

| | | | |
|--|---|------|-----------------------------------|
| Beihefte zu den Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie | 2 | 9-44 | Freiburg i. Br. 1. August 1991 |
|--|---|------|-----------------------------------|

Die Stellung der Biozönologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze*

von

ANSELM KRATOCHWIL, Freiburg i. Br. **

Abstract

Biocoenology is a symbiological discipline integrating phytocoenological and zooecoenological studies on a community level. Special interest is given to the community structure and the dynamics of different taxocoenoses, the spatial and seasonal heterogeneity, and the functions of the community members concerning the biocoenotic connections. All these characteristics change according to the grade of complexity and with regard to the different succession stages and historical processes.

In order to generalize the results of biocoenology, biocoenoses have to be classified considering biogeographical aspects. It is proposed that the classification of phytosociology be used especially on the level of vegetation complexes including all vegetational and non-vegetational structures important as resources and requisites for animals.

Basic information for conservation management is provided by biocoenological research. The different disciplines of biocoenology are represented and discussed.

* Erweiterte und aktualisierte Fassung eines Vortrages, gehalten bei der 2. Tagung des Arbeitskreises „Biozönologie“ in der GfÖ (Freiburg, 6. Mai 1989).

** Anschrift des Verfassers: Priv.-Doz. Dr. A. KRATOCHWIL, Biologisches Institut I der Universität Freiburg, Albertstraße 21a, W-7800 Freiburg i. Br.

Inhalt

| | Seite |
|---|-------|
| 1. Einführung | 10 |
| 2. Die Biozönologie, eine Forschungsrichtung unterschiedlicher biologischer Disziplinen? | 11 |
| 3. Die Symbiologie | 13 |
| 4. Die Synökologie (einschließlich Ökosystemforschung) | 16 |
| 5. Symbiologie und Synökologie – ein Vergleich | 19 |
| 6. Der biozönologisch-symbiologische Ansatz | 19 |
| 7. Die Biozönologie – auch eine biogeographische Disziplin | 22 |
| 8. Die biozönologischen Teildisziplinen | 22 |
| 9. Zönmorphologie | 23 |
| 9.1 Allgemeines | 23 |
| 9.2 Inventarforschung | 23 |
| 9.3 Arten- und Individuen-Dispersion (Raumstruktur-Forschung, Erfassung phänologischer Erscheinungen) | 25 |
| 9.4 Biozönose-Bindung | 28 |
| 9.5 Zur Vergesellschaftung von Tierarten | 31 |
| 9.6 Individuendominanz | 31 |
| 10. Konnexforschung | 35 |
| 11. Zönökologie | 36 |
| 12. Zöndynamik | 37 |
| 13. Zönchorologie | 38 |
| 14. Zönchronologie, Zönevolution | 38 |
| 15. Angewandte Biozönologie | 38 |
| Literatur | 40 |

„ . . . ecology is an aspect science, vegetation science a level science, to be more precise, the one but highest level in biology: biocoenology being the highest.“ J. J. BARKMAN (1990)

1. Einführung

Der Kieler Meeresbiologe KARL MÖBIUS prägte 1877 im Rahmen seiner Untersuchungen über die Lebensgemeinschaften der Sylter Austernbänke den Begriff „Biozönose“ (MÖBIUS 1877), der Botaniker GAMS (1918) erwähnte als erster die „Biozönologie“ als eigenständige Forschungsdisziplin.

Forschungsgegenstand der Biozönologie sind die Lebensgemeinschaften (Biozönosen) mit den sie aufbauenden pflanzlichen und tierischen Organismen. Folglich handelt es sich bei der Biozönologie um eine interdisziplinäre biologische Disziplin, in welcher phytozönologische und zoozönologische Forschungsergebnisse unter Berücksichtigung ökosystemarer Zusammenhänge zur Synthese geführt werden.

Im folgenden sei die Stellung der Biozönologie in der Biologie näher besprochen, ihre Teildisziplinen vorgestellt und einige Beispiele biozönologischer Fragestellungen angeschnitten.

2. Die Biozönologie, eine Forschungsrichtung unterschiedlicher biologischer Disziplinen?

Es gibt zwei unterschiedliche Gliederungssysteme der Biologie, in denen Teildisziplinen existieren, die sich auch der Erforschung von Biozönosen widmen (Abb.1). In beiden Gliederungssystemen hat die Biozönoseforschung eine unterschiedliche Stellung, zum Teil stehen andere Fragen zur Diskussion, zu deren Beantwortung auch nur jeweils System-spezifische Methoden Anwendung finden können.

In dem ersten System (Abb.1, I) wird die Biologie in zwei große Teildisziplinen aufgeteilt:

- die Idiobiologie mit dem Forschungsgegenstand der Art
- die Symbiologie mit dem Forschungsgegenstand der Lebensgemeinschaft.

Entscheidend ist in diesem System, daß es zu jedem Gebiet der Idiobiologie eine analoge Forschungsrichtung auch innerhalb der Symbiologie gibt. Der symbiologische Ansatz stammt im wesentlichen aus botanischer Feder (GAMS 1918; DU RIETZ 1921; BRAUN-BLANQUET 1928, 1964). Der Begriff „Symbiologie“ steht synonym für „Biozönologie“, „Biozönotik“ (GAMS 1918) und „Biosoziologie“ (DU RIETZ 1921).

Die Geobotanik und mit ihr die Pflanzensoziologie (Phytozönologie) folgen diesem Gliederungsschema: eine idiobiologisch ausgerichtete Geobotanik (u.a. mit der Ökologie, Arealkunde und Florengeschichte einzelner Sippen) und eine symbiologische (=soziologische) Geobotanik mit der Pflanzensoziologie.

Auf zoozönotologischer Seite vertreten nur wenige Zoozönotologen den symbiologischen Ansatz (Beispiele s.u.), grundsätzliche Fragen einer solchen Arbeitsweise behandeln SCHWENKE (1953), BALOGH (1958) und KRATOCHWIL (1987).

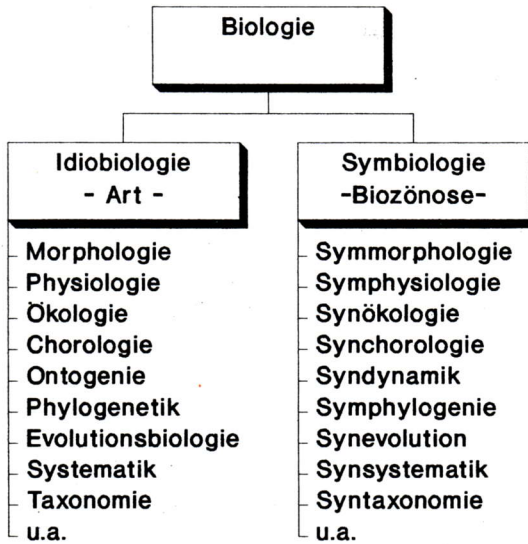
In dem zweiten System (Abb. 1: II) fehlt eine über den einzelnen Disziplinen stehende grundsätzliche Unterscheidung: Forschungsgegenstand Art oder Lebensgemeinschaft. Sie wird nur innerhalb der Ökologie vollzogen: Die Autökologie beschäftigt sich mit den Umweltbeziehungen des Einzelorganismus, die Synökologie bzw. Biozönotik mit den Umweltbeziehungen der heterotypischen Organismengemeinschaft. Später kam die Demökologie hinzu mit dem Forschungsgegenstand der homotypischen Organismengemeinschaft (Population).

Besondere Beachtung fand das THIENEMANN'sche „Drei-Stufen-Modell“ (Abb. 2; THIENEMANN 1942), an dessen Gliederung sich die meisten Bio- und Zoozönotologen auch heute noch orientieren (FRIEDERICHS 1930, SCHWERDTFEGER 1977).

Die Synökologie ist im ersten System nur eine Teildisziplin der Biozönologie, die sich mit den Umweltbedingungen, die auf die Organismengemeinschaft von außen einwirken, auseinandersetzt. Das Studium des „Innenlebens“ der Biozönose bleibt anderen Teildisziplinen überlassen.

Im zweiten System steht der Begriff „Synökologie“ synonym zu den Begriffen „Biozönologie“ und „Biozönotik“ (SCHWERDTFEGER 1975). Ihr Forschungsrahmen umfaßt einerseits die direkten und indirekten Wechselwirkungen innerhalb der Biozönose – UNGERER (1965) hat in diesem Sinne die Synökologie auch als „Mittelwelle“ bezeichnet –, andererseits aber auch die Einflüsse, die von außen auf die Biozönosen wirken, und die, die sie selbst auf ihre Umwelt ausüben.

System I



System II

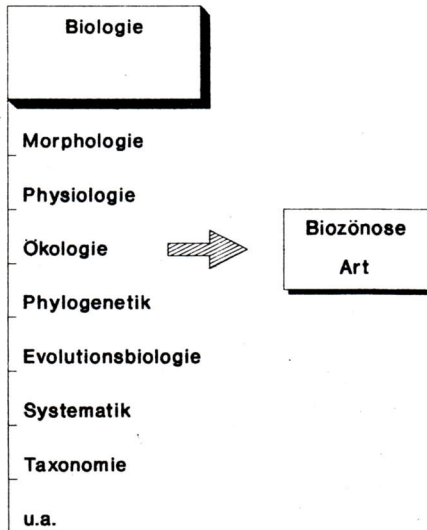


Abb. 1: Zwei Gliederungssysteme der Biologie (in Anlehnung an Tschulok 1910, Gams 1918, Du Rietz 1921, Thienemann 1942, Schwenke 1953).

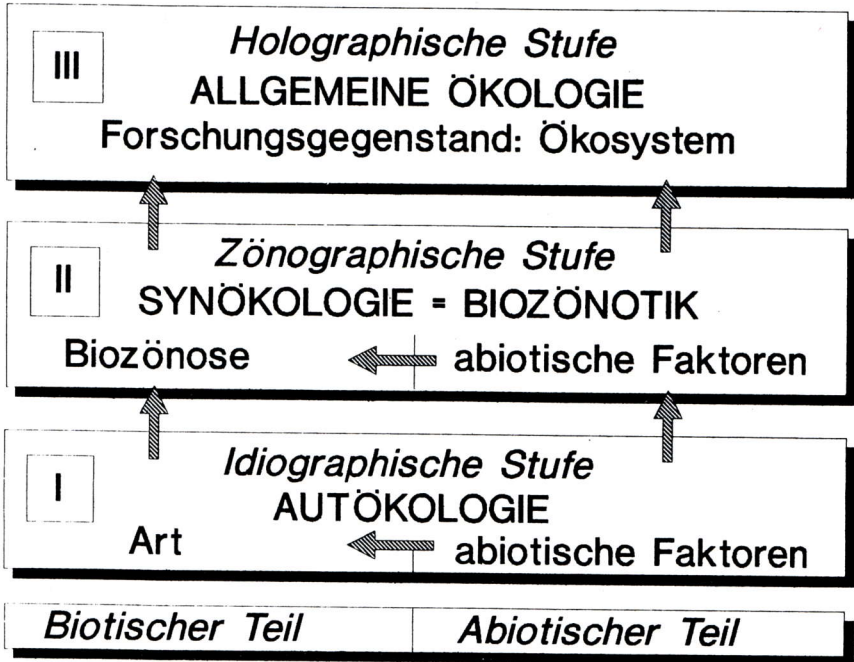


Abb. 2 : Das „Drei-Stufen-Modell“ der Ökologie nach THIENEMANN (1942).

Im folgenden seien einige Charakteristika der Forschungsrichtungen „Symbiologie“ (System I) und „Synökologie“ (System II) dargelegt und die Unterschiede dieser beiden Richtungen aufgezeigt.

Das symbiologische System soll im folgenden ausführlicher behandelt werden, da es einerseits weniger bekannt ist, andererseits nach unserer Auffassung für eine biozönotologische Forschung besonders geeignet erscheint. Hierbei wird es auch notwendig sein, das spezifische Methodengefüge der Symbiologie und der Synökologie näher zu charakterisieren und einige notwendige wissenschaftstheoretische Gesichtspunkte anzufügen.

3. Die Symbiologie

Ein Kennzeichen des symbiologischen Ansatzes ist die Betonung der Eigengesetzlichkeit der Organisationsstufe „Biozönose“. Wie jede Organisationsstufe (z.B. Zelle, Organismus, Population) besitzt auch die Biozönose bestimmte Eigenschaften, die nur für sie gelten, und die ihre Besonderheit ausmachen (TÜXEN 1965a).

Mit zunehmender Komplexität der verschiedenen biologischen Organisationsformen kommt es zum Auftreten zusätzlicher Eigenschaften (funktionelle Integration sensu ODUM 1980), die nur für die jeweilige Organisationsebene, hier die Biozönose, Gültigkeit haben. In diesem Fall gilt das Prinzip, daß die Gesamtheit mehr ist als die Summe ihrer Einzelelemente, oder „nie eine additive Summe, sondern eine Einheit oder Ganzheit“ (HARTMANN 1933) darstellt. Dies trifft in besonderem Umfang auch für die Biozönose zu. Aber es kommt oft auch auf einer Stufe höherer

Komplexität zu Kompensations-Phänomenen, wodurch sich die Variation und die Komplexität mancher Eigenschaften durch homöostatische Mechanismen verringern (ODUM 1980). Aus diesem Zusammenhang ist zu folgern, daß Erkenntnisse der Idiobiologie für eine symbiologische Beurteilung hilfreich sein können, sie jedoch nicht unmittelbar für eine symbiologische Arbeitsweise notwendig sind (DU RIETZ 1921).

Aufbauend auf dem biologischen System von TSCHULOK (1910) lassen sich für den Bereich der Symbiologie in Anlehnung an DU RIETZ (1921) 8 verschiedene Forschungsschwerpunkte voneinander abgrenzen und nach Teildisziplinen ordnen:

- 1) **Synsystematik, Syntaxonomie**: Feststellen, Charakterisieren und Ordnen der Zönosen;
- 2) **Symmorphologie**: Äußere und innere Gestalt der Zönose;
- 3) **Symphysiologie (Konnexforschung i. w. S.)**: Lebensvorgänge in der Zönose;
- 4) **Synökologie**: Umweltfaktoren und ihr Einfluß auf die Zönose;
- 5) **Syndynamik (Sukzessionsforschung i. w. S.)**: kurzfristige-zeitliche Entwicklung von Zönosen;
- 6) **Synchronologie**: langfristige-zeitliche Abfolge von Zönosen in einer Landschaft, geschichtliche Entwicklung in geologischen Zeiträumen;
- 7) **Synevolution, Symphylogenetik**: Entstehung von Zönosen über lange Zeiträume;
- 8) **Synchorologie**: räumliche Verbreitung der Zönosen.

Eine noch weitere Aufgliederung (s. z.B. WESTHOFF 1990) kann zur Konkretisierung bestimmter Fragestellungen sehr hilfreich sein.

Bei dem symbiologischen Ansatz handelt es sich bei den meisten seiner Teildisziplinen im engeren Sinne nicht um rein ökologische Disziplinen. Für die Erfassung des Arteninventars und der Individuendominanz innerhalb der Symmorphologie spielt die Frage der sie bedingenden Umweltfaktoren zunächst keine Rolle. So handelt es sich z.B. bei der Inventarforschung um eine wichtige Grundlagenuntersuchung für die Beantwortung bestimmter ökologischer Fragen, in diesem symbiologischen System aber nicht um eine ökologische Teildisziplin. Der Begriff „Ökologie“ wird innerhalb der Symbiologie somit wesentlich enger und damit präziser gefaßt als innerhalb der „Synökologie“ des Systems II (s.u.).

Innerhalb der Symbiologie geht es um folgende drei Bereiche:

- 1) Strukturen und Funktionen,
- 2) Raum- und Zeitphänomene,
- 3) Innen- und Außenfaktoren der untersuchten Einheiten.

Die Synsystematik bildet die Grundlage für alle anderen Teildisziplinen der Symbiologie. Hierbei ergeben sich einige Parallelen zur phylogenetischen Systematik mit ihren definierten Taxa innerhalb der Idiobiologie.

Ziel der Synsystematik ist es, die Mannigfaltigkeit der vielen unterschiedlichen Einzelbestände an Organismengemeinschaften, wie sie in der Natur vorhanden sind, in einer logischen Weise geordnet darzustellen. Diese Einzelbestände entsprechen den Individuen auf idiobiologischer Ebene, die Biozönosen den Arten. Wie bei jeder biologischen Disziplin, die es mit Mannigfaltigkeit zu tun hat, können unmöglich alle Individuen und Organismenbestände untersucht werden. Die Zahl der Untersuchungsobjekte wäre viel zu groß. Deshalb müssen für die Aufstellung eines Systems bestimmte Ordnungskriterien gefunden werden, nach denen sich Ähnliches zusammenfassen läßt und typische

Merkmale herauskristallisiert werden können. Für eine Klassifikation ergeben sich 2 Möglichkeiten der Vorgehensweise: Entweder ist die Methode vorwiegend deduktiver Art, d.h. von größeren Einheiten zu kleineren, oder umgekehrt vorwiegend induktiv über die Typisierung einzelner Elemente nach abgestufter Ähnlichkeit im Rahmen eines enkaptischen Systems (Schachtelungsprinzip).

Eine induktive Typenbildung geschieht in der Biologie in der klassischen Systematik bei der Aufstellung eines natürlichen Systems durch die Homologiekriterien. In der Synsystematik wird ebenfalls induktiv typisiert; Ordnungskriterien sind in der Pflanzensoziologie:

- die floristische Ähnlichkeit (Verwandschaft),
- die charakteristische Artenkombination sowie
- das Vorkommen bestimmter Charakterarten und Begleiter.

Methodologisch folgt die Typisierung den Schritten der Deskription und des Vergleiches. Systematik und Synsystematik sind somit Teildisziplinen der vergleichenden (komparativen) Biologie. Bestände gleichen Typs kennzeichnen einen spezifischen Gültigkeitsbereich. Innerhalb solcher Gültigkeitsbereiche eines Systems ist eine generalisierende Induktion möglich, dies zeigt in besonderem Umfang das phylogenetische System der Idiobiologie: Individuen gleichen Typus müssen ähnliche Merkmals Syndrome aufweisen; gleiches gilt auch für typisierte Organismenbestände innerhalb der Symbiologie. Bereits die Analyse weniger Bestände von Organismen-Gemeinschaften läßt durch den Koinzidenzvergleich, durch das Aufzeigen von gleichen und trennenden quantitativen und qualitativen Merkmalen, Generalisierungen zu, und schafft die Ausgangsbasis für den Entwurf eines Systems von Typen größerer und geringerer Ähnlichkeit im Rahmen eines enkaptischen Systems.

Die Feststellung eines in der Regel immer wiederkehrenden gemeinsamen Vorkommens von bestimmten Arten und einer bestimmten zwischen ihnen bestehenden soziologischen Affinität reicht zunächst aus, um ein soziologisches System auf der Basis der Koinzidenz zu entwerfen, das auch generalisierende Aussagen ermöglicht. Analog zur idiobiologischen Disziplin ist das natürliche symbiologische System ebenfalls Ausdruck einer „genealogischen“ Verwandtschaft, denn auch Organismengemeinschaften sind etwas geschichtlich „Gewachsenes“.

Ziel der „vergleichenden Biologie auf symbiologischer Ebene“ ist somit, wie innerhalb der Idiobiologie, die Formulierung von partikulären Allsätzen (MOHR 1970). Innerhalb der Pflanzensoziologie lassen sich die Pflanzengesellschaften als typisierbare Einheiten abgrenzen, Einheiten, die einen spezifischen Gültigkeitsbereich umfassen. Sie stellen als gleichdefinierte Typen gleiche Einheiten unter ökologischen, strukturellen, dynamischen, biogeographischen und geschichtlichen Gesichtspunkten dar. Die aufgrund der Komplexität kaum zu bewältigende Kausalanalyse bleibt einem eigenen, späteren Schritt vorbehalten, wenn die soziologischen Affinitäten besser bekannt sind. Somit kommt auch dem Studium des Verhaltens einer Art auf der symbiologischen Ebene nur eine untergeordnete Rolle zu (Ausnahme: Schlüsselarten), ebenso erfolgt die Untersuchung des abiotischen Faktorengefüges und seinen Auswirkungen auf die Biozönose erst zu einem späteren Stadium. Der Vorteil, sich auf ein symbiologisches System mit definierten Typen beziehen zu können, reduziert die Anzahl der für eine Kausalanalyse zu untersuchenden Bestände erheblich. Darin liegt der große Fortschritt, mittels der induktiven Generalisierung alle gefundenen Ergebnisse auf Typen beziehen zu können.

Die symbiologischen Methoden sind in vielen ihrer Teildisziplinen deskriptiver, vergleichend-generalisierender und induktiv-typologischer Art. Ähnlich anderen biologischen Disziplinen, die ebenfalls eine große Mannigfaltigkeit zu bewältigen haben (z.B.

die Phylogenetik), und deren besondere Leistung in der Synthese liegt, können nur bestimmte methodische Ansätze zum Erfolg führen. Eine besondere Bedeutung haben in der Symbiologie die Methoden der induktiven Generalisierung und der Koinzidenzanalyse. Aus zunächst induktiv gewonnenen Prinzipien sollen durch diese Methoden allgemeine Aussagen über bioökologische Phänomene ableitbar (deduzierbar) sein; damit schließen sich Induktion und Deduktion als sich notwendig ergänzende Methoden nicht aus.

Ein Themenkomplex, der innerhalb der Phytoökologie lebhaft diskutiert wird, und der auch bei zoökologischen Analysen zur Diskussion steht, behandelt die Frage der Verwendung bestimmter mathematischer Operationen (s.u.), insbesondere die Anwendung numerischer Verfahren der Klassifikation und der Ordination (s. z.B. WILDI 1986).

GRABHERR (1985) kommt bei einer Studie über die Klassifikation alpiner Rasengesellschaften zu dem Ergebnis, daß die mit der numerischen Analyse gebildeten Gruppen in weiten Bereichen mit den Syntaxa übereinstimmen, die unter Verwendung der BRAUN-BLANQUET-Methode gefunden wurden: „Es kommt also offenbar bei der Anwendung der numerischen Verfahren «nichts Neues» heraus“ (GRABHERR l.c.).

BARKMAN (1990) beurteilt die Verfahren der numerischen Klassifikation und Ordination folgendermaßen: „Even the best programmes such as Twinspan and Flexclus cannot give an optimal clustering with maximum numbers of differentiated species, the way an experienced plant sociologist can make them . . . In this way plant sociology is degraded to a mathematical game“.

Interessant ist auch in diesem Zusammenhang wieder ein Vergleich mit der Idiobiologie, z.B. im Rahmen der „numerischen Taxonomie“ („numerische Phänetik“; SOKAL & SNEATH 1963). Eine Kernfrage ist die der notwendigen Gewichtung einzelner Merkmale („Wägproblem“), welche zunehmend auch bei der numerischen Behandlung Eingang findet. Auf die, wenn auch in vielen Bereichen nur heuristische Bedeutung der „numerischen Phänetik“ weist MAYR (1984) hin, wenngleich auch berechtigte Kritik an ihren Grundlagen geübt wurde (SIMPSON 1961, GISIN 1964, MAYR 1965).

„Die der numerischen Phänetik zugrundeliegende Philosophie hat zwar versagt; doch das ist kein Grund, nicht die Brauchbarkeit vieler der von den Phänetikern entwickelten und angewandten numerischen und insbesondere multi-variablen Methoden anzuerkennen. Die von den numerischen Taxonomen in Pionierarbeit begründeten Verfahren sind heute in vielen Wissenschaftsgebieten und in anderen Bereichen, wo das Sortieren und Klassifizieren von Daten wichtig ist, weitverbreitet“ (MAYR 1984).

Eine vergleichende kritische Analyse der in der numerischen Taxonomie gewonnenen Erkenntnisse und ihre methodische Übertragbarkeit für symbiologische Fragestellungen wäre von großem Wert. Darüber hinaus berührt diese Kontroverse in besonderem Maße „das Wissenschaftsverständnis in der Biologie allgemein“ (DIERSSEN 1990), deshalb ist eine Auseinandersetzung von großer heuristischer Bedeutung.

4. Die Synökologie (einschließlich Ökosystemforschung)

Die Synökologie ist nach SCHWERDTFEGGER (1975) die Lehre von den Gemeinschaften verschiedenartiger Organismen und ihre Beziehung zur Umwelt. Sie umfaßt somit sowohl die „Eigenwelt“ („Mitwelt“) als auch die „Umwelt“ der Biozönose gleichermaßen.

Ein Kennzeichen synökologischer Forschung ist es, wie auch aus dem THIENEMANN'schen Stufenmodell ersichtlich (Abb. 2), daß biologische und physiographische (die

abiotische Umwelt betreffende) Elemente als gleichberechtigte Untersuchungsobjekte angesehen werden. Der Untersuchung der abiotischen Faktoren und ihre Wirkung auf die biotischen Komponenten wird eine hohe Priorität eingeräumt. So versteht es sich von selbst, daß durch die Notwendigkeit, die abiotische Umwelt näher zu analysieren, auch zahlreiche andere naturwissenschaftliche Disziplinen integriert werden müssen, wenn gleich im Kern die (Syn-)Ökologie eine biologische Wissenschaft repräsentiert.

„Bei konsequenter Verfolgung der Tendenz, Belebtes und Unbelebtes in den Lebensstätten jeglichen Umfanges gleichwertig zu untersuchen, bleibt kaum ein Gebiet der Naturwissenschaften ausgeschlossen“ (SCHWERDTFEGER 1977). „Die allgemeine Ökologie wird so zu einer alle Zweige der Naturkunde verbindenden Brückenwissenschaft“ (THIENEMANN 1956).

In diesem Sinne hat eine kausalanalytisch, häufig auch experimentell stark ausgerichtete Erforschung von Biozönosen bzw. ihrer Teile in der ökologischen Forschung der letzten 20 Jahre in vielen Bereichen eine dominierende Stellung eingenommen. Der Aufstieg der Disziplin „Produktionsbiologie“ und besonders der der *Ökosystemforschung* kennzeichnen innerhalb der Ökologie diese Entwicklung. So wird auch im Sinne von SCHAEFER & TISCHLER (1983) die Synökologie als Ökologie der Biozönosen und Ökosysteme bezeichnet. Mit dem Begriff „Ökosystem“ wird im Rahmen der „System-Biologie“ die analytische Komponente (Ökosystem-Analyse) besonders hervorgehoben, die synthetische Komponente hingegen tritt in den Hintergrund.

„Ein Ökosystem ist ein Wirkungsgefüge von Lebewesen und deren anorganischer Umwelt, das zwar offen, aber bis zu einem gewissen Grade zur Selbstregulation befähigt ist“ (ELLENBERG 1973). Aufgabe der Ökosystemforschung ist folglich die kausale Analyse dieses Wirkungsgefüges. In diesem Sinne ist die Ökosystemforschung primär auch keine synthetische Disziplin.

In den 30er Jahren in Europa entstanden, hat die Ökosystemforschung ab den 40er Jahren in Nordamerika eine besonders große Beachtung und Förderung erfahren. Der Hauptgegenstand der Forschung ist zunächst die Frage nach den Stoff- und Energiekreisläufen (s. z.B. LINDEMAN 1942), ebenso die nach bestimmten funktionellen Zusammenhängen innerhalb von Ökosystemen. Neben einer experimentellen Ausrichtung lag ein weiterer Schwerpunkt in der Aufstellung von Modellen und in der mathematischen Systemanalyse (ELLENBERG 1973).

1967 fand die Ökosystemforschung im Rahmen des „Internationalen Biologischen Programms“ auch in Mitteleuropa wieder Eingang und Beachtung bis in die heutigen Tage hinein; sie beeinflusst stark die ökologische Forschung.

REISE (1980) erwähnt 4 Forschungsschulen in Mitteleuropa, die stark von der nordamerikanischen ökologischen Forschung beeinflusst sind:

- 1) **Numerisch-statistische Schule**
Eine Charakterisierung von Lebensgemeinschaften erfolgt über numerisch-statistische Verfahren. Berechnungsmethoden zur Dominanz-, Ähnlichkeits- und Diversitätsstruktur sowie Gradienten- und Musterdiversitätsanalysen finden hierbei Anwendung.
- 2) **Deduktiv-mathematische Schule**
Mathematisch-physikalische Modelle dienen zur Beschreibung ökologischer Vorgänge, einen Schwerpunkt bilden Methoden zur Systemanalyse.
- 3) **Nischenschule**
Mit mathematischen Methoden wird die Einpassung von Arten und Artengruppen in das Öko-

system beschrieben, z.B. über die Berechnung von Nischenbreiten und Nischenüberlappungen. Hierher gehört auch das Konzept der Hypervolumen-Nische (HUTCHINSON 1965). Die Ansätze dieser Schule sind stark evolutionsbiologisch ausgerichtet.

4) Experimentell-analytische Schule

Im wesentlichen werden künstliche, stark vereinfachte Ökosysteme unter Laborbedingungen unter Veränderung einzelner Parameter getestet.

Typisch für Mitteleuropa ist ferner eine synökologische Ausrichtung mit dem Schwerpunkt der *Konnexforschung* und der Charakterisierung bestimmter Formationen und Landschaftstrukturen; hierzu zählen vor allem die klassischen Arbeiten von TISCHLER, ZWÖLFER und ihren Schülern (s. z.B. TISCHLER 1948a, 1951, 1952, 1958; ZWÖLFER et al. 1984, ZWÖLFER & STECHMANN 1989).

Innerhalb der Ökosystemforschung wird der Untersuchung der abiotischen Faktoren und ihre Wirkung auf die Lebensgemeinschaften Priorität eingeräumt. Schwerpunkt bilden kausalanalytische, besonders häufig auch experimentelle Methoden. Aber es wird auch innerhalb der Ökosystemforschung eine Strukturanalyse, Typisierung und Klassifizierung von Ökosystemen angestrebt; sie beschränkt sich jedoch in der Regel auf Formationen mit ihren spezifischen, im wesentlichen pflanzlichen Lebensformtypen (ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS 1967, SCHMITHÜSEN 1968). Häufig in der Methode deduktiv ausgerichtet, erfolgte die Analyse fast ausschließlich nach funktionellen und physiognomischen Gesichtspunkten:

„Da die Analyse einzelner Ökosysteme viel schwieriger und zeitraubender ist als die Analyse einzelner Pflanzenbestände, wird man beim Klassifizieren von Ökosystemen auf jeden Fall deduktiv beginnen, d.h. von umfassenden und großräumigen Einheiten zu den kleineren fortschreiten müssen. Man kann also nicht induktiv von zahlreichen Einzelbeispielen ausgehen und diese nach abnehmender Ähnlichkeit gruppieren, wie dies z.B. bei dem von BRAUN-BLANQUET (1928, 1964) begründeten, pflanzensoziologischen System geschieht“ (ELLENBERG 1973).

Eine solche Charakterisierung nach Formationen orientiert sich jedoch nie nach der floristischen Ähnlichkeit, sondern lediglich nach Ähnlichkeiten dominierender Gestalttypen. Eine ertragreiche Intensivweide (*Lolio-Cynosuretum*) gehört wie eine trockene Glatthaferwiese (*Arrhenatheretum salvietosum*) derselben Formation an; hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung hingegen sind beide Einheiten völlig verschieden. Zwar lassen sich auch Formationen aufgrund ihrer unterschiedlichen Strukturmerkmale typisieren und klassifizieren, im Gegensatz zu den Pflanzengesellschaften (oder auch Vegetationskomplexen) fehlen ihnen jedoch weitgehend arealkundliche, dynamische und florensgeschichtliche Merkmale, die sich eben nur in der floristischen Zusammensetzung ausdrücken.

Die deduktive Ausrichtung zahlreicher Bereiche der Synökologie hat ihre Ursache auch in der häufigen Verwendung mathematischer Operationen. So werden bei synökologischen Arbeiten Indizes berechnet, die für eine vergleichende Betrachtung herangezogen werden, z.B. bei der Berechnung der Artenidentität (JACCARD'sche Zahl), des Ähnlichkeitsindex (SÖRENSEN-Quotient), der Konstantenidentität (KULCZYNSKI'sche Zahl) oder der Dominantenidentität (RENKONEN'sche Zahl). Eine mathematische Behandlung setzt voraus, daß diesen Arten innerhalb der untersuchten Bestände eine qualitativ gleichwertige Bedeutung zugemessen wird. Ohne diese Rahmenbedingung dürfen sonst keine Arten- und Individuensummen gebildet, keine Divisionen oder Multiplikationen durchgeführt werden. So bleibt z.B. die ökologische Amplitude der einzelnen Arten bei solchen Vorgaben unberücksichtigt.

Da die mathematischen Formeln, mit denen diese Indizes berechnet werden, primär das Ergebnis logischer Denkvorgaben sind, wobei bestimmte Rahmenbedingungen vorgegeben werden, muß eine solche Methode stark deduktiv sein; eine qualitative Analyse muß folgen.

5. Symbiologie und Synökologie – ein Vergleich

Wenn beide, die Symbiologie (System I) und die Synökologie (System II), als Träger einer Biozönoseforschung dienen können, stellt sich die Frage, welche dieser beiden Disziplinen hierfür die besseren methodischen Voraussetzungen bietet.

Im wesentlichen unterscheiden sich beide Richtungen in dreierlei Hinsicht:

- a) Innerhalb der Symbiologie wird in vielen Teildisziplinen deskriptiv, vergleichend-generalisierend und induktiv-typologisch gearbeitet, in der Synökologie des 2. Systems vorwiegend kausalanalytisch und deduktiv.
- b) In der Symbiologie kommt, sieht man vom Beispiel einzelner Schlüsselarten ab, dem Studium der Einzelart eine weitaus geringere Bedeutung zu als innerhalb der Synökologie. Dort sieht man die autökologische Forschung als wichtige Grundlage an, deren Ergebnisse in die höhere Stufe „Synökologie“ integriert werden.
- c) Die Untersuchung abiotischer Faktoren, von Stoff- und von Energieflüssen spielt innerhalb der Symbiologie eine geringere Rolle als innerhalb der Synökologie (System II).

Die derzeitige Behandlung zoo- bzw. biozöologischer Fragen erfolgt nach synökologischen Methoden, die phytozöologischer Fragen weitgehend nach dem symbiologischen Ansatz und dessen Methodengefüge. Eine unterschiedliche Definition der Forschungsgegenstände und ein darauf beruhendes prinzipiell unterschiedliches methodisches Vorgehen haben bisher eine Synthese phyto- und zoozöologischer Forschung im Rahmen einer allgemeinen Biozöologie unmöglich gemacht. Erfolgversprechend kann nur eine Vorgehensweise sein, bei der sich Phyto- und Zoozöologen auf ein und dasselbe Grundsystem beziehen (KRATOCHWIL 1987).

6. Der biozöologisch-symbiologische Ansatz

Eine Synthese phyto- und zoozöologischer Forschungsergebnisse ist innerhalb der Biozöologie nur möglich, wenn beiden Disziplinen eine gleiche methodische Vorgehensweise zugrunde liegt. Die methodologischen Erfahrungen, die innerhalb idiobiologischer Disziplinen gewonnen wurden, bei denen ebenfalls die schwierige Aufgabe zu bewältigen ist, die große Mannigfaltigkeit an Erscheinungen ordnen und typisieren zu müssen (Phylogenetische Systematik), lassen nur ein induktiv-typologisches Vorgehen als Klassifizierungsmethode von Phytozöosen, Zoozöosen und Biozöosen sinnvoll erscheinen. Dieser methodische Ansatz hat sich auch in der Pflanzensoziologie gut bewährt.

Wenn das Endziel die Erfassung von Biozöosen mit ihren pflanzlichen und tierischen Komponenten sein soll, so stellt sich die Frage, zu welchem Zeitpunkt eine Synthese von phyto- und zoozöologischen Ergebnissen vorgenommen werden soll. Unserer

Auffassung nach ist es zunächst eine vordringliche Aufgabe der zoözologischen Forschung, Koinzidenzen mit Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen zu suchen. Somit sind wir auch nicht der Auffassung von PASSARGE (1981), der vorschlägt, auf zoözologischer Ebene für jede Zootaxozönose eine eigene Synsystematik und -taxonomie zu erarbeiten, dies unabhängig von den Pflanzengesellschaften, und erst zu einem späteren Zeitpunkt eine Synthese mit dem pflanzensoziologischen System durchzuführen.

Aufgrund des komplexen Zoözönosengefüges muß eine pflanzensoziologische Orientierung erfolgen. Da definierte Pflanzengesellschaften besonders präzise die einheitliche Standortsbeschaffenheit eines Geländeausschnittes ausdrücken, lassen sich Typisierungen leichter und sicherer durchführen. Das pflanzensoziologische Raster bietet eine eindeutige Standortsmatrix für vergleichende zoözologische Untersuchungen; diese Möglichkeit nicht zu nutzen, würde einer synthetischen Arbeitsmethode widersprechen.

Der biozöologisch-symbiologische Ansatz geht von folgenden Gesichtspunkten aus:

- 1) Da die meisten Tierarten, wenn nicht ausschließlich, so doch häufig zumindest in bestimmten Stadien ihrer Vegetationsentwicklung durch Vegetation gekennzeichnete Räume nutzen, sollte eine Lebensraum-Charakterisierung nach Vegetationstypen erfolgen. Gleiches gilt auch für bestimmte Zootaxozönosen, aber auch für ganze Tiergemeinschaften. Darüber hinaus ist ja auch eine enge Bindung des Energieflusses zwischen autotrophen und heterotrophen Organismen gegeben.
- 2) In gleichen definierten Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen kommen nach den meisten bisher vorliegenden Untersuchungen regional immer wieder dieselben Tierarten-Verbindungen vor. Somit besteht immer eine hohe Wahrscheinlichkeit, in vegetationskundlich sich entsprechenden, homologen Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen Tierartengemeinschaften gleicher Artenzusammensetzung anzutreffen.

Eine Reihe von Arbeiten, die das Phänomen der Koinzidenz verschiedener Zootaxozönosen mit Pflanzengesellschaften zum Inhalt haben (z.B. Collembolen, Oribatiden, Lumbriciden, Enchytraeiden, Copepoden, Formiciden, diverse Coleopteren-Familien, Lepidopteren, Mollusken, Heteropteren, Vögel u.a.) finden sich in den Tagungsbänden der „Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde“ (TÜXEN 1965b, 1977; WILMANN & TÜXEN 1980). Auch im „Beiheft 1 der Gesellschaft für Ökologie“ (KRATOCHWIL 1988a) sind solche Arbeiten publiziert, die allgemeine Vorgehensweise wird aber auch kritisch beleuchtet.

Auch in Handbüchern und umfassenden Darstellungen bestimmter Tiergruppen findet der Bezug zum pflanzensoziologischen Raster Berücksichtigung (für Vögel: GLUTZ VON BLUTZHEIM 1964, für Lepidopteren: EBERT 1985; WEIDEMANN 1986, 1988), ebenso bei der Charakterisierung von Lebensgemeinschaften ganzer Bundesländer, z.B. der „Biologische Atlas von Schleswig-Holstein“ (HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980).

Von mehreren Seiten wurde Kritik an dieser Vorgehensweise geübt, mit dem Argument, daß nur in den seltensten Fällen Tierarten auf einzelne Pflanzengesellschaften als Lebensraum beschränkt sind. TISCHLER (1948b) und in jüngster Zeit BLAB (1979, 1988) und BLAB & RIECKEN (1989) vertreten die Auffassung, daß Koinzidenzen meist nur auf der Ebene höherer pflanzensoziologischer Einheiten möglich sind. TISCHLER (l.c.) sieht für tierökologische Untersuchungen als günstigen Bezugspunkt die Ordnung an, BLAB (l.c.) und BLAB & RIECKEN (l.c.) nennen pflanzensoziologische Klassen und vor allem Formationen.

Wie oben bereits ausgeführt, stellen Formationen jedoch nur Gestalttypen-Gemeinschaften mit physiognomischer Ähnlichkeit dar. Eine nur an Formationen orientierte

Zoozönosen-Forschung birgt die Gefahr der Beschreibung von sog. *Isozönosen*, tierische Artengemeinschaften, die analog zu den Formationen zwar gleiche Lebensformspektren aufweisen („funktionelle Ähnlichkeit“), jedoch hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung völlig voneinander abweichen. Durch den Bezug zu definierten pflanzensoziologischen Bezugseinheiten reduziert sich die Gefahr einer reinen Isozönosen-Beschreibung.

Vielfach bilden jedoch nicht die Einzelgesellschaften sondern *Vegetationskomplexe* die Bezugseinheiten für die Tierwelt. Solche Vegetationskomplexe lassen sich ebenfalls typisieren und auch ihre Kombination zu noch höheren Einheiten (Komplexgruppen) ist möglich (s. z.B. SCHWABE 1987). Viele dieser vegetationstypologisch charakterisierten Einheiten unterschiedlicher Komplexitätsstufe zeichnen sich auch durch ein bestimmtes Inventar an abiotischen Strukturelementen aus, das ebenfalls typisierbar ist (s.u.). Solche Zusammenhänge zwischen spezifischen Strukturen und Pflanzengesellschaften bzw. Vegetationskomplexen wurden z.B. von OPPERMANN (1990) und SCHWABE & MANN (1989, 1990a, 1990b) beschrieben.

So können zoozönologische Untersuchungen mit pflanzensoziologischem Bezug zu neuen vertieften Einblicken in das Wesen der Biozönose führen, die mit anderen methodischen Wegen nicht erreicht werden. Zwar wird auch heute immer noch die Diskussion über die Frage der Koinzidenzen zwischen Pflanzengesellschaften, Vegetationskomplexen und Tiergemeinschaften kontrovers geführt (KRATOCHWIL 1988a), die Ergebnisse der letzten Jahre belegen jedoch einen zunehmenden Fortschritt bei der Synthese vegetationskundlicher und zoozönologischer Arbeitsweisen.

Wie an anderer Stelle bereits angeführt, schließt ein symbiologisches Vorgehen andere Möglichkeiten einer wissenschaftlichen Annäherung an bestimmte biozönologische Fragestellungen nicht aus (KRATOCHWIL 1987). Nur ist festzustellen, daß gerade innerhalb der Zoozönologie und Biozönologie der deskriptiv-typologische Ansatz bisher vernachlässigt wurde, und fast ausschließlich innerhalb der sich stark entwickelnden Ökosystemforschung kausalanalytische Gesichtspunkte innerhalb der Biozönoseforschung verfolgt wurden. Die Biozönologie kann unter Berücksichtigung der vielfältigen Ergebnisse der Ökosystemforschung in besonderem Maße dazu beitragen, Fragen über das Wesen und die Organisation von Biozönosen zu beantworten.

Drei Charakteristika einer solchen biozönologischen Arbeitsweise sind dabei von besonderem Wert:

- 1) Der biozönologische Ansatz vereinigt eine Vielzahl von Teildisziplinen mit eigenen Fragestellungen, die wiederum nur mit bestimmten geeigneten Methoden beantwortet werden können. In diese Vielfalt von Arbeitsmethoden gehören analytische und synthetische, induktive und deduktive Arbeitsweisen. Eine besondere Bedeutung hat in diesem Ansatz der Koinzidenzvergleich und die Möglichkeit, über einen typologischen Vergleich auf induktivem Weg zu generalisierenden Aussagen zu kommen. Hierin liegt auch die große synthetische Leistung.
- 2) Im biozönologischen Ansatz ist in besonderer Weise eine Synthese phyto- und zoozönologischer Forschungsergebnisse möglich, da die Methoden aufeinander abgestimmt sind und die Ergebnisse leichter integriert werden können.
- 3) Innerhalb des biozönologischen Ansatzes findet in besonderem Umfang ein wesentliches Kennzeichen biologischer Systeme auch Berücksichtigung: die „historische“ Komponente. Eine historische Analyse geht über die funktionellen, innerhalb der Ökosystemforschung im Vordergrund stehenden Fragestellungen weit hinaus.

7. Die Biozönologie – auch eine biogeographische Disziplin

Biozönosen sind als Einheiten nur durch den Landschafts- bzw. Naturraumbezug zu verstehen. Die Biozönologie ist somit auch ein Teil der Landschaftsökologie und der Biogeographie (Geobiologie). Auf dieser Ebene unterscheidet sie sich deutlich von der Ökosystemforschung.

Eine biozönologisch-landschaftsökologische Analyse bereitet jedoch vor allem deshalb so große Schwierigkeiten, weil der Raumbezug biologischer Systeme in der Vergangenheit nicht intensiv genug erforscht wurde. Ausnahmen, wo eine Integration biozönologisch-landschaftsökologischer Daten vorliegt, finden sich z.B. bei OSTBYE (1987), ERHARDT (1988), MATTES (1988) und THANNHEISER (1988).

Während in der Botanik mit der Geobotanik eine wichtige Brückenwissenschaft zur Verfügung steht, fehlt es an einer „Geozoologie“ (s. dazu auch WILMANN 1987), mit der zusammen innerhalb der Grenzbereiche Geobiologie/Biogeographie und Landschaftsökologie biozönologische Forschung betrieben werden kann. Der landschaftsökologische und biogeographische Bezug darf bei einer biozönologischen Forschung nicht in den Hintergrund treten oder gar völlig verloren gehen.

8. Die biozönologischen Teildisziplinen

Eine im Sinne der Symbiologie verstandene Biozönologie umfasst die in Abb. 3 zusammengefassten Teildisziplinen. Das Präfix „Zön“ wurde gewählt, um den Bezug zur Biozönose aufzuzeigen, da in der Pflanzensoziologie bereits das Präfix „Sym“ bzw. „Syn“ verwendet wird.

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

Abb. 3 : Die verschiedenen biozönologischen Teildisziplinen und ihr Untersuchungsgegenstand.

9. Zönmorphologie

9.1 Allgemeines

Die Zönmorphologie beschäftigt sich mit der Struktur der Biozönose, mit ihrer strukturellen Organisation. Struktur bedeutet hierbei nicht nur Raumstruktur, sondern auch Arten- und Dominanzstruktur, Zeitstruktur u.a. Sie gehört damit zu den „Formwissenschaften“ (idiographische Wissenschaften), die die Strukturnotwendigkeiten bestimmter Phänomene untersucht. Ihre Methode ist die Strukturanalyse (WUKETITS 1977).

Für den Zönmorphologen gilt, wie HAsSENSTEIN (1951) für den Morphologen kennzeichnet, die Frage nach Phänomen und Bedingung, nicht nach Ursache und Wirkung.

Forschungsgegenstände der Zönmorphologie sind:

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

9.2 Inventarforschung

Die Aufgabe der Inventarforschung liegt in der qualitativen und quantitativen „Artenaufnahme“ der Lebensräume. Für einen Pflanzensoziologen bereitet die Inventarforschung zumindest in unseren Breiten in der Regel kaum große Probleme, da es sich abgesehen von wenigen Sonderstandorten zumeist um eine dominierende, standortsprägende, im wesentlichen durch Kormophyten charakterisierte Gesellschaft handelt. Eine Bestandsaufnahme erfolgt nach den bewährten vegetationskundlichen Methoden (s. z.B. ELLENBERG 1986, WILMANN 1989). Moos-, Flechten- und Pilz-Synusien werden nur randlich berücksichtigt, z.T. auch ausgeklammert und eigenständig behandelt.

Auf zoozöologischer Seite gibt es hingegen keine dominierende, standortsprägende, leicht erfassbare Gemeinschaft. Hier stehen wir einer weitaus größeren Artenmannigfaltigkeit gegenüber mit einer Vielzahl qualitativ und quantitativ sehr unterschiedlicher Synusien. Die verschiedenen Taxozönosen sind mit ihren Vertretern z.T. recht unterschiedlichen Körpergrößen-Gruppen zuzuordnen, sie haben in der Regel recht unterschiedliche Lebensraum-Präferenzen, Mobilitätsgrade und Flächen- bzw. Raumgrößen-Ansprüche an ihre Umwelt. Hinzu kommen noch folgende, wesentliche Unterschiede zwischen pflanzlichen und tierischen Organismen, die auf zoozöologischer Seite zu weiteren Erschwernissen bei der Bestandsaufnahme führen, hinzu:

Zahlreiche Tierarten durchlaufen während ihrer Entwicklung morphologisch und physiologisch unterschiedliche Stadien (Semaphoronten-Stadien im Sinne von HENNIG 1950): Ei, Larve, Puppe und Adulttier. Sie alle stellen unter ökologischen Gesichtspunkten recht unterschiedliche Stadien mit verschiedenen Umwelt-Ansprüchen dar. Für eine zoozöologische Untersuchung ist somit nicht die Art unter Einschluß aller ihrer Entwicklungsstadien die ökologische Einheit, sondern das jeweilige Entwicklungsstadium selbst. Aus diesem Grund ist auch die häufig gestellte Forderung wenig sinnvoll und im übrigen auch schwer erfüllbar, nur biotopeigene (= indigene) Tierarten als Lebensraum-charakteristisch (euzön) einzustufen, solche, die sich dort auch durch Vermehrung halten, was voraussetzt, daß sie dort sowohl im Adultstadium als auch in den

übrigen Entwicklungsstadien regelmäßig anzutreffen sind. Auf phytozoölogischer Seite wären hier zusätzlich die Diasporen als eigene Entwicklungsstadien abzugrenzen. Somit ist z.B. eine „seed bank“ im Boden eine eigene, jedoch kryptische (diapausierende) Zönose *in statu nascendi*.

Neben der weiteren Schwierigkeit bei Tieren, der örtlichen Zuordnung nicht-sessiler Organismen, kommt bei zahlreichen Tierarten auch ihre Kurzlebigkeit hinzu. Der Gesichtspunkt der jahreszeitlichen Abfolge „phänologischer Teilzönosen“, aber auch jährlicher, nicht Sukzessions-bedingter Aspektwechsel ist eine für Zoozönosen gewöhnliche Erscheinung. Ein solches Phänomen tritt u.a. aber auch bei Pilzgemeinschaften auf.

In Hinblick auf eine biozölogisch orientierte Inventarforschung ergeben sich aus unserer Sicht folgende Kriterien:

- 1) Eine zoozölogische Bestandserfassung muß sich großräumig am „Fliesengefüge“ der Landschaft orientieren. „Fliese“ bedeutet im Sinne von SCHMITHÜSEN (1948): „naturräumliche Grundeinheit der Landschaft und topographischer Bereich, der aufgrund der Gesamtwirkung seiner physiographischen Ausstattung annähernd homogen ist“.

Aus diesem Grund muß der 1. Schritt der Untersuchung in der Ermittlung der Vegetationstypen, der abiotischen Elemente und der Vegetationskomplexe einer solchen naturräumlichen Grundeinheit bestehen. Ein Fallbeispiel für eine solche Vorgehensweise findet sich bei KRATOCHWIL & SCHWABE (i. Dr.), eine zusammenfassende Übersicht über den Stand der Vegetationskomplex-Forschung einschließlich ihrer Bedeutung für biozölogische Untersuchungen gibt SCHWABE (1990).

Mit dieser Methode, deren Anfänge auf das Jahr 1973 zurückgehen (TÜXEN 1973), und die in den letzten Jahren methodisch stark verfeinert wurde (s. z.B. SCHWABE 1988, 1989), ist es möglich, auch das Muster einer differenzierten Landnutzung mit Vegetationskomplex-Aufnahmen zu dokumentieren. Neben den Vegetationstypen werden hierbei auch abiotische Elemente (z.B. Steinriegel, Wege, Brücken u.a.) mit einer Mengen-Abundanz-Skala aufgenommen. Mit diesem methodischen Ansatz lassen sich auch Kleinstrukturen, die sich der klassischen vegetationskundlichen Erfassung entziehen, typisieren, und ihr jeweiliger Bindungsgrad zu den jeweils klassifizierten Einheiten feststellen.

Die etwa 1–4 ha großen Vegetationskomplexe stellen abgrenzbare und typisierbare Einheiten dar, dies auch wieder unter verschiedenen Gesichtspunkten. Sie umfassen nicht nur die Vegetation, sondern auch typische abiotische Landschaftsstrukturen, die für viele Tierarten eine wichtige Bedeutung haben. Aufgrund dieser Eigenschaften besteht bereits a priori eine hohe Wahrscheinlichkeit, daß in Vegetationskomplexen gleichen Typs auch die gleichen Tierarten vorkommen. In anderen Gebieten bewohnen solche Tierarten oft strukturanaloge Vegetationskomplexe.

- 2) Eine zoozölogische Bestandserfassung muß sich notwendigerweise auf bestimmte Tier-Synusien und bestimmte lebensraumtypische Zootaxozönosen beschränken, die gleichzeitig auch gut determinierbar sind. Eine solche Eingrenzung erfolgt aufgrund der großen Artenmannigfaltigkeit der Tierarten eines Lebensraumes schon allein aus pragmatischen Gründen.

Die Auswahl einer bestimmten Zootaxozönose (Laufkäfer, Libellen, Spinnen u.a.) muß dem Kriterium der größtmöglichsten charakterisierenden und differenzierenden Aussagekraft für einen

Lebensraum folgen. Als günstig erwiesen sich solche Tiergruppen, die arten- und individuenreich sind, und die über ein breites Spektrum stenöker und euryöker Arten verfügen. Dennoch darf es nicht das Ziel sein, sich nur auf einzelne Tiergruppen zu beschränken, gerade die Erfassung von Arten unterschiedlicher systematischer Stellung und unterschiedlichen Lebensformtypen kann vorteilhaft sein, um in besonders deutlicher Weise charakteristische Artengemeinschaften zu differenzieren (s. auch RABELER 1965). Dabei bleiben funktionelle Gesichtspunkte zunächst unberücksichtigt, Zusammenhänge, die innerhalb der Symmorphologie im übrigen auch nicht Gegenstand der Untersuchung sind. Der Vorzug liegt analog zur pflanzensoziologischen Methode in der weitgehend schnellen und zuverlässigen Erfassung von tierischen Kenn- und Trenngruppen. Eine solche ist jedoch nur möglich, wenn die Tierarten-Auswahl nach bestimmten Synusien erfolgt. Dies führt uns zum folgenden Punkt.

- 3) Ausgangspunkt für eine zooökologische Inventarforschung muß kleinräumig betrachtet immer eine Charakterisierung der räumlichen Struktur-Vielfalt des zu untersuchenden Lebensraumes sein (KRATOCHWIL 1987).

9.3 Arten- und Individuen-Dispersion (Raumstruktur-Forschung, Erfassung phänologischer Erscheinungen)

Die Erforschung der Arten- und Individuendispersion, der Verteilung der Arten einerseits im Raum, andererseits in der Zeitachse ist ein wichtiges Anliegen der Zönmorphologie.

Eine Differenzierung eines Lebensraumes muß, auch wenn eine pflanzensoziologische Zuordnung erfolgt ist, immer auf einer detaillierten Raumstrukturtypen-Gliederung basieren, anders sind Zoozönosen, die meist synusiale Gemeinschaften darstellen, nicht faßbar. Fragen der Bindung einzelner Tierarten (s.u.) können nur Raumstrukturbezogen gelöst werden. Auch bei der Untersuchung solcher Teilzönosen darf jedoch der Bezug zu den größeren Einheiten nicht fehlen. Sie müssen in ihrer Eingebundenheit gesehen werden.

In Anlehnung an TISCHLER (1947) sind 3 Strukturtypen, denen eigene Zönosen zugeordnet werden können, voneinander zu unterscheiden (s. auch Abb. 4):

- a) Stratotop und Stratozönosen,
- b) Choriotop und Chorizönosen,
- c) Merotop und Merozönosen.

Beispiele für solche Raumstruktur-Typen mit den für sie typischen Zönosen finden sich u.a. bei TISCHLER (1955), BALOGH (1958), SCHWERDTFEGER (1975) und STUGREN (1986).

Eine Analyse einzelner Raumstruktur-Typen auf ihre Zönosen hin darf nicht losgelöst von den Pflanzengesellschaften, dem Vegetationskomplex bzw. der Fliese durchgeführt werden, da dadurch ein einheitliches typisches Standortsmosaik vorgegeben wird, das die Beschreibung von Isozönosen weitgehend ausschließt. Wie einzelne Pflanzenarten je nach ihrer ökologischen Amplitude sehr unterschiedliche Bindungsgrade an die jeweiligen Pflanzengesellschaften bzw. Vegetationskomplexe haben, in denen sie vorkommen (gleiches gilt auch für die einzelnen Tierarten), so lassen auch bestimmte Synusien unterschiedliche Bindungsgrade an die jeweilige Biozönosen erkennen, in denen sie anzutreffen sind. Am Beispiel mitteleuropäischer Eichen-Birken-Wälder konnte RABELER

| TOPISCHE EINHEIT | BIOTISCHE EINHEIT | BEISPIELE |
|---|------------------------------|--|
| STRATOTOP (<i>horizontale Struktur</i>) | STRATOZÖNOSE | <i>Kronenschicht Strauchschicht Krautschicht Streuschicht</i> |
| CHORIOTOP (<i>eigenständige vertikale Struk- turen des gesam- ten Raumes oder Teile des Strato- tops</i>) | CHORIOZÖNOSE | <i>Baum Baumstumpf Strauch Tierleiche Exkrememente Ameisenhaufen Vogelnest</i> |
| MEROTOP (<i>Strukturelement innerhalb eines Strato- oder Choriotops</i>) | MEROZÖNOSE | <i>Blattbewohner Holzbewohner Rindenbewohner Blütenbewohner Blütenbesucher</i> |

Abb. 4 : Die verschiedenen Raumstruktur-Typen innerhalb eines Biotops.

(1957), je nach Stratum, unterschiedliche Spinnenzönosen feststellen (Abb. 5). Ein Vergleich der Straten verschiedener Pflanzengesellschaften hinsichtlich der Besiedlung mit Regenwürmern, z.B. der Laub- und Bodenschicht eines Melico-Fagetum und eines Querco-Carpinetum, belegt deutliche Unterschiede in den Artenvorkommen der Laubschicht, in der Bodenschicht jedoch nur Unterschiede in einer Artengruppe (Abb. 6). Ähnliche Phänomene existieren auch bei anderen Tiergruppen (Beispiele s. RABELER 1950, 1952).

Erst ein Vergleich des gleichen Stratozönose-Typs in verschiedenen Pflanzengesellschaften zeigt seinen Indikatorwert für eine einzelne Pflanzengesellschaft auf. Dabei spielt es keinesfalls immer eine Rolle, ob es sich um stenöke oder euryöke Arten handelt. Auch euryöke Arten können eine große Bedeutung als Trennarten haben, so wie z.B. *Lumbricus castaneus* und *L. rubellus* als euryöke Arten im genannten Beispiel gegenüber den stenöken Arten *Dendrobaena rubida*, *Allobophora rosea* und *A. caliginosa* (Angaben nach DUNGER 1974).

Die Frage der „Gesellschafts-Treue“ einer Synusie, sei es eine Stratozönose, Choriozönose oder eine Merozönose, muß ein wichtiger Gegenstand der vergleichenden Untersuchung in möglichst vielen verschiedenen Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen sein. Im Grad der Bindung drückt sich besonders klar aus, ob solche Zönosen fakultative oder obligatorische Elemente der Biozönose darstellen.

Dominante Merozönosen charakterisieren den Lebensraum einer Biozönose quantitativ, rezedente Merozönosen treten hingegen häufig nur in einzelnen Straten auf. Hiermit wird natürlich keinesfalls eine Aussage über die qualitative Bedeutung der Merozönosen für die gesamte Biozönose gemacht.

Das Blattwerk ist ein dominantes Strukturelement etwa in der Laubkronenschicht eines Waldes, das Phyllobios diejenige Teillebensgemeinschaft, die auf oder in Blättern lebt. Neben phytophagen Tierarten gehören hierzu auch Räuber und Parasiten. Rezedente Merozönosen durchsetzen das Phyllobios: Zönosen, die auf oder in Blüten, Früchten oder Ästen leben.

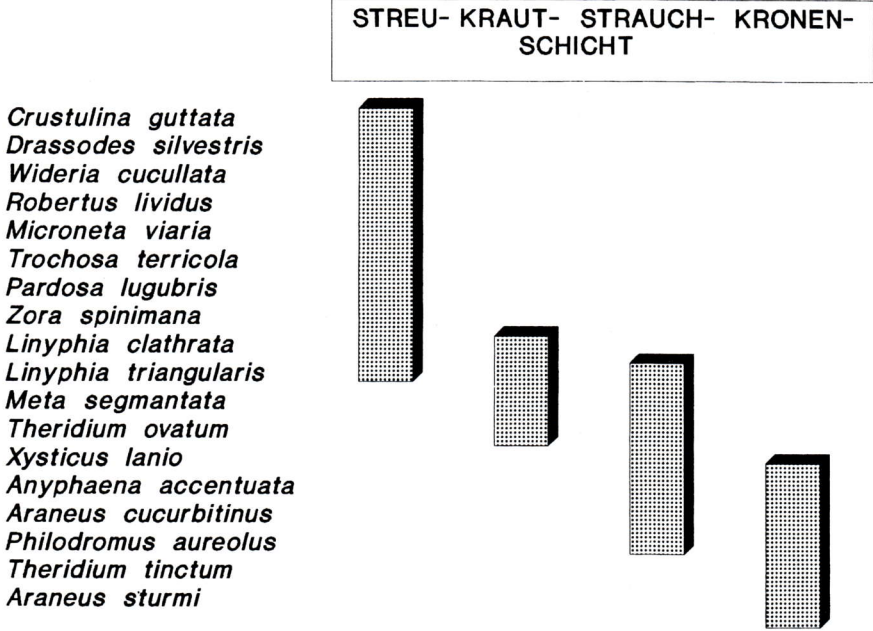


Abb. 5 : Dominante Spinnenarten verschiedener Straten eines mitteleuropäischen Eichen-Birkenwaldes; verändert nach RABELER (1957).

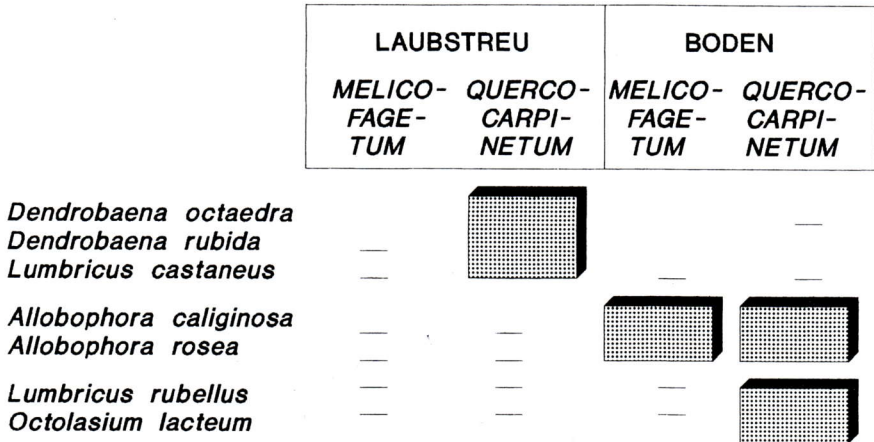


Abb. 6 : Regenwurm-Arten verschiedener Straten eines Melico-Fagetum und Querco-Carpinetum; verändert nach RABELER (1960).

Die Stammschicht besitzt in der Regel 2 dominante Merozönosen, einerseits die Moos- und Flechtenbewohner, andererseits die Rinden- und Holzbewohner.

Die Krautschicht wird in der Regel durch 3 dominante Merozönosen charakterisiert:

- a) das Phyllobios der Krautschicht, das sich hinsichtlich seiner Artenzusammensetzung stark von dem der Kronenschicht unterscheidet;
- b) Blütenbewohner und Blütenbesucher sowie
- c) Früchtebewohner.

Eine solche hier nur grob besprochene Charakterisierung verschiedener Raumstruktur-Typen mit den für sie eigenen Artengemeinschaften ist eine wichtige Zielsetzung der Inventarforschung einer Biozönose.

Die Zönmorphologie studiert auch Zeitstrukturen, phänologische Erscheinungen, wie z.B. die Aktivitätszeiten verschiedener Tiergruppen im Jahresverlauf. Solche Phänologien können nach verschiedenen Gesichtspunkten beurteilt werden, z.B. die Aktivitätszeiten verschiedener Blütenbesucher geordnet nach ihrer arealgeographischen Zugehörigkeit mit ihrem unterschiedlichen jahreszeitlichen Auftreten, oder auch die Blühzeitpunkte der entomophilen Pflanzenarten ebenfalls nach arealgeographischen Zeitpunkten gruppiert (s. ausführlich KRATOCHWIL 1988b).

9.4 Biozönose-Bindung

Ein wesentlicher Inhalt der Zönmorphologie ist die Prüfung der Biozönose-Bindung. Sie wird in der Regel innerhalb dieser Teildisziplin nur mit der Koinzidenzmethode festgestellt. Die Beantwortung von ursächlichen Zusammenhängen bleibt der Konnexforschung vorbehalten.

Bei der Analyse des Tierartenbestandes eines Vegetationstyps findet man immer Tiergruppen recht unterschiedlichen Bindungsgrades. Allgemein lassen sich Tiergruppen nach dem Grad ihrer Biotop-Bindung in 4 Gruppen einstuft:

1. Euzöne Arten (stenöke Standortsspezialisten). Man untergliedert sie in: zönobionte Arten (spezifische Arten), die ausschließlich oder nahezu ausschließlich in einer bestimmten Zönose vorkommen, und zönoophile Arten (präferente Arten), die sich in einer bestimmten Zönose optimal entwickeln, aber auch in anderen Zönosen vorkommen.
2. Tychozöne Arten (euryöke Arten), die in vielen verschiedenen Zönosen optimal vorkommen können. In einigen Fällen sind sie wichtige Differentialarten.
3. Azöne Arten (Ubiquisten): ohne erkennbare Bindung.
4. Xenozöne Arten: zufällige Arten, Irrgäste.

Die euzönen Arten stellen in der Regel die Charakterarten einer Zoozönose dar. Solche zoologische Charakterarten müssen nicht unbedingt alle Entwicklungsstadien (bei einem Schmetterling z.B. Ei-, Larven-, Puppen- und Adultstadium) in diesem Lebensraum im Sinne von biotopeigenen Arten durchlaufen. Keine Charakterarten sind die tychozönen Arten, sie können jedoch wichtige Differentialarten sein, und ferner die azönen und xenozönen Arten. Die xenozönen Arten wiederum können Charakterarten anderer Zoozönosen sein.

Tiere müssen keinesfalls wie im Fall a des Diagramms (Abb. 7), in dem auf der Abszisse verschiedene pflanzensoziologisch syntaxonomische Einheiten, auf der Ordinate

Vegetationskomplexe schematisiert dargestellt sind, nur an eine Assoziation gebunden sein. In der Regel ist dies sicher der seltenere Fall. Untersucht man einen Vegetationsbestand auf die in ihm vorkommenden Tierarten, so findet man zahlreiche Arten, für die ein Mosaik verschiedener jedoch ganz bestimmter Pflanzengesellschaften als Lebensraum notwendig ist (Fall b). Das Aufsuchen verschiedener Pflanzengesellschaften bedeutet dabei nicht, daß es sich hierbei um euryöke Tierarten handelt. Das Gegenteil ist oft der Fall; gerade bestimmte Requisiten und Ressourcen sind nur in ganz bestimmten Pflanzengesellschafts-Komplexen vorhanden und diese stehen auch in einem biogeographischen Zusammenhang. Zahlreiche Arten in einem Bestand entsprechen dem Fall c; hierbei handelt es sich um euryöke Arten, die in sehr unterschiedlichen pflanzensoziologischen Einheiten vorkommen können.

Bei der Festlegung von zoologischen Charakterarten sind demnach 2 Typen zu unterscheiden:

- a) Regional Pflanzengesellschafts-spezifische Tierarten und Tierarten-Gruppen.
- b) Regional Vegetationskomplex-spezifische Tierarten und Tierarten-Gruppen.

Zu a)

Charakterarten lassen sich – wie in der Pflanzensoziologie auch – auf verschiedenem hierarchischen Niveau abgrenzen (Assoziations-, Verbands-, Ordnungs- und Klassen-spezifische Arten). Einige Beispiele von regional Pflanzengesellschafts-spezifischen Schmetterlingsarten seien genannt; es kann sich hierbei auch um mehrere, aber doch spezifische Gesellschaften handeln (s. dazu KRATOCHWIL 1987).

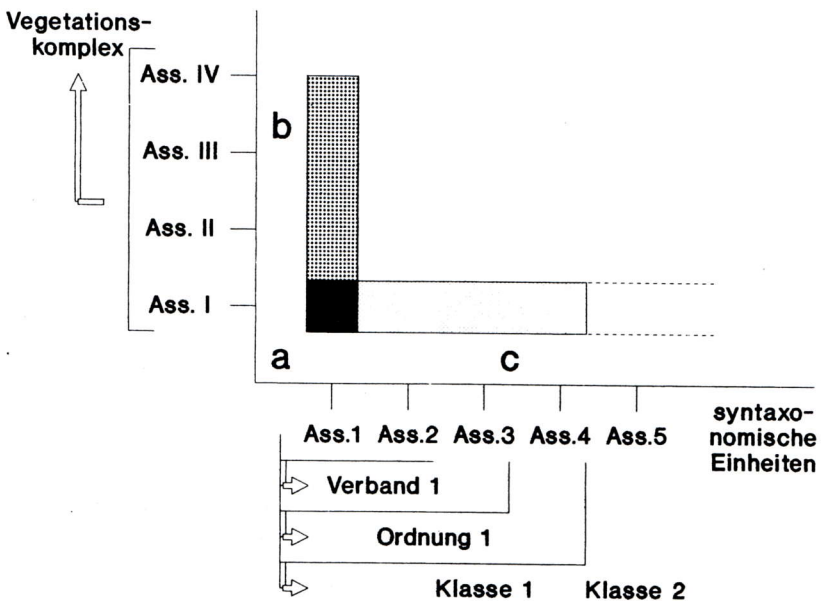


Abb. 7 : Unterschiedliche Bindungsgrade von Tierarten und Tierarten-Gruppen an verschiedene pflanzensoziologische Einheiten.

- a) Assoziations-spezifische Tierarten und Tierarten-Gruppen;
- b) Vegetationskomplex-spezifische Arten- und Artengruppen;
- c) Verbands-, Ordnungs- oder Klassen-spezifische Arten- und Artengruppen.

Beispiel 1: Der Silbergrüne Bläuling *Lysandra coridon* hat in Südwestdeutschland einen Schwerpunkt in Brometalia-Gesellschaften (Trespen-Trockenrasen), so im Volltrockenrasen (Xerobrometum) und im Halbtrockenrasen (Mesobrometum). Die Raupen fressen spezifisch am Hufeisenklee (*Hippocrepis comosa*), einer Brometalia-Ordnungscharakterart, und auch der Falter benötigt ein bestimmtes Mikro- und Mesoklima, eine spezifische Vegetationsstruktur u.a.m. Diese ökologischen Ansprüche können nur in Brometalia-Gesellschaften erfüllt werden. So brauchen z.B. die Falter die einzeln und sehr lückig stehenden Halme der Aufrechten Trepse (*Bromus erectus*), die sie als Schlafplätze wählen, und an denen sie sich in einer bestimmten Höhe in charakteristischer Kopfabwärts-Stellung festhalten (STEFFNY et al. 1984). Die Falter sind sehr ortstreu und bilden individuenreiche Populationen auf nur kleinem Raum. WEIDEMANN (1986) bezeichnet solche Arten als Einbiotopbewohner.

Beispiel 2: Der Violette Perlmutterfalter *Brenthis ino* ist eine typische Pfeifengraswiesen-Art. Die Raupe lebt in der Regel an *Filipendula ulmaria* und auch der Falter verläßt die Molinietalia-Gesellschaft nicht (BERGMANN 1952). WEIDEMANN (1985a) stuft die Art als „Leitart“ des Filipendulo-Geraniumetum palustris ein. Im Schwarzwald fanden wir sie im Molinietum typicum (SCHWABE & KRATOCHWIL 1986).

Beispiel 3: Der Skabiosen-Schreckenfaller *Euphydryas aurinia* kommt sowohl in trockenen als auch in feuchten Magerrasen vor, im Wirtschaftsgrünland mittlerer Standorte fehlt er. Im südwestdeutschen Raum gibt es Populationen einerseits in Halbtrockenrasen (Mesobrometum), die Raupen fressen dort ausschließlich an der Tauben-Skabiose *Scabiosa columbaria*, andererseits treten Populationen auch in Pfeifengraswiesen (Molinietum) auf (SCHWABE & KRATOCHWIL 1986); hier leben die Raupen am Teufelsabbiß *Succisa pratensis*. Im Frankenjura ist der Falter nach Angaben von WEIDEMANN (1988) im feuchten Bereich eine Charakterart der Kalk-Niedermoore, in anderen Gebieten auch der Braunseggen-Niedermoore. Bestimmte Habitatqualitäten (z.B. eine lückige Vegetationsstruktur) werden hier von Pflanzengesellschaften, die 3 verschiedenen Klassen angehören, angeboten.

Beispiel 4: In einzelnen Fällen unterscheiden sich bereits die Unterarten einzelner Schmetterlingsarten hinsichtlich ihrer Habitatansprüche bereits so deutlich voneinander, daß hier ein Arbeiten nur auf dem Unterart-Niveau sinnvoll ist. Das Verbreitungsgebiet des Ockerbindigen Samtfalters *Hipparchia semele semele* umfaßt das nördliche Fennoskandien, England, Nordfrankreich, Belgien, Holland, Dänemark, Norddeutschland, aber auch das nördliche und mittlere Osteuropa (HIGGINS & RILEY 1978). Als Lebensraum dienen ihm besonders die Dünen und hierbei vor allem die Graudünen-Bereiche. *Hipparchia semele cadmus* hingegen hat einen Verbreitungsschwerpunkt in Mittel- und Südeuropa (HIGGINS & RILEY l.c.), und besiedelt dort Mesobrometen (s. auch WEIDEMANN 1985b). Diese Unterschiede in den Habitat-Präferenzen beruhen wahrscheinlich darauf, daß beide Unterarten verschiedene Eiszeitrefugien besiedelt haben, und dort unterschiedliche morphologische, physiologische und verhaltensbiologische Anpassungen an verschiedene Lebensräume erworben haben (KRATOCHWIL 1987). Eine ähnliche Situation scheint es auch bei anderen Insektengruppen zu geben, z.B. bei Hummeln (KRUSEMANN 1950).

Zu b):

Beispiel: Die Zippammer *Emberiza cia* hat im Südschwarzwald ihren Schwerpunkt in Flügelginsterweiden-/Fels-Vegetationskomplexen, in den Trockengebieten von Graubünden lebt sie in Festuco-Brometea-/Fels-Vegetationskomplexen. Eine ausführliche

Modellstudie über Vegetationskomplexe, die von der Zippammer bewohnt werden, liegt vor (SCHWABE & MANN 1989, 1990a, 1990b), ebenso Beispiele für Vertreter anderer Tiergruppen, z.B. Schmetterlinge, Wildbienen und Heuschrecken (s. z.B. STEFFNY et al. 1984; KRATOCHWIL 1987, 1989a, 1989b; KOHL 1989).

9.5 Zur Vergesellschaftung von Tierarten

Unter einer Tiergemeinschaft (Zoozönose) verstehen wir die Vergesellschaftung bestimmter, in der Regel für einen definierten Vegetationstyp oder Vegetationskomplex typischer Tierarten, die dort mit einer spezifischen statistischen Wahrscheinlichkeit regelmäßig immer wieder auftreten. Die Zoozönose besitzt somit, wie die Phytozönose auch, spezifische Charakterarten, die auf diesen Lebensraum zumindest regional beschränkt sind.

Nach unseren Untersuchungen und Erfahrungen der letzten 10 Jahre kommen in den gleichen definierten Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen immer wieder – regional modifiziert – dieselben Tierarten-Verbindungen vor. Wir können dies detailliert für Tagfalter, Wildbienen, Schwebfliegen, Heuschrecken, Libellen und Vögel belegen. Untersuchungen über Pflanzengesellschaften und einzelne für sie typische Tierartengruppen wurden z.B. durchgeführt von BUCHWALD 1989, KRATOCHWIL 1984, 1989a, 1989b, KRATOCHWIL & KLATT i.Dr., SCHWABE & KRATOCHWIL 1984, SEITZ 1982.

So ist z.B. im Flügelginsterweiden-/Fels-Vegetationskomplex im Schwarzwald, der in einer Höhenlage von 700-1000 m vorkommt, mit der Zippammer in der Regel immer wieder vergesellschaftet z.B. der Schmetterlingshaft *Ascalaphus libelluloides*, der Hainveilchen-Perlmutterfalter *Clossiana dia*, der Brombeer-Zipfelfalter *Callophrys rubi*, die Rotflügelige Schnarrschrecke *Psophus stridulus* und der Ameisenlöwe *Myrmeleon formicarius*.

9.6 Individuendominanz

Das Verhältnis Artenzahl zu Individuenzahl steht in einem Lebensraum in einem spezifischen Verhältnis. Nicht jeder Lebensraum lizenziert das Vorkommen besonders vieler Arten, oder Arten, die in hoher Dominanz vorkommen. Sehr übersichtlich stellt die PRESTON-Verteilung (PRESTON 1949) das Verhältnis seltene/häufige Arten in einem Lebensraum dar, bei der auf der Ordinate die Artenzahl, auf der Abszisse Häufigkeitsklassen zunehmender Individuenzahl aufgetragen sind (Abb. 8).

In der Regel überwiegen in einem artenreichen Lebensraum die seltenen Arten mit nur kleinen Populationen. In einem solchen spiegelt diese Verteilung auch den Anteil stenöker zu euryöker Arten wider. Für sehr extreme Lebensräume, z.B. an der Küste, besagt jedoch das „Zweite biozönotische Grundprinzip“ von THIENEMANN (1939), daß in diesen artenärmeren Biozönosen viele der dort vorkommenden stenöken Arten in hohen Individuenzahlen auftreten.

Für die Beurteilung solcher Verteilungsstrukturen ist es wichtig, auch die Bindung dieser Arten an den Lebensraum mit zu berücksichtigen, denn das seltene Vorkommen einzelner Arten kann ja auch darauf beruhen, daß es sich um einzelne, sog. xenozöne Arten handelt, zufällige Gäste im für sie nicht typischen Lebensraum.

Eine PRESTON-Verteilung ist immer Tiergruppen-spezifisch. Die Abb. 9 zeigt die Verteilung von drei Zootaxozönosen der Blütenbesucher-Gilde eines Kaiserstühler Halbtrockenrasens. Die apoiden Hymenopteren sind durch eine sehr steile Kurve charakteri-

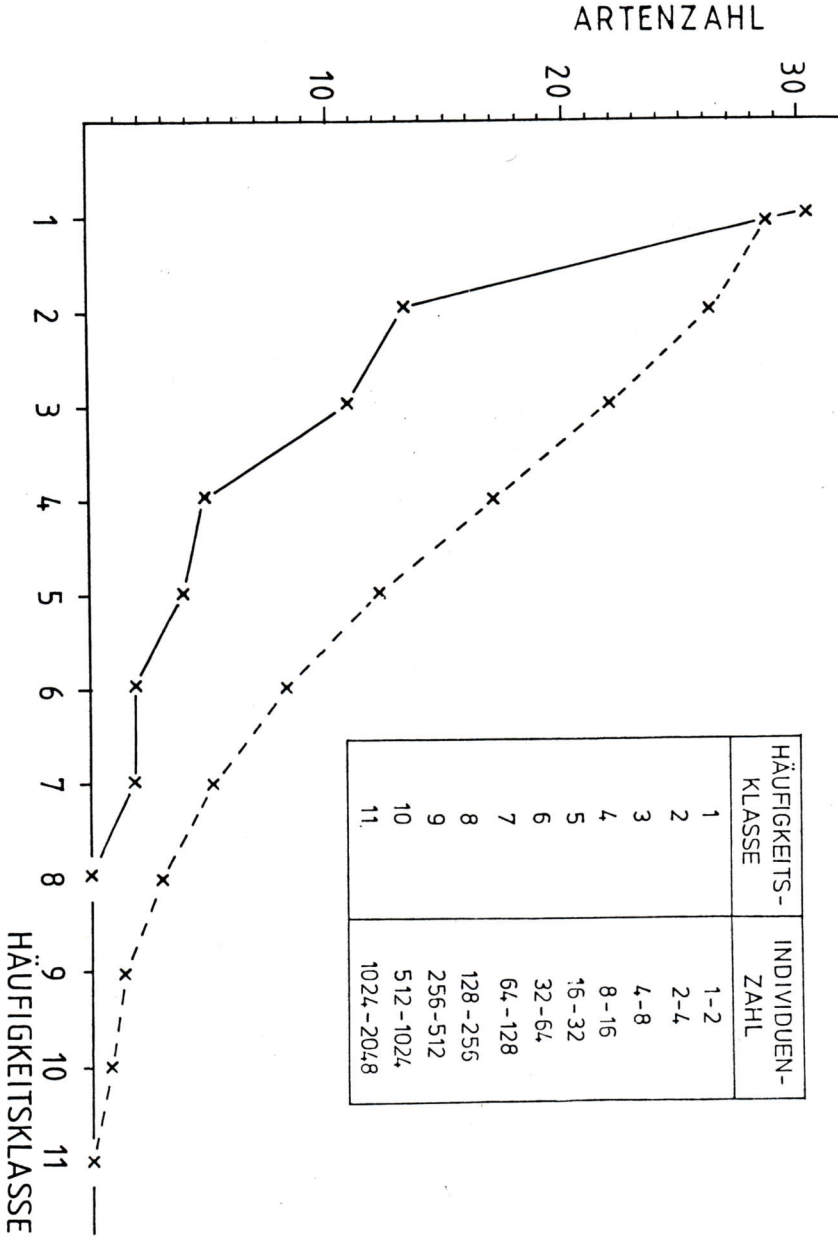


Abb. 8: Arten-/Individuenzahl-Verteilung nach PRESTON (1949). Auf der Abszisse ist die Anzahl der Individuen pro Art gestaffelt in Häufigkeitsklassen abgetragen, auf der Ordinate die Anzahl der Arten pro Häufigkeitsklasse. Bei diesen Häufigkeitsklassen handelt es sich um eine Reihe von „Oktaven“, wobei eine „Oktave“ einem Intervall gleichzusetzen ist, in dem sich die Individuenzahl pro Art verdoppelt. Arten, deren Individuenzahl zwei Häufigkeitsklassen zuzuordnen ist (z.B. 2, 4, 8, 16 usw.), werden je Häufigkeitsklasse nur zur Hälfte gewertet. Die ausgezogene Linie stellt die absoluten Werte eines Fallbeispiels dar, die unterbrochene Linie die berechnete Erwartungskurve (zum Rechenvorgang, s. PRESTON 1949).

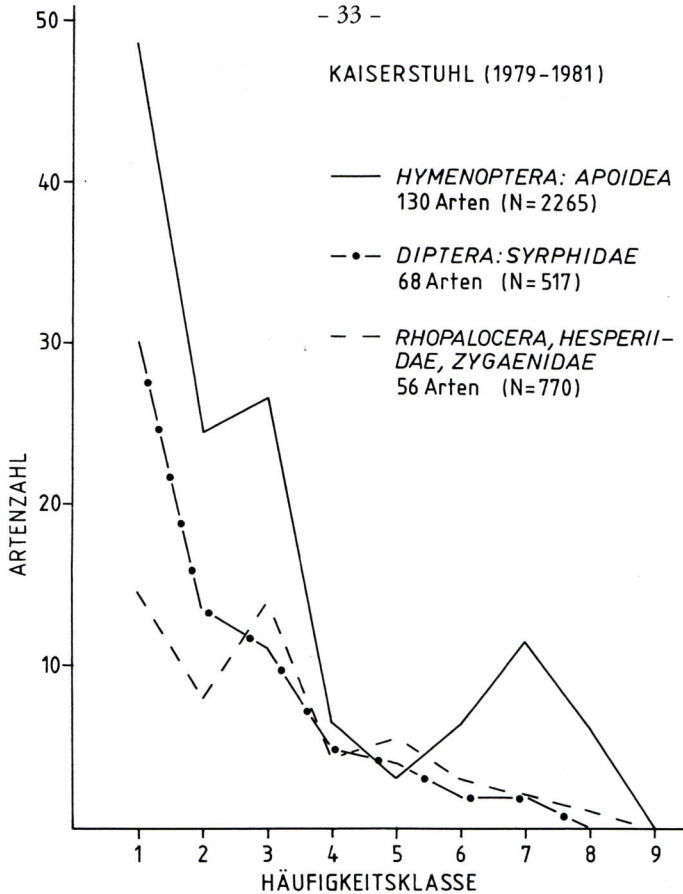


Abb. 9 : Die PRESTON-Verteilungen von 3 verschiedenen Zootaxozöosen der Blütenbesucher-Gilde eines versauerten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl (*Hymenoptera: Apoidea; Diptera: Syrphidae, Lepidoptera: Rhopalocera, Hesperidae, Zygaenidae*); nähere Angaben s. KRATOCHWIL 1984.

siert, bei ihnen ist der Anteil seltener Arten besonders groß. Für sie ist auch ein zweiter Kurvengipfel charakteristisch, hervorgerufen durch die höheren Individuenzahlen der sozialen Wildbienen-Arten. In den niederen Häufigkeitsklassen finden sich hingegen ausschließlich solitär lebende Arten. Die PRESTON-Verteilung der Syrphiden ist flacher, noch flacher die der tagfliegenden Lepidopteren.

Je flacher eine Kurve, desto leichter ist eine Taxozönose in ihrer Gesamtheit feststellbar, aber um so weniger aussagekräftig ist diese Taxozönose häufig auch, da sie weniger standortsspezifische Arten des untersuchten Lebensraumes beherbergt. Je intensiver und genauer das Arten- und Individueninventar erfaßt wird, um so deutlicher nimmt die Kurve eine Glockenform an.

Die Erfassung standortsspezifischer Arten setzt eine höhere Untersuchungsintensität voraus, da bei geringer Intensität häufig nur einige typische Vertreter unter den Dominanten erfaßt werden, die aufgrund ihrer geringeren ökologischen Amplitude den jeweiligen Lebensraum nur ungenügend charakterisieren (Abb. 10). Gut charakterisierbar ist er hingegen häufig durch die rezedenten Arten, die jedoch schwieriger erfaßbar sind. Um dennoch Aussagen treffen zu können, spielt besonders das Kriterium der charakteristi-

schen Artenverbindung eine wichtige Rolle, da über das Vorkommen einer standortsspezifischen Art gleichzeitig mit hoher Wahrscheinlichkeit auch auf das Vorkommen anderer lebensraumtypischer Arten geschlossen werden kann.

Eine solche Verteilung: Anteil seltener zu häufigen Arten ist nicht nur Tiergruppenspezifisch, sondern auch vom jeweiligen Lebensraum abhängig. Die Abb. 11 stellt die Verteilungen der Wildbienen-Gemeinschaften verschiedener Rasengesellschaften dar: die eines Volltrockenrasens, einer Pfeifengraswiese, eines Halbtrockenrasens und einer einschürigen und zweischürigen Glatthaferwiese. Der Volltrockenrasen hat nicht nur eine reichere Artenausstattung, sondern ist auch durch größere Vielzahl spezifischer Arten gekennzeichnet als die zweischürigen Arrhenathereten, deren Wildbienen-Gemeinschaft, gleiches gilt aber auch für andere Zootaxozönosen, durch besonders viele aus der Umgebung einwandernde Arten charakterisiert ist. In diesem Beispiel spiegelt sich in den Verteilungen auch der unterschiedliche menschliche Einfluß wider. Von besonderer Bedeutung ist wiederum die genaue Charakterisierung des Standorts durch eine pflanzensoziologische Kennzeichnung. Ein biozöologisches Arbeiten auf reinem Formationsniveau liefert keine präzisen Ergebnisse.

Eine für die Erfassung des Tierarteninventars besonders wichtige Frage ist die nach der repräsentativen Fangzahl, die zugrundegelegt werden muß, um gültige Aussagen treffen zu können. Auch hier ist einerseits Tiergruppen-spezifisch, andererseits Lebensraum-spezifisch vorzugehen. Der Verlauf der PRESTON-Kurve hängt somit auch von der zugrundegelegten Anzahl der Daten ab. Die Kurve 1 (Abb. 12) beruht auf etwa 500 Syrphiden-Daten, die Kurve 5 auf fast 9000. Für uns entscheidend ist die Tatsache, daß die gewonnenen Artenzahlen, hier bei den Syrphiden, recht nahe beieinanderliegen. Die Erhöhung der Fangzahl um das fast 18-fache schlägt sich nur in einer Zunahme von weiteren 14 Arten nieder.

Mit diesen Beispielen sollte gezeigt werden, daß sich die Erfassung einer bestimmten Zoozönose in einem bestimmten definierten Lebensraum an solchen Artenzahl-/Individuenzahl-Verteilungen orientieren muß. So kann die Relation von Aussagekraft und Erfassungsintensität in ein besonders günstiges Verhältnis gebracht werden.

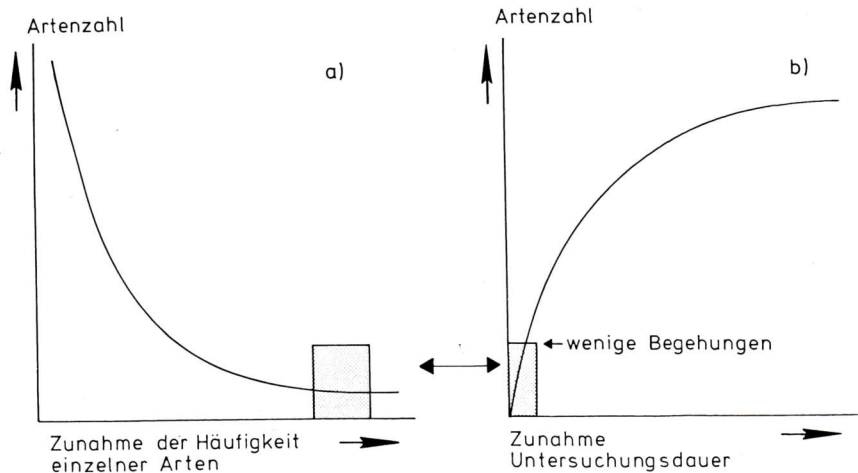


Abb. 10: In einem Lebensraum kommen in der Regel seltene Arten häufiger vor als solche mit hohen Individuenzahlen (a); Ausnahmen s. „Zweites THIENEMANN'sches Grundprinzip“; THIENEMANN 1939.

Bei einer nur kurzen Untersuchungsdauer werden nur wenige Arten erfaßt; es handelt sich mit hoher Wahrscheinlichkeit zumeist um euryöke Arten mit einer hohen Populationsdichte (b).

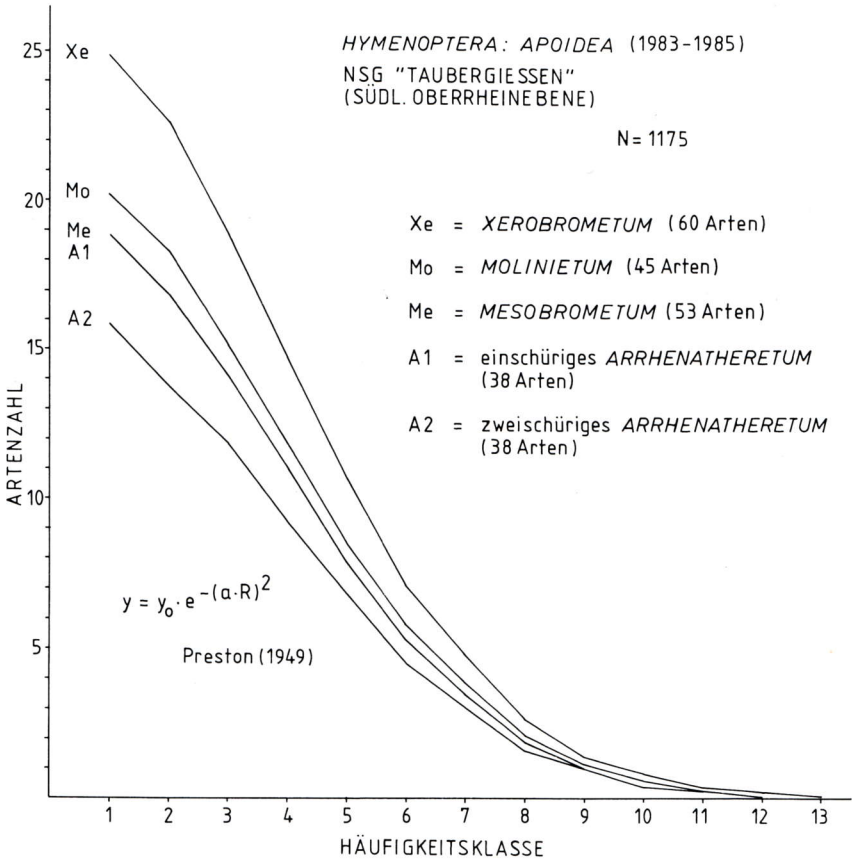


Abb. 11: Die PRESTON-Verteilung von Wildbienen-Gemeinschaften (*Hymenoptera: Apoidea*) 4 unterschiedlicher Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet „Taubergießen“ (Südliche Oberrheinebene). Aufgetragen sind die nach den absoluten Werten errechneten Erwartungskurven.

10. Konnexforschung

Bei dieser biozöologischen Teildisziplin (Symphysiologie = Konnexforschung) geht es um ursächliche Zusammenhänge, um die Wechselwirkungen in der Biozönose. Die Methoden, die hierbei angewendet werden, sind kausalanalytischer Art. Somit gehört diese Disziplin zu den auf quantifizierenden Methoden aufbauenden Gesetzeswissenschaften (nomothetische Wissenschaften). Gegenstand der Untersuchung ist die Frage nach Ursache und Wirkung, nach Kausalnotwendigkeiten. Damit hat die Konnexforschung eine enge Verbindung zu der Ökosystemforschung.

Konnexforschung setzt zönmorphologische Untersuchungen voraus. Als Beispiele wurden bereits die klassischen Arbeiten von TISCHLER und ZWÖLFER (s.o.) erwähnt.

Als besonders fruchtbar hat sich die Untersuchung bestimmter ökologischer Gilden herausgestellt, funktionelle Artengruppen, die gleiche Ressourcen in ähnlicher Weise nutzen (s. z.B. KRATOCHWIL 1984). Von Bedeutung sind auch Analysen der Interaktionen zwischen den Organismen innerhalb der Biozönose, wobei jedoch nicht nur den negativen, sondern in gleicher Weise auch den positiven Wechselwirkungen Beachtung geschenkt werden muß (GIGON & RYSER 1986).

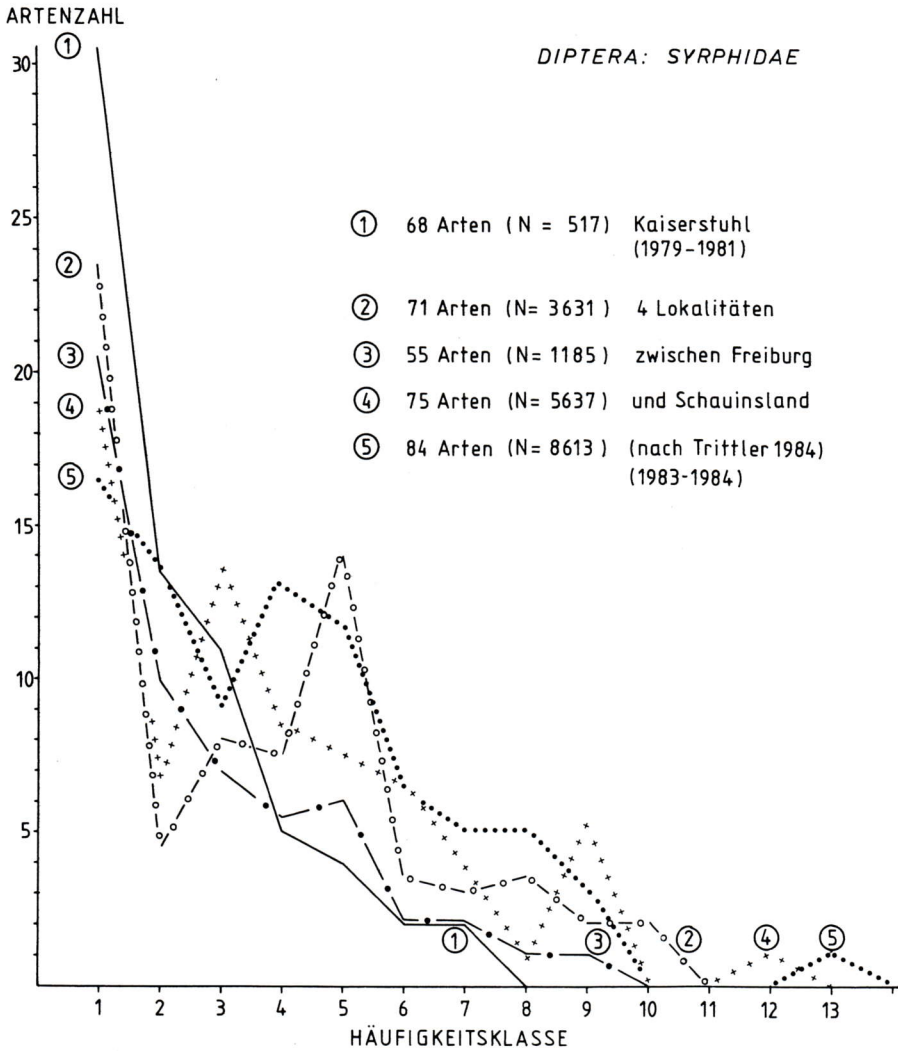


Abb. 12: Vergleich der PRESTON-Verteilungen 5 verschiedener Schwebfliegen-Erhebungen mit unterschiedlichen zugrundeliegenden Beobachtungszahlen (Angabe der absoluten Werte). Kurve 1 basierend auf eigenen Erhebungen, Kurven 2-5 nach TRITTLER (1984).

11. Zönökologie

Die Zönökologie untersucht die abiotischen und die biotischen Faktoren, die auf die Biozönose von außen einwirken. Sie behandelt die Einbindung der Biozönose in die Landschaft. Fragen des Klimaeinflusses, des menschlichen Einflusses auf die Biozönose, etwa durch bestimmte Bewirtschaftungsformen u.a.m., werden kausal geprüft (s. z.B. KRATOCHWIL 1989b).

Im Vordergrund stehen somit die Fragen der Standortsbedingungen, die die Biozönosenstruktur beeinflussen. Gemeint ist hiermit die Gesamtheit der an einem Ort auf eine Artengemeinschaft und ihre Teile einwirkenden abiotischen und biotischen Um-

weltfaktoren. Die Zönökologie behandelt im wesentlichen die statischen Eigenschaften der Zönose, dynamische Prozesse hingegen sind Gegenstand der Zöndynamik (s.u.). Beide Disziplinen, Zönökologie und Zöndynamik, müssen jedoch viele Fragen gemeinsam lösen, da Biozönosen sowohl Raum- als auch Zeitgefüge darstellen. Die Wechselwirkungen, die innerhalb der Biozönose ablaufen, sind hingegen nicht Gegenstand der Zönökologie, sondern werden innerhalb der Konnexforschung behandelt.

12. Zöndynamik

Die Zöndynamik schließt sich eng an die Zönökologie an. Sie wird auch als Sukzessionsforschung bezeichnet. Die Lösung kausaler Zusammenhänge steht im Vordergrund.

Eine Biozönose reagiert sehr fein auf veränderte Umweltbedingungen. Dabei handelt es sich in der Regel nicht um einfache Einfaktoren-Beziehungen, die darüber hinaus auch leicht im Experiment aufgeschlüsselt werden können, sondern um ganze Faktorenbündel. Diese Faktoren wirken in ihrer Gesamtheit meist nicht additiv, sondern synergistisch. Aus diesem Grund ist eine einfache experimentelle Überprüfung von Ursachen und Wirkungen nicht immer möglich.

Der Biozöologe bedient sich häufig hierbei der Methode des aktualistischen Vergleichs (KRATOCHWIL 1989b). Hierbei handelt es sich um eine wissenschaftliche Methode, bei der verschiedene gegenwärtige Zustandsformen oder Erscheinungen miteinander verglichen werden, die auch als verschiedene, unter ganz bestimmten Faktoren entstandene Stadien interpretiert werden können. Eine Voraussetzung hierfür ist, daß einzelne Vorgänge und Kausalzusammenhänge bereits bekannt sind. Dieses Verfahren setzt ebenfalls voraus, daß bestimmte Gesetzmäßigkeiten vorliegen, die so allgemein gültig sind, daß sie den aktualistischen Vergleich rechtfertigen. Die Methode des aktualistischen Vergleichs wird z.B. in der Evolutionsbiologie in großem Umfang angewendet.

Wenn z.B. bekannt ist, daß ein Halbtrockenrasen oder eine Streuwiese durch Düngung in eine Glatthaferwiese überführbar sind, dann lassen sich spezifische Veränderungen nicht nur nach einem Experiment: Untersuchung des Halbtrockenrasens bzw. der Streuwiese, dann Düngung der Flächen und danach Feststellen der eingetretenen Veränderungen, nachweisen, sondern auch über den Vergleich beider Gesellschaften. Dieser ist dann von Vorteil, wenn bestimmte methodische Schwierigkeiten vorliegen oder bestimmte Rahmenbedingungen die Verwendung anderer Methoden nicht zulassen. Ein solcher Fall ist dann gegeben, wenn bestimmte Veränderungen nur sehr langsam verlaufen und der dafür notwendige Untersuchungszeitraum zu lang wäre, oder, wenn solche experimentellen Untersuchungen an Lebensgemeinschaften, die unter Naturschutz stehen, nicht durchgeführt werden dürfen.

Bei einem aktualistischen Vergleich von Vegetationsaufnahmen kommt hinzu, daß bei der Auswertung pflanzensoziologischen Tabellenmaterials auch zahlreiche Differentialarten die Herkunft einzelner Gesellschaften „verraten“ können, da ihre soziologische Bindung gut bekannt ist.

Durch die Kenntnis einander homologer (meso-/eutraphenter) Grünlandgesellschaften können z.B. über einen aktualistischen Vergleich Veränderungen bestimmter Parameter (z.B. Arteninventar, Vegetationsdeckung, Symphänologie, Vegetationsstruktur) aufgezeigt werden, die bei einer Überführung von Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) und Pfeifengraswiesen (*Molinietum*) in Glatthaferwiesen (*Arrhenatheretum*) durch Düngung eintreten (KRATOCHWIL 1989b).

Ein aktualistischer Vergleich muß nicht auf die Vegetation beschränkt bleiben, sondern kann auch Veränderungen der Fauna einschließen. Eine Voraussetzung ist die

genaue Kenntnis der Bindungsgrade bestimmter Tierarten und Tierarten-Gruppen an definierte Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe, und – wenn möglich – die Gründe für die Bevorzugung bestimmter Lebensräume.

Neben solchen, wie hier am Beispiel der Grünlandintensivierung gezeigten anthropogen bedingten Sukzessionen (sekundäre Sukzessionen) sind auch primäre Sukzessionsgeschehen Gegenstand der Zöndynamik (s. dazu KRATOCHWIL 1984).

13. Zönchorologie

Viele der in den verschiedenen biozöologischen Disziplinen erforschten Zusammenhänge sind nur durch den Bezug zu bestimmten Naturräumen lösbar. Sie sollten deshalb in engem Kontakt mit Fragen der Zönchorologie, der Verbreitung von Biozönosen untersucht werden.

Kenntnisse über die Verbreitung, die sie bedingenden Faktoren, ermöglichen es, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Biozönosen zu klären. Wir bewegen uns hier auf einer sehr komplexen synthetischen Ebene, wo in zunehmendem Maße der Landschaftsbezug und damit biogeographische Gesichtspunkte eine Rolle spielen müssen. Die zönsystematische Eingruppierung (s.o.) ist hier ein Fernziel, die mit induktiven Methoden gewonnene Typisierung größerer geographischer Räume.

14. Zönchronologie, Zönevolution

Methodisch besonders schwierige Disziplinen sind die Zönchronologie und die Zönevolution, die das Entstehen von Biozönosen über lange geologische Zeiträume erforschen und ihre langfristige zeitliche Abfolge in einer Landschaft analysieren. Gerade in Mitteleuropa stehen wir vor dem Problem, daß zahlreiche Biozönosen erst nacheiszeitlich entstanden sind, und der Mensch einen großen Einfluß auf die einzelnen Lebensgemeinschaften ausgeübt hat und immer noch ausübt. Viele Zusammenhänge sind deshalb schwer durchschaubar. Auch hier kann eine Lösung nur durch synthetische Methoden erfolgen.

15. Angewandte Biozöologie

Eine besonders wichtige Teildisziplin ist die Angewandte Biozöologie, sei es in der Land- und Forstwirtschaft, sei es im Naturschutz.

Da jede Pflanzenart und jede Tierart nur innerhalb einer Biozönose leben kann, eingebunden in die spezifischen Wechselwirkungen eines Teiles des biozönotischen Wirkungsgefüges, und dabei abhängig von bestimmten Umweltfaktoren, setzt Artenschutz immer auch den Schutz von Biotop und Biozönose voraus. Biotopschutz bedeutet nicht nur die Sicherung der Lebensstätte als Ort von Arten und Lebensgemeinschaften, sondern im Sinne des von der Vegetationskunde verwendeten Standortbegriffs die Sicherung der Gesamtheit der dort auf die Artengemeinschaft und ihre Teile einwirkenden abiotischen und biotischen Faktoren. Der Biotop ist nicht nur eine topographische Einheit, wie es DAHL (1908, 1921/23) formuliert hat, im Sinne von „Wohnort“, „Lebensstätte“ oder „Geländeausschnitt“, auch nicht nur die Summe der abiotischen (physiographischen) Faktoren (= Abiozön), wie es THIENEMANN (1956) oder FRIEDERICHS (1957) betonten, sondern eher wie SCHWENKE (1953) es ausdrückt, die Biozönose in räumlicher Betrachtung.

tung. HEYDEMANN (1956) ist zuzustimmen, wenn er betont, daß für die Tierwelt Biotop und Biozönose nicht getrennt werden können. So sind zwar Einzelanalysen wichtig, die höhere Aussagekraft beruht jedoch in synthetischen Leistungen, die die biozöologische Forschung in besonderem Maße erbringen kann.

Für den angewandten Bereich ist es von besonderer Bedeutung, eine Rote Liste gefährdeter Biozönosen aufzustellen (KRATOCHWIL 1989c). Zwar können grob die akut gefährdeten Lebensräume mit ihren Lebensgemeinschaften benannt werden, Kenntnisse, genaue Zusammenhänge, die über die Vegetation hinausgehen, und die in diesen Lebensräumen die typischen Tierarten und deren Gemeinschaften miteinschließen, fehlen weitgehend. Regionale Zusammenhänge bleiben zumeist unberücksichtigt. Hier hat die Biozöologie eine große Aufgabe.

Umweltverträglichkeitsprüfungen werden in zunehmendem Maße an Bedeutung gewinnen. Bedauerlich ist es, daß bei den bisherigen nicht-biozöologischen Ansätzen grundlegende Zusammenhänge immer wieder aufs Neue geklärt werden müssen, sich Einzeluntersuchungen im Detail verlieren, und bisher kaum Möglichkeiten bestehen, auf vorhandene regionale und überregionale Kenntnisse zurückgreifen zu können (s. dazu KRATOCHWIL & Schwabe i. Dr.).

Folgenden Bereichen biozöologischer Grundlagenforschung kommt für den Arten- und Biotopschutz eine besonders wichtige Bedeutung zu:

- a) Katalogisierung und Klassifikation der für die BRD typischen und aus Naturschutzsicht besonders wichtigen Biotop- und Biozönosetypen;
- b) Festlegung des für die definierten Biotop- und Biozönose-Typen charakteristischen obligaten Mindeststandards an Habitattypen sowie Kennzeichnung der möglichen fakultativen Habitattypen;
- c) Festlegung des Charakterarten-Spektrums der einzelnen Biozönose-Typen;
- d) Wertungskriterien und Prüfung der Schutzwürdigkeit;
- e) Kennzeichnung der Gefährdungsfaktoren und des Gefährdungspotentials und
- f) Prüfung der Sicherungsmaßnahmen und der Schutzfähigkeit (Zielarten-Konzept, KRATOCHWIL 1989c).

Auf allen diesen 6 Ebenen besteht ein besonders großer Forschungsbedarf in der interdisziplinären Verknüpfung von Pflanzensoziologie und Zoozöologie (KRATOCHWIL 1991). Neue forschungspolitische Akzente müssen hier gesetzt werden, um diesen Zustand zu ändern. Noch an keiner bundesdeutschen Hochschule ist die Biozöologie als interdisziplinäre Wissenschaft eigenständig integriert.

*

Die Biozöologie beschäftigt sich in besonderer Weise mit der Vielfalt der Natur und sie ist prädestiniert dafür, komplexe Systeme über ihre Teildisziplinen detailliert erforschen zu können. Nur wenn es gelingt, Strukturen und Funktionen biozöotischer Systeme in ihrer Komplexität zu ordnen und die Gesetzmäßigkeiten herauszuarbeiten, wird es möglich sein, gefährdete Lebensgemeinschaften schützen und erhalten zu können.

Literatur

- BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. - 560 S., Berlin.
- BARKMAN, J. J. (1990): Controversies and perspectives in plant ecology and vegetation science. - *Phytocoenologia* 18/2, 565-589, Berlin, Stuttgart.
- BERGMANN, A. (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. Bd. II. Tagfalter. - 459 S., Jena.
- BLAB, J. (1979): Tierökologische Beiträge zur Landschaftsplanung. - *Verhandl. Ges. f. Ökol. (Münster 1978)* 7, 121-128, Göttingen.
- BLAB, J. (1988): Möglichkeiten und Probleme einer Biotopgliederung als Grundlage für die Erfassung von Zoozönosen. - *Mitt. d. Bad. Landesver. f. Naturkunde u. Naturschutz N.F.* 14/3, 567-575, Freiburg.
- BLAB, J. & RIECKEN, U. (1989): Konzept und Probleme einer Biotopgliederung für ein Verzeichnis der gefährdeten Tier-Lebensstätten in der Bundesrepublik Deutschland. - *Schr. R. f. Landschaftspf. u. Naturschutz* 29, 78-94, Bonn-Bad Godesberg.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928, 1964): Pflanzensoziologie. - 1., 3. A., 330 S., 865 S., Berlin, Wien u.a.
- BUCHWALD, R. (1989): Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatbindung einiger Libellenarten der Quellmoore und Fließgewässer. - *Phytocoenologia* 17/3, 307-448, Stuttgart.
- DAHL, F. (1908): Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. - *Zool. Anz.* 33, 349-353, Jena.
- DAHL, F. (1921/23): Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. - 2 Bde., 234 S., Jena.
- DIERSSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). - 241 S., Darmstadt.
- DUNGER, W. (1974): Tiere im Boden. - Die neue Brehm-Bücherei 327. - 265 S., Wittenberg.
- DU RIETZ, E. (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. - *Diss. Univ. Upsala.* 272 S.
- EBERT, G. (1985): Die Schmetterlinge (*Macrolepidoptera*) Baden-Württembergs. Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Vorarbeiten zum Gesamtwerk, mit Abbildungs- und Textprobe. - *Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 59/60 (1984), 467-510, Karlsruhe.
- ELLENBERG, H. (1973): Ökosystemforschung. - 280 S., Berlin, New York, Heidelberg.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - 4. A., 989 S., Stuttgart.
- ELLENBERG, H. & MÜLLER-DOMBOIS, D. (1967): A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stifg. Rübel, Zürich* 37, 56-73, Zürich.
- ERHARDT, A. (1980): Zur Erfassung und Interpretation von Schmetterlingsgemeinschaften (Lepidozönosen) anhand einer Feldstudie in den Schweizer Zentralalpen. - *Mitt. Bad. Landesver., Naturkunde u. Naturschutz N.F.* 14/3, 587-594, Freiburg.
- FRIEDERICH, K. (1930): Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, Bd. 1 Ökologischer Teil. - 417 S., Berlin.
- FRIEDERICH, K. (1957): Der Gegenstand der Ökologie. - *Stud. Gen.* 10/2, 112-144, Heidelberg.
- GAMS, H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. - *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 63, 293-493, Zürich.
- GIGON, A. & RYSER, P. (1986): Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten. I. Definition und Beispiele aus Grünland-Ökosystemen. - *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* 87, 372-387, Zürich.
- GISIN, H. (1964): Synthetische Theorie der Systematik. - *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 2, 1-17, Hamburg, Berlin.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1964): Die Brutvögel der Schweiz. - 2. A., 648 S., Aarau.
- GRABHERR, G. (1985): Numerische Klassifikation und Ordination in der alpinen Vegetationsökologie als Beitrag zur Verknüpfung moderner „Computermethoden“ mit der pflanzensoziologischen Tradition. - *Tuexenia* 5, 181-190, Göttingen.
- HARTMANN, M. (1933): Die methodologischen Grundlagen der Biologie. - *Ann. Philos.* 11, 235-261.

- HASSENSTEIN, B. (1951): Goethes Morphologie als selbstkritische Wissenschaft und die heutige Gültigkeit ihrer Ergebnisse. - N.F. d. Jahrb. d. Goethe-Ges. 12, 333-357.
- HENNIG, W. (1950): Entomologische Beobachtungen an kleinen Wirbeltierleichen. - Z. hyg. Zool. 38, 33-88. Berlin.
- HEYDEMANN, B. (1956): Die Frage der topographischen Übereinstimmung des Lebensraumes von Pflanzen- und Tiergesellschaften. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. Erlangen 1955, 444-452, Stuttgart.
- HEYDEMANN, B. & MÜLLER-KARCH, J. (1989): Biologischer Atlas Schleswig-Holstein. Lebensgemeinschaften des Landes. - 263 S., Neumünster.
- HIGGINS, L. G. & RILEY, N. D. (1978): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. - 377 S., Hamburg, Berlin.
- HUTCHINSON, G. E. (1965): The ecological theater and the evolutionary play. - 139 S., New Haven.
- KOHL, A. (1989): Untersuchungen von eingetragenen Pollen bei in künstlichen Nestern gehaltenen Hummelarten (*Hymenoptera, Apoidea*) und Rekonstruktion der besuchten Phytozönosen im Jahresverlauf. - Verhandl. Ges. f. Ökol. (Göttingen 1987) 17, 713-718, Göttingen.
- KRATOCHWIL, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - Phytocoenologia 11/4, 455-669, Stuttgart.
- KRATOCHWIL, A. (1987): Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster. - Methoden, Probleme und Beispiele bioökologischer Forschung. - Tuexenia 7, 13-51, Göttingen.
- KRATOCHWIL, A. (Red.) (1988a): 1. Tagung des Arbeitskreises „Bioökologie“ in der Gesellschaft für Ökologie am 14. und 15. Mai 1988 in Freiburg i. Br. - Beih. 1 Verhandl. Ges. f. Ökol., 103 S., Freiburg i. Br.
- KRATOCHWIL, A. (1988b): Co-phenology of plants and anthophilous insects: a historical area-geographical interpretation. - Entomol. Gener. 13/3, 67-80, Stuttgart.
- KRATOCHWIL, A. (1989a): Erfassung von Blütenbesucher-Gemeinschaften (*Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera*) verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet Taubergrößen (Oberrheinebene). - Verhandl. Ges. f. Ökol. (Göttingen 1987) 17, 701-711, Göttingen.
- KRATOCHWIL, A. (1989b): Biozönotische Umschichtungen im Grünland durch Düngung. - NNA Berichte (Hrsg. Norddeutsche Naturschutzakademie Hof Möhr) 2/1, 46-58, Schneverdingen.
- KRATOCHWIL, A. (1989c): Grundsätzliche Überlegungen zu einer Roten Liste von Biotopen. - Schr.-R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 29, 136-150, Bonn-Bad-Godesberg.
- KRATOCHWIL, A. (1991): Bioökologische Grundlagenuntersuchungen zum Forschungsschwerpunkt Arten- und Biotopschutz. - In: HENLE, K. & KAULE, G. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland. Berichte aus der Ökologischen Forschung 4: 193-200. Jülich.
- KRATOCHWIL, A. & KLATT, M. (i. Dr.): Wildbienenengemeinschaften (*Hymenoptera Apoidea*) an spontaner Vegetation im Siedlungsbereich der Stadt Freiburg. - Braun-Blanquetia, Camerino.
- KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A. (i. Dr.): Bioökologisch-landschaftsökologische Bestandsaufnahme und Bewertung bei der Umweltverträglichkeitsstudie (UVS) unter Berücksichtigung von Tiergemeinschaften, Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen. - Schriftenr. Forschung, Straßenbau und Straßenverkehrstechnik. Bonn.
- KRUSEMANN, G. (1950): Is *Bombus agrorum romanoides* KRUG. a relict from Doggersland. - Eighth International Congress of Entomology. 1948, 427-428, Pavia.
- LINDEMANN, R. L. (1942): The trophic-dynamic aspect of ecology. - Ecology 23, 399-418, Durham.
- MATTES, H. (1988): Zur Beziehung zwischen Vegetation und Avizönosen. Übereinstimmung und Möglichkeiten der Klassifikation. - Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N.F. 14/3, 581-586, Freiburg.
- MAYR, E. (1965): Numerical phenetics and taxonomic theory. - Syst. Zool. 14, 73-97, Lawrence, Kans.

- MAYR, E. (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. - 766 S., Berlin, Heidelberg u.a.
- MÖBIUS, K. (1877): Die Auster und die Austernwirtschaft. - 126 S., Berlin.
- MOHR, H. (1970): Biologie als quantitative Wissenschaft. - Naturwiss. Rundsch. 7, 779-785, Stuttgart.
- ODUM, E. P. (1980): Grundlagen der Ökologie. Bd. I. - 467 S., Stuttgart, New York.
- OPPERMANN, R. (1990): Suitability of different vegetation structure types as habitat for the whinchat (*Saxicola rubetra*). - Vegetatio 90/2, 109-116, Dordrecht.
- OSTBYE, E. (Ed.) (1987): Vegetasjonskart som hjelpemiddel i viltomradekartlegging (Vegetation maps as a tool for mapping wildlife areas). - 164 S., Trondheim.
- PASSARGE, H. (1981): Gedanken zur Biozönoseforschung. - Tuexenia 1, 243-247, Göttingen.
- PRESTON, F. W. (1949): The commonness and rarity of species. - Ecology 29, 254-283, Durham.
- RABELER, R. (1950): Die Vogelgemeinschaften einiger waldbaulicher Bestandstypen in Lüneburger Kiefernforsten. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 2, 68-76, Stolzenau/W.
- RABELER, R. (1952): Die Tiergesellschaft hannoverscher Talfettwiesen (*Arrhenatheretum elatioris*). - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 3, 130-140, Stolzenau/W.
- RABELER, R. (1960): Die Artenbestände der Regenwürmer in Laubwald-Biozönosen (*Querco-Fagetum*) des oberen und mittleren Wesergebietes. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 8, 333-337, Stolzenau/W.
- RABELER, R. (1965): Die Pflanzengesellschaften als Grundlage für die landbiozönotische Forschung. - In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Biosoziologie. - Ber. Internal. Sympos. IVV. Stolzenau 1960, 43-57, Den Haag.
- REISE, K. (1980): Hundert Jahre Biozönose. Die Evolution eines ökologischen Begriffs. - Naturwiss. Rundsch. 33/8, 328-335, Stuttgart.
- SCHAEFER, M. & TISCHLER, W. (1983): Ökologie. Wörterbücher der Biologie. - 2. A., 354 S., Jena.
- SCHMITHÜSEN, J. (1948): „Fliesengefüge der Landschaft“ und „Ökotop“. - Ber. dt. Landesk. 5, 74-83, Stuttgart.
- SCHMITHÜSEN, J. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. - 3. A., 463 S., Berlin.
- SCHWABE, A. (1987): Fluß- und bachbegleitende Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Schwarzwald. - Diss. Bot. 102, 368 S., Stuttgart.
- SCHWABE, A. (1988): Erfassung von Kompartimentierungsmustern mit Hilfe von Vegetationskomplexen und ihre Bedeutung für zoözoologische Untersuchungen. - Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N.F. 14/3, 621-629, Freiburg i. Br.
- SCHWABE, A. (1989): Vegetation complexes of flowing-water habitats and their importance for the differentiation of landscape units. - Landscape Ecology 2, 237-253, The Hague.
- SCHWABE, A. (1990): Stand und Perspektiven der Vegetationskomplex-Forschung. - Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 2, 45-60, Hannover.
- SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. - Tuexenia 4, 125-152, Göttingen.
- SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (1986): Schwarzwurzel- (*Scorzonera humilis*-) und Bachkratzdistel- (*Cirsium rivulare*-) reiche Vegetationstypen im Schwarzwald: Ein Beitrag zur Erhaltung selten werdender Feuchtwiesen-Typen. - Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 61, 277-333, Karlsruhe.
- SCHWABE, A. & MANN, P. (1989): Eignung von Vegetationskomplex-Aufnahmen für die Beschreibung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*) im Südschwarzwald. - Verhandl. Ges. f. Ökologie (Ösnabrück 1989) 19/1, 97. Göttingen.
- SCHWABE, A. & MANN, P. (1990a): Eine Methode zur Beschreibung und Typisierung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*). - Ökologie der Vögel (Ecology of birds) 12, 127-157, Stuttgart.
- SCHWABE, A. & MANN, P. (1990b): Montane Schlagrasen (*Calmagrostis arundinacea-Senecio fuchsii*-Ges.) als Elemente von Zippammer (*Emberiza cia*)-Habitaten im Südschwarzwald. - Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N.F. 15/1, 39-50, Freiburg.
- SCHWENKE, W. (1953): Biozönotik und angewandte Entomologie. - Beitr. Entomol. 3 (Sonderheft), 86-162, Berlin.

- SCHWERDTFEGER, F. (1975): Ökologie der Tiere Bd. III: Synökologie. - 451 S., Hamburg, Berlin.
- SCHWERDTFEGER, F. (1977): Ökologie der Tiere Bd. I: Autökologie. 2. A. - 460 S., Hamburg, Berlin.
- SEITZ, B.-J. (1982): Untersuchungen zur Koinzidenz von Vogelgemeinschaften und Vegetationskomplexen im Kaiserstühler Rebgelände. - *Tuexenia* 2, 233-255, Göttingen.
- SIMPSON, G. G. (1961): Principles of animal taxonomy. - 247 S., New York.
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A. (1963): Principles of numerical taxonomy. - 359 S., San Francisco.
- STEFFNY, H., KRATOCHWIL, A. & WOLF, A. (1984): Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*, *Zygaenidae*) und Hummeln (*Apidae*, *Bombus*) im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene) - Transekt-Untersuchungen als Entscheidungshilfe für Pflegemaßnahmen. - *Natur u. Landschaft* 59/11, 435-443, Stuttgart.
- STUGNEH, B. (1986): Grundlagen der Allgemeinen Ökologie. - 356 S., Stuttgart.
- THANNHEISER, D. (1988): Eine landschaftsökologische Studie bei Cambridge Bay, Victoria Island, N.W.T., Canada. - *Mitt. Geogr. Ges. Hamburg* 78, 1-51, Wiesbaden.
- THIENEMANN, A. (1939): Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. - 19 S., Stuttgart.
- THIENEMANN, A. (1942): Vom Wesen der Ökologie. - *Biol. Gen.* 15, 312-331, Wien u.a.
- THIENEMANN, A. (1956): Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. - 153 S., Hamburg.
- TISCHLER, W. (1947): Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. - *Biol. Zbl.* 66, 49-56, Stuttgart.
- TISCHLER, W. (1948a): Biocönotische Untersuchungen an Wallhecken. - *Zool. Jb. Syst.* 77, 283-400, Jena.
- TISCHLER, W. (1948b): Zum Geltungsbereich der biozönotischen Grundeinheiten. - *Forschungen u. Fortschritte* 24/19, 20, 235-238.
- TISCHLER, W. (1951): Ein biozönotischer Beitrag zur Besiedlung von Steilwänden. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Marburg)*, 214-229, Stuttgart.
- TISCHLER, W. (1952): Biozönotische Untersuchungen an Ruderalstellen. - *Zool. Jb. Syst.* 81, 122-174, Jena.
- TISCHLER, W. (1955): Synökologie der Landtiere. - 414 S., Stuttgart.
- TISCHLER, W. (1958): Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 47, 54-114, Heidelberg, New York u.a.
- TRITTLER, J. (1984): Beobachtungen zur Phänologie, vertikalen Verbreitung und zum Blütenbesuch von Schwebfliegen (*Diptera*, *Syrphidae*) zwischen Freiburg im Breisgau (ca. 300 m. ü. NN) und dem Schauinsland (Gipfelbereich ca. 1170 m. ü. NN) in waldlosem Gelände. - Staatsexamen-Arb. Univ. Freiburg, 148 S.
- TSCHULOK, S. (1910): Das System der Biologie in Forschung und Lehre. - 409 S., Jena.
- TÜXEN, R. (1965a): Wesenszüge der Biozönose. Gesetze des Zusammenlebens von Pflanzen und Tieren. - In: TÜXEN, R. (Hrsg.): *Biozoologie*. - *Ber. Internal. Sympos. IVV Stolzenau/W.* 1960, 10-13, Den Haag.
- TÜXEN, R. (Hrsg.) (1965b): *Biozoologie*. - *Ber. Internal. Symp. IVV Stolzenau/W.* 1960, 350 S., Den Haag.
- TÜXEN, R. (1973): Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationseinheiten. - *Acta Bot. Acad. Sci. Hungar.* 19/1-4, 379-384, Budapest.
- TÜXEN, R. (Hrsg.) (1977): *Vegetation und Fauna*. - *Ber. Internal. Symp. IVV Rinteln* 1976, 566 S., Vaduz.
- UNGERER, E. (1965): Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. - In: BERTALANFFY, L. v. & GESSNER, F.: *Handbuch der Biologie I*, 1-94, Konstanz.
- WEIDEMANN, H. J. (1985a): Ökologisch orientierte Lepidopterologie als Grundlage für Konzeption und Durchführung von Lepidopterschutzprogrammen. - *Entomol. Z.* 95/4, 33-64, Stuttgart.
- WEIDEMANN, H. J. (1985b): Ökologisch orientierte Lepidopterologie als Grundlage für Konzeption und Durchführung von Lepidopterschutzprogrammen. Teil 2. - *Entomol. Z.* 95/5, 49-64, Stuttgart.
- WEIDEMANN, H. J. (1986): *Tagfalter Bd. 1: Entwicklung - Lebensweise*. - 282 S., Melsungen.

- WEIDEMANN, H. J. (1988): Tagfalter Bd. 2: Biologie - Ökologie - Biotopschutz. - 372 S., Melungen.
- WESTHOFF, V. (1990): Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln. - Ber. d. Reinh. Tüxen Ges. 2, 11-23, Hannover.
- WILDI, O. (1986): Analyse vegetationskundlicher Daten. Theorie und Einsatz statistischer Methoden. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 90, 1-226, Zürich.
- WILMANN, O. (1987): Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. - Tuexenia 7, 3-12, Göttingen.
- WILMANN, O. (1989): Ökologische Pflanzensoziologie. - 4. A., 382 S., Heidelberg, Wiesbaden.
- WILMANN, O. & TÜXEN, R. (Edit.) (1980): Epharmonie. - Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1979, 462 S., Vaduz.
- WUKETITS, F. M. (1977): Systematik, Morphologie und kausale Strukturforchung. - Biol. Rdsch. 15/6, 357-366, Jena.
- ZWÖLFER, H., BAUER, G., HEUSINGER, G. & STECHMANN, D. (1984): Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. - ANL Ber. Beih. 3/2, 1-155, Laufen.
- ZWÖLFER, H. & STECHMANN, D. H. (1989): Struktur und Funktion von Hecken in tierökologischer Sicht. - Verh. Ges. f. Ökologie (Göttingen 1987) 17, 643-656, Göttingen.

(Am 1. März 1990 bei der Schriftleitung eingegangen.)