stättenengen Charakterarten, die eng an die ökologischen Bedingungen eines Standortstyps und seiner Biozönose angepaßt sind, stättenvagere, mehr „streuende" Arten unterscheiden kann, durch die sich engere oder weitere Gruppen von Biozönosen nach dem Grade der Artenübereinstimmung systematisch zusammenordnen lassen (Assoziationen, Verbände, Ordnungen, Klassen) oder die auch schlechthin als begleitende, eurytope Arten in vielen Biozönosen verbreitet sein können. Andererseits kennzeichnet die verschiedene Reaktionsweise der Organismenarten aber auch innerhalb der einzelnen Biozönose das feinere Variieren der Faktorenwirksamkeit, so daß sich Varianten der Biozönosen (Pflanzengesellschaften) abgrenzen lassen.

Die Unterscheidung der Standorte nach ihrem Faktorenkomplex, ausgedrückt durch die Pflanzengesellschaften, gibt nun aber auch der Untersuchung einzelner ökologischer Faktoren und ihrer Wirkung auf die Biozönose oder auf bestimmte Tierarten eine synökologische Bezugsgrundlage. Die gegenseitige Bedingtheit der synökologischen und der autökologischen Forschung hat STRENZKE (1951) mit Recht hervorgehoben. Er betont, daß „die Synökologie die Kenntnis der Ökologie der Arten nicht entbehren kann", daß umgekehrt aber auch für die Beurteilung der Artökologie die Kenntnis der Beziehungen nötig ist, die eine Art zu bestimmten Biozönosen hat. Unter anderem legt STRENZKE auch dar, daß sehr häufig — man möchte fast sagen: augenblicklich noch in den meisten Fällen — die Ökologie einer Art zunächst gar nicht anders kenntlich wird als durch die Festlegung ihres Vorkommens auf bestimmte Biotope und Biozönosen. Die Feststellung der Standorts- und Gesellschaftsbindung einer Art ist also vielfach eine Durchgangsstufe zur Kenntnis ihrer Biologie. Sie ist aber auch grundsätzlich eine Voraussetzung für die eingehendere Klärung der Artökologie. Denn die einzelnen Faktoren wirken auf das Tier oder die Pflanze stets nur im synökologischen Zusammenhang der Lebensgemeinschaft ein, und Tier- und Pflanzenarten ihrerseits üben Einfluß auf den Haushalt der Biozönosen aus, denen sie angehören. Die autökologische Untersuchung wird daher, sobald und soweit diese Fragestellungen jeweils greifbar werden, auch die Synökologie der Biozönosen berücksichtigen, in denen die Art tatsächlich lebt (z. B. MÜLLER 1951, THIELE 1959).

4.

Die biozönotische Untersuchung kleinräumig siedelnder Tiergruppen macht auf eine Erscheinung aufmerksam, die gerade auch im Zusammenhang mit der Frage des gegenseitigen Verhältnisses von Pflanzen- und Tiergesellschaften von großem Interesse ist. Die wohnörtlichen Gruppierungen der Arten von Tiergruppen, die, wie etwa die Collembolen, zur Bildung kleiner

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

und kleinster Synusien neigen, decken sich oft nicht unmittelbar mit Pflanzengesellschaften von der Größenordnung der Assoziationen BRAUN-BLANQUETS.

Biozönosen von der Größenordnung dieser Assoziationen, die, wie unten noch zu begründen sein wird, dem Biozönosebegriff von MÖBIUS im ganzen am nächsten stehen dürften, können bereits sehr zusammengesetzte Erscheinungen sein. Sie umfassen dann ein ganzes Gefüge kleinerer Artengruppierungen, die innerhalb der Biozönose an engere Wohnräume wie Schichten, Baumstümpfe, einzelne Pflanzenarten, Pilze, Baumhöhlungen, Tierleichen gebunden sind; auch manche Parasitengemeinschaften können hier eingeordnet werden. Weiter sind die Biozönosen im Range der Assoziation aber durchweg auch verhältnismäßig artenreich, und an ihrer Bildung sind mehrere oder gar viele (systematische) Tiergruppen beteiligt. Die Frage der Deckung von Pflanzen- und Tiergesellschaften läßt sich also nicht allein nach dem Verhalten der kleinräumig siedelnden Tiergruppen entscheiden; vielmehr führt die Betrachtung ihres Verhaltens auf die noch sehr klärungsbedürftige Frage, wie sich die biozönotischen Artengemeinschaften verschiedener Größenordnung und Organisationsform genauer voneinander unterscheiden lassen und wie sie sich räumlich zueinander- und ineinanderfügen.

Nun spielen kleinräumig siedelnde Tiere in den Lebensgemeinschaften zweifellos eine große Rolle — sie herrschen in vielen Biozönosen sogar vor. Deshalb liegt der Gedanke allerdings nahe, daß es ein Widerspruch in sich selbst sein könnte, wenn man trotzdem die Pflanzengesellschaften im Umfange des Systems von BRAUN-BLANQUET zur Einteilung der Biozönosen benutzt, und daß es vielleicht richtiger sein könnte, das System der Tiergesellschaften auf eine Einteilung der Synusien aufzubauen. Weiter unten wird noch davon zu reden sein, daß die Einstufung der Biozönosen in die Größenskala der Lebensgemeinschaften — Synusie, Assoziation, Biom — kein Akt der Willkür ist, sondern daß dabei unter anderem auch die Organisationshöhe und die Organisationsformen berücksichtigt werden müssen. Hier ist zunächst nur auf zwei Fragen einzugehen, die sich eigentlich mehr aus methodischen Schwierigkeiten ergeben.

Das ist zunächst der Hinweis, daß die Pflanzengesellschaften vorwiegend auf die Phanerogamen gegründet werden und daß sie infolgedessen nicht nur räumlich zu groß sind, sondern auch ökologisch zu grob reagieren, um die Faktoren zu erfassen, die die Wohnräume der Synusien bestimmen und umgrenzen. Im besonderen wird auch eingewandt, daß die vorwiegend oberirdisch entfaltete Phanerogamenvegetation wenig über die Wohnräume der bodenbewohnenden Tierwelt aussagen könne — wobei freilich von vornherein nicht der Umstand unterschätzt werden sollte, daß die Bodenfauna vorwiegend im Wurzelraum der Phanerogamengesellschaften entfaltet ist und daß bereits dadurch sehr große, auch raumbildende Unterschiede bedingt sind.

Nun wird bei den „Phanerogamengesellschaften" aber auch die Kryptogamenflora berücksichtigt (BRAUN-BLANQUET 1951, TÜXEN, v. HÜBSCHMANN u. PIRK 1957). Farne, Moose, Flechten werden allgemein, vielfach aber auch die Pilze (PIRK 1952, PIRK u. TÜXEN 1957) herangezogen. Manche Gesellschaften, etwa solche des bewegten Sandbodens, der Felsen, der Moore, sind sogar vorwiegend auf Flechten und Moose gegründet (BARKMAN 1958, v. HÜBSCHMANN 1953, KLEMENT 1955) und umfassen manchmal unmittelbar die Wohnräume von Synusien. Aber auch davon abgesehen, werden die ökologischen Bedingungen des Standorts in den Phanerogamen-Gesellschaften bis in den Boden hinein so dominierend durch die Phanerogamen mitbestimmt und differenziert, daß auch die Wohnräume der dort siedelnden

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Synusien von dieser Wirkung, wenn nicht unmittelbar bestimmt, so doch mitbetroffen werden, und manche Arbeiten (so von KÜHNELT 1944, STRENZKE 1949, FRANZ 1950a, THIELE 1956) zeigen bereits, daß auch die Bodenfauna als ganze nach der Gesamtökologie der Phanerogamengesellschaften verschieden zusammengesetzt ist.

Es ist durchaus richtig, daß manche Tiersynusien, die in einer Assoziation (Biozönose) auftreten, entsprechenden Synusien in anderen Assoziationen in der Artenzusammensetzung näherstehen als den übrigen Synusien des eigenen Standorts. Das gilt beispielsweise für Tiergemeinschaften, die in den Baumstümpfen leben, es gilt aber auch für die Fauna der Streuschicht oder der Strauchschicht mancher Wälder: Die im Unterholz des Eichen-Birkenwaldes lebende Artengemeinschaft hat nähere Beziehungen zu der strauchbewohnenden Artengemeinschaft des Eichen-Hainbuchenwaldes als zur Bodenfauna der eigenen Biozönose. Das ist wesentlich eine Frage der Lebensformen und ihrer ökologischen, morphologischen, physiologischen Anpassungen. Das hindert aber nicht die Einbeziehung der Synusien in den Zusammenhang der Assoziation. Denn die Fauna der Strauchschicht im Eichen-Birkenwalde gehört nicht nur synökologisch einem ganz anderen biozönotischen Gesamtzusammenhang an als die strauchbewohnende Fauna des Eichen-Hainbuchenwaldes, sondern beide unterscheiden sich bei aller Übereinstimmung doch auch ganz deutlich systematisch in ihrem Artenbestand — Ausnahmen können beispielsweise sehr artenarme, nicht genügend differenzierte und differenzierende Synusien bilden, wovon noch die Rede sein soll. Die Kenn- und Trennarten der Assoziationen sind ja oft zugleich auch Bewohner bestimmter Schichten, etwa der Streuschicht, oder spezieller Artenverbindungen, etwa der Baumstümpfe, und kennzeichnen daher ebensogut systematische Unterschiede zwischen den Assoziationen wie zwischen den vergleichbaren Synusien dieser Assoziationen.

Gegen den Versuch, die Synusien für sich zu untersuchen und zu charakterisieren, ist auch vom Standpunkt der Assoziations-Systematik gar nichts einzuwenden, die Untersuchung ist auch für die Kenntnis der Assoziationen sogar erforderlich. Neben Synusien, die in Assoziationen vorkommen, gibt es auch solche, die wenigstens den Phanerogamengesellschaften unabhängig gegenüberstehen. Die genauere Untersuchung der Synusien wird wahrscheinlich zu einer schärferen begrifflichen Fassung der verschiedenartigen kleinräumig siedelnden Artengruppierungen führen und eine bessere Unterscheidung der Synusien und der Biozönosen (Assoziationen) ermöglichen, zugleich aber auch ihre wohnräumlichen und biozönotischen Zusammenhänge klarer sichtbar machen.

5.

Bei der gesellschaftssystematischen Beurteilung der Artengruppierungen und ihres gegenseitigen Verhältnisses ist nun ein Umstand zu beachten, der besonders dort, wo bei biozönotischen Untersuchungen nur eine (sippensystematische) Tiergruppe berücksichtigt wird, leicht zu Fehlschlüssen verleiten kann. Eine einzelne (systematische) Tiergruppe differenziert oft nicht genügend, um den ganzen Bestand an vorhandenen Lebensgemeinschaften, seien es Biozönosen oder Synusien, faunistisch unterscheiden und charakterisieren zu können.

Die meisten Tierarten aller Gruppen des Sippensystems sind eurytop und gesellschaftsvag. Das Artenmaterial, das verhältnismäßig so wenig artenreiche Gruppen wie etwa die Diplopoden, Chilopoden, aber auch noch die Collembolen, bieten, reicht zur gesellschaftssystematischen Beurteilung des

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

gesamten Bestandes an Lebensgemeinschaften, die eine Landschaft umfaßt, nicht aus. Hinzu kommt aber noch, daß die (systematischen) Tiergruppen vielfach jeweils eine bestimmte ökologische Schwerpunktlagerung haben; sie sind beispielsweise vorwiegend Waldbewohner oder vorwiegend Bewohner des offenen Geländes, oder sie neigen zur Besiedelung feuchter oder umgekehrt trockener Standorte. Beides zusammen, die begrenzte Artenzahl und eine Einseitigkeit in den ökologischen Ansprüchen, bedingen es, daß manche Tiergruppen für einzelne Biozönosen gute Kenn- und Trennarten stellen, für andere Biozönosen gar keine.

Diese Erscheinung wurde für die Vögel und die Heuschrecken an anderer Stelle erläutert (RABELER 1951, 1952), findet sich aber auch bei anderen Tiergruppen, die bei biozönotischen Arbeiten gern herangezogen werden. Wollte man beispielsweise die Biozönosen Nordwestdeutschlands allein nach der Schneckenfauna beurteilen, so könnte man zu der absurden Auffassung kommen, daß die Tiergesellschaften der Heiden, Binnendünen und Hochmoore keine oder ganz schwache charakteristische Unterschiede aufweisen. Tatsächlich sind diese Lebensgemeinschaften aber faunistisch ausgesprochen gut charakterisiert, und nur die Schneckenfauna bietet in diesen azidophilen Biozönosen keine Handhabe zur Unterscheidung. In den Querceto-Fagetea-Wäldern dagegen, besonders auf den Kalkböden des Berglandes, gehören sie zu den am besten differenzierenden Tiergruppen (THIELE 1956), und auch in manchen anderen Lebensgemeinschaften (MÖRZER BRUIJNS 1947) tragen sie gut zur Charakterisierung bei. Genau so verhält es sich bei den Pflanzen: Moose und Flechten, aber auch Gräser, Riedgräser oder Korbblütler sind in den einzelnen Gruppen von Pflanzengesellschaften ganz verschieden stark vertreten und haben für ihre floristische Kennzeichnung ganz verschiedene Bedeutung (TÜXEN, v. HÜBSCHMANN u. PIRK 1957).

Um nun auf die Synusien-Systematik zurückzukommen, so kann es sehr wohl sein, daß für eine Tiergruppe keine charakteristischen Unterschiede zwischen den vergleichbaren Synusien zweier Assoziationen aufzufinden sind. Das darf aber nicht zu dem Schluß verleiten, daß hier zwei Pflanzengesellschaften von derselben Tiergesellschaft besiedelt werden: anscheinend „decken" sich hier die Pflanzen- und Tiergesellschaften nicht, und auch die Grenzen zwischen den Gesellschaften scheinen bei Pflanzen und Tieren nicht übereinzustimmen. Dieser ganze Fragenkreis ist im Grunde noch gar nicht genügend untersucht, aber man wird der hier etwas vorgreifenden Kritik soweit recht geben können, daß sich auch bei genauer Feststellung von Artenzusammensetzung, Stetigkeit und Menge vielleicht solche Fälle ergeben werden.

Zur Erläuterung sei hier ein etwas allgemeiner gehaltenes Beispiel gegeben. Die Chilopodenfauna in der Streu der sandigen Eichen-Birkenwälder und der Kiefernforsten Nordwestdeutschlands, aber auch in den ökologisch stärker abweichenden Flechtenrasen der *Calluna*heiden zeigt in der Artenzusammensetzung eine erhebliche Übereinstimmung. Diese Erscheinung kommt aber einfach dadurch zustande, daß diese Tiergruppe in diesen und noch weiteren Assoziationen (Schlag-Gesellschaften) nur durch ganz wenige eurytope Arten vertreten ist, die nicht oder nur wenig auf die ökologischen Unterschiede zwischen all diesen Pflanzengesellschaften reagieren. Vom Standpunkt der Assoziationssystematik wie der Synusiensystematik sind es begleitende, eurytope Arten ohne charakterisierenden Wert. Um eine von den Pflanzengesellschaften unabhängige Tiersynusienbildung handelt es sich aber nicht. Denn sobald man auch die übrigen am Wohnort der Chilopoden vertretenen Tiergruppen mit in Betracht zieht, zeigt sich, daß die streu-

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

und flechtenbewohnenden Tiersynusien all dieser Pflanzengesellschaften durchgreifend verschieden sind.

Um beurteilen zu können, ob Pflanzen- und Tiergesellschaften sich decken, und um die Gesellschaften (Assoziationen so gut wie Synusien) durchgreifend charakterisieren zu können, muß also grundsätzlich der Artenbestand aller am Wohnort dieser Lebensgemeinschaften vertretenen Tiergruppen berücksichtigt werden. In der Praxis läßt sich das freilich nicht durchführen, und es genügt für die systematische Kennzeichnung auch völlig die Berücksichtigung mehrerer Tiergruppen mit möglichst verschiedener Ökologie.

6.

Gegen das pflanzensoziologische System wird ein Einwand erhoben, der, wenn er berechtigt wäre, auch ein darauf aufbauendes System der Biozönosen treffen würde und der deshalb kurz berührt sei. Der Einwand besagt, daß das pflanzensoziologische System den natürlichen Zusammenhängen der Gesellschaften und der Gesellschaftsbildung nicht gerecht wird, weil bei einer Gruppierung nach der floristischen Artenverbindung die mehrdimensionalen Verknüpfungen der Gesellschaften nicht zum Ausdruck kommen. So hat von botanischer Seite EHRENDORFER (1954) hervorgehoben, daß floristisch-ökologische Beziehungen, physiognomisch-ökologische Ähnlichkeiten, topographische Bindungen und lokale Sukzessionszusammenhänge auseinandergerissen würden. Ähnlich hat von zoologischer Seite TISCHLER (1952) geltend gemacht, daß Gesellschaften, die standörtlich und in der Sukzession zusammengehören, auf verschiedene Klassen verteilt werden.

Für das Sippensystem ist die Unmöglichkeit, verschiedene Eigenschaften der Arten in einer planen Anordnung zum Ausdruck zu bringen, mehrfach dargelegt worden. Wenn EHRENDORFER hier einen grundsätzlichen Unterschied zu erkennen glaubt in dem Sinne, daß das Sippensystem infolge der Stammesverwandtschaft der scharf umgrenzten Arten natürlich zu gruppieren vermöge, während das System der Artenverbindungen infolge der mehrdimensionalen Verknüpfung der nicht scharf umgrenzten Biozönosen das nicht könne, so ist diese Argumentierung nicht überzeugend. Denn in dem Punkte, auf den es hier ankommt, ist zwischen den beiden Arten von Systemen doch kein wesentlicher Unterschied.

Die Gruppierung im Artensystem stellt nur in einer Hinsicht den natürlichen Zusammenhang her, in der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft, und sie kann auch das nur sehr von ferne erreichen. Die Bestimmung nach den morphologischen Kennzeichen läßt oft keine sichere Beurteilung des Verwandtschaftsgrades zu, und die nach dem Alter der stammesgeschichtlichen Abzweigung und der Trennung der Erbmasse äußerst mannigfachen Abstufungen des Verwandtschaftsgrades lassen sich, so weit sie überhaupt feststellbar erscheinen, nicht natürlich auf eine Ebene projizieren.

Aber von diesem Mangel ganz abgesehen, bringt auch das Sippensystem die mehrdimensionalen Beziehungen der Arten nicht zum Ausdruck. Es faßt schon in den Gattungen, mehr aber noch in den höheren Einheiten, oft Arten mit sehr verschiedener Standorts- und Biozönosebindung, ökologischer Bedingtheit und physiognomisch-ökologischer Anpassung zusammen, und zwar deshalb, weil auch verwandte Arten sich in sehr verschiedener Weise auseinanderentwickelt haben können. Polarfuchs, Rotfuchs und Wüstenfuchs stehen im System nahe zusammen, weisen aber artbiologisch denkbar verschiedene Eigenschaften auf und haben ökologisch, biozönotisch und geographisch kaum noch etwas miteinander zu tun. Andererseits werden

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Arten, die ökologisch so eng miteinander verknüpft sind wie die Kiefer und der Kiefernspanner, im Sippensystem sogar in zwei verschiedenen Organismenreichen untergebracht.

Das alles aber hindert die Brauchbarkeit des Sippensystems nicht. Zwar hat es auch hier nicht an Versuchen gefehlt, die Arten nach verschiedenen Eigenschaften zu ordnen, aber diese Versuche sind an der Umständlichkeit und Undurchführbarkeit des Verfahrens gescheitert. Durchgesetzt hat sich die Klassifizierung nach einem durchgreifenden Prinzip, nach den morphologischen Kennzeichen. Der Zweck eines Systems ist nicht, alle Eigenschaften der klassifizierten Einheiten auszudrücken. Wie das Artensystem, so soll auch das Gesellschaftssystem nur die Aufgabe erfüllen, die beschriebenen Biozönosen erkennbar und möglichst leicht auffindbar festzulegen. Wenn es gleichzeitig, wie das im System der Artenverbindungen durchaus der Fall ist, bis zu einem gewissen Grade auch die ökologisch oder physiognomisch einander nahestehenden Gesellschaften zusammenrückt, so ist das ein weiterer Vorteil. Über die Brauchbarkeit des Gesellschaftssystems aber entscheidet zuletzt nur die Frage, ob die Artenverbindungen für die Biozönose genau so gut und durchgehend systematische Kennzeichen bieten, wie die Körperbeschaffenheit für die Arten.

7.

Der Begriff der Biozönose ist von seiner Begründung her nicht eigentlich ein klassifikatorischer Begriff, aber die Fragen der Biozönose-Systematik sind doch von vornherein in ihm angedeutet. In der Schilderung, mit der MÖBIUS 1877 die Lehre von der Biozönose schuf, werden als wesentliche Eigenschaften genannt: Sie ist eine „Auswahl und Zahl von Arten und Individuen", die den durchschnittlichen äußeren Lebensverhältnissen entsprechen, sie erhält sich dauernd in einem „abgemessenen Gebiet" und befindet sich in einem „biozönotischen Gleichgewicht", das sich mit Schwankungen immer wieder herstellt.

Die Beschäftigung mit den Fragen, die sich für die systematische Untersuchung und Charakterisierung der Biozönosen hieraus ergeben, setzte verhältnismäßig früh ein. Besonders beschäftigte sich DAHL (z. B. 1908, 1909, 1921) sehr eingehend mit den theoretischen und methodischen Fragen der faunistisch-systematischen Biozönotik. Er führte auch selbst bereits in erheblichem Umfang Artenaufnahmen von Tierbeständen durch; die umfangreiche Veröffentlichung über die Fauna des Plagefenngebietes in der Mark Brandenburg (1912) ist eine faunistische Bearbeitung von Lebensgemeinschaften, es war ein erster Versuch einer Gebietsmonographie von Zoozönosen. Diese faunistische Untersuchung der konkret im Lande vorhandenen Artenbestände war der Ansatz zu einer systematischen Erfassung der Landbiozönosen.

Die Standorts- und Biozönoseuntersuchungen haben sich in der Folgezeit in einigen Ländern sehr stark entfaltet, worauf hier im einzelnen nicht einzugehen ist. Wir haben es hier speziell mit den Fragen zu tun, die sich für die Zoozönotik aus der Zusammenarbeit mit der Pflanzensoziologie in Mitteleuropa ergeben haben. Die Untersuchungen, die in Finnland PALMGREN (1928, 1930) im Anschluß an die Waldtypenlehre CAJANDERS durchführte, und ebenso seine theoretischen Darlegungen haben auch in Mitteleuropa sehr anregend gewirkt. Hier wurde gerade damals auf Grund der Lehre von BRAUN-BLANQUET (1928) eine durchgehende Einteilung der Pflanzendecke in floristisch definierte Pflanzengesellschaften geschaffen und bald auch für zoologische Untersuchungen benutzt.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Diese zoologischen Arbeiten, und ebenso auch die Versuche, theoretisch eine Verbindung zwischen dem pflanzensoziologischen System von BRAUN-BLANQUET und der Zoozönotik herzustellen (RABELER 1937, FRANZ 1939), setzten zu einem Zeitpunkt ein, als die theoretische Biozönotik bereits voll entfaltet war und schon über einen ausgebauten Begriffsapparat verfügte. Aus diesem unterschiedlichen Entwicklungsgang sind gerade bezüglich der systematischen Charakterisierung und Gliederung der Biozönosen einige begriffliche Spannungen erwachsen, die jetzt kurz betrachtet werden sollen.

8.

Ausgehend von Darlegungen des russischen Forschers RESVOY (1924), sind Biozönosedefinitionen und Auslegungen des Biozönosebegriffs geläufig geworden, die ganz besonders das biozönotische Gleichgewicht als Kennzeichen der Lebensgemeinschaften hervorheben. RESVOY definierte die Biozönose als „ein sich in einem beweglichen Gleichgewichtszustand erhaltendes Bevölkerungssystem, das sich bei gegebenen ökologischen Verhältnissen einstellt". Weiter wurde der Begriff der Biozönose aber auch schon früh auf Lebensgemeinschaften verschiedener Größenordnung und verschiedenen Umfangs ausgedehnt. So nennt beispielsweise THIENEMANN (1928) zur Veranschaulichung des Begriffes „Lebensgemeinschaft oder Biocönose" die „Gesamtheit des Lebens auf der Erde", aber auch „das Blatt oder die Rinde des Baumes mit seinen Bewohnern", und er erläutert die Verknüpfung der „niederen Lebensgemeinschaften" mit „übergeordneten Biocönosen" an der Staffelung „Blatt — Baum — Wald" und an dem „See und seinen Teilen".

Damit war aufgezeigt, daß es Lebensgemeinschaften sehr verschiedener Art gibt, und daß sie in sehr verschiedenem Verhältnis zueinander stehen. Die Schwierigkeiten, die sich aus dieser Vielfalt von Lebensgemeinschaften für die Trennung und Charakterisierung der Einheiten ergeben, werden besonders deutlich an dem wiederholten Versuch, auch die Parasitengemeinschaften in den Kreis der Biozönosen einzuordnen. Wenn man die Parasitengemeinschaften schon als Lebensgemeinschaften bezeichnen will, so beruhen sie doch auf ganz anderen Voraussetzungen als die Biozönosen, die einen Boden- oder Gewässerabschnitt besiedeln. Der Begriff ist hier so weit ausgedehnt, daß er nicht nur Lebensgemeinschaften von verschiedener Größenordnung, sondern auch von ganz verschiedener Organisationsform und Umweltbedingtheit überdeckt. Er bekommt dann jeweils einen ganz anderen Sinn und Inhalt, so daß man einmal einen Wald, ein anderes Mal einen Ameisenhausen oder den Körper eines Tieres als „Lebensstätte" einer „Biozönose" aufzufassen hat.

Der von MÖBIUS geschaffene Begriff der Biozönose, wie immer man ihn formulieren mag, setzt sinngemäß die standörtliche Bindung der Lebensgemeinschaft voraus, und er ist oft in diesem Sinne erläutert und ergänzt worden. So wurde ganz folgerichtig dem Begriff der Biozönose der Begriff des Biotops zugeordnet. Auch diese Bezeichnung wird sehr verschieden gebraucht, aber man muß dabei durchaus zunächst von der Vorstellung eines besiedelten Geländeabschnittes, eines Waldes oder Sees, ausgehen; wenn MÖBIUS von dem „abgemessenen Gebiet" der Biozönose sprach, so dachte er dabei zuerst an die Austernbank. Will man den Begriff der Biozönose mit Lebensstätten anderer Art in Verbindung bringen, so hat man es auch mit anders bedingten, anders gearteten und anders organisierten Lebensgemeinschaften zu tun, und die Begriffsbildung muß hier eine Unterscheidung nach wesentlichen Merkmalen anstreben.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

In unserem Zusammenhange handelt es sich aber weniger um die Frage der Begriffsbestimmung an sich, als um die Schwierigkeiten, die sich aus der Betonung des „Gleichgewichtszustandes" und aus der Einbeziehung verschiedener „Größenordnungen" in den Begriff der Biozönose für die gegenseitige Abgrenzung und Charakterisierung der Lebensgemeinschaften ergeben. Nun hat FRIEDERICHS (1930) schon früh klargestellt, daß das Gleichgewicht nicht im besonderen ein Kennzeichen der Lebensgemeinschaft ist, sondern auch anderen biologischen Einheiten, dem einzelligen Tier so gut wie dem Erdball, zukommt. Tatsächlich erhält das Gleichgewicht für die Lebensgemeinschaft seinen Sinn erst als „biozönotisches" Gleichgewicht eines „Bevölkerungssystems", oder, wenn man es anders betrachten will, als „ökologisches" Gleichgewicht eines Ökosystems, dessen Ausdruck aber wiederum der Arten- und Individuenbestand von Pflanzen und Tieren ist. Die Unterscheidung, systematische Abgrenzung, synökologische Beurteilung der Biozönosen geht daher, sofern die methodischen Voraussetzungen dafür zu gewinnen sind, am besten vom Studium der „Auswahl und Zahl von Arten und Individuen" aus, die „den durchschnittlichen äußeren Verhältnissen entsprechen" (MÖBIUS).

Das „Gleichgewicht" ist nur eine Eigenschaft der Artenverbindung und des ihr zugeordneten Faktorensystems. Diese Eigenschaft ist ökologisch wichtig als ein zusammenfassender Ausdruck für die Lebensvorgänge in der Biozönose und für die Wirksamkeit des Ökosystems, und sie ist deshalb zu einem bevorzugten Gegenstand der synökologischen Betrachtung und Untersuchung geworden. Aber für die Bestimmung und systematische Abgrenzung der Biozönosen ist sie schwer greifbar, und sie ist — gerade in der so stark vom Menschen beeinflußten Wirtschaftslandschaft — die vielleicht am schwierigsten zu beurteilende Eigenschaft der Lebensgemeinschaft.

9.

Ähnlich ist auch die Unterscheidung nach der Größenordnung für die systematische Gliederung der Biozönosen nur bis zu einem bestimmten Grade greifbar.

Wenn man vom Gleichgewichtszustand der Biozönose ausgeht, so liegt es allerdings nahe, den Begriff der Biozönose auf Lebensgemeinschaften, Lebenseinheiten verschiedener Größenordnung auszudehnen. Vergleicht man nun eine Lebenseinheit von der Größenordnung einer gegliederten Landschaft, etwa des vom Großklima bedingten Bioms der amerikanischen Biozönotik oder überhaupt einer größeren Vegetationslandschaft, mit einer standörtlichen Lebensgemeinschaft im Umfang der Assoziation BRAUN-BLANQUETS, so wird sichtbar, daß sich die Landschaft aus einer Mehr- oder Vielzahl von Assoziationen zusammensetzt, von denen jede einzelne in sich selbst ein entwickeltes Biozönosegefüge darstellt. In der landschaftlichen Größenordnung vollzieht sich der Ausgleich der Lebensvorgänge, der zu einem gewissen Gleichgewicht führt, unter dem übergreifenden Einfluß des Allgemeinklimas „interbiozönotisch" als Ausgleich zwischen Assoziationen. In der Assoziation aber sind die Organismen als Arten wie als Individuen viel unmittelbarer miteinander und mit den abiotischen Umweltfaktoren der Lebensstätte zu einem Gefüge verknüpft, und der Ausgleich vollzieht sich „intrabiozönotisch" in standörtlichem Umfange und im Bereich des Standortsklimas — dies aber meint eigentlich der Biozönosebegriff. Diese Lebensgemeinschaften verschiedener Größenordnung sind nach ihrer Organisationsform, nach der Art der Pflanzen- und Tiergruppierung, nach der Art des Ineinandergreifens der Umweltfaktoren und gerade auch nach der Art und Bedingtheit der

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Selbstregulierung und des Gleichgewichts zwei gänzlich verschiedene Erscheinungen.

Im allgemeinen wird man annehmen dürfen, daß das Gleichgewicht der Lebensvorgänge in einem weiträumigen, standörtlich stark aufgegliederten Biom fester und auf längere Dauer gegründet ist als in einer Assoziation, die von Sukzessionsvorgängen schnell und tiefgreifend gewandelt und auch viel leichter bis in den Grund zerstört werden kann: Ein Schadfraß, der einen Waldbestand zu vernichten vermag, braucht deshalb noch nicht die Ökologie der vielgestaltig aus Wäldern, Äckern, Wiesen und Gewässern zusammengesetzten ganzen Landschaft aus dem Gleichgewicht zu bringen. Geht man nun vom beweglichen Gleichgewichtszustand als einer ihrer Eigenschaften aus, so ließe sich sehr wohl die Meinung vertreten, daß der Begriff „Biozönose" in der Größenordnung der Landschaft besser verkörpert ist als in der standörtlichen Größenordnung — eine Auffassung, die genau im Gegensatz zu der eben begründeten Meinung stehen würde, daß die Assoziation standörtlichen Umfangs nach dem Aufbau ihres Bevölkerungssystems und nach dem unmittelbaren Ineinandergreifen der Lebensvorgänge dem Biozönosebegriff von MÖBIUS am nächsten steht.

Diese Überlegung macht darauf aufmerksam, daß man bei der Beurteilung, Einteilung und Zusammenordnung der Biozönosen zu sehr verschiedenen Vorstellungen gelangt, wenn man von verschiedenen Eigenschaften des Bevölkerungssystems ausgeht — das beruht auf den vieldimensionalen Verknüpfungen der Biozönose, die in den verschiedenen Organisationsformen der Lebensgemeinschaften nicht gleichsinnig zusammengehen und sich daher nicht unter einem Gesichtspunkt erfassen lassen.

Wollte man diese Betrachtung nun gar auf die gegenseitige Abgrenzung der Lebensgemeinschaften standörtlichen Umfangs (Assoziationen) anwenden, sie also nach ihrem Gleichgewichtszustand beurteilen, oder nach der Dauer, mit der sie sich durch Selbstregulierung im beweglichen Gleichgewichtszustand zu erhalten vermögen, so wäre man genötigt, Lebensgemeinschaften, die nach der standörtlichen Bedingtheit und Gliederung ihres Bevölkerungssystems, nach den Grundzügen ihrer Raumstruktur oder nach Art und Wirksamkeit ihres ökologischen Faktorensystems unzweifelhaft zusammengehören, teils unter die Biozönosen aufzunehmen, teils aber aus dem Begriff und dem System der Biozönosen auszusondern. Es gibt in der Natur eine ganze Stufenfolge, genauer gesagt, einander durchkreuzende Reihen von Lebensgemeinschaften, die bei grundsätzlich gleicher Organisationsform ganz verschieden hoch entwickelt und differenziert sind — angefangen von einschichtigen, einfach gegliederten, artenarmen Biozönosen bis zu mehrschichtigen, reich strukturierten, artenreichen Wäldern. Aber auf allen Stufen der Entfaltung kann man Biozönosen mit der Neigung zu mehr großflächiger oder mehr kleinflächiger Ausbildung und mit langer, kürzerer oder gar nur flüchtiger Lebensdauer unterscheiden.

Das hängt damit zusammen, daß die Selbstregulierung der Biozönose und die Gleichgewichtslage, die daraus entsteht, ganz verschieden zustande kommen und ökologisch etwas Verschiedenes bedeuten können. An der Regulierung der Lebensvorgänge wirken im allgemeinen biotische und abiotische Faktoren zusammen, aber mit verschiedenem Anteil. In manchen Biozönosen, besonders in sehr artenreichen und hochorganisierten, werden die Organismenarten mit ihren mannigfach differenzierten Lebensäußerungen stark und vielseitig in diese Vorgänge eingreifen. Wenn sich solche hochdifferenzierten Biozönosen, etwa reich gegliederte Wälder, auf eine Gleichgewichtslage

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

eingespielt haben, so wird sie im allgemeinen bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen von längerer Dauer sein, und sie wird sich im allgemeinen nur auf einer größeren Fläche einstellen können.

In anderen Biozönosen, so vielfach in artenarmen, wenig differenzierten Gesellschaften, haben die Organismenarten viel weniger Beziehung zueinander und greifen viel weniger in den Zusammenhang der Lebensvorgänge ein. Die Regulierung des Bevölkerungssystems ist im wesentlichen durch die auslesende Wirkung der Umweltfaktoren bedingt, auf gegebenem Substrat siedeln sich die Arten an, die dort bei den herrschenden klimatischen Bedingungen zu leben vermögen, und auf kleinem Raum können schwach differenzierte, aber sehr ausdauernde Gesellschaften entstehen, die in sich selbst und mit dem Standort in Einklang sind. Es kann aber auch ebensogut sein, daß eine solche gering differenzierte Biozönose eine Pioniergesellschaft ist, die schnell in eine andere Gesellschaft oder gar in eine Folge anderer, höher organisierter Gesellschaften übergeht. Und doch wäre es falsch, zu sagen, daß diese schnell aufeinanderfolgenden Gesellschaften kein Gleichgewicht ausbilden, es ist sogar in einem sehr genauen Sinne ein „bewegliches" Gleichgewicht, aber kein dauernder Gleichgewichtszustand. Daß es vorhanden ist, erkennt man daran, daß all diese Gesellschaften zur Zeit ihrer optimalen Entfaltung eine gesetzmäßige Zusammensetzung ihrer Artengemeinschaft haben, die mit „Schwankungen" auf den Standort abgestimmt ist — und dieser „flüchtige" Gleichgewichtszustand kann sich mit verhältnismäßig großräumiger, aber auch mit sehr kleinräumiger Ausbildung der Biozönose verbinden.

10.

Diese Schwierigkeit der biozönotischen Begriffsbildung ist in den letzten Jahren auch in anderem Zusammenhange, in der Agrarbiozönotik, zur Sprache gekommen (Tischler 1954, Jermy 1955, Friederichs 1958). In der Ackerflur wird die Mannigfaltigkeit der Biozönose-Ausbildungen, die sich schon unter natürlichen Verhältnissen beobachten läßt, durch das Eingreifen der menschlichen Wirtschaft noch erheblich vermehrt, und die immer erneute Störung der Lebensvorgänge unterbricht hier alljährlich die Fortdauer der Biozönose und greift in den Vorgang der natürlichen Selbstregulierung ein. Das hat zu der Frage geführt, wie die biologischen und ökologischen Erscheinungen der Gesellschaftsbildung auf den Äckern vom Standpunkt der Biozönosebetrachtung aus zu verstehen sind und ob man hier überhaupt noch von einer Biozönose im Sinne einer zur Selbstregulierung der Lebensvorgänge befähigten Organisation sprechen kann.

Tischler (1954, 1958) hat mit Recht dazu geltend gemacht, daß auch auf den Äckern die biozönotischen Vorgänge durchaus Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen und daß sie ein „charakteristisches Biogefüge" aufweisen. Friederichs (1958) legt dar, daß im Agrarbiotop „die gleichen Gesetzlichkeiten" herrschen wie in natürlichen Lebensgemeinschaften, daß insbesondere eine ununterbrochen auf die Ausbildung einer ausgeglichenen Biozönose gerichtete Entwicklungstendenz vorhanden ist; die Änderungen, die durch die Eingriffe des Menschen hervorgerufen werden (z. B. Unterbrechung der Konstanz, Behinderung der Selbstregulierung), kommen genügend zum Ausdruck, wenn man diese Biozönosen als „sekundäre Lebensgemeinschaften" von den natürlichen unterscheidet.

Man kann hier vielleicht noch weiter gehen. Man kann fragen, ob, im Grundsätzlichen genommen, die Übereinstimmungen zwischen den sekundären und den natürlichen Lebensgemeinschaften nicht sogar so groß sind,

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

daß man den Ersatzgesellschaften in biozönotischer Hinsicht gar nicht einmal eine Sonderstellung zuzuschreiben braucht. Der Begriff der sekundären Biozönose wird dadurch nicht berührt, es hat für die theoretische Biozönotik wie für die land- und forstwirtschaftliche Ökologie durchaus Interesse, die vom Menschen am stärksten beeinflußten oder gar von ihm geschaffenen Biozönosen zu gesonderter Betrachtung begrifflich herauszuheben. Hier handelt es sich nur um die Frage, wie sich die Eingriffe des Menschen in den sekundären Biozönosen zu den Grundgesetzlichkeiten der synökologischen Vorgänge verhalten.

Wir wollen hier nicht auf die oft angeschnittene Frage eingehen, ob der Mensch, wie er selbst so gerne glaubt, dank seiner Intelligenz außerhalb oder gar über der Natur steht, wenigstens in dem Sinne, daß seine Eingriffe in die Natur als etwas von Grund auf anderes genommen werden müssen als die Wirkung der ökologischen Faktoren. Der Mensch ruft Wirkungen hervor, die sonst in der Natur nicht vorkommen, aber jede Organismenart wirkt artspezifisch auf ihre Umwelt ein. Die Eingriffe des Menschen erscheinen umfassender und tiefgreifender, aber sie durchbrechen die Naturgesetze nicht; die zerbombten Städte würden, wenn sie nicht wieder aufgebaut worden wären, überwachsen und allmählich wieder voll in die selbstregulierende Tätigkeit der biozönotischen Vorgänge einbezogen werden. Der Mensch kann willkürlich und ungeregelt Maßnahmen treffen, die eine Biozönosebildung zunächst unmöglich machen, und er kann, wie eine Naturkatastrophe, örtlich neue Lebensbedingungen schaffen, unter denen sich nicht sofort greifbare biozönotische Gesetzmäßigkeiten herausbilden. Aber um all dieses handelt es sich hier nicht, sondern um die geregelte Bewirtschaftung der Äcker, und wenn man diese ganz regelmäßig durchgeführten Eingriffe nicht als ökologische Faktoren ansehen will, so wirken sie doch gleich ökologischen Faktoren.

Wenn die menschliche Wirtschaft in der Ackerflur oder in den Forsten eine Folge immer wiederkehrender Maßnahmen ist, wie das Düngen, Pflügen, Säen, Ernten auf den Feldern bei regelmäßiger Fruchtfolge, für die sich in jeder Landschaft eine dem Klima und dem Boden entsprechende Norm herausstellt, so spielen sich die Lebensvorgänge auf diese Maßnahmen ein wie auf andere ökologische Einwirkungen — in der Artenzusammensetzung der Biozönose wie in ihrer Synökologie. Mögen die menschlichen Einwirkungen, was man angesichts der Schwankungsbreite und der gegenseitigen Beeinflussung der „natürlichen" Faktoren bezweifeln kann, differenzierter sein und stärker variieren, so ist ein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den natürlichen Einflüssen in den Lebensgemeinschaften doch nicht vorhanden.

In manchen mit den Ackerbiozönosen verwandten Pflanzengesellschaften, aus denen die Äcker auch manche Pflanzen- und Tierarten übernommen haben (Lohmeyer 1950, Lorenzen 1956, Tischler 1958), spielen sich vergleichbare ökologische Vorgänge ab. Gewisse uferbewohnende nitrophile Biozönosen bilden sich nach der winterlichen Überschwemmung ihres Standortes auf den im Sommer wieder trockenfallenden Ufern alljährlich neu. Das Winterhochwasser, das zugleich eine jährliche Düngung bringt, wirkt hier analog dem Pflügen und Düngen der Felder. Auch die Unregelmäßigkeiten, die die menschliche Wirtschaft mit sich bringen kann, fehlen nicht: in nassen Sommern mit hohem Wasserstand kommen diese Biozönosen oft überhaupt nicht zur Entwicklung, und Hochwasserkatastrophen im Sommer können gänzlich verändernd wirken.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

In diesen natürlichen Lebensgemeinschaften wird die Konstanz der Biozönose, wie auf den Äckern, alljährlich unterbrochen. Richtiger müßte man wohl sagen, es sind Biozönosen, die gar keine über Jahre hinwegreichende Konstanz haben. Sie machen, wie die Halm- und Hackfruchtbiozönosen, in jedem Jahr in wenigen Monaten ihre ganze Entwicklung durch, den ganzen Ablauf der biozönotischen Vorgänge vom Keimen der ersten Pflanzen über die volle Entfaltung aller Lebensäußerungen in der Lebensgemeinschaft bis zum Erliegen aller Lebensvorgänge. Das ist die Gesetzmäßigkeit ihres Lebensablaufes, und zu diesen Gesetzmäßigkeiten gehört es, daß sie — die Ackerbiozönosen wie diese Uferbiozönosen — keine Konstanz, keine langjährige Dauer haben.

Die Gesetzmäßigkeit, die auch in diesen kurzfristig lebenden Biozönosen unverkennbar herrscht, zeigt aber zugleich, daß auch eine Selbstregulierung der Ackerbiozönose besteht — wobei es nur eine verschiedene Betrachtungsweise ist, ob man sagen will, daß die biozönotische Selbstregulierung in diesen sekundären Lebensgemeinschaften nur so weit wirksam ist, wie der Mensch es zuläßt, oder ob man die wirtschaftlichen Maßnahmen als Faktoren betrachten will, die in die biozönotische Regulierung mit eingehen. Die Frage ist hier nur, wie groß im Vergleich mit den abiotischen Faktoren und den wirtschaftlichen Faktoren der Anteil ist, den die Organismenarten, also die Biozönose selbst, an der Regulierung der Lebensvorgänge haben, wie weit ihr Anteil durch die Wirtschaftsmaßnahmen beschränkt wird und wie weit umgekehrt gegebenenfalls zwecks Verbesserung der Bodenfruchtbarkeit oder der Schädlingsresistenz die selbstregulierende Wirksamkeit der Organismen beeinflußt werden kann.

Diese Frage nach dem Anteil der biotischen Faktoren an der Regulierung der Lebensvorgänge stellt sich aber auch in den natürlichen Biozönosen. Die „Selbstregulierung" der Biozönose vollzieht sich stets im Rahmen der „biologischen Organisation" einschließlich des Standorts; stets sprechen neben den biotischen Faktoren Standortsfaktoren und auch von außen kommende Wirkungen mit (Allgemeinklima). „Selbstregulierung der Biozönose" im strikten Sinne ist auch in den natürlichen Biozönosen nicht vorauszusetzen. Daher erscheint es auch nicht erforderlich, die sekundären Biozönosen aus dem allgemeinen Biozönosebegriff deshalb auszunehmen, weil in ihnen gegenüber den Standortsfaktoren und den von außen kommenden natürlichen Einwirkungen (Regen, Schneebedeckung, Überschwemmung, Sandverwehung, Windbruch im Walde) die von außen kommenden menschlichen Einwirkungen eine besonders große Rolle spielen; zumal diese Eingriffe an den geregelt bewirtschafteten Biotopen ganz geregelt erfolgen.

11.

Unter den Biozönosen, den natürlichen wie den sekundären, herrscht eine große Mannigfaltigkeit nach Organisationshöhe, räumlicher Ausdehnung und Raumstruktur, nach Entwicklungsrhythmus und Lebensdauer, nach der synökologischen Faktorenverbindung und der Art der Selbstregulierung. Alle diese Begriffe bezeichnen wesentliche Eigenschaften der Biozönose, auch besteht eine gewisse Gleichläufigkeit und Zusammengehörigkeit mancher dieser Eigenschaften. So verbinden sich in manchen Biozönosen Entwicklungshöhe, Differenziertheit der Lebensäußerungen, Großräumigkeit, lange Dauer und erhebliche Beteiligung der Organismenarten an der Regulierung der Lebensvorgänge. Aber diese Eigenschaften sind zum Teil begrifflich schwer zu fassen, sie können im ökologischen Zusammenhang verschiedener Bio-

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

zönosen etwas sehr Verschiedenes bedeuten und sie verbinden sich in jeder Biozönose anders miteinander. Daher bieten sie weder gute, durchgreifende Kennzeichen, um das Wesentliche der Biozönose in der Definition auszudrücken, noch lassen sich die einzelnen Biozönosen nach diesen Eigenschaften im Sinne einer systematischen Festlegung kurz charakterisieren.

Sucht man nach einem Kennzeichen, das all den verschiedenen Biozönosen gemeinsam ist und das greifbar ist, so ist es die gesetzmäßige Zusammensetzung ihrer standörtlich bedingten Artenverbindung von Pflanzen und Tieren, die „Auswahl und Zahl der Arten und Individuen", die den durchschnittlichen äußeren Lebensverhältnissen entspricht (MÖBIUS). Dabei mag hier die Frage offen bleiben, ob die typische Zusammensetzung der standörtlich bedingten Artenverbindung von Pflanzen und Tieren für sich schon ein genügendes Charakteristikum ist, um die Biozönose (Assoziation) von allen anderen Formen der Gesellschaftsbildung zu unterscheiden; gegenüber den Synusien beispielsweise kann das zweifelhaft erscheinen. Die Frage der Definition des Biozönosebegriffes ist durch die induktiven Untersuchungen der letzten Jahre wieder in Fluß gekommen, und es ist zu erwarten, daß die Untersuchung von Lebensgemeinschaften verschiedener Größenordnung auch über das Verhältnis zwischen Synusien und Biozönosen nähere Aufschlüsse geben wird.

Hier kommt es uns nur darauf an, daß die standörtlich bedingte Artenverbindung von Pflanzen und Tieren, auf die Größenordnung der Assoziation bezogen, ein durchgehendes und greifbares Kennzeichen der Biozönosen ist. Die Artenverbindung ist die Biozönose selbst, sie ist aber auch ein statistisch erfaßbarer Ausdruck für die Gesamtökologie der Lebensgemeinschaft und ihres Cöns, denn sie steht in funktionaler Abhängigkeit vom Schwanken aller Faktoren am Biotop und vom Variieren aller Biozönose-Eigenschaften. Sie ermöglicht daher eine Charakterisierung und systematische Anordnung der Biozönosen. Zugleich ist die nach der typischen Artenzusammensetzung charakterisierte Lebensgemeinschaft aber auch eine gesicherte Grundlage, um die Ökologie und die einzelnen Eigenschaften der Biozönosen untersuchen und vergleichen zu können.

Schriften:

Balogh, J.: Lebensgemeinschaften der Landtiere. — Budapest 1958.

Barkman, J. J.: Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. — Assen, Netherlands, 1958.

Blunck, H.: Biozönoseforschung. — Forschungsberichte. **1.** Wiesbaden 1957.

Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. — Berlin 1928. 2. Aufl. Wien 1951.

— — Essai sur le classement des Biocénoses. — Stat. Internat. Géobot. Médit. et Alpine, Commun. **118.** Montpellier 1953.

Carpenter, J. R.: The Biome. — Amer. Midl. Natural. **21.** Notre Dame, Ind. 1939.

Caspers, H.: Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. — Biol. Zbl. **69.** Leipzig 1950.

Clements, F. E. and Shelford, V. E.: Bio-ecology. — New York 1939, 3. Aufl. 1947.

Dahl, F.: Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. — Zool. Anz. **33.** 1908.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Dahl, F.: Die alte und die neue faunistische Forschung. — Ibid. **35.** 1909.

— — Über die Fauna des Plagefenngebietes. — Beitr. z. Naturdenkmalpfl. **3.** Berlin 1912.

— — Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. 1. — Jena 1921.

Dice, L. R.: Natural Communities. — Ann Arbor 1952.

Du Rietz, G. E.: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. — In: E. Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. XI, T. 5. Berlin u. Wien 1932.

Ehrendorfer, F.: Gedanken zur Frage der Struktur und Anordnung der Lebensgemeinschaften. — Angew. Pflanzensoz. Festschr. E. Aichinger. I. Wien 1954.

Elton, Ch.: Competition and structure of ecological communities. — Journ. Anim. Ecol. **15.** 1946.

Enderlein, G.: Biologisch-faunistische Moor- und Dünenstudien. — Ber. Westpr. bot.-zool. Ver. **30.** Danzig 1907.

Franz, H.: Grundsätzliches über tiersoziologische Aufnahmemethoden, mit besonderer Berücksichtigung der Landbiotope. — Biol. Rev. **14.** Cambridge 1939.

— — Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. — Berlin 1950a.

— — Qualitative und quantitative Untersuchungsmethoden in Biozönotik und Ökologie. — Acta Biotheor. **9.** Leiden 1950b.

— — Die Verschmelzung von Bodenkunde und Ökologie in der wissenschaftlichen Erfassung des Gesamtstandortes. — Angew. Pflanzensoz. Festschr. E. Aichinger. I. Wien 1954.

Friederichs, K.: Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. 2 Bde. — Berlin 1930.

— — Ökologie als Wissenschaft von der Natur, oder biologische Raumforschung. — Bios. **7.** Leipzig 1937.

— — Bestehen in den Kulturbiotopen Lebensgemeinschaften? — 14. Verh.-Ber. Dtsch. Ges. angew. Entomol. 1957. Hamburg u. Berlin 1958.

Friedrich, H.: Betrachtungen zur Synökologie des ozeanischen Pelagials. — Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. **1.** Bremen 1952.

Gauckler, K.: Die Gipshügel in Franken, ihr Pflanzenkleid und ihre Tierwelt. — Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg. **29.** Nürnberg 1957.

Gisin, H.: L'Ecologie. — Acta Biotheor. **9.** Leiden 1949.

— — La biocénotique. — Ann. Biol. **27.** 1951.

Herold, W.: Kritische Untersuchungen über die Methode der Zeitfänge zur Analyse von Landbiozönosen. — Z. Morph. Ökol. Tiere. **10.** Berlin 1928.

Heydemann, B.: Die Frage der topographischen Übereinstimmung des Lebensraumes von Pflanzen und Tieren. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. Erlangen. Leipzig 1955.

— — Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg 1956. Leipzig 1956.

Hübschmann, A. v.: Einige hygro- und hydrophile Moosgesellschaften Norddeutschlands. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. **4.** Stolzenau/Weser 1953.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Jäger, G.: Deutschlands Tierwelt nach ihren Standorten eingeteilt. 2 Bde. — Stuttgart 1874.

Jermy, T.: Zönology und angewandte Entomologie. — Kongreßber. Pflanzenschutzkongr. Berlin, 11.—16. Juni 1955.

Klement, O.: Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. — Feddes Repert., Beih. **135.** Berlin 1955.

Kontkanen, P.: Sur les diverses méthodes de groupement des récoltes dans la biocénotique animale. — Vie et milieu. **1.** Paris 1950.

Krogerus, R.: Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. — Acta Zool. Fenn. **12.** Helsinki 1932.

Kühnelt, W.: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. — Biol. Gen. **17,**1/2. Wien 1943.

— — Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften. — Ibid. **17,**3/4. 1944.

— — Über die Struktur der Lebensgemeinschaften des Festlandes. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. **92.** Wien 1953.

Kuhlgatz, T.: Vorstudien über die Fauna des Betula nana-Hochmoores im Culmer Kreise in Westpreußen. — Naturw. Wochenschr. N.F. **1.** Jena 1902.

— — Über das Tierleben in dem von der Staatsverwaltung geschützten Zwergbirkenmoor in Neulinum. — Ber. Westpr. bot.-zool. Ver. **32.** Danzig 1910.

Lohmeyer, W.: Das Polygoneto Brittingeri-Chenopodietum rubri und das Xanthieto riparii-Chenopodietum rubri, zwei flußbegleitende Bidention-Gesellschaften. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. **2.** Stolzenau/Weser 1950.

Lorenzen, H.: Die natürlichen Standorte unserer Unkräuter. — Naturw. Rdsch. **9.** Stuttgart 1956.

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

Mörzer Bruijns, M. F.: Over Levensgemeenschappen. — Deventer 1947.

— — and Westhoff, V.: The Netherlands as an environment for insect life. — Amsterdam 1951.

Müller, H. J.: Beiträge zur Biologie des Rapsglanzkäfers, Meligethes aeneus F. — Z. Pflanzenkrankh. (Pflanzenpath.) u. Pflanzenschutz. **51.** Stuttgart 1951.

Palissa, A.: Zur gegenwärtigen Lage in der Biozönotik. — Forsch. u. Fortschr. **32.** Berlin 1958.

Palmgren, P.: Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. — Acta zool. fenn. **6.** Helsingfors 1928.

— — Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. — Ibid. **7.** 1930.

Peus, F.: Die Tierwelt der Moore. — Berlin 1932.

— — Auflösung der Begriffe „Biotop" und „Biozönose". — Dtsch. Entom. Z. N. F. **1.** Berlin 1954.

Pirk, W.: Die Pilzgesellschaften der Baumweiden im mittleren Wesergebiet. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. **3.** Stolzenau/Weser 1952.

— — und Tüxen, R.: Höhere Pilze in nw-deutschen Calluna-Heiden (Calluneto-Genistetum typicum). — Ibid. **6/7.** 1957.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Prenant, M.: Adaption, écologie et biocoenotique. — Actual Sci. Industr. **113.** Paris 1937.

Quézel, P. et Verdier, P.: Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux? — Vegetatio. **4.** Den Haag 1953.

Rabeler, W.: Die planmäßige Untersuchung der Soziologie, Ökologie und Geographie der heimischen Tiere. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen. **3.** Hannover 1937.

— — Systematik der Vogelgemeinschaften im Hinblick auf Biozönotik und Pflanzensoziologie. — Ornith. Abh. **9.** Göttingen 1951.

— — Die Tiergesellschaft hannoverscher Talfettwiesen (Arrhenatheretum elatioris). — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. **3.** Stolzenau/Weser 1952.

— — Zur Systematik und Ökologie von Heuschreckenbeständen nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften. — Ibid. **5.** 1955.

Remane, A.: Die Gemeinschaft als Lebensform in der Natur. — Schr. wiss. Akad. Univ. Kiel. 1939.

— — Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. — Biol. Gen. **17.** Wien 1943.

— — Ordnungsformen der lebenden Natur. — Stud. Gen. **3.** Berlin—Göttingen—Heidelberg 1950.

Renkonen, O.: Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. — Ann. zool. Soc. „Vanamo". **6.** Helsinki 1938.

Resvoy, P. D.: Zur Definition des Biozönosebegriffes. — Russ. hydrobiol. Z. **3.** 1924.

Schwerdtfeger, F.: Biozönose und Pflanzenschutz. — Mitt. Biol. Bundesanst. **85.** Berlin 1956.

Shelford, V. E.: Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region. — Chicago and London 1913.

— — Basic principles of the classification of communities and habitats and the use of terms. — Ecology. **13.** Brooklyn, N. Y. 1932.

Stammer, H. J.: Ziele und Aufgaben tiergeographisch-ökologischer Untersuchungen in Deutschland. — Verh. Dtsch. zool. Ges. 1938.

Strenzke, K.: Die biozönotischen Grundlagen der Bodenzoologie. — Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkde. **45.(90.)** Weinheim/Bergstr. u. Berlin 1949a.

— — Ökologische Studien über die Collembolengesellschaften feuchter Böden Ost-Holsteins. — Arch. Hydrobiol. **42.** Stuttgart 1949b.

— — Grundfragen der Autökologie. — Acta Biotheor. **9.** Leiden 1951.

Taylor, W. P.: Significance of the biotic community in ecological studies. — Quart. Rev. Biol. **10.** 1935.

Thiele, H. U.: Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. — Z. angew. Entomol. **39.** Berlin u. Hamburg 1956.

— — Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten vom Kalkgehalt des Standorts (mit besonderer Berücksichtigung der Diplopoden). — Ibid. **44.** 1959.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

Thienemann, A.: Lebensgemeinschaft und Lebensraum. — Naturw. Wochenschr. N. F. **17.** 1918.

— — Lebensraum und Lebensgemeinschaft. — Aus d. Heimat. **41.** Stuttgart 1928.

— — Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. — Arch. Hydrobiol. **35.** Stuttgart 1939.

— — Leben und Umwelt. — Bios. **12.** Leipzig 1941.

Tischler, W.: Biozönotische Untersuchungen an Ruderalstellen. — Zool. Jahrb. (Syst.). **81.** Jena 1952.

— — Eignung der Kulturlandschaft für experimentell-synökologische Forschung. — Biol. Zbl. **73.** Leipzig 1954.

— — Synökologie der Landtiere. — Stuttgart 1955.

— — Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. — Z. Morph. Ökol. Tiere. **47.** Berlin 1958.

Tüxen, R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen. **3.** Hannover 1937.

— — Entwurf einer Definition der Pflanzengesellschaft (Lebensgemeinschaft). — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. **6/7.** Stolzenau/Weser 1957.

— — Hübschmann, A. v., und Pirk, W.: Kryptogamen- und Phanerogamen-Gesellschaften. — Ibid.

Tuomikoski, R.: Zur synökologischen Statistik in der Entomologie und zur Typologie der Insektenbestände. — Ann. Entom. Fenn. **14.** Helsinki 1948.

Westhoff, V.: Some remarks on synecology. — Vegetatio. **5/6.** Braun-Blanquet-Festschr. Den Haag 1954.

Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg
Frankfurt am Main

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft (alte Serie)

Jahr/Year: 1960

Band/Volume: NF_8

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

Artikel/Article: Biozönotik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften - Arbeiten aus der Bundesanstalt für Vegetationskartierung 311-332