©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

# Die ökologische und geographische Determination des Hochmoores als „Steppe"

Von Fr. Peus
Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin

(Mit 2 Abbildungen)

Die folgenden Ausführungen lehnen sich in sehr lockerem Zusammenhang an einen Vortrag an, den ich am 31. Januar 1947 im Naturwissenschaftlichen Verein zu Osnabrück gehalten habe. Um eine Wiedergabe dieses Vortrages, den ich auf eine breitere Überschau über die Fragen der zoologischen Moorforschung abgestellt habe, kann es hier nicht gehen, ich beschränke mich vielmehr hier auf einige Gedankengänge, die über den Stand der Dinge, wie sie sich zur Zeit der Abfassung meiner „Tierwelt der Moore" (1932) darboten, hinausgehen oder die damaligen Blickpunkte in einigen Einzelheiten ergänzen. Gleichviel ist es nötig, mit ein paar Wiederholungen rückgreifend den Anschluß an meine genannte Darstellung herzustellen.

Bei der Charakterisierung eines jeden Biotopes schlechthin handelt es sich um zwei freilich ineinandergreifende und sich gegenseitig ergänzende Teilfragen, nämlich zuerst um die Herausstellung derjenigen ökologischen Verhältnisse oder Faktoren, die den betreffenden Biotop spezifisch kennzeichnen, die also gewissermaßen seine Diagnose ausmachen, und zum anderen darum, welchem der Großlebensräume (im Sinne von REINIG, 1938, S. 13; vgl. auch weiter unten), aus denen sich die gegebene geographische Region zusammensetzt, der Biotop daraufhin zuzuordnen und einzufügen ist. Die letztere Teilfrage setzt gleichzeitig die Aufstellung und Umreißung der Großlebensräume voraus.

Für die ökologische Diagnose eines Biotops (falls sie nicht ohne weiteres offensichtlich ist), d. h. für die Bestimmung der Faktoren, die für ihn im spezifischen Sinne charakteristisch sind, liegt ein Schlüssel bei dem Verhalten derjenigen Arten innerhalb seiner gesamten Biozönose, die in ihrem Vorkommen an diesen Biotop gebunden, also ihrerseits für ihn spezifisch sind. Das braucht nicht zu bedeuten, daß jeder nach seinen ökologischen Gegebenheiten abgrenzbare und tatsächlich auch umgrenzte Biotop in seiner Biozönose ein biotopspezifisches Element haben muß; die ökologischen Eigenheiten eines Biotops können sich auch

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

in einer bestimmten Kombination und Relation der einzelnen Komponenten der Biozönose ausdrücken. Methodisch wird die Erforschung einer Biozönose also zunächst darauf abzielen, die Glieder der einigermaßen hinreichend erfaßten Tiergemeinschaft auf ihr Abhängigkeitsverhältnis zum Biotop zu analysieren und dabei das biotopspezifische Element, so es vorhanden ist, herauszuschälen. Indem wir uns der Schwäche und der Enge, die jeder Rubrizierung der Natur anhaften, bewußt bleiben, glauben wir doch, daß das folgende Schema der Beziehungsmöglichkeiten eines Tieres zu verschiedenen Biotopen dem natürlichen Sachverhalt keinen allzu großen Zwang antut. Wir kommen danach zu fünf Kategorien.

I. Spezifische Arten. Für sie ist der betreffende Biotop nicht nur das Optimum, sondern die für ihr Leben und Gedeihen allein und ausschließlich tragbare und daher absolut „beanspruchte" Lebensstätte; Vorkommen in anderen Biotopen bestenfalls als Irrgäste ohne Ansiedlungsmöglichkeit

II. Bevorzugende Arten. Für sie ist der Biotop das Optimum, das somit „bevorzugt", aber nicht unbedingt beansprucht wird; jeder andere Biotop ist aber für sie ein Pejus, dessen Bedingungen in verschiedenem Grade ertragen werden können, jedoch als Ausdruck der ständigen Auseinandersetzung und Unterlegenheit des Tieres gegenüber der Ungunst der Verhältnisse nur eine schwache Entfaltung zulassen. Es wird sich dabei immer um Biotope handeln, die in den lebenswichtigen Faktoren dem Optimum ähnlich sind.

III. Gleichgültige Arten. Für sie ist der Biotop mit einem oder mehreren andersartigen Biotopen „gleichwertig". Sie haben also in mindestens zwei verschiedenen Biotopen die gleiche optimale Entfaltung; für wieviele Biotope dies gilt, entscheidet die Größe ihrer ökologischen Valenz.

IV. Unterlegene Arten. Für sie ist der Biotop ein Pejus, dessen Bedingungen zwar noch „ertragen" werden können, aber nicht mehr eine optimale Entfaltung zulassen; letztere haben sie entweder nur in einem anderen Biotop oder in mehreren, je nach ihrer ökologischen Valenz.

V. Fremde Arten. Für sie bietet der Biotop keine Existenzmöglichkeit, er wird von ihnen daher „abgelehnt". Angetroffene Individuen sind nur verirrt, ohne sich ansiedeln zu können. Wie groß ihre ökologische Valenz außerhalb des Biotopes ist, hat für die betreffende Biotopuntersuchung insofern ein Interesse, als es der Klärung der Gründe für ihr Fehlen in ihm dient.

Ich habe diese Charakterisierung der Glieder einer Biozönose nach ihren Beziehungen und ihrem Bindungsgrad an den Biotop schon früher (l. c., S. 35—36) dargelegt, um damit auf die bis dahin in der Ökologie, vor allem in ihrem hydrobiologischen Forschungszweig eingebürgerte und übliche Einteilung zu antworten, die sich mit den drei oben unter I, II und V aufgeführten Kategorien begnügen zu können glaubt und insofern

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.
sehr wenig glücklich, ja grobschlächtig ist, als bei ihr die obigen Kategorien II und III zusammengeworfen werden und die Kategorie IV ganz unbeachtet bleibt.

TISCHLER (1947 und 1949) hat jüngst auch ein fünfteiliges System aufgestellt, hat dabei aber begriffliche und terminologische Unklarheiten gelassen oder hineingetragen, die kurz zu diskutieren hier erlaubt sei. Begrifflich: In den obigen beiden Gruppen I und II herrscht Übereinstimmung mit der rein äußerlichen Abwandlung, daß TISCHLER sie als Unterteilungen seiner ersten Gruppe „Euzöne Arten" erscheinen läßt. Als zweite führt er seine „tychozönen" Arten auf, die in ihrer Definition als Arten, „die in mehreren durch bestimmte Faktoren einander ähnlichen Biotopen optimal entfaltet sind", mit unserer Gruppe III übereinstimmen; zu dem Zusatz „dies schließt jedoch nicht die Bevorzugung eines Biotops aus", kann ich mich aber nicht bekennen, weil mit ihm der Begriff eines Optimums hineingetragen wird, dem logischerweise ein Pejus gegenüberstehen muß, so daß diese Aussage mit der vorhergehenden in Widerspruch gerät: Wenn eine Art einen Biotop bevorzugt, kann sie nicht in mehreren Biotopen ihr Optimum haben und fällt damit unter unsere Gruppe II. Zu TISCHLERs dritter Gruppe, den „azönen" Arten („ohne ausgesprochene Biotopbindung, die in verschiedenen Lebensräumen vorkommen"), ist ein Gegensatz zu den „Tychozönen" offensichtlich nur in der Unterscheidung von „ähnlichen" und „verschiedenen" (d. h. verschiedenartigen) Biotopen gegeben, der mir aber in der Blickrichtung auf den zu untersuchenden Biotop gegenstandslos zu sein scheint; es ist für unsere obige Gruppe III an sich uninteressant, in wievielen anderen Biotopen eine Art sonst noch gedeiht, denn das ist in den Formulierungen TISCHLERs nur ein im Einzelfall durch den Grad der ökologischen Valenz bestimmter Unterschied. Zudem ist dabei im Grunde auch die Gegenüberstellung von „ähnlichen" und „verschiedenen" Biotopen ohnedies hinfällig; denn die (noch so vielen) von einem Tier besiedelten Biotope müssen sämtlich in den Faktoren, die das Tier für seine Existenz beansprucht, notwendigerweise übereinstimmen oder, wenn man so will, einander ähnlich sein, sonst wäre die gleichartige Besiedlung durch dieses Tier nicht möglich. Jene beanspruchten Faktoren sind, nebenbei bemerkt, in jedem Falle andere als diejenigen, die dem Biotop spezifisch, dem Tier aber gleichgültig sind. Die tychozönen und azönen Arten TISCHLERs sind also grundsätzlich dasselbe. Die letzte Gruppe TISCHLERs, die „xenozönen" Arten („mit optimaler Entfaltung in anderen Lebensräumen, trotzdem oft noch regelmäßig im Biotop vorhanden"), fällt mit unserer Gruppe IV zusammen. Ob man in der Skala gegebener Möglichkeiten nur die real vorhandenen Fälle erscheinen läßt oder ihnen als Extrem noch den nicht vorhandenen Fall (unsere Gruppe V) anhängt, mag an sich eine äußerliche Angelegenheit sein analog dem Vorgehen, einer abnehmenden Zahlenreihe die nicht vorhandene Zahl als 0 hinzuzufügen oder sie wegzulassen; biozönotisch gesehen aber scheint mir das nicht gleichgültig zu sein, da eine Biozönose durch negative Merkmale nicht minder gewichtig und prägnant charakterisiert sein kann als durch ihre positiven. — Terminologisch: TISCHLERs erste Gruppe (bei uns I und II) als „euzöne" Arten („Charakterarten") zu bezeichnen, ist korrekt, aber schon die deutschen Bezeichnungen „treu" für die spezifischen Arten und „fest" für die Präferenten erscheinen mir unglücklich, da die spezifischen nicht minder fest und die Präferenten nicht minder treu sind als umgekehrt. Den Terminus „tychozön" (bei TISCHLER etwa im Sinne unserer Gruppe III) auf die regelmäßig in starker Entfaltung vorhandenen Arten anzuwenden, ist mit der Bedeutung des griechischen Wortes tyche = Zufall nur schwer in Einklang zu bringen. Unter „azön" kann ich mir im Hinblick auf die Negierung des Alpha privativum nichts vorstellen, es sei denn, daß man die Irrgäste (unsere Gruppe V) als nicht zur Biozönose gehörig so

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.
bezeichnete, die TISCHLER damit aber nicht meint. „Xenozön" (fremd) paßt begrifflich auf unsere Gruppe V; definitionsgemäß meint TISCHLER diese aber nicht, sondern unsere Gruppe IV. — Im übrigen dürfte auch auf die Unterscheidung von „homozönen" und „heterozönen" Arten im Sinne der Definition TISCHLERs (l. c., S. 4) verzichtet werden können; denn sie beruht offensichtlich auf einer Vermengung der Begriffe Biotop und Standort: Die als heterozönes Beispiel herangezogene Stechmücke *Aedes maculatus* (*cantans*) Meig. ist in ihrem ganzen Lebenszyklus durchaus ein Waldtier und somit „homozön"; Larve und Imago leben nur in verschiedenen Standorten oder, wenn man so will, in verschiedenen Medien, wie es z. B. bei Poch- und Bockkäfern auch der Fall ist; den „Waldtümpel" gibt es außerhalb des Waldes nicht. — Bei der früher schon geäußerten Ablehnung des in der Ökologie so gebräuchlichen Ausdruckes „Ubiquist" muß ich auch fürderhin bleiben aus Gründen notwendiger Klarheit der Begriffe und Bezeichnungen; Tiere, die „ubique" vorkämen, gibt es nicht, nicht einmal bei einer Scheidung der terrestrischen und aquatischen Biotope. In TISCHLERs (1947, S. 52) Begründung für sein Festhalten an diesem Begriff kann ich keinen Unterschied oder Gegensatz zu unserer Kategorie III sehen.

Eine Analyse der tierischen Biozönose — von dieser soll im folgenden allein die Rede sein — des Hochmoores nach dem Bindungsgrad ihrer Mitglieder an den Biotop ergibt nun, daß alle fünf oben genannten Kategorien ausgeprägt und breit vertreten sind, und daß außer einer scharfen und ausgedehnten negativen Charakterisierung (Gruppe V) vor allem auch die biotopspezifische Komponente (Gruppe I) mit zahlreichen Beispielen aus den meisten vertretenen Tiergruppen eine relativ sehr reiche Entfaltung zeigt. Die früher nach dem damaligen Stande des Wissens gegebene Liste (l. c., S. 202—204) ist nach neueren Forschungen noch beträchtlich zu ergänzen, freilich um einige andere Arten, die sich inzwischen als zur Komponente II gehörig herausgestellt haben, zu verringern. Entsprechend der gebräuchlichen Terminologie, die das Abhängigkeitsverhältnis des Tieres zum Biotop und gleichzeitig auch diesen selbst ausdrückt*), bleiben wir im Falle des Hochmoores dabei, die biotopgebundenen Arten „tyrphobiont" oder die „Tyrphobionten" zu

*) Dem Kennwort für den Biotop wird dabei für die spezifischen Arten das Adjektiv „-biont", für die bevorzugenden Arten „-phil", für die fremden Arten „-xen" angehängt. Entsprechende Bildungen für die gleichgültigen und die unterlegenen Arten sind in Übereinstimmung mit der gebräuchlichen Vernachlässigung dieser Elemente (s. o.) nicht geprägt worden und sollen auch hier nicht, obwohl sie so naheliegen, geprägt werden. Die Fülle der Fachausdrücke, mit denen die Ökologie in zunehmendem Maße überladen wird, ist ohnehin schon mehr verwirrend als klärend und läßt den Verdacht aufkommen, daß die Begriffe, die bezeichnet werden sollen, mehr in spekulativer Gedankenspielerei und im Vergnügen am Aufspalten und Rubrizieren künstlich geschaffen werden und teilweise nur Abstraktionen oder Fiktionen sind, die keine Realität in der Natur zum Gegenstück haben. Man sollte zunächst die Realitäten in der Natur nüchtern und eingehend erforschen und damit die Grundlage für eventuell dann notwendig werdende Begriffsbestimmungen schaffen statt umgekehrt. Sonst gerät die Ökologie bzw. Biozönotik in die Gefahr, als forschende Wissenschaft nicht ernst genommen zu werden. Es ist überdies nicht einzusehen, warum manche Termini begrifflich so falsch und linguistisch so gräßlich gewählt werden.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

nennen. Auf diese Komponente kommt es uns hier besonders an; denn es ist selbstverständlich, daß ein Biotop nur dann für ihn spezifische Bewohner (absolute „Leitformen") haben kann, wenn er durch spezifische ökologische Eigenheiten zum Unterschied von allen anderen Biotopen der betreffenden geographischen Region gekennzeichnet ist, d. h. daß in diesen Eigenheiten die Voraussetzung für das Vorhandensein der Leitformen gegeben ist, und daß somit das Verhalten der letzteren den Schlüssel zur Erkenntnis und zum Verständnis der ökologischen Situation des Biotopes, in unserem Falle des Hochmoores, wesentlich zu liefern vermag.

Verfolgen wir also nunmehr das Verhalten der Tyrphobionten im Hochmoor, so müssen wir uns, glaube ich, davor hüten, uns etwa durch die Auswahl von nur ein paar oder zu wenigen Beispielen eine zu kleine und unzulängliche Vergleichsbasis zu setzen. Dieses Vorgehen kann dazu führen, die Schlüsse, die nach dem Verhalten des einen oder anderen Tyrphobionten nach Standort und Lebensweise im Hochmoor nahe zu liegen und berechtigt zu sein scheinen, in voreiliger Verallgemeinerung als für das Gesamtproblem der Tyrphobiontie gültig hinzustellen. Es ist vielmehr nötig, das Verhalten a l l e r Tyrphobionten aus allen vertretenen Tiergruppen und in allen Standorten des Hochmoores und in Berücksichtigung aller gegebenen Lebensäußerungen zu verfolgen sowie vergleichend und aussondernd zu prüfen, ob es einen ökologischen Generalnenner gibt, der für das ganze Hochmoor und für die Gesamtheit der Tyrphobionten gültig ist. In der Tat liegt diese Gefahr von Fehlschlüssen aus Einzelfällen nahe. Das Hochmoor bietet eine sehr vielseitige Fülle von einzelnen Standorten als engeren Lebensstätten aquatischer und terrestrischer Art, aus denen sich der Biotop, sie alle umfassend, zusammensetzt. Als am meisten hervortretende Standorte seien genannt unter den Gewässern die fließenden Rüllen, die stehenden tiefen Blänken (Kolke) und seichten Schlenken und bei gewissen Hochmoortypen der periphere Lagg, im Übergang zu den terrestrischen Standorten die wasserdurchtränkten Polster und Rasen des Torfmooses, unter den terrestrischen Standorten der Boden als Substrat (gleichviel ob Moosrasen, Bodenstreu, Torfboden), die niedrige Vegetation (Kraut- oder Feldschicht), die Strauchschicht und schließlich die Baumschicht. — Allen Gewässern im Hochmoor ist ein einschneidender Faktor, die hohe Azidität, gemeinsam, die einerseits infolge ihrer Giftwirkung viele Tiere aus der Biozönose ausschließt, die andererseits aber von vielen Tieren schadlos ertragen und darüber hinaus von wieder anderen beansprucht wird. Mit dem Blick allein auf das Hochmoor könnte bei einem wasser- (und boden-) bewohnenden Tyrphobionten also der Schluß naheliegen, daß es die Beanspruchung der Azidität ist, die ihn ans Hochmoor bindet. Dem steht aber entgegen, daß dieselben Aziditätsgrade bei gleichem chemischen Zustandekommen kein Spezifikum des Hochmoores, sondern auch im Biotop „Heide" gegeben sind. Dementsprechend kommen

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

diejenigen Arten, deren ökologische Verbreitung durch die Beanspruchung jener Azidität geleitet wird, sowohl im Hochmoor wie z. B. in der Heide vor und sind damit also nicht tyrphobiont. Wenn es aber, wie es der Fall ist, unter den Wasser- und Bodenbewohnern dennoch tyrphobionte, also in der Heide fehlende Arten gibt, so muß es ein anderer, abseits der Azidität liegender Faktor sein, der sie ausschließlich auf das Hochmoor beschränkt sein läßt. — Ein Beispiel eines anders gelagerten Einzelfalles, den Phytophagen entnommen: Es gibt im Hochmoor Pflanzenfresser, die monophag von einer allein im Hochmoor vorkommenden Pflanze abhängig sind; ihre ausschließliche Bindung ans Hochmoor als durch ihre Futterpflanzenabhängigkeit bestimmt zu deuten und mit ihr gleichzusetzen, hieße jedoch an der Tatsache vorbeigehen, daß es unter den Phytophagen zahlreiche echte Tyrphobionten gibt, die entweder weitgehend oder sogar ausschließlich von Pflanzen leben, die ihrerseits nicht an das Hochmoor gebunden sind, sondern beispielsweise in der Heide oder in sonstigen Biotopen in gleicher Fülle geboten werden, wie Gräser, Salix, manche Vaccinium-Arten, Betula, Calluna, Erica usw. Da somit in diesen letzteren Fällen die trotzdem gegebene Bindung an das Hochmoor offensichtlich nicht in der Futterpflanze gesucht werden kann, ist der Schluß berechtigt oder gar zwingend, daß auch bei den monophag an spezifischen Hochmoorpflanzen lebenden Phytophagen der Grund für ihre Bindung an das Hochmoor durch diese Ernährungsweise nur verschleiert, in Wahrheit aber von einem anderen, die Nahrungswahl überdeckenden Faktor bestimmt wird. Die Beispiele, die in ähnlicher Art dazu führen, einen anderen Faktor als die für die spezielle Lebensweise eines Tyrphobionten in seinem oft eng umgrenzten Standort herrschenden Verhältnisse für die Bindung an das Hochmoor verantwortlich zu machen, lassen sich noch vielfach vermehren, aber es mag hier damit genug sein, an die vielen tyrphobionten Bodenbewohner mit räuberischer Ernährung (z. B. mehrere Carabiden*) und Spinnen, viele Staphyliniden und Milben, die alle in der sumpfigen Heide äußerlich sehr ähnliche Bedingungen vorfinden würden, ferner an Spinnen in der Kraut- und Strauchschicht, an tyrphobionte Vögel usw. zu erinnern. — Die sog. Konkurrenzflucht, die vielfach als das manche Tiere auf einen bestimmten Lebensraum beschränkende Moment hingestellt wird, mag an dieser Stelle als ein nach dem einfachen Sachverhalt in der Natur wie auch logisch unmögliches Gedankengebilde abgetan sein. Die angezogenen

*) Hinsichtlich des gerade für die nordwestdeutschen Hochmoore so bezeichnenden tyrphobionten *Agonum ericeti* Panz. mag in diesem Organ die Korrektur einer Angabe im heimatkundlichen Schrifttum am Platze sein: PEETZ (1931) macht die z. B. auch von HORION (1941) übernommene Angabe, daß diese Spezies von RICH. SCHMIDT in der Coerdeheide bei Münster (Westf.), also nicht auf Moorboden, gefunden worden sei. Das Belegexemplar, das ich in der im Landesmuseum für Naturkunde zu Münster befindlichen Sammlung von R. SCHMIDT nachprüfen konnte, ist in Wahrheit jedoch ein aberrant gefärbtes Individuum von *Agonum sexpunctatum* L.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Beispiele genügen auch schon, um angesichts der Tatsache, daß es Tyrphobionten unabhängig von ihrer speziellen Lebensweise in allen, nach horizontaler und vertikaler (Ausnahmen s. unten) Differenzierung, nach Medium und Substrat noch so verschiedenen Standorten innerhalb des Hochmoores gibt, die Forderung zu verdeutlichen, daß die spezifische ökologische Eigenart des Hochmoores in einem Faktor zu suchen ist, der den ganzen von der peripheren Randlinie umgrenzten Komplex des Lebensraumes umfaßt und für ihn gültig ist, dessen Einwirkung und Einfluß somit die gesamte Biozönose des Hochmoores unterworfen ist. Dieser Faktor ist in dem K l i m a gegeben, d. h. in dem nur für das Hochmoor gültigen Eigen- oder Ökoklima, das sich von dem Klima der benachbarten Geländeformen (Lebensräume), in die das Hochmoor eingefügt ist, unmittelbar jenseits seiner Grenze beginnend, prägnant unterscheidet. Dieses Eigenklima des Hochmoores ist in zahlreichen Untersuchungen an Einzelobjekten unter gleichzeitigen Messungen im Nachbargelände und auch in zusammenfassenden Darstellungen behandelt worden, so daß hier auf die Wiedergabe von Einzelheiten verzichtet werden kann. In unserem Zusammenhang genügt es, die charakteristischen Grundzüge des Hochmoorklimas herauszustellen: die weiten täglichen T e m p e r a t u r a m p l i t u d e n und die K ä l t e. Bei den ersteren kommen die Maxima am Boden und in nur geringer Schicht über und unter ihm zustande durch die starke Insolation und das schlechte Wärmeleitvermögen des Bodens, die tiefen Minima durch die ungehinderte Wärmeausstrahlung der freien Fläche, vermehrt durch den Wärmeentzug bei der durch die Struktur der Moorpflanzen, besonders des Torfmooses (Oberflächenvergrößerung!) aufs äußerste begünstigten Verdunstung. Die Kälte des Hochmoores prägt sich zunächst in einer hohen Kältesumme aus, die aus den tiefen Minima jener Temperaturgänge während des ganzen Sommers und daraus resultiert, daß die Abkühlung infolge frühen Beginns schon bei sinkender Sonne und langen Anhaltens am Morgen den größeren Abschnitt des Tagesrhythmus umfaßt; hinzukommt eine beträchtliche Verschiebung der jahreszeitlichen Frostverhältnisse im Sinne eines späteren Auftauens des Bodeneises im Frühjahr als eine biologisch besonders bedeutsame Erscheinung (Fortpflanzungszeit! Vgl. weiter unten S. 53), die durch die regelmäßig bis in den Mai und selbst Juni immer aufs neue auftretenden Nachtfröste — von letzteren ist überhaupt kein Monat regelmäßig frei — noch verstärkt wird.

Das alles sind Verhältnisse, die dem Hochmoorklima einen ausgesprochen kontinentalen, und zwar kalt-kontinentalen Charakter geben, und die das Hochmoor damit zu einer scharf umgrenzten Klima-Insel inmitten seiner Umgebung machen. Das kontinentale Klima ist aber ein S t e p p e n - Klima.

Nachdem wir somit auf dem uns von dem Verhalten der Tyrphobionten gezeigten ökologischen (physikalischen) Wege die ausschlaggebenden Bedingungen des Hochmoores als steppenartig erkannt haben, ist nun

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

zu prüfen, ob dieses topographische Resultat auch biozönotisch-physiognomisch haltbar, d. h. ob und wie es mit der Klassifikation der großen geographischen Lebensräume vereinbar ist. Dazu ist es nötig, ein wenig weiter auszuholen.

Es wird auch hier wieder eine unglückliche terminologische Zwiespältigkeit im Umgang mit dem Begriff „Lebensraum" offenkundig. Die ökologische Wissenschaft bezeichnet mit Lebensraum oder Biotop einen räumlich mehr oder weniger eng gefaßten Bezirk, dessen ausschlaggebende Bedingungen einheitlich sind und ihn gegen seine Umgebung deutlich abgrenzen, und dessen Lebensgemeinschaft somit durch diese Bedingungen qualitativ bestimmt, zusammengehalten wird und ein in labilem Gleichgewichtszustand befindliches Gefüge der Selbstregulation darstellt, wobei dieses Gefüge durch Leitformen ausgezeichnet sein kann, aber nicht zu sein braucht. Es handelt sich also etwa um das, was man im trivialen Sprachgebrauch als einen bestimmten Landschaftstyp oder eine Geländeformation bezeichnet (Beispiele: die verschiedenen Waldtypen, Wiese, Moor, Düne, Heide, Trift, Ruderalfläche, Flußaue u. dgl. m.), also kurz um topographische Einheiten. Die tiergeographische Wissenschaft dagegen gibt ihrem Begriff „Lebensraum" eine viel weitergreifende Fassung. Bei ihr handelt es sich gewissermaßen um eine Groß-Typologie der auf der Erde auftretenden Formationen, deren eine beispielsweise „der Wald" schlechthin ist, innerhalb dessen bestenfalls nur noch großklimatisch bedingte Typen (tropischer Regenwald, Wald der gemäßigten Zonen usw.), nicht mehr aber die einzelnen qualitativen Abwandlungen innerhalb einer großklimatisch bedingten Region (etwa die in Mitteleuropa auftretenden Waldtypen) unterschieden werden. Der Terminus „Formation", der auf den ersten Blick für unseren Begriff sehr glücklich wäre, ist durch SCHIMPER schon mit einem etwas anderen Inhalt vorweggenommen, und das „Biom" (Näheres im deutschen Schrifttum vgl. bei TISCHLER 1948) als weitgreifender Begriff hat einen anderen Ausgangspunkt und andere Blickrichtung, die ihn für unseren Sinn nicht in Frage kommen lassen können, wie auch der „Lebensbezirk" („Lebenshauptbezirk") von HESSE nur einigermaßen das trifft, was wir im folgenden meinen. Die Schaffung eines neuen Terminus ablehnend, begnügen wir uns damit, vom geographischen „Lebensbereich" (gleichsinnig mit dem „Lebensraum" in der Fassung von REINIG, l. c., S. 16 ff.) im Gegensatz zum topographischen „Lebensraum" (Biotop im Sinne der Ökologie) zu sprechen.

„Von der Vielzahl der Lebensgebiete auf der Nordhemisphäre der Erde sollten in der Regel nur die zusammenhängenden Wald-, Steppen-, Wüsten- und Tundrengebiete als Lebensräume angesehen werden" (REINIG, l. c.). Damit werden also vier solcher Lebensräume unterschieden. REINIG (S. 18) fährt aber fort: „Obwohl die obengenannten Lebensräume auf den ersten Blick grundsätzlich verschieden zu sein scheinen, so finden sich doch zwischen Steppe und Tundra und nament-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.
lich zwischen Steppe und Wüste Übereinstimmungen", und, indem er zu Recht auch die Hochgebirgszonen in den Kreis dieser Lebensräume einbezieht: „das Vorhandensein von Anpassungen an Trockenheit in Hochgebirgen und Tundren ist nur verständlich unter der Annahme, daß auch diese Gebiete in bezug auf die Vegetationsdecke als Trockengebiete aufgefaßt werden müssen", wobei REINIG die durch die tiefen Temperaturen und die starke Insolation bedingte „physiologische Trockenheit" für die Pflanzenwelt als übereinstimmendes Vergleichsmoment zwischen Hochgebirge und Tundra heranzieht und die effektive Übereinstimmung der physiologischen Trockenheit jener Gebiete mit der absoluten der Steppe betont. „Die Wüsten dagegen können wir wohl mit Recht als eine sehr extreme Formation der Steppe betrachten", zumal klimatisch und auch pflanzengeographisch die Unterschiede zwischen Steppe und Wüste nur als quantitativ, nicht aber als qualitativ erachtet werden könnten. Demzufolge faßt REINIG (S. 20) die Steppe und Wüste als das „E r e m i a l" zusammen, dem er den Wald als das „A r b o r e a l" gegenüberstellt — zwei m. E. außerordentlich glückliche Bezeichnungen und Begriffe —, ohne sich freilich über die Zuordnung seiner Lebensräume Tundra und Hochgebirge auszusprechen. Wir glauben, daß es nur konsequent ist, die Tundra und das Hochgebirge dem Eremial zuzuordnen, und kommen damit zu dem Resultat: Auf dem Lande der Nordhemisphäre gibt es grundsätzlich nur zwei „Lebensbereiche", das A r b o r e a l und das E r e m i a l. Während terminologisch unser Wort „Wald" ohne weiteres dem Arboreal gleichgesetzt werden kann, müßte man das Wort „Steppe", wollte man es als Sammelbegriff an die Stelle von Eremial setzen, in einem von dem uns geläufigen Begriff Steppe (als Biotop) abstrahierenden Sinne anwenden.

Die bestimmenden gegensätzlichen Eigenschaften beider Lebensbereiche sind in erster Linie klimatisch begründet und charakterisiert, indem das Großklima einer Region primär darüber entscheidet, ob sich dort Wald bilden und halten kann oder nicht, und damit gleichzeitig dem herausgebildeten Biotop die klimatische Eigenart gibt. Die primär entscheidenden großklimatischen Bedingungen einfach als aride und humide einander gegenüberzustellen, ginge in unserer ökologischen Betrachtungsweise nicht an, da es in den gemäßigten Feuchtgebieten auch Eremialbiotope und in den kontinentalen Trockengebieten auch Arborealbiotope gibt. Für den Biozönotiker ist indessen auch, abseits der das Gewordensein regelnden Bedingungen, lediglich der gegebene Zustand von Interesse, dessen Gegensätzlichkeit zwischen Arboreal und Eremial sich in der p h y s i o g n o m i s c h e n S t r u k t u r durchgreifend ausprägt: Beim Arboreal liegt die Eigenart in der den Boden in gewisser Höhe abschirmenden Baumkronenschicht mit dem sich daraus ergebenden, im Wechsel der Tages- und Jahreszeiten gemäßigt ausgeglichenen, feuchten Ökoklima ohne starke Sonneneinstrahlung und Windwirkung und mit nur teil- und zeitweise etwas erhöhter, im ganzen aber auch dann

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

immer abgeschwächten Lichtfülle; die Bäume selbst bieten ihrerseits akzessorische Bedingungen als Substrat, Medium und rein strukturell als „Vergitterung" des Raumes, die auch bestimmte Anpassungserscheinungen herausgefordert haben. Beim Eremial in allen seinen Abwandlungsformen zieht der negative Charakter des Fehlens des geschlossenen Waldes den biologisch-biozönotisch bedeutsamsten Klimagegensatz zum Arboreal nach sich: Große und extreme Temperaturschwankungen im Tages- und Jahresrhythmus, starke Insolation und Windeinwirkung mit hoher Trockenheit (diese als absolute Trockenheit jedoch nur bei einem Teil der eremialen Biotope), große Lichtfülle sowie strukturell das Fehlen der Aufgliederung des Raumes durch hochwüchsige Vegetation. Damit erhält also der Lebensbereich Eremial zunächst einen die Wüste, Steppe, Tundra und das Hochgebirge (alpine Zone mit den beiden Biotopen Grasflur und Felsen, und nivale Zone ohne Biozönose) umfassenden Inhalt. In den feineren Abwandlungen und Einzelheiten ist es auf Grund der soeben gegebenen physiognomischen Charakterisierung der beiden Lebensbereiche selbstverständlich, daß beispielsweise in unserem mitteleuropäischen Gebiet die natürlichen Biotope Wiese, baumfreies Ödland, baumfreie Heide (soweit durch Schafhude entstanden und erhalten, freilich nicht als natürlich zu bewerten), Düne, Meeresstrand, Grastrift der Inundationsgebiete, und die künstlichen Biotope Ruderalfläche und Kultursteppe in ihren verschiedenen Formen dem Eremial zuzurechnen sind.

Doch nun zurück zum Hochmoor! REINIG hat, wie oben angeführt, die nahen Beziehungen zwischen Tundra und Steppe schon richtig erkannt. Die Tundra stimmt denn auch mit der Steppe in ihrer zusammenhängenden niedrigen Pflanzendecke und damit in ihrer physiognomischen Struktur überein, die als solche, abseits der qualitativen Unterschiede der Zusammensetzung, für den Ökologen das wesentlichste Merkmal ist. Wenn sich nun angesichts dessen, daß die Wüste mit ihrer absoluten Trockenheit das eine Extrem der von den Eremialbiotopen dargestellten Skala ist, die Frage aufdrängt, in welchen Biotopen sich das andere Extrem manifestiert, so liegt der Weg zu diesem anderen Extrem eigentlich ganz offen da: Die Tundra ist ihrerseits nichts anderes als ein Extrem der edaphisch-klimatisch bedingten Hochmoorregionen und der in ihnen möglichen Hochmoortypen (vgl. GAMS & RUOFF, 1929, S. 169—171). Von dem nördlichen Extrem der Tundra gleitet die Skala der Moorregionen und -typen über verschiedene Stufen zwanglos zu den etwa in Nordwestdeutschland gegebenen Seeklima-Hochmooren („Eigentliche Hochmoore", ombrogene Hochmoore) hinüber, die sich also unter dem Blickpunkt der physiognomischen Struktur (niedrige Pflanzendecke) mit der Tundra als Bindeglied an die eigentliche Steppe anschließen. Das Eremial als ganzes erhält damit eine Unterteilung einerseits in die wenig variierende pflanzenfreie Wüste und andererseits in die pflanzenbedeckte Steppe, deren reiche Aufgliederungsskala ökologisch- biozönotisch mit dem Hochmoor endet und mit letzterem regional in die atlan-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

tische Klimazone hineinreicht. Die Formulierung, daß das ombrogene Hochmoor ( um nur das in unserem Heimatgebiet vorliegende geographische Glied der Hochmoorregionen herauszustellen) die in der Seeklimazone mögliche, von ihr erzeugte und ihr daher adäquate Form der Steppe ist, dürfte somit kein Wagnis sein, wobei uns nur der Umstand, daß wir mit der Steppe die Vorstellung eines trockenen Biotopes zu verbinden gewöhnt sind, zu der uns aus dieser Gewohnheit auf den ersten Blick paradox erscheinenden Unterscheidung der trockenen und der „nassen Steppe" wird führen müssen.

Mit diesen geographischen Ableitungen haben wir, alles in allem, den Anschluß an die weiter oben (S. 45) zunächst biozönotisch (aus dem Verhalten der Tyrphobionten im Moor) postulierte und dann ökologisch (physikalisch) bestätigte Tatsache gewonnen, daß die spezifische Eigenart des Biotopes Hochmoor in dem kontinentalen Charakter des Ökoklimas liegt, und können die Harmonie der Resultate beider Zugangswege feststellen. Es bleibt überdies dem Belieben der Betrachtungsweise anheimgestellt, ob man die Aufteilung des ganzen Eremials etwa physikalisch nach der absoluten Trockenheit (Wüste und echte Steppe — Moore) oder biozönotisch-physiognomisch nach der Pflanzendecke (Wüste — Steppe und Moore) vornehmen will; der Begriff der physiologischen Trockenheit der Hochmoore, der, wenn ich richtig unterrichtet bin, in der Pflanzenphysiologie umstritten ist, mag dabei außer acht gelassen werden.

Haben wir bisher immer nur von dem Hochmoor schlechthin als einem einheitlichen Begriff gesprochen, so ergibt sich für die Entscheidung, welchem der beiden Lebensbereiche Arboreal und Eremial es zuzuordnen ist, doch die Notwendigkeit einer Differenzierung. Wie GAMS & RUOFF (l. c., S. 115) schon betont haben, können die Moore „nach drei an sich fast ganz voneinander unabhängigen Merkmalsgruppen gegliedert werden, durch deren Vermengung immer wieder Verwirrung geschaffen wird: nach geographisch-geologischen, ökologischen (physikalisch-chemischen) und nach biozönotischen (physiognomischen)". Aus der rein geologischen Betrachtungsweise resultiert der einfach alle autochthonen Torfbildungen umfassende Begriff Moor. Nach dem ökologischen Prinzip ergibt sich innerhalb der Gemeinsamkeit der Torfbildung die scharfe Trennung zwischen eutrophen (Flach-) und oligotrophen (Hoch-) Mooren. Nach biozönotischem Maßstab aber kommen wir zu der für unseren Zusammenhang bedeutsamen Folgerung, daß auch die Einheit der oligotrophen Moore nicht aufrechtzuerhalten ist. Innerhalb der chemisch einheitlich gekennzeichneten Hochmoore gibt es in den südlicheren Waldgebieten den zonal-klimatisch bedingten Typ der „Waldhochmoore" (im Sinne OSVALDs), dem u. a. beispielsweise die Hochmoore Brandenburgs angehören; wie sein Name sagt, zeichnet sich dieser Typ durch die Bewaldung der Moorfläche aus. Damit ist aber diesem Hochmoortyp der eremiale Charakter genommen. Nach dem für

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.
die Biozönotik zuerst maßgeblichen physiognomischen Einteilungsprinzip ist das Waldhochmoor also ein arborealer Biotop und erhält seinen Platz im Lebensbereich Arboreal. Wir haben einen Trennungsstrich zwischen dem „eremialen" und dem „arborealen" Hochmoor zu ziehen.

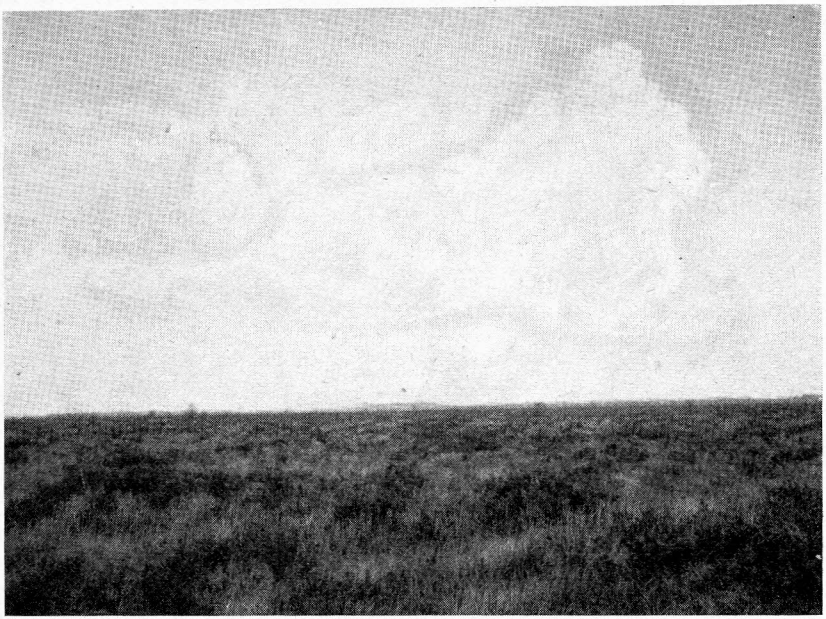


Bourtanger Moor (Teildistrikt Fullener Moor) bei Meppen a. d. Ems
H. Hellmund, Phot.

Die Waldbedeckung dieser Hochmoore bringt in der Tat eine andere Zusammensetzung seiner Biozönose und insonderheit auch ihrer tyrphobionten Komponente mit sich, die in dem Ausschluß aller derjenigen Elemente zum Ausdruck kommt, die an eremiale Bedingungen angepaßt sind und diese beanspruchen. An nicht biotopgebundenen Arten führt die Baumschicht zwar zu einer Bereicherung des Waldhochmoores gegenüber den baumfreien Hochmoortypen, ohne daß sich diese Bereicherung aber etwa auch auf tyrphobionte Arten erstreckt. Das ist indessen auch von vornherein nicht zu erwarten; denn die das spezifische Ökoklima darstellenden starken Temperaturgänge treten abwärts nur in einer relativ sehr geringen Tiefenschicht des Bodens und aufwärts nur in den bodennahen Luftschichten auf und reichen nicht annähernd bis in die Baumkronenschicht hinauf. Für das Fehlen der eremiale Bedingungen beanspruchenden Tyrphobionten im Waldhochmoor seien aus der Fülle der Beispiele nur einige besonders typische und als Leitformen etwa

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

für den ombrogenen Hochmoortyp Nordwestdeutschlands gewichtige herausgehoben: *Agonum ericeti,* PANZ. (Käfer), *Megamelus brevifrons,* REUT. (Zikade), *Formica picea,* NYL. (Ameise), *Agrotis subrosea,* STEPH., *Orgyia ericae,* GERM. (Schmetterlinge), *Charadrius apricarius,* L. (Vogel). Natürlich fehlen dem Waldhochmoor auch die anderen nicht an das



„Weißes Venn" bei Velen in Westf.
H. Hellmund, Phot.

Hochmoor gebundenen Steppentiere. Aus Steppentieren setzt sich übrigens die gesamte Biozönose des eremialen Hochmoores, von dem die Abbildungen besonders typische Beispiele veranschaulichen, allein zusammen, und es mag hier nebenher eingeflochten sein, daß das zahlreiche und stetige Vorkommen z. B. der Feldlerche (*Alauda arvensis* L.) und des Feldhasen (*Lepus europaeus* PALL.) auf dem abgebildeten Bourtanger Moor und anderen Mooren nicht etwa eine Folge künstlicher Veränderungen des Moores, sondern der Ausdruck dafür ist, daß derartige Tiere in diesem Biotop die Steppe sehen, die er in Wirklichkeit ist, und die zu besiedeln ihnen ihre ökologische Valenz gegenüber der Bodenbeschaffenheit und Nahrung erlaubt.

Es mag hier, da wir soeben das Fehlen von tyrphobionten Arten in der Baumschicht des Hochmoores festgestellt und begründet haben, am Platze sein, auf die weiter oben gemachte Andeutung zurückzukommen, daß es in der sich auf alle Standorte des Hochmoores erstreckenden Anwesenheit von

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tyrphobionten eine weitere Ausnahme gibt. Es handelt sich um die Tiefe der Blänken, des einzigen bewohnbaren Standortes im Hochmoor, der, spiegelbildlich zur Baumkronenschicht gesehen, in der Richtung nach unten dem Einfluß der nur oberflächlich wirksamen täglichen und jahreszeitlichen Temperaturgänge entzogen ist, und unter dessen auf diese Tiefe beschränkten Bewohnern wir demzufolge auch keine Tyrphobionten erwarten und in der Tat auch nicht antreffen können.

Mag dem vereinfachte und durchgängige Einteilungen anstrebenden Betrachter das sich aus der zweierlei Zuordnung der Hochmoore zu den Lebensbereichen ergebende Auseinanderreißen einer Einheit, die er nach ökologischer Begriffsbestimmung als so eindeutig umrissen zu sehen gewohnt ist, auch unschön und kompliziert erscheinen, so sei er sich doch eben der grundsätzlichen Verschiedenartigkeit der Merkmale und Maßstäbe bewußt, welche die Ökologie und die Biozönotik bei ihren Wertungen anzulegen haben. Es ist allein eine Frage der Ausgangsbasis und der Blickrichtung, eben eine „Standpunkts"frage, nach welchen der oben auseinandergesetzten Merkmalen man vorgehen will oder muß; der Biozönotiker jedenfalls ist gezwungen, innerhalb der geologischen und ökologischen Abgrenzungen die physiognomischen Merkmale als letztgültiges Aufgliederungsprinzip anzulegen. — Daß auch das freie F l a c h m o o r, wie es z. B. in den weiträumigen Luchgebieten von Brandenburg vor ihrer Kultivierung und trümmerhaft auch heute noch gegeben ist, in das Eremial und in dessen Kategorie „nasse Steppe" zu stellen ist, dürfte nach allen voraufgegangenen Erörterungen nicht zweifelhaft sein; vom eremialen Hochmoor ist es als Biotop vor allem durch seinen ganz andersartigen Chemismus ökologisch scharf geschieden.

Wir greifen nun die oben (S. 45) getroffene Feststellung, daß das Ökoklima des Hochmoores einerseits durch seine Kontinentalität an sich und zum weiteren durch seine Kälte gekennzeichnet ist, wieder auf. Wenn es wirklich dieser Klimacharakter des Hochmoores ist, der bestimmten ihn beanspruchenden Tieren die Existenz im Hochmoor ermöglicht, und der diese Tiere, weil sie ihn in Verbindung mit ihren sonstigen Lebensbedürfnissen in unseren Breiten allein im Hochmoor realisiert finden, ausschließlich auf diesen Biotop beschränkt sein läßt, so erhebt sich die Forderung, daß jene Tiere, eben die Tyrphobionten, dort, wo ihnen äquivalente Verhältnisse (Klima und sonstige Lebensbedingungen) unabhängig vom Hochmoor geboten werden, auch eine Loslösung vom Hochmoor zeigen müssen. Wir müssen uns hier, da dieser Einwurf nur zu erwähnen war, weil er nahe lag, mit dem Hinweis begnügen, daß die Gesamtverbreitung der einzelnen Tyrphobionten tatsächlich dieser Schlußfolgerung entspricht, d. h. daß jene Tiere nur in den geographisch-klimatischen Bereichen als tyrphobiont bezeichnet werden können, in denen es für sie außer dem Hochmoor keine anderen ihre Klimansprüche erfüllenden Biotope gibt. Die Tyrphobiontie ist generell eine nur für bestimmte gemäßigte Zonen gültige Erscheinung, für deren Einzelheiten ich hier auf frühere eingehende Darlegungen (l. c., S. 207—209) ver-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

weisen muß. Es mag hier aber dennoch der Sonderung unserer heimischen Tyrphobionten in zwei herkunftsmäßig verschiedene Elemente kurz gedacht sein, die sich aus den beiden Eigenarten des Hochmoor-Ökoklimas ergibt. Dem einen Teil der für die eremialen Hochmoortypen charakteristischen Tyrphobionten ist es offenbar lediglich um die Kontinentalität des Klimas als solche zu tun, um einen klimatischen Zug also, der das Kennzeichen weiter kontinental-asiatischer Gebiete ist; in Einklang damit haben diese Tiere ihre eigentliche Heimat in den östlichen (trockenen!) Steppen, so daß in der hier gebotenen geographischen Blickrichtung von Ost gegen West das mittlere und teilweise auch nördliche Europa für sie lediglich ein Arealanhängsel ist, in das mit disjunkten, dem Biotopvorkommen entsprechenden Populationen hineinzustrahlen ihnen die Klimatik der Hochmoorsteppe erlaubt und ermöglicht. Wie es scheint, ist dieses Faunenelement unter den Tyrphobionten nicht eben reich vertreten; als typische Beispiele können genannt werden: *Formica picea,* NYL., *Formica uralensis,* RUZSKY, das Moorhuhn *Lagopus lagopus,* L. (bei Rasseverschiedenheit zwischen Trocken- und Hochmoorsteppe) und einige weitere offenbar auch hierher gehörige Tiere. Ein weit größeres Gewicht und einen viel tiefergreifenden, ja beherrschenden Einfluß hat jedoch der Kälte-Faktor des Hochmoores für das Zustandekommen der Tyrphobiontie. Er drückt sich neben der aus den tiefen Minima resultierenden großen Kältesumme (s. ob. S. 45) auch in der sehr späten Erwärmung des Hochmoores im Frühjahre aus, so daß gerade die durch die zunehmende Insolation und Belichtung in Gang kommende Fortpflanzungszeit noch im Zeichen der winterlichen Bodengefrierung und der im Frühling und Frühsommer gehäuft auftretenden Nachtfröste steht. Das sind Verhältnisse, die dem in nördlichen Breiten gegebenen Klima entsprechen und sich teilweise sogar subarktischen Bedingungen nähern. Es nimmt daher nicht wunder, daß die erdrückende Hauptmasse unserer Tyrphobionten ihren Verbreitungsschwerpunkt im Norden hat, daß wir also für das mitteleuropäische Tiefland die Hochmoore geradezu als „Brennpunkte einer borealen Fauna" ansprechen können. Der Beispiele sind es so viele, daß ihre Anführung der Aufzählung fast aller Tyrphobionten schlechthin gleich käme, von der hier jedoch, da sie nur die Wiederholung früher schon gegebener Zusammenstellungen wäre, trotz der sich aus der neuerlichen Literatur ergebenden Ergänzungen abgesehen sein möge. Und was oben schon für die aus der kontinentalen Trockensteppe einstrahlenden Arten gesagt wurde, gilt mutatis mutandis auch für das boreale Element: Ihren Verbreitungsschwerpunkt haben die betreffenden Arten in nördlichen Breiten, und sie zeigen dort fast durchweg keine Bindung an das Hochmoor (in seinem dort jeweils vorliegenden Typ), sondern leben dort ebenso gut in anderen feuchten oder gar, sofern sie hier ihre sonstigen Lebensbedürfnisse finden, in festgründigen mineralischen Biotopen verschiedenster Art, eben weil der von ihnen im wesentlichen beanspruchte Klimafaktor dort überall verwirklicht ist. In

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.
Abwandlung des rein borealen Verbreitungstyps treten unter den Tyrphobionten auch solche boreo-alpiner und in freilich sehr geringem Ausmaß auch solche rein alpiner Herkunft auf. Da aber die Hochmoore in der geographischen Richtung von Norden (Nordosten) nach Süden und Westen mit ihren den oben erwähnten Moorregionen jeweils entsprechenden Typen stufenweise in mehr und mehr gemäßigte Klimazonen hineingeraten, und da dieses Umgebungsklima seinerseits das Ökoklima des Hochmoores abschwächend beeinflußt, bietet sich uns in Einklang damit ein „Tyrphobionten-Gefälle" dar, bestimmt durch die engere oder weitere ökologische Valenz der einzelnen Arten gegenüber den in den Hochmoortypen graduell abnehmenden Werten der Kältesumme; es ist aber erstaunlich, wie reich das boreale Element noch in unseren Seeklimahochmooren vertreten ist, ein Zeichen für die Prägnanz ihres Eigenklimas.

Liegt es als selbstverständlich in der Natur der Sache, daß die Tyrphobionten östlicher Herkunft ausschließlich Steppentiere sind, so braucht das bei den Tyrphobionten borealer Herkunft nicht einfach der Fall zu sein. Die nördlichen Breiten setzen sich aus arborealen und eremialen Biotopen zusammen, die beide ihre kaltklima-angepaßten Bewohner haben. Somit reichen in die mitteleuropäischen Hochmoore als Kältezentren sowohl arboreale als auch eremiale Nordländer herein, wobei freilich der physiognomische Typ des Hochmoores darüber entscheidet, ob er nur eremiale oder arboreale Elemente — diese brauchen, wie in der gesamten Tierwelt, keineswegs unmittelbar von dem Baum als solchem abhängig zu sein — aufnehmen kann. Auch hierfür lassen sich treffende Beispiele beibringen. Das eremiale Element dominiert indessen unter den borealen Tyrphobionten bei weitem.

Nicht um ihrer selbst willen wurden diese Dinge, die anderswo unmittelbar oder mittelbar schon ausgesprochen wurden, hier behandelt, sondern weil sie der grundsätzlichen Klärung eines anderen in der Moorliteratur auf die Tyrphobionten seit je angewendeten Begriffes als Basis vorausgeschickt werden mußten. Wir meinen die Deutung der borealen Tyrphobionten als „G l a z i a l r e l i k t e". Den Begriff „Relikt" zu erörtern, ist überflüssig; das Wort sagt eindeutig, was gemeint ist. Und ebenso müßig wäre es, die Berechtigung des Begriffes an Hand von ihm wirklich entsprechenden Beispielen aus der Tierwelt zu erläutern. Für uns lautet die Frage lediglich: Sind die borealen Leitformen der mitteleuropäischen Hochmoorbiozönose Überbleibsel aus dem letzten Glazial, aus einer Epoche also, unter deren Bedingungen sie in unserem Raum eine weitere, wenn nicht allgemeine Verbreitung hatten? Ihre Bejahung ist nur dann begründet, wenn sie unter allen anderen Deutungen die allein mögliche oder die wahrscheinlichste ist. Ob es im Zwischeneisgebiet Moore etwa in Form einer Tundra gegeben hat, ist für uns ohne Interesse; denn unter den damaligen Klimaverhältnissen können die in Rede stehenden Arten ebenso wie heute in ihrem nördlichen Hauptareal stand-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ortsvag verbreitet gewesen sein. Wir müssen aber die Forderung stellen, daß die Entstehung der sie heute allein bergenden Hochmoore zeitlich dem Präboreal unmittelbar gefolgt wäre, so daß jene Arten zu Ausgang des Präboreals mit seinem allgemein herrschenden kalten Kontinentalklima den Anschluß an die Moore als Inseln gleichen Klimas hätten finden und auf diese Weise in Mitteleuropa hätten persistieren können. Diese Forderung ist aber nicht erfüllt. Soweit im Präboreal schon schwache Ansätze zur Moorbildung aufgetreten waren, gingen sie unter dem trockenen und warmen Kontinentalklima des Boreals wieder zugrunde, einem Klima, das den betreffenden Arten auch ein Ausharren in irgendeinem anderen Biotop nicht erlaubt haben kann. Damit ging für sie also der Anschluß an das Atlantikum, in dem unsere Moore erst zu wachsen begannen, verloren und entfällt die Möglichkeit ihrer Persistenz in Mitteleuropa seit dem Glazial, die aber definitions- und sinngemäß zu fordern ist. Nachdem ich früher schon (l. c., S. 218—220) starke Bedenken gegen die Anwendung des Glazialreliktbegriffes auf die Tyrphobionten geltend gemacht, aber immerhin geglaubt habe, die Möglichkeit für den einen oder anderen Einzelfall noch offen lassen zu können, muß ich sie nunmehr ganz generell fallen lassen und unsere Moore damit einer gewissen Romantik, mit der man sie als Refugien einer glazialen Fauna gern umgeben hat, entkleiden.

Indessen liegt es uns ob, an die Stelle des Negativums eine positive Deutung zu setzen. Die Auslöschung jener Arten während des Boreals, d. h. ihr Rückzug aus Mitteleuropa gegen Norden einerseits und das im Atlantikum beginnende Wachstum unserer Hochmoore andererseits, lassen keine andere Möglichkeit offen als, daß erst im Atlantikum beginnend eine Wiedereroberung unserer Breiten von Norden her stattgefunden hat, die nun aus ökologischen Gründen allein auf den Hochmoorbiotop gerichtet war und somit sich in Sprüngen von Moor zu Moor über das einer Ansiedlung unzugängliche andersartige Gelände hinweg vollzogen hat. Dieser Vorgang ist selbst dann, wenn der Abstand von Moor zu Moor weit größer wäre als er es tatsächlich ist, gar nicht so unwahrscheinlich, wie er auf den ersten Blick erscheinen mag. Einmal hatten die Organismen für diese Infiltration außerordentlich viel Zeit, und zum anderen stehen ihnen die verschiedensten Wanderwege und -mittel zur Verfügung (aktiver Flug, passiv durch Windverwehung, Transport durch flugfähige Tiere u. dgl. m.).

Die von ZUMPT & REBMANN (1932) untersuchte überraschend schnelle Besiedlung einer künstlich entstandenen Salzstelle durch zahlreiche Halobionten und Halophile aus verschiedenen Tiergruppen sollte uns zu denken geben und uns die Schwierigkeiten der Besiedlung eng lokalisierter Biotope über große Strecken hinweg nicht überschätzen lassen. Zudem kann übrigens in unserem Falle von derartigen oder ähnlichen Schwierigkeiten gar nicht einmal die Rede sein. Oligotrophe Moore reichen in ihren regionalen Typabwandlungen unmittelbar aus den höchsten Breiten

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

in ununterbrochenem Zuge bis nach Mitteleuropa herab, und, was noch bedeutsamer ist, sie haben sich in dieser Stufenfolge in einer z. T. außerordentlichen Dichte gebildet, wie es ein Blick auf eine geologische Karte etwa für das Gebiet von Nordwestdeutschland sinnfällig zeigt. Die Dichte dürfte in den den Anschluß nach Norden herstellenden Zwischengebieten, wenn vielleicht auch nicht in voller Breitflächigkeit, so doch mindestens in bestimmter geographischer Linienführung, kaum wesentlich geringer sein, keinesfalls aber so gering, daß eine nicht überwindbare Disjunktion aufträte. Somit können wir die Verbreitung jener borealen Arten zwanglos so umschreiben, daß sie sich in Richtung gegen ihre südliche oder besser südwestliche Arealgrenze auflockert in Populationen, denen hier gegen die Arealgrenze hin nur noch in einem bestimmten Biotop die beanspruchten Daseinsbedingungen geboten werden. Das ist aber eine in der Tiergeographie sehr geläufige Erscheinung, gewissermaßen vergleichbar der aufgelockerten Häuserdichte des Weichbildes einer Stadt im Gegensatz zu ihrem Kern. Verböte sich die Bemühung des Reliktbegriffes für die Tyrphobionten nicht schon aus historischen Gründen, so wäre er unter dem zuletzt dargelegten Blickpunkt ohnehin gegenstandslos und unhaltbar.

Die in Deutschland heutzutage intensiver denn je betriebene und offensichtlich unaufhaltbare wirtschaftliche Ausbeutung und Nutzung mit dem Ziel der Kultivierung der Hochmoore läßt eine dieser Populationen und Biozönosen nach der anderen erlöschen, wird also die Arealgrenze dieser borealen Tiere aus unseren Breiten wieder nordwärts abdrängen. Die zuletzt darankommenden Moore werden dann vor ihrem Ende die letzten Überbleibsel eines ehedem landesgemäßen Biotopes sein, dessen Leitformen dann, solange ihre Reste ausharren können, in diesem Sinne Relikte eines p o s t glazialen Besiedlungsvorganges sein werden. Das Wissen darum, daß das Hochmoor in unserem Klima ohne Eingreifen des Menschen nach seinem eigenen Gesetz ein sich selbst zerstörender, dem Tode verfallener Biotop ist, dessen Entwicklungsgang unweigerlich im Wald enden muß, könnte bestenfalls unseren späten Nachfahren ein Trost sein, nicht aber für uns in dem Bedauern der vorzeitigen Verarmung unserer Landschaft und Tierwelt. Daß der Naturschutz, würde er die Eigenart des Hochmoores und seine Lebensgesetze kennen und daraus die Nutzanwendung ziehen, das Hochmoor mit seiner gesamten Biozönose wenigstens in einigen Beispielen auf unabsehbare Zeit retten könnte, mag einer Erörterung an anderer Stelle vorbehalten sein; mit den bisher von ihm zumeist angewendeten Methoden geht es jedenfalls nicht.

Wir fassen zusammen. In der Klassifizierung der sich auf dem Lande der Nordhemisphäre der Erde darbietenden tonangebenden „Lebensbereichen" läßt sich letzten Endes nur die allein durchgreifende und durch angepaßte Organismen gekennzeichnete Zweiteilung in das „Arboreal" und das „Eremial" aufrechterhalten. Diese beiden Lebensbe-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

reiche sind definiert und charakterisiert durch das Vorhandensein oder Fehlen eines Waldes, eine Alternative, aus der sich alle weiteren beiderseits typischen Lebensbedingungen herleiten. Die diese Zweiteilung scheinbar verwischenden und oft eine reichhaltige Biozönose bergenden Übergangsbiotope (Waldrand, Parklandschaft, Gebüsch u. ä.) lassen sich auch im Falle von Mischbiozönosen bei richtig gewerteten Maßstäben diesem vereinfachten System einfügen. Die ökologische Vielseitigkeit des Eremials reicht von der Wüste und dem Hochgebirge (alpine Stufe) über die Trockensteppe zur Tundra, die als extremer Hochmoortyp ihrerseits das Bindeglied für den Einschluß aller anderen Moore mit eremialer Physiognomie ist. Bei Voranstellung des physikalischen Merkmals der Feuchtigkeit können Wüste und eigentliche Steppe als Trockenbiotope den Mooren als nassen Biotopen gegenübergestellt werden, wobei für letztere der Begriff „nasse Steppe" nur ein scheinbares, physiognomisch hinfälliges Paradoxon ist, während bei Voranstellung des biozönotischen Merkmales der Pflanzenbedeckung die Wüste allein den anderen genannten Biotopen gegenübersteht. Das Moor, und insonderheit das Hochmoor mit allen seinen regionalen Typen, ist eine den Feuchtklimagebieten adäquate Form des Eremiales. Aus der geologisch durch die Torfbildung definierten Einheit der Moore sind über ihre ökologisch (chemisch) bedingte Scheidung in eutrophe und oligotrophe Moore hinaus nach den biozönotisch ausschlaggebenden Merkmalen die bewaldeten Moortypen herauszunehmen und dem Arboreal zuzuordnen. Die spezifische Eigenart des Hochmoores liegt in seinem kontinentalen Ökoklima, mit dem das Verhalten der Leitformen standörtlich innerhalb des Hochmoores und geographisch harmoniert. Die Auffassung der borealen Leitformen des Hochmoores als Glazialrelikte ist aus historischen Gründen und angesichts ihrer rezenten Verbreitung ganz allgemein unhaltbar.

## Schriftennachweis

GAMS, H., & S. RUOFF, Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubruches. Schriften phys.-ökon. Ges. Königsberg i. Pr., 66, 1—193, 1929. — HORION, A., Faunistik der deutschen Käfer, I, Adephaga-Caraboidea. Krefeld 1941. — PEETS, Beiträge zur Käferfauna des westfäl.-lippischen Weserberglandes. Abh. Westfäl. Prov.-Mus. f. Naturk. Münster, 2, 1—16, 1931. — PEUS, F., Die Tierwelt der Moore. Berlin 1932. — REINIG, W., Elimination und Selektion. Jena 1938. — TISCHLER, W., Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. Biol. Zentralbl., 66, 49—56, 1947. — Ders., Zum Geltungsbereich der biozönotischen Grundeinheiten. Forschungen und Fortschritte, 24, 235—238, 1948. — Ders., Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig 1949. — ZUMPT, F., & O. REBMANN, Ökologische Studien im Sperenberger Salzgebiet. Ztschr. Morph. u. Ökol. d. Tiere, 24, 768—801, 1932.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Osnabrück

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Peus Fritz (Friedrich) Ferdinand Christian

Artikel/Article: Die ökologische und geographische Determination des Hochmoores als "Steppe" 39-58