

Biozöologische Untersuchungen in Hudelandschaften des nordwestdeutschen Tieflandes¹

Anselm Kratochwil und Thorsten Aßmann unter Mitarbeit von Anja Niemann und Elke Vossel

Synopsis

In north-western Germany a grazed woodland and pasture landscape has been developed by man in an extensive process, lasting more than 3,000 years. As a consequence of this influence a park-like landscape locally arose, with a mosaic of different plant and animal communities of high α - and β -diversity (open dune habitats, grassland communities, ungrazed sites, groups of bushes and solitary trees, small woodland). Locally, ancient woodland exists which is over 600 years old. On the basis of an analysis of the following vegetation complexes, the investigation of different zootaxocoenoses is performed: the Betulo-Quercetum landscape, the Periclymeno-Fagetum landscape, the Carpinion landscape, and the Quercu-Ulmetum landscape, including their typical secondary vegetation types. The investigation of evertbrate communities involves the study of relict species of ancient woodlands. Among the ground beetles (Carabidae), the species *Abax ovalis* and *Carabus glabratus* as well as *Abax parallelus* were found to be relict species of ancient woods; the same is true for the chilopod *Lithobius curtipes* and the slugs *Malacolimax tenellus* and *Limax cinereoniger*. Eco-faunistic investigations in the Stellario-Carpinetum prove that sites which used to have a woodland pasture structure contain much more chilopod, diploped and carabid species, compared to a planted even-aged stand. In the field of ornithofauna, we have up to now dealt more intensively with the titmice communities (Paridae and Aegithalidae) of the woodland pasture areas. Among the tits, the willow tit (*Parus montanus*) and the long-tailed tit (*Aegithalos caedatus*) show a particular binding to juniper (*Juniperus communis*). The long-tailed tit uses it as nesting place; the nesting material was analysed (mosses, lichens, etc.). The studied titmice species also prefer different breeding territories. The titmice choose certain species of trees and shrubs for the ingestion of their food. Finally we show in this work that a synthesis of characteristic communities of animal species

of different systematical rank in combination with distinct plant communities and vegetation complexes at the level of biocoenosis is possible. In this case structures and functions of ecosystems in woodland pasture landscapes are nearly impossible to understand without knowing the long-lasting historico-cultural influence of man.

grazed woodland landscape, ancient woodland, biocoenosis, relict species among arthropods, avicoenosis, nature conservation

1 Einleitung

Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands verdanken ihre Entstehung der weit in die Vorzeit zurückreichenden extensiven Bewirtschaftung durch den Menschen. Auch heute noch ist das Landschaftsbild ein Zeugnis dieses Einflusses (POTT & HÜPPE 1991). Besonders typisch ist der sich dem Besucher vermittelnde Eindruck einer reich strukturierten »Parklandschaft« mit einem Mosaik aus vegetationsfreien oder -armen Dünen, grasreichen offenen Triften, artenreichen Staudensäumen, reich gegliederten Waldmänteln, Baumgruppen unterschiedlicher Ausdehnung bis hin zu mehr oder weniger lückigen Wäldern mit häufig besonders markanten, oft mehrere Jahrhunderte alten Baumgestalten. Der systemstabilisierende Faktor sind die extensiven anthropo-zoogenen Einflüsse, die eine dauerhafte Kontinuität der Mosaikstruktur gewährleisten.

Suchen wir nach einem Gliderungsschema der Vegetationszusammensetzung einschließlich ihres Entwicklungspotentials und nach Bezugseinheiten für Tiergemeinschaften, so finden wir es in bestimmten pflanzensoziologisch charakterisierten Vegetationskomplexen, die als Landschaftstypen voneinander differenziert werden können. Sie drücken präzise die Standortbeschaffenheit der Gebiete aus und sind, wie einzelne Pflanzengesellschaften auch, aus ökologischer, struktureller, dynamischer und arealkundlicher Sicht typisierbare Einheiten. Auf der Basis ihrer Erfassung können biozöologische Fragestellungen erarbeitet werden (KRATOCHWIL 1991).

Ziel unserer Forschung ist es, diese letzten Extensiv-Biozönosen im nordwestdeutschen Tiefland in ihrem Mosaik-Charakter, in ihrer Dynamik, in ihrer

¹ Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für Biologisch-Ökologische Landesforschung, ABÖL, Nr. 111, Münster. Gefördert mit Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen.

landschaftsräumlichen Bindung und in ihrer gesetzmäßig wiederkehrenden Artenkombination und Vergesellschaftung zu erfassen und zu typisieren. Die zunehmende Gefährdung solcher Landschaftstypen durch vermehrte Aufgabe tradierter Nutzungsformen sowie der Einfluß einer intensiven Agrar- und Forstwirtschaft haben leider auch in solchen Hudelandschaften zu einem sukzessiven Umbau der sie aufbauenden Biozönosen geführt (Strukturnivellierung, Eutrophierung, Melioration, Ruderalisierung). Eine langfristige Erhaltung solcher Lebensräume und ihrer Lebensgemeinschaften ist nur möglich, wenn:

1. umfassende Kenntnisse über Phytozönosen und Zoozönosen und ihre funktionalen Verknüpfungen vorliegen,
2. die Wirkungsweise und -mechanismen gegenwärtiger Stressoren bekannt sind.

Einige Aspekte und Beispiele dieses seit drei Jahren laufenden Forschungsprojektes seien im folgenden dargestellt.

2 Die Vegetationskomplexe in den Hudelandschaften

Bei den hier untersuchten Hudelandschaften handelt es sich zum einen um den Vegetationskomplex der bodensauren Eichen-Mischwälder (Unterverband *Quercenion roboris*), zum anderen um den des Eichen-Hainbuchenwaldes (*Carpinion*) (Tab. 1)².

Die Verbreitung der bodensauren Eichen-Mischwälder umfaßt den Geestbereich Nordwesteuropas. Auf reinen Quarzsanden stockt der Eichen-Birkenwald (*Betulo-Quercetum*), auf nährstoffreicheren, anlehmigen Sandböden der Buchen-Eichenwald (*Periclymeno-Fagetum*). Unter Waldweide lichtet sich das *Betulo-Quercetum*, und der anspruchslose Wacholderbusch (*Dicrano-Juniperetum*) dringt als Weide-Gesellschaft ein. Im *Periclymeno-Fagetum* hingegen fördern die Weidetiere die verbißtoleranten, bewehrten oder wenig schmackhaften Arten (vor allem *Pteridium aquilinum*, *Ilex aquifolium*, *Sarothamnus scoparius*).

Die hudebedingten Ersatzgesellschaften beider Vegetationskomplexe unterscheiden sich sehr deutlich voneinander. Im *Betulo-Quercetum*-Gebiet finden wir Sandginster-Heiden (*Genisto-Callunetum*), *Calluna*-Heiden, vergesellschaftet mit dem *Dicrano-Juniperetum*, auf wechselfeuchten Quarzsandböden sekundär im Bereich des *Betulo-Quercetum molinietosum* auch *Erica*-Heiden. Dort, wo offene Flugsande anstehen, entwickelt sich als Pioniergesellschaft die Frühlingsspark-Gesellschaft (*Spergulo-Corynephor-*

tum) in je nach Dynamik recht unterschiedlicher Ausbildung. Auf zur Ruhe gekommenen, festgelegten Sanden wachsen oft nur kleinflächig Kleinschmielenrasen, z. B. die Gesellschaft des Frühen Schmielenhäfers (*Airetum praecocis*), auf sauren, stark verdichteten Gleypodsolen ein Borstgrasrasen (*Nardo-Juncetum squarrosum*). Eine magere Ausbildung der Weidelgras-Weißklee-Weide (*Lolio-Cynosuretum luzuletosum*) schließt in der Entwicklung an.

Die Ersatzgesellschaften des *Periclymeno-Fagetum* vermitteln in Physiognomie und im Artenspektrum ein anderes Bild. Auch hier treten analog Heiden mit *Calluna* und *Juniperus* auf. Die wüchsigeren Standorte erlauben reich strukturierte Gesellschaften, *Sarothamnus* als Relikt des lichten Hudewaldes bildet Vormäntel, Säume mit *Teucrium scorodonia* schließen an. Ein bezeichnendes Element ist die Grasnelken-Flur (*Diantho-Armerietum*) auf leicht anlehmigen, trockenen Substraten. Stellenäquivalent zu dem *Airetum praecocis* des *Betulo-Quercetum-Vegetationskomplexes* ist im *Periclymeno-Fagetum-Vegetationskomplex* der Federschwingelrasen (*Filagini-Vulpium myuri*) zu finden, analog korrespondiert das *Lolio-Cynosuretum luzuletosum* mit dem *Lolio-Cynosuretum typicum*.

Die *Carpinion*-Landschaft wird durch den Eichen-Hainbuchen-Wald-Vegetationskomplex geprägt. Das *Stellario-Carpinetum* stockt auf nährstoffreichen und besonders stau- und grundwasserfeuchten Lehmböden. Als hudebedingte Ersatzgesellschaften tritt das auf anspruchsvolleren Standorten vorkommende *Roso-Juniperetum* auf, besonders ausgeprägt sind Mantel-Gesellschaften, z. B. das *Corno-Prunetum*, reichhaltig vertreten sind Säume der *Artemisietea* oder nitrophytische Säume des *Alliarion*, letztlich schließt die Kette unter Beweidung das *Lolio-Cynosuretum typicum*.

In den z. T. übersandeten Talbereichen der Ems findet sich außerdem noch ein Auen-Vegetationskomplex (*Quercu-Ulmetum*-Landschaft); die hudebedingten Ersatzgesellschaften entsprechen weitgehend denen der *Carpinion*-Landschaft.

3 Bioökologische Untersuchungen in Hudelandschaften

3.1 Vorbemerkungen

Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands sind aus geobotanischer Sicht bereits ausführlich dokumentiert (POTT & HÜPPE 1991); auf dieser Basis kann eine bioökologische Analyse ansetzen. Neben weiterführenden und im wesentlichen aktualisierenden vegetationskundlichen Erhebungen liegt der Schwerpunkt unserer Untersuchungen vor allem auf der Erfassung der Symphänologie von Pflanzengesell-

² Die pflanzensoziologischen Bezeichnungen folgen im wesentlichen POTT (1995).

Tab. 1

Übersichtstabelle: *Betulo-Quercetum*-, *Periclymeno-Fagetum*- und *Carpinion*-Vegetationskomplex unter Berücksichtigung der hudebedingten Ersatzgesellschaften. Die Reihenfolge der Anordnung folgt der zunehmenden Öffnung des Waldes und der zunehmenden Intensität des menschlichen Einflusses.

Tab. 1

Survey: *Betulo-Quercetum*-, *Periclymeno-Fagetum*-, and *Carpinion*-vegetation complex, taking into account the substitute communities caused by woodland grazing. The sequence of the order follows the increasing opening of the woodland and the growing intensity of human influence.

Quercenion roboris-Landschaft (Unterverband: Bodensaure Eichen-Mischwälder)

„Primärwald“	<i>Betulo-Quercetum roboris</i> (Eichen-Birkenwald)	<i>Periclymeno-Fagetum</i> (Buchen-Eichenwald)
ehemaliger Weidewald, heute z.T. Bannwälder	beweidetes <i>Betulo-Quercetum</i> z.T. im Komplex mit dem <i>Dicrano-Juniperetum</i> (Wacholder-Gebüsch)	beweidetes <i>Periclymeno-Fagetum</i> : Fazies <i>Calluna vulgaris-aquilinum</i> , <i>Ilex aquifolium</i> . Komplex mit <i>Sarothamnus scoparius</i> -Gebüsch

Hudewaldreste und hudebedingte Ersatzgesellschaften:

Waldfragmente	<i>Betulo-Quercetum roboris</i> Hudewaldreste	<i>Periclymeno-Fagetum</i> Hudewaldreste
Heiden	<i>Genisto anglicae-Callunetum</i> (Sandginster-Heide) im Komplex mit dem <i>Dicrano-Juniperetum</i>	reichere <i>Calluna vulgaris</i> -Bestände und <i>Juniperus communis</i> -Gebüsch
Vormäntel, Säume		<i>Sarothamnus scoparius</i> -Vormantel, <i>Teucrium scorodonia</i> -Säume
Sand-Trockenrasen	<i>Spergulo-Corynephoretum</i> (Frühlingsspark-Silbergrasflur)	<i>Diantho-Armerietum</i> (Grasnelken-Flur)
Pionierfluren	<i>Thero-Airion</i> -Gesellschaften: <i>Airetum praecox</i> (Ges. d. Frühen Schmielenhafers)	<i>Thero-Airion</i> -Gesellschaften: <i>Filagini-Vulpietum myuri</i> (Federschwengel-Rasen)
Borstgrasrasen	<i>Nardo-Juncetum squarrosi</i> (Ges. d. Sparrigen Binse)	
Grasland	<i>Lolio-Cynosuretum luzuletosum</i>	<i>Lolio-Cynosuretum typicum</i>

Carpinion-Landschaft (Eichen-Hainbuchenwälder)

„Primärwald“	<i>Stellario-Carpinetum</i> (Stermieren-Eichen-Hainbuchenwald)
ehemaliger Hudewald	<i>Stellario-Carpinetum</i> (<i>Ilex aquifolium</i> - und strauchreich)

Hudewaldreste und Hude-bedingte Ersatzgesellschaften im Carpinion Gebiet:

Hudewaldreste	<i>Stellario-Carpinetum</i>
Heiden	<i>Roso-Juniperetum</i> (Rosen-Wacholderbusch)
Mantel-Gesellschaften	<i>Corno-Prunetum</i> (<i>Prunetalia</i>) (Schlehenbusch)
Säume	<i>Artemisietaea</i> <i>Alliarion</i>
Grasland	<i>Lolio-Cynosuretum typicum</i>

Tab. 2

Durch Bodenfallen ermitteltes Artenspektrum an **Carabiden** und **Diptopoden** in 2 Hudewald-Bereichen und an einem Standort des Wirtschaftshochwaldes (je 8 Fallen über einen Zeitraum von April bis September).

Tab. 2

Species spectrum of **carabids** and **diptopods** in 2 formerly grazed woodlands and in one site of an economically used high forest, ascertained by pitfall traps (8 traps/site, from April to September).

Stellario-Carpinetum periclymenetosum	Hudewald-fläche 1	Hudewald-fläche 2	Wirtschafts-Hochwald
Artenzahl	21	27	16
stenotope Waldarten			
<i>Abax parallelus</i>	1,3	1,0	-
<i>Platynus assimilis</i>	0,1	2,9	-
<i>Notiophilus rufipes</i>	-	-	0,1
eurytope Waldarten			
<i>Abax parallelepipedus</i>	32,0	32,2	27,2
<i>Carabus problematicus</i>	22,0	18,4	33,8
<i>Carabus purpurascens</i>	12,6	6,1	9,4
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	58,4	78,5	71,9
<i>Cychrus caraboides</i>	0,5	-	0,3
<i>Notiophilus biguttatus</i>	3,6	3,5	1,4
<i>Leistus rufomarginatus</i>	-	0,9	0,2
Arten mit Schwerpunkt-vorkommen in Wäldern			
<i>Pterostichus niger</i>	33,7	24,9	13,6
<i>Carabus coriaceus</i>	0,9	0,1	0,3
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	-	0,1	0,5
hygrophile Arten			
<i>Pterostichus rhaeticus</i>	0,2	5,6	-
<i>Pterostichus strenuus</i>	0,2	1,4	-
<i>Loricera pilicornis</i>	0,1	0,1	-
<i>Pterostichus nigrita</i>	-	4,0	-
<i>Patrobus atrorufus</i>	-	0,3	-
<i>Pterostichus diligens</i>	-	0,2	-
<i>Leistus terminatus</i>	-	(0,3)	-
<i>Bembidion mannerheimi</i>	-	(0,24)	-
<i>Patrobus atrorufus</i>	-	(0,24)	-
heliophile Arten			
<i>Amara communis</i>	0,1	-	-
<i>Amara similata</i>	0,1	0,2	-
<i>Bembidion lampros</i>	0,7	0,2	0,1
<i>Harpalus latus</i>	0,1	0,1	-
<i>Pterostichus melanarius</i>	-	5,2	-
<i>Clivina fossor</i>	-	0,1	-
<i>Poecilus versicolor</i>	-	-	0,1
ausgesprochen eurytop			
<i>Nebria brevicollis</i>	2,9	2,6	0,1
<i>Carabus nemoralis</i>	1,7	1,7	0,9
<i>Carabus granulatus</i>	0,2	0,1	0,3

schaften sowie von Raumstrukturen. Hinzu kommt das Studium der Autökologie einzelner Schlüsselarten. Innerhalb der Zoo-Taxozöosen befassen wir uns im Rahmen dieses Projektes in den durch Wald charakterisierten Gebieten mit den Arachnoidea, Hymenoptera Apoidea, Chilopoda, Diplopoda und Oligochaeta, in den mehr oder weniger durch Offenland geprägten Bereichen bei der Entomofauna u.a. mit den Gruppen Coleoptera (Carabidae, div. andere Familien), Diptera (Syrphidae), Orthoptera und Hymenoptera (Apoidea, Formicidae). Avifaunistische Untersuchungen finden an allen Standorten statt. Im folgenden seien einige ausgewählte Beispiele unserer Untersuchungen vorgestellt. Wir beschränken uns im Rahmen dieser Arbeit auf den Bereich der durch Hudewälder, Waldfragmente und Wacholderhaine charakterisierten Landschaften und klammern die Behandlung von mehr oder weniger durch Offenland geprägten Vegetationskomplexen aus.

3.1 Reliktartern und Reliktartern-Gemeinschaften alter Wälder

Von großer wissenschaftlicher Bedeutung sind die zu Beginn des 12. und 13. Jahrhunderts und in darauffolgenden Jahrhunderten in herrschaftlichen Bann gelegten Wälder, die z.T. zwar genutzt, seither aber ununterbrochen, manche sogar sehr wahrscheinlich seit dem beginnenden Postglazial Wald tragen. Damit stellen sie für Pflanzen und Tiere »Reliktstandorte« dar. Unter solchen Bedingungen konnten sich Biozöosen primärer Waldstandorte halten. Diese Bannwälder waren »Inseln« in einer sonst vom Menschen im Mittelalter z.T. völlig entwaldeten Landschaft. Die Situation gilt bis weit in das 18. und 19. Jahrhundert, belegt u.a. durch altes Kartenmaterial. Obwohl es nach 1800 und insbesondere in den letzten 50 Jahren zu vielen Aufforstungen auf Heideflächen gekommen ist und zahlreiche Hecken gepflanzt wurden, haben bestimmte Tierarten von dieser »Vernetzung« nicht profitieren können. Untersuchungen an über 50 verschiedenen Waldlokalitäten belegen, daß einige Arten nur lokal und ausschließlich an alten Waldstandorten auftreten (ASSMANN 1994, 1995, ASSMANN & KRATOCHWIL 1995). Im folgenden seien Beispiele von Reliktartern alter Wälder benannt.

Vorwiegend auf alte Wälder vom Typ des Periclymeno-Fagetum beschränkt sind unter den Laufkäfern im Norddeutschen Tiefland *Abax ovalis* und *Carabus glabratus* (Verbreitungskarten s. ASSMANN 1994), unter den Nachtschnecken *Limax cinereoniger* und *Malacolimax tenellus*. Eine Präferenz für alte Wälder vom Typ des Carpinion zeigen der Carabide *Abax parallelus*, unter den Chilopoden *Lithobius curtipes*. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß auch der Feuersalamander (*Salamandra salamandra*)

als »Charakterart« alter Wälder des nordwestdeutschen Tieflandes eingestuft werden kann.

Es stellt sich die Frage nach den Gründen für ein solches Verbreitungsbild, wobei zwei alternative Hypothesen nach ENDLER (1982) zur Diskussion stehen: a) ökologische Gründe (Habitatbindungs-Faktoren), b) historische Gründe (der Faktor Zeit und das unterschiedliche Ausbreitungspotential). Während für *Abax parallelus* ökologische Gründe für eine lokale Bindung an alte Wälder verantwortlich gemacht werden können, sind diese bei *Carabus glabratus* weitgehend auszuschließen; dies konnte durch Orientierungsversuche in Rund »enclosures« und durch Radaruntersuchungen belegt werden (ASSMANN 1995). Bei populationsgenetischen Untersuchungen ließen sich mit Hilfe von Allozym-elektrophoretischen Methoden an den bisher bearbeiteten Populationen aus der Ankumer Höhe (Emsland) und der Lüneburger Heide keine drastischen Flaschenhalseffekte nachweisen. Auch morphometrische Analysen belegen, daß eine genetische Verarmung für diese Populationen auszuschließen ist (ASSMANN in Vorb.).

3.2 Zur Bedeutung der Hudewald-Struktur für die Zusammensetzung ausgewählter Arthropoden-Zöosen

Während sich Hudewälder durch einen verschiedenartigen und ungleichmäßigen Bestandsaufbau, durch einen kleinräumigen Wechsel von lichten und schattigen Bereichen, durch eine ausgeprägte Strauchschicht und unregelmäßig verteilte Krautflora mit stark unterschiedlichen Deckungsgraden auszeichnen, sind die Verhältnisse im Wirtschaftshochwald wesentlich monotoner: gleichaltriger, gleichmäßiger Bestandsaufbau, gering ausgebildete Strauchschicht, weitgehend gleichmäßig verteilte Krautschicht. Um die Bedeutung der Hudewald-Struktur für das spezifische Vorkommen bestimmter Tierarten und Tierartengruppen herauskristalisieren zu können, wurden im Bentheimer Wald (Bad Bentheim) ein Stellario-Carpinetum periclymenetosum, das noch eine alte Hude- und Schneitelwald-Struktur zeigt, und ein Stellario-Carpinetum periclymenetosum, das in einen Wirtschaftshochwald überführt wurde, im Hinblick auf das Vorkommen ausgewählter Arthropodengruppen (Chilopoda, Diplopoda, Carabidae) untersucht (VOSSEL 1994). Insgesamt konnte festgestellt werden, daß die ehemaligen Hudewaldflächen sich signifikant durch einen wesentlich höheren Artenreichtum auszeichnen. Dies ist u.a. auch statistisch mit Rarefaction-Methoden, der Darstellung von SHINOZAKI-Kurven und über PRESTON-Verteilungen belegt.

Besonders aufschlußreich ist eine qualitative Analyse der unterschiedlichen Artenbestände. Im folgenden seien nur die Carabiden berücksichtigt (Tab. 2).

Stenotope Waldarten waren nur an Hudewald-Standorten festzustellen, darunter auch die Reliktart *Abax parallelus*. Zwei weitere Artengruppen stellen einerseits eurytrophe Waldarten, andererseits Arten, die eine Präferenz für Wälder zeigen. Nur auf die Hudewälder beschränkt sind zwei Artenblöcke: eine Gruppe mit hygrophilen, eine andere mit heliophilen Arten. Das Fehlen von hygrophilen Arten im Wirtschaftswald kann auf Entwässerungsmaßnahmen beruhen. Aber auch die höhere Interzeption und Evapotranspiration im Wirtschaftswald können eine größere Trockenheit bewirken. Das Vorkommen von heliophilen Arten hat seinen Grund in der lückigen Struktur des Hudewaldes, wo an lichten Stellen Sonnenstrahlen direkt bis auf den Boden treffen. Ein Ähnlichkeits-Diagramm, das nach Werten der RENKONEN-Zahlen ermittelt wurde, belegt, daß sich die Carabiden-Zönosen der beiden Hudestandorte gegenüber denen des Wirtschaftshochwaldes differenzieren lassen (Abb. 1).

3.3 Hudewälder und Wacholderhaine, ihre Bedeutung für die Ornithofauna

Die alten Baumbestände der Hudewälder und die reichstrukturierten Wacholderhaine stellen Lebensräume einer spezifischen Avifauna dar. Am Beispiel

der Meisen (Paridae und Aegithalidae) konnte die unterschiedliche Habitatwahl und Habitatnutzung in den Hudengebieten Wacholderhain »Wachendorf« und »Meppener Kuhweide« analysiert werden (NIE-MANN 1994). Auch hier orientierten wir uns an den Landschaftstypen: Betulo-Quercetum-, Periclymenofagetum-, Quercu-Ulmetum- und Carpinion-Landschaft. Drei Themenkomplexe seien im folgenden angesprochen:

3.3.1 Die Bindung von Weiden- und Schwanzmeise an den Wacholder (*Juniperus communis*)

Weidenmeisen (*Parus montanus*) treten bevorzugt in reinen Wacholderbeständen auf. Der Wacholder spielt hierbei eine wichtige Rolle als Versteck- und Nahrungsplatz. Im Winter bietet er als immergrüne Art Vorratsverstecke für Fichten-, Kiefern- und Wacholder-samen zur Kompensation des winterlichen Insektenmangels. Sie liegen in Spalten, Moos- und Flechtenrasen grobborkiger Stämme und Äste. Im Sommer dient der Wacholder zumindest im Betulo-Quercetum-Gebiet als Nahrungshabitat. Das Juniperetum selbst ist jedoch nur ein Teil-Lebensraum, die Nisthöhlen legen Weidenmeisen vorwiegend in Altholzbeständen (*Quercus robur*, morscher *Crataegus* u.a.) an.

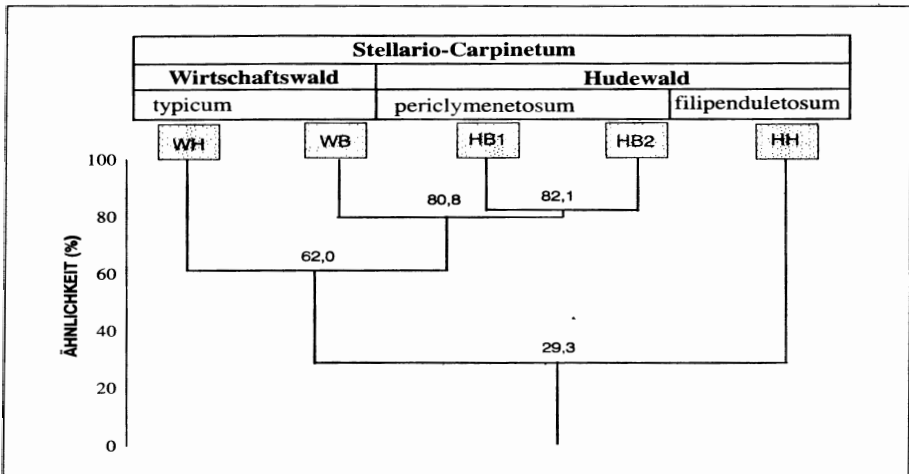


Abb. 1
Ähnlichkeits-Dendrogramm der Carabidenfauna von 3 Hudewald-Bereichen (HB1, HB2: Bentheimer Wald; HH: Hasbruch, nach JANSSEN 1982) und 2 Standorten des Wirtschaftshochwaldes (WB: Bentheimer Wald) 1994, WH: Hasbruch, nach JANSSEN (1982). Die Dendrogramm-Darstellung erfolgte in der UPGMA-Form (s. ausführlich bei ASSMANN & KRATOCHWIL 1995).

Fig. 1
Similarity dendrogram of the carabid fauna from 3 formerly grazed woodland areas (HB1, HB2: »Bentheimer Wald«, HH: »Hasbruch«, after JANSSEN 1982) and from 2 sites of economically used high forests (WB: »Bentheimer Wald«, WH: »Hasbruch«, after JANSSEN 1982). The dendrogram was drawn up in the UPGMA-form (described in detail in ASSMANN & KRATOCHWIL 1995).

Eine außerordentlich starke Bindung an den Wacholder zeigt die Schwanzmeise (*Aegithalos caedatus*). Auch hier ist das Juniperetum ein wichtiger Teil-Lebensraum. Während die Nahrungshabitate dieses euryöken Insekten- und Spinnenfressers bevorzugt Eichen (*Quercus robur*), aber auch Schlehen (*Prunus spinosa*) darstellen, hat der Wacholder eine große Bedeutung als Nistplatz. Die Schwanzmeisen-Nester wurden in den Untersuchungsgebieten ausschließlich in freistehendem Wacholder angebracht (Tab. 3). Die Zusammensetzung des Nistmaterials ist sehr spezifisch. Vorherrschend ist die epiphytische Form von *Hypnum cupressiforme* mit geraden bis sichelförmigen Phylliden. Die am Boden vorkommende, unregelmäßig verzweigte Wuchsform wurde nie verwendet. Ein besonders wichtiges Requisite sind Flechten, im wesentlichen *Hypogymnia physodes*. Eine Rolle spielt ferner Wacholderborke, die mit Moosen und Spinnfäden verflochten wird. Eingearbeitete Wacholdernadeln und die Scheinbeeren des Wacholders ergeben eine hervorragende Tarnung, so daß ein Nest schon in geringer Entfernung kaum zu entdecken ist.

Am verwendeten Nistmaterial kann erschlossen werden, woher das Nest kommt. *Dicranum scoparium* ist die bezeichnende Art des Dicrano-Juniperetum, das wiederum nur als Ersatzgesellschaft im Betulo-Quercetum-Wuchsgebiet vorkommt. Im Carpinion-Gebiet fehlt dieser Zeiger. Im dortigen Roso-Juniperetum kann *Dicranum scoparium* nicht vorkommen, dafür finden sich *Phyiscia tenella* und *Ph. ascendens* im Nest eingearbeitet, Arten, die nur auf sehr basenreichem Substrat wachsen, so auf *Sambucus nigra* oder *Salix caprea*. *Sambucus nigra* kommt bei den hier betrachteten Landschaften nur im Carpinion-Gebiet vor. Der geringere Anteil an Rindenstücken ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß durch den »Schutz« von *Rosa canina* (Roso-Juniperetum) die Meisen schlechter an die Borke kommen. Das Nest einer Kohlmeise ist durch andere Moosarten charakterisiert.

3.3.2 Die Bedeutung Hude-spezifischer Baumarten und -strukturen für die Ganzhöhlenbrüter

Kohlmeisen (*Parus major*) und Blaumeisen (*Parus caeruleus*) bevorzugen innerhalb der Hudelandschaften Nisthöhlen im Pericyclimeno-Fagetum. Dabei belegt die Kohlmeise zu 80 % Spechthöhlen (Bunt-, Klein-, Grün-, Schwarzspecht). Die Kohlmeise ist nicht sehr wählerisch, sie nimmt geräumige Nisthöhlen aller Art an. Jedoch herrscht im Gebiet ein sehr großer Prädatoreinfluß, alle Nester in Spechthöhlen wurden geplündert, solche in Naturhöhlen nicht. Prädatoren sind Schwarz-, Grün-, Bunt-, Kleinspecht, Kleiber, Star, Eichhörnchen und Baumrarder. Die bei der Nestsuche der Kohlmeise unterlegene

Blaumeise weicht deshalb häufig auf Naturhöhlen aus. Solche Naturhöhlen sind durch ehemalige Schneitelungen und Deformationen der Eaulrfe, aber auch durch Verbißschäden in Hudewäldern recht häufig. Dort jedoch entgehen die Blaumeisen dem Räuberdruck. Dieses Beispiel dokumentiert den seltenen Fall, daß Konkurrenzunterlegenheit in der Nistplatzwahl letztlich zu einem Vorteil führt.

Die Weidenmeise (*Parus montanus*) legt ihre Nisthöhlen selbst an, vor allem in morschem Eichenholz, aber auch in morschem Weißdorn. Nur noch in Altbeständen finden sich geeignete Nistsubstrate. Solche Nisthöhlen können mehrere Jahre genutzt werden, wobei auch andere Arten, z. B. die Blaumeise, davon profitieren können (Metabiose). Spechte (Grünspecht, Großer Buntspecht) sind häufige Prädatoren, eine Zerstörung der Hälfte aller Gelege ist nicht selten.

Ein Nest der Sumpfmeisen wurde in einem Astloch von *Ilex aquifolium* gefunden. Sie bevorzugen sog. Fäulnishöhlen, die durch weiteres Aushacken vergrößert werden.

3.3.3 Die unterschiedlichen Nahrungshabitate in verschiedenen Landschaften

Während der Brutzeit nutzen die Meisen z. T. sehr unterschiedliche Nahrungshabitate. Dabei spielen einerseits die Ressourcen-Qualität (bestimmte Nahrungsplätze innerhalb spezifischer Pflanzengesellschaften), andererseits aber auch die Konkurrenzverhältnisse unter den Meisen eine wichtige Rolle.

Eine sehr enge Bindung zeigen die Tannenmeise (*Parus ater*) und die Haubenmeise (*Parus cristatus*); sie suchen vorwiegend an der Kiefer (*Pinus sylvestris*) Nahrung. Alle anderen im Gebiet vorkommenden Meisen-Arten verhalten sich wesentlich flexibler. Dabei ist für die Auswahl des jeweiligen Nahrungshabitus das Angebot im betreffenden Landschaftstyp entscheidend. Innerhalb der Betulo-Quercetum-Landschaft (z. B. Wachendorfer Wacholderhain) zeigt die Kohlmeise eine Präferenz für die Eiche (*Quercus robur*), wahrscheinlich aufgrund des dort hohen Anteils von Eichenwickler-Larven (*Tortrix viridana*). 83 % der Nestlingsnahrung kann aus solchen Larven bestehen (KUENEN et al. 1973). In einer Quercu-Ulmetum- bzw. Carpinion-Landschaft (z. B. Meppener Kuhweide) liegen die Verhältnisse anders. Hier bevorzugt die Kohlmeise die Schlehe (*Prunus spinosa*), die in diesem Landschaftstyp innerhalb des Corno-Prunetum in hoher Deckung vorkommt und ebenfalls reichhaltige Insektennahrung bietet.

Die Blaumeise war innerhalb des Betulo-Quercetum-Vegetationskomplexes vorwiegend an der Birke (*Betula pendula*) anzutreffen. Sehr wahrscheinlich ist dies auf den starken Konkurrenzdruck der Kohlmeise

Tab. 3

Nistmaterial von 4 Schwanzmeisen-Nestern (je 2 aus dem »Wachendorfer Wacholderhain« und der »Meppener Kuhweide«) sowie von einem Kohlmeisen-Nest (»Meppener Kuhweide«); Angaben bei größeren Mengen in Prozent, bei kleineren Mengen Einteilung in häufig (+++), weniger häufig (++) , selten (+); Moose nach FRAHM & FREY (1992), Flechten nach WIRTH (1995).

Tab. 3

Nesting material from 4 nests of long-tailed titmice (2 from the »Wachendorfer Wacholderhain« and 2 from the »Meppener Kuhweide«), as well as from the nest of a great titmouse (»Meppener Kuhweide«). Larger quantities are given in per cent, smaller amounts are shown as follows: +++ = frequent, ++ = less frequent, + = rare; mosses according to FRAHM & FREY (1992), lichens after WIRTH (1995).

NISTMATERIAL	DICRANO- JUNIPERETUM Schwanzmeise		ROSO- JUNIPERETUM Schwanzmeise		PERIC.- FAGET. Kohlme.
	Nest 1	Nest 2	Nest 3	Nest 4	Nest 5
Moose					
<i>Hypnum mamillatum</i>	8,9 %	23 %	12,8 %	38 %	+
<i>Dicranum scoparium</i>	++	++	-	-	-
cf. <i>Campylopus introflexus</i>	+	+	-	-	-
<i>Lophocolea bidentata</i>	+	-	-	-	-
cf. <i>Dicranoweisia</i>	+	-	-	-	-
Pottiaceae (Nest 1,2: cf.)	+	+	++	-	-
<i>Hypnum mamillatum</i>	-	-	+++	-	-
<i>Eurhynchium swartzii</i>	-	-	++	-	-
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	-	-	-	+	-
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	-	-	-	-	50 %
<i>Scleropodium purum</i>	-	-	-	-	40 %
<i>Brachythecium cf. rutabulum</i>	-	-	-	-	+++
<i>Eurhynchium praelongum</i>	-	-	-	-	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	-	-	-	+
Flechten					
<i>Hypogymnia physodes</i>	x	x	x	x	-
<i>Parmelia sulcata</i>	x	x	x	x	-
<i>Physcia tenella</i>	-	-	x	x	-
<i>Physcia adscendens</i>	-	-	x	x	-
Algen					
<i>Ulothrix spec.</i>	+	-	-	++	-
<i>Pleurococcus vulgaris</i>	+	-	-	++	-
Sonstiges					
Federn	15,8	19,4	35,5 %	11,6 %	-
Wacholderborke	64 %	12,6 %	9,7 %	4,7 %	-
Wacholderbeeren	++	+	+	+++	-
Wacholdernadeln	++	+	+	+++	-
Spinnfäden	+	+++	+++	++	-
Insektenkokons	-	++	-	-	-
Heidekraut	-	+	-	-	-
Undefiniertes	-	32 %	32 %	-	-
Blattreste (<i>Quercus robur</i>)	-	-	-	+	-

zurückzuführen, deren Reviere sich mit denen der Blaumeise überschneiden und die über die Blaumeise dominant ist. Aufschlußreich sind die Verhältnisse in der Quercu-Ulmetum- bzw. Carpinion-Landschaft. Sehr wahrscheinlich finden die Konkurrenz-überlegenen Kohlmeisen hier die Schlehe im Corno-Prunetum hinsichtlich der Nahrung attraktiver und überlassen die Eiche der Blaumeise, die diese auch bevorzugt nutzt.

Auch für die Schwanzmeise sind Schlähen und Eichen wichtige Nahrungshabitate. Analog zur Kohlmeise können wir für die Sumpfmeise (*Parus palustris*) in der Betulo-Quercetum-Landschaft eine Bevorzugung der Eiche (aber auch Buche im Periclymeno-Fagetum-Gebiet), in der Quercu-Ulmetum- und Carpinion-Landschaft der Schlehe feststellen. Die Weidenmeise sucht in der Betulo-Quercetum-Landschaft im Dicrano-Juniperetum vorwiegend am Wacholder, in der Quercu-Ulmetum- und Carpinion-Landschaft, trotz Anwesenheit des Wacholders im Roso-Juniperetum, mit Präferenz an der Schlehe im Corno-Prunetum.

Diese Beispiele belegen, daß innerhalb der Gemeinschaft der Meisen sehr spezifische Beziehungen und Verhaltensweisen unter Berücksichtigung des jeweiligen Landschaftstyps in besonderer Weise herauskristallisiert werden können.

4 Schlußbemerkung

Ein großes Problem bei biozöologischen Untersuchungen ist es, sich nicht im Detail zu verlieren. Die Mannigfaltigkeit der vielen Arten und Zönosen zu ordnen und sie letztlich auch in einem größeren Zusammenhang zu sehen, ist eine schwierige Aufgabe. Zwei Grundgedanken sollten im Rahmen dieser Arbeit vermittelt werden:

1) Die Erforschung von Ökosystemen und Biozönosen ist ohne Landschaftsbezug nur schwerlich möglich. Die Pflanzensoziologie und insbesondere die Vegetationskomplex-Forschung sind wichtige Basisdisziplinen vor allem auch für die Analyse der Tierwelt.

2) Ohne Kenntnisse natur- und kulturgeschichtlicher Zusammenhänge, die sich exemplarisch besonders eindrucksvoll gerade in den Hudelandschaften studieren lassen, ist ein Zugang zum Verständnis des Aufbaus der meisten mitteleuropäischen Biozönosen und Ökosysteme kaum denkbar.

Literatur

- ASSMANN, T., 1994: Epigäische Coleopteren als Indikatoren für historisch alte Wälder der Norddeutschen Tiefebene. – NNA-Berichte 4: 142–151.
- ASSMANN, T., 1995: Laufkäfer als Reliktarten alter Wälder in Nordwestdeutschland (Coleoptera: Carabidae). – Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Entom. 10 (im Druck).
- ASSMANN, T. & KRATOCHWIL, A., 1995: Biozöologische Untersuchungen in Hudelandschaften Nordwestdeutschlands – Grundlagen und erste Ergebnisse. – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 20/21: 275–337.
- FRAHM, J.-P. & FREY, W., 1992: Moosflora. 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 528 S.
- JANSSEN, W., 1982: Jahresrhythmik und Aktivitätsdichte von Carabiden in einem Eichen-Hainbuchenwald (Quercu-Carpinetum im Naturschutzgebiet Hasbruch bei Oldenburg/Niedersachsen). – Drosera 1: 33–38.
- KRATOCHWIL A., 1991: Zur Stellung der Biozöologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze. – Verh. Ges. f. Ökologie, Beih. 2 : 9–44.
- KUENEN, D. J., KLUYVER, H. N. & BAKKER, K., 1973: A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. – Ardea 61: 1–91.
- NIEMANN, A., 1994: Bestandsgrößen, Habitatwahl und Habitatnutzung von Meisen (Paridae und Aegithalidae) in emsländischen Hudegebieten: Wacholderhain »Wachendorf«, Meppener Kuhweide. – 125 S., Diplomarbeit Univers. Osnabrück.
- POTT, R., 1995: Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 622 S.
- POTT, R. & HÜPPE, J., 1991: Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. Abhandl. Westfäl. Mus. Naturkde Münster 53 (1/2): 1–313.
- VOSSEL, E., 1994: Zoozöologische Untersuchungen an ausgewählten Arthropodengruppen (Chilopoda, Diplopoda, Coleoptera: Carabidae) des ehemaligen Hudewaldes Bentheimer Wald (Bad Bentheim, Niedersachsen). – 99 S., Diplomarbeit Univers. Osnabrück.
- WIRTH, V., 1995: Flechtenflora. Bestimmung und ökologische Kennzeichnung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 661 S.

Adresse

Prof. Dr. Anselm Kratochwil
 Dr. Thorsten Aßmann
 Fachgebiet Ökologie, Fachbereich Biologie/Chemie,
 Universität Osnabrück
 Barbarastraße 11
 D-49069 Osnabrück