

Biozönotische Konnexen im Vegetationsmosaik nordwestdeutscher Hudelandschaften¹

- Anselm Kratochwil und Thorsten Aßmann, Osnabrück -

Abstract

In north-western Germany, grazed woodland landscapes belong to the ecosystems of particularly high biological diversity. They developed as a consequence of an extensive, long-lasting management by man. A park-like vegetation arised, consisting of a very diverse mosaic of different vegetation units. On the basis of an analysis of this vegetation mosaic (plant communities, vegetation complexes), biocoenological research was initiated, in the course of which different zoo-taxocoenoses and ecological guilds are being analysed.

In the frame of the ecosystems dealt with in the following, we mainly refer to four landscape types: the *Betulo-Quercetum* landscape, the *Periclymeno-Fagetum* landscape, the *Carpinion* landscape, and the *Quercu-Ulmetum* landscape with their respective grazed woodland-specific secondary communities. One main focus of our work lies on the characterization of zoo-taxocoenoses on the basis of the phytosociological grid including woodland communities, shrub communities (e. g. dominated by *Juniperus communis*), communities of heathlands, pasture communities, sand dunes and dry grassland biocoenoses. The following examples are presented:

- Ancient woodland (*Betulo-Quercetum*, *Periclymeno-Fagetum*, *Stellario-Carpinetum*)
 - Relic species and relic species communities among ground beetles (*Carabidae*), chilopods (*Chilopoda*), slugs (*Limacidae*) and amphibious animals (*Amphibia*) with special regard to the influence of habitat structures on the community composition
 - Titmouse communities (*Paridae* and *Aegithalidae*) of ancient woodland (feeding and nesting sites)
 - The flower visitor communities of bumble bees (*Hymenoptera Apoidea: Bombus*)
 - The communities of xylophageous beetles
- Shrub communities (*Dicrano-Juniperetum*, *Roso-Juniperetum*, *Crataego-Prunetum* in combination with hem and grassland communities, e. g. *Alliario-Chaerophylletum* and *Diantho-Armerietum* or *Lolio-Cynosuretum* grassland)
 - The titmouse communities (*Paridae* and *Aegithalidae*) of *Juniperus communis*-phytoenoses: *Dicrano-Juniperetum* and *Roso-Juniperetum* (feeding and nesting sites)
 - The flower visitor communities of butterflies (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*) and syrphid flies (*Diptera: Syrphidae*) of the vegetation complex shrub-/open habitat-vegetation
 - Communities of phytophageous insects on *Juniperus communis*
- Heathlands (*Genisto-Callunetum*)
 - The keystone species *Calluna vulgaris* with special reference to flower-ecological aspects
 - Beetle communities (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*)

¹ Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für Biologisch-Ökologische Landesforschung, ABÖL. Nr. 113. Gefördert mit Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen.

- Dry grassland (*Diantho-Armerietum*)
 - The communities of grasshoppers (*Orthoptera*)
 - The flower visitor communities of butterflies (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*) and syrphid flies (*Diptera: Syrphidae*)
 - Beetle communities (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*)
- Sand dunes (*Spergulo-Corynephorretum*)
 - Beetle communities (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*)
 - The communities of grasshoppers (*Orthoptera*)
 - The flower visitor communities of butterflies (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*) and syrphid flies (*Diptera: Syrphidae*)
- Grassland (*Lolio-Cynosuretum*)
 - The communities of grasshoppers (*Orthoptera*)
 - The flower visitor communities of butterflies (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*) and syrphid flies (*Diptera: Syrphidae*).

In this paper we show that the investigation of biocoenoses is hardly possible if the corresponding landscapes are not taken into consideration. The phytosociology and especially the vegetation complex research play an important rôle. There are clear coincidences between the occurrence of definable plant communities and vegetation complexes and zoo-taxocoenoses.

1. Einführung

Im nordwestdeutschen Tiefland finden sich trotz intensiver land- und forstwirtschaftlicher Eingriffe vor allem in den letzten 50 Jahren immer noch einzelne Lebensräume, die in besonderer Weise die über Jahrhunderte währende anthropogene extensive Landnutzung widerspiegeln: die „Hudelandschaften“. Entstanden sind sie durch Weidewirtschaft, die zunächst auf Waldstandorte beschränkt war (Waldhude), dann aber in zunehmendem Maße im Rahmen weiterer Nutzungen (z. B. Ackerbau mit Plaggenwirtschaft u. a.) zu einer Öffnung des Waldes und der Entstehung zahlreicher Offenlandstandorte führte. Besonders auffallend ist der sich dem Besucher heute noch vermittelnde Eindruck einer „Parklandschaft“, ein Mosaik aus vegetationsfreien oder -armen Dünen, grasreichen offenen Triften, aus Staudensäumen, reichgliederten Waldmänteln, eingesprengten Einzelbäumen, Gehölz- und Baumgruppen unterschiedlicher Ausdehnung bis hin zu lückigen Waldgesellschaften mit einem hohen Anteil besonders charakteristischer Baum-Individuen, die häufig noch Zeichen und Merkmale der einstigen Waldhude tragen: Kappungsformen, Schneitelmale, Verbißmarken und Verbißsteller (s. z. B. BURRICHTER 1984, BURRICHTER & POTT 1983).

Eine solche Landschaft besitzt aufgrund ihres Strukturreichtums sowohl auf Artniveau (α -Diversität) als auch auf Zönosen-Ebene und ihrer Gradienten (β -Diversität) eine hohe biologische Vielfalt, die ihre Ursache in der anthropo-zoogen bedingten Landschaftsdynamik hat. Die Landschaftsgenese folgt dem Prinzip der „variety in space“, dem hohen Grad des ständigen räumlichen Wechsels der Faktoren-Konstellationen (v. LEEUWEN 1966) und ist charakterisiert durch hohe Kontinuität in der Erhaltung eines Mosaik-Charakters. Stabilisator und systemerhaltende Kräfte sind in diesem Falle nicht die von REMMERT (1991) für Waldökosysteme postulierten natürlichen Faktoren, sondern die anthropo-zoogenen Einflüsse, zumal sich diese seit dem Neolithikum auf die Biozönosen ausgewirkt haben. Nach pollenanalytischen Befunden dürfte sich die Dauer der Waldhude allein über einen Zeitraum von ca. 5000 Jahren erstreckt haben (POTT & HÜPPE 1991).

Die biologische Vielfalt der Hudelandschaften Nordwestdeutschlands ist aus geobotanischer und landschaftsökologischer Sicht bereits dokumentiert worden (z. B. BURRICHTER

1970, 1977, 1988, BURRICHTER et al. 1980, POTT 1983, 1990, POTT & BURRICHTER 1983); eine umfassende Monographie legten POTT & HÜPPE (1991) vor. Auf der Basis einer solchen geobotanisch-landschaftökologischen Analyse kann nun auch eine erfolversprechende biozönologische Forschung einsetzen.

2. Forschungsschwerpunkte

Ziel unserer Forschung ist es, die Extensiv-Biozönosen der Hudelandschaften mit ihrem charakteristischen Pflanzen- und Tierartengefüge in ihrem Mosaik-Charakter, in ihrer Dynamik (Wechsel von Degradations- und Regenerationskomplexen), in ihrer landschaftsräumlichen Bindung und gesetzmäßig wiederkehrenden Artenkombination und Vergesellschaftung empirisch zu erheben und zu typisieren. Bei der Vegetation führen wir aktualisierende vegetationskundliche Erhebungen und Feinanalysen zur Symphänologie von Pflanzengesellschaften sowie von Raumstrukturen durch. Hinzu kommt das Studium einzelner Schlüsselarten. Bei den Zoo-Taxozönosen befassen wir uns im wesentlichen mit der Ornithofauna, innerhalb der Wirbellosen mit der epigäischen Bodenfauna (*Chilopoda*, *Diplopoda*, *Oligochaeta*, *p.p.*, *Coleoptera* div. Familien, *Orthoptera*) sowie der Gilde der Blütenbesucher (*Hymenoptera*: *Apoidea*, *Diptera*: *Syrphidae*, *Lepidoptera*: *Rhopalocera* und *Hesperiidae*).

Grundsätzliche Gesichtspunkte zur biozönologischen Arbeitsweise sind an anderer Stelle schon ausführlich dargestellt worden (KRATOCHWIL 1987, 1991a, SCHWABE 1988), so daß hier darauf verzichtet werden kann. Als Matrix für biozönologische Zusammenhänge eignen sich vor allem pflanzensoziologisch charakterisierte Vegetationskomplexe, dies sowohl im Bezug auf den Lebensraum einzelner Tierarten (SCHWABE & MANN 1990, SCHWABE et al. 1992), als auch auf der Ebene von Zoo-Taxozönosen und Gilden (KRATOCHWIL 1984, 1989a, 1989b, KRATOCHWIL & KLATT 1989a, 1989b, SCHWABE & KRATOCHWIL 1984). Vegetationskomplexe beschreiben sehr genau das Grundmuster der Vegetationzusammensetzung auf Physiotopebene (KÖPPLER & SCHWABE 1996), lassen darüber hinaus präzise Differenzierungen zu (SCHWABE 1990) und sind, wie einzelne Pflanzengesellschaften auch, in ökologischer, struktureller, dynamischer und arealkundlicher Sicht typisierbare Einheiten. Somit sind sie der Schlüssel für viele biozönologische Gesetzmäßigkeiten, wie hier am Beispiel einzelner Zoozönosen in Hudelandschaften gezeigt werden soll. Aus diesem Grund werden zunächst in einem eigenen Kapitel diejenigen Landschaftstypen vorgestellt, in denen unsere biozönologischen Untersuchungen durchgeführt wurden.

Im folgenden werden einzelne ausgewählte Zoozönosen des Hudelandschaftsmosaiks charakterisiert und analysiert, die Reihenfolge orientiert sich an der Landschaftsgenese (zunehmende Öffnung des mehr oder weniger geschlossenen Hudewaldes, über den Wacholderbusch, die Heidegesellschaften, die Triftweiden bis hin zum heutigen Wirtschaftsgrünland):

- Alte Waldstandorte (Hudewälder): *Betulo-Quercetum*, *Periclymeno-Fagetum*, *Stellario-Carpinetum*; Kap. 4.1
 - Reliktarten und Reliktarten-Gemeinschaften unter den Laufkäfern (*Carabidae*), Hundertfüßern (*Chilopoda*), Egelschnecken (*Limacidae*) und Amphibien sowie die Bedeutung der Struktur der Hudewald-Standorte und ihr Einfluß auf die Zusammensetzung der behandelten Zönosen; Kap. 4.1.1
 - Die Gemeinschaft der Meisen (*Paridae*) alter Hudewaldstandorte (Nahrungshabitate und Nistplätze); Kap. 4.1.2
 - Die Blütenbesucher-Gemeinschaften an Waldstandorten (Beispiel Hummeln; *Hymenoptera*: *Bombus*), Kap. 4.1.3
 - Xylobionten-Synusien; Kap. 4.1.4
- Mantel- und Gebüschgesellschaften des Hudewaldmosaiks; Kap. 4.2

- Die Gemeinschaft der Meisen des *Dicrano-Juniperetum*, *Roso-Juniperetum* und *Crataego-Prunetum* (Nahrungshabitate und Nistplätze); Kap. 4.2.1
- Die Blütenbesucher-Gemeinschaften des Gebüsch-/Offenland-Vegetationskomplexes (*Lepidoptera*, *Syrphidae*); Kap. 4.2.2
- Der Phytophagenkomplex des Wacholders (*Juniperus communis*); Kap. 4.2.3
- *Genisto-Callunetum*; Kap. 4.3
 - Die Schlüsselart *Calluna vulgaris* unter besonderer Berücksichtigung blütenökologischer Gesichtspunkte; Kap. 4.3.1
 - Käfergemeinschaften (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*); Kap. 4.3.2
- *Diantho-Armerietum*; Kap. 4.4
 - Die Gemeinschaft der Heuschrecken (*Orthoptera*); Kap. 4.4.1
 - Blütenbesucher (*Lepidoptera*, *Syrphidae*); Kap. 4.4.2
 - Käfergemeinschaften (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*); Kap. 4.4.3
- *Spergulo-Corynephorretum*; Kap. 4.5
 - Käfergemeinschaften (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*); Kap. 4.5.1
 - Heuschrecken-Gemeinschaften (*Orthoptera*); Kap. 4.5.2
 - Blütenbesucher (*Lepidoptera*, *Syrphidae*); Kap. 4.5.3
- *Lolio-Cynosuretum*; Kap. 4.6
 - Die Gemeinschaft der Heuschrecken (*Orthoptera*); Kap. 4.6.1
 - Blütenbesucher (*Lepidoptera*, *Syrphidae*); Kap. 4.6.2.

3. Die Vegetationskomplexe

3.1 Die potentielle natürliche Vegetation

Die potentielle natürliche Vegetation des Untersuchungsgebietes (Abb. 1) bilden einerseits auf den Sandflächen bodensaure Eichen-Mischwälder (*Quercenion robori-petraeae*), so der Eichen-Birkenwald (*Betulo-Quercetum*) und der bodensaure subatlantische Eichen-Buchenwald (*Periclymeno-Fagetum*), andererseits auf stau- und grundwasserbeeinflussten Standorten mit Lehmböden Eichen-Hainbuchenwälder (*Stellario-Carpinetum*). Hinzu treten auf nassen und zeitweise überstauten Böden Bruchwälder vom Typ des *Carici elongatae-Alnetum* und *Betuletum pubescentis*. Die potentielle natürliche Vegetation entlang der größeren Fließgewässer entspricht dem Hartholz-Auenwald (*Quercu-Ulmetum*)².

3.2 Der Eichen-Birkenwald-Vegetationskomplex

Auf reinen Quarzsanden, z. T. durch Podsolierungsvorgänge gezeichnet, stockt der Eichen-Birkenwald (*Betulo-Quercetum roboris*); Tab. 1. Unter Waldweide lichten sich die Bestände auf, und der anspruchslose Wacholderbusch (*Dicrano-Juniperetum*) dringt als Weide-Gesellschaft ein, wie es u. a. TÜXEN (1974) beschrieb. Als hudebedingte Ersatzgesellschaften treten Sandginster-Heiden (*Genisto-Callunetum*) und andere *Calluna*-Heiden auf, oft vergesellschaftet mit dem *Dicrano-Juniperetum*, auf wechselfeuchten Quarzsandböden finden sich sekundär im Bereich des *Betulo-Quercetum molinietosum* auch *Erica tetralix*-Heiden. An Stellen, wo offene Flugsande anstehen, entwickelt sich als Pioniergesellschaft die Frühlingspark-Silbergrasflur (*Spergulo-Corynephorretum*), je nach standörtlicher Dynamik in sehr

² Die pflanzensoziologische Bezeichnungen folgen im wesentlichen POTT (1995)

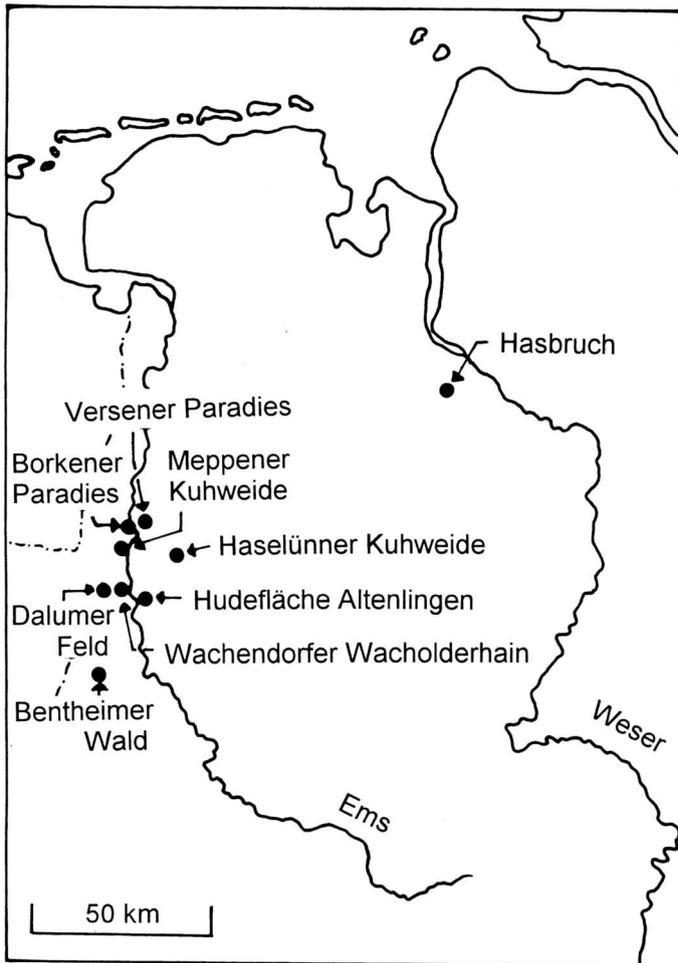


Abb. 1: Lage der einzelnen Untersuchungsgebiete in Nordwestdeutschland.

unterschiedlicher Ausbildung. Auf zur Ruhe gekommenen, festgelegten schwach humosen Sanden wachsen oft nur kleinflächig Kleinschmielenrasen, z. B. die Gesellschaft des Frühen Schmielenhafers (*Airetum praecocis*), auf sauren, stark verdichteten Gleypodsolen ein Borstgrasrasen (*Nardo-Juncetum squarrosi*). Bei intensiverer Beweidung schließt eine magere Ausbildung der Weidelgras-Weißklee-Weide (*Lolio-Cynosuretum luzuletosum*) in der Entwicklung an.

3.3 Der Eichen-Buchenwald-Vegetationskomplex

Auf nährstoffreicheren, anheimigen Sandböden stockt der Eichen-Buchenwald (*Periclymeno-Fagetum*); Tab. 1. Im *Periclymeno-Fagetum* fördern die Weidetiere (im wesentlichen die Rinder) vor allem *Pteridium aquilinum*, *Ilex aquifolium*, *Sarothamnus scoparius* als verbißtolerante, bewehrte oder wenig schmackhafte Arten. Analog zur *Betulo-Quercetum*-Landschaft treten auch hier als hudebedingte Ersatzgesellschaften der Wacholderbusch (*Juniperus communis*) und Heiden mit *Calluna vulgaris* auf. Da die Standorte eine günstigere Nährstoffversorgung bieten als die der *Betulo-Quercetum*-Landschaft, sind sie auch reicher strukturiert: *Sarothamnus scoparius* bildet als Relikt des lichten Hudewaldes Vormäntel aus, Säume mit

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.

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

„Primärwald“	<i>Betulo-Quercetum roboris</i> (Eichen-Birkenwald)	<i>Periclymeno-Fagetum</i> (Eichen-Buchenwald)
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 mit <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Ilex aquifolium</i> , Komplex mit <i>Sarothamnus scoparius</i> -Gebüsch

Hudewaldreste und Hude-bedingte 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> -Gebüsche
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 praecocis</i> (Ges. d. Frühen Schmielenhafers)	<i>Thero-Airion</i> -Gesellschaften: <i>Filagini-Vulprietum myuri</i> (Federschwingel-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> (Sternmieren-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>Crataego-Prunetum</i> (<i>Prunetalia</i>) (Schlehenbusch)
Säume	<i>Artemisietea</i> <i>Alliarion</i>
Grasland	<i>Lolio-Cynosuretum typicum</i>

Teucrium scorodonia schließen an. Innerhalb der Offenlandstandorte besiedelt korrespondierend mit dem *Spergulo-Corynephoretum* der *Betulo-Quercetum*-Landschaft die blumenbunte Grasnelken-Flur (*Diantho-Armerietum*) leicht anlehmgige, trockene Substrate, und innerhalb der Pionierfluren ist stellenäquivalent zu dem *Airetum praecocis* der *Betulo-Quercetum*-Vege-

tationskomplex in der *Periclymeno-Fagetum*-Landschaft der Federschwingelrasen (*Filagini-Vulpietum myuri*) zu finden. Als Intensivweide korrespondiert das *Lolio-Cynosuretum luzulentosum* mit dem *Lolio-Cynosuretum typicum*.

3.4 Der Eichen-Hainbuchenwald-Komplex

Die *Carpinion*-Landschaft wird durch den Eichen-Hainbuchen-Wald-Vegetationskomplex geprägt; Tab. 1. Das *Stellario-Carpinetum* findet sich auf nährstoffreichen und besonders stau- und grundwasserfeuchten Lehm Böden. Als hudebedingte Ersatzgesellschaft tritt hier auf anspruchsvolleren Standorten das *Roso-Juniperetum* auf. Wie im Eichen-Buchenwald-Vegetationskomplex sind, bedingt durch die günstigere Nährstoffversorgung, Mantel-Gesellschaften (*Crataego-Prunetum*), ruderale Säume der *Artemisietea* oder nitrophytische Säume des *Alliarion* reichhaltig ausgebildet. Letztlich schließt die Kette unter Beweidung das *Lolio-Cynosuretum typicum*.

3.5 Der Hartholzauen-Vegetationskomplex

In den Talbereichen z. B. der Ems findet sind außerdem noch ein Hartholzauen-Vegetationskomplex (*Quercu-Ulmetum*-Landschaft), wobei der Hartholz-Auenwald deutliche Anklänge an das *Stellario-Carpinetum* zeigt (TRAUTMANN & LOHMEYER 1962); die hudebedingten Ersatzgesellschaften entsprechen weitgehend denen der *Carpinion*-Landschaft.

4. Biozönologische Untersuchungen in Hudelandschaften

4.1 Alte Waldstandorte (Hudewälder): *Betulo-Quercetum*, *Periclymeno-Fagetum*, *Stellario-Carpinetum*

4.1.1 Reliktarten und Reliktarten-Gemeinschaften unter den Laufkäfern (*Carabidae*), Hundertfüßern (*Chilopoda*), Egelschnecken (*Limacidae*) und Amphibien

Von großer wissenschaftlicher Bedeutung sind die zu Beginn des 12. und 13. Jahrhunderts und die in darauffolgenden Jahrhunderten in herrschaftlichen Bann gelegten Wälder, die zwar genutzt, seither aber ununterbrochen, manche sogar sehr wahrscheinlich seit dem beginnenden Postglazial Wald tragen. Damit stellen sie für Pflanzen und Tiere „Reliktstandorte“ dar, an denen sich mit hoher Wahrscheinlichkeit auch Biozönosen primärer Waldstandorte halten konnten. 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, wie für das Weser-Ems-Gebiet und östliche Niedersachsen durch altes Kartenmaterial belegt ist, u. a. durch VON LECOQ (1805) aus den Jahren 1797-1813 und durch die Kurhannoveranische Landesaufnahme von 1764-1786. Obwohl es nach 1800 und insbesondere in den letzten 150 Jahren zu zahlreichen Aufforstungen auf Heideflächen gekommen ist und viele Hecken gepflanzt wurden, haben bestimmte Tierarten der alten Waldstandorte aus dieser „Vernetzung“ keinen Nutzen ziehen können. Untersuchungen von ABMANN (1994) mittels BARBER-Fallen (mindestens 10 Fallen pro Gebiet bzw. dreimaliges Ausbringen der Fallen für ca. 20 Tage/Jahr oder Ganzjahresfallen) seit 1981 an 29 Lokalitäten alter und 32 Lokalitäten junger Wälder haben ergeben, daß nachwievor bestimmte Arten nur lokal und ganz überwiegend an alten Waldstandorten auftreten (ABMANN 1995, ABMANN & KRATOCHWIL 1995, KRATOCHWIL & ABMANN 1996). Im folgenden seien Beispiele von Reliktarten alter Wälder des Nordwestdeutschen Tieflandes benannt.

a) Arten mit einer Präferenz für alte Wälder vom Typ des *Periclymeno-Fagetum*

Unter den Coleopteren besiedeln die beiden Laufkäfer-Arten *Abax ovalis* und *Carabus glabratus* (*Carabidae*) im Niedersächsischen Tiefland vorwiegend alte Wälder vom Typ des *Periclymeno-Fagetum* und können damit regional als „Reliktarten alter Wälder“ eingestuft werden. Verbreitungskarten beider Arten, die diesen Zusammenhang belegen, finden sich bei ABMANN (1994), nähere Angaben zu einzelnen Vorkommen und zur Habitatbindung s. auch bei ABMANN (1994) und ABMANN & KRATOCHWIL (1995). Zumindest für eine der beiden Arten (*Abax ovalis*) läßt sich ein ähnliches „reliktäres“ Verhalten auch für die Niederlande vermuten (TURIN et al. 1977, TURIN & HEIJERMANN 1988). Unter den Mollusken zeigen 2 Egel-schnecken, die beiden Schneegel-Arten *Limax cinereoniger* und *Malacolimax tenellus*, ebenfalls eine starke Bindung an alte Waldstandorte (ABMANN & KRATOCHWIL 1995).

b) Arten mit einer Präferenz für alte Wälder vom Typ des *Stellario-Carpinetum*

Unter den Laufkäfern zeigt für das Nordwestdeutsche Tiefland *Abax parallelus* eine steno- tope Bindung an alte Waldstandorte vom Typ des *Stellario-Carpinetum*. Der Grund liegt- vermutlich auch im Verhalten dieser Art, die Brutkammern anlegt (LÖSER 1970, BRANDMAYR 1977) und deshalb auf eine gewisse Konsistenz, die lehmige Böden bieten, angewiesen ist (BARNER 1954); Angaben zur Verbreitung von *Abax parallelus* s. ABMANN (1994). Unter den Hundertfüßern (*Chilopoda*) kann mit hoher Wahrscheinlichkeit auch *Lithobius curtipes* (*Lithobiomorpha*, *Lithobiidae*) als Charakterart alter Wälder des *Carpinion* eingestuft werden.³ Dieser Befund deckt sich mit Angaben aus England, wo ebenfalls eine Bindung dieser Art an alte Wälder angenommen wird (BARBER & KEAY 1988).

c) Weitere Charakterarten alter Wälder im norddeutschen Tiefland

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß sich nicht nur unter den Arthropoden „Charakterarten“ alter Wälder des Nordwestdeutschen Tieflandes feststellen lassen, sondern auch unter Wirbeltieren. Hier ist das Vorkommen des Feuersalamanders (*Salamandra sala- mandra*) ausschließlich auf alte Waldstandorte beschränkt (ABMANN & KRATOCHWIL 1995). Für das Gebiet der Westfälischen Bucht wurde dieser Zusammenhang bereits im letzten Jahr- hundert von WESTHOFF (1893) aufgezeigt.

d) Gründe für das reliktäre Vorkommen

Für die Erklärung von solchen reliktären Vorkommen lassen sich nach ENDLER (1982) zwei alternative Hypothesen formulieren: a) ökologische Gründe (Habitatbindungs-Faktoren), b) historische Gründe (der Faktor Zeit und das unterschiedliche Ausbreitungspotential). Im Falle von *Abax parallelus* können u. a. ökologische Gründe für eine lokale Bindung an alte Wälder verantwortlich gemacht werden, da diese Art ein sehr spezifisches Brutverhalten zeigt. Bei *Carabus glabratus* sind ökologische Gründe zur Erklärung des reliktären Verbreitungsbildes sehr unwahrscheinlich. Nach derzeitigem Kenntnisstand ist anzunehmen, wie Orientierungs- versuche in „enclosures“ (Rundgehege) und Radaruntersuchungen belegen, daß das geringe Ausbreitungspotential dieser Art eine wichtige Rolle spielt (ABMANN 1995, ABMANN & KRA- TOCHWIL 1995).

³ Im Naturschutzgebiet „Hasbruch“ östlich Oldenburg treten *Lithobius curtipes* und *Abax parallelus* auch im Wirtschaftshochwald auf.

e) Populationsgenetische Untersuchungen

Wenn, wie z. B. bei *Carabus glabratus*, einzelne Populationen nachweislich seit dem Hochmittelalter voneinander getrennt sind, so liegt die Vermutung nahe, daß bei den einzelnen Populationen in der Zwischenzeit Allelhäufigkeits-Veränderungen bzw. solche in der genetischen Variabilität eingetreten sind. Mit Hilfe von Allozym-Elektrophoresen konnte im Rahmen einer Überprüfung von 8 Populationen nachgewiesen werden, daß es bei *Carabus glabratus* bisher zu keiner „genetischen Verarmung“ gekommen ist (VOGT & ABMANN 1995, VOGT 1995).

f) Die Bedeutung der Hudewald-Struktur für die Zusammensetzung der Arthropoden-Zöosen

Die Struktur eines Hudewaldes unterscheidet sich auch unter derselben geogenen und pedogenen Standortssituation von der eines Wirtschaftshochwaldes sehr deutlich. Während Hudewälder durch einen verschiedenartigen, ungleichmäßigen Bestandsaufbau, durch einen kleinräumigen Wechsel von Licht- und Schattenstellen, durch eine ausgeprägte Strauchschicht und eine unregelmäßig verteilte Krautflora mit stark unterschiedlichen Deckungsgraden charakterisiert sind, zeichnen sich Wirtschaftshochwälder durch einen wesentlich monotoneren Strukturasspekt aus: gleichaltriger, gleichmäßiger Bestandsaufbau, gering ausgebildete Strauchschicht, weitgehend gleichmäßig verteilte Krautschicht.

Von besonderem Interesse war die Frage, ob sich die charakteristische Hudewald-Struktur auf das Vorkommen bestimmter Tierarten und Tierartengruppen auswirkt. Hierzu wurden im Benthheimer Wald (Bad Bentheim; Abb. 1) ein *Stellario-Carpinetum periclymenetosum* mit einer noch alten Hude- und Schneitelwald-Struktur und ein *Stellario-Carpinetum periclymenetosum*, das in einen Wirtschaftshochwald überführt wurde, auf das Vorkommen ausgewählter Arthropodengruppen (*Chilopoda*, *Diplopoda*, *Carabidae*) untersucht (VOSSEL 1994, VOSSEL & ABMANN 1995). Die Untersuchung erfolgte einerseits mit BARBER-Fallen (8 Fallen im Wirtschaftshochwald, je 8 Fallen in 2 Hudewaldbereichen) von Anfang April bis Anfang September 1993, andererseits durch Hitzeextraktion von Bodenproben nach KEMPSON (monatlich 6 Proben je Untersuchungsfläche, je Probe: 325 cm² ausgestochene Bodenfläche, Tiefe: 15cm).

Die Ergebnisse zeigen, daß die ehemaligen Hudewaldflächen sich durch einen wesentlich höheren Artenreichtum auszeichnen. Zum Vergleich wurden Rarefaction-Methoden eingesetzt (Vergleich von Fangergebnissen unterschiedlicher Individuenzahl bzw. unterschiedlicher Erfassungseinheit; s. ACHTZIGER et al. 1992). Die Darstellung der Ergebnisse erfolgte in SHINOZAKI-Kurven (SHINOZAKI 1963) und PRESTON-Verteilungen (PRESTON 1949); s. bei ABMANN & KRATOCHWIL (1995).

Eine genaue qualitative Analyse, bei der im folgenden nur die Carabiden Berücksichtigung finden (Tab. 2), erbrachte folgendes Ergebnis: Stenotope Waldarten waren nur an Hudewald-Standorten nachzuweisen, darunter auch die Reliktart *Abax parallelus* (*Carabidae*). Zwei weitere Arten-Blöcke werden einerseits durch eurytopye Waldarten, andererseits durch Arten, die eine Präferenz für Wälder zeigen, gebildet. Nur auf Hudewald-Standorte beschränkt sind zwei Arten-Blöcke, die einerseits durch hygrophile, andererseits durch heliophile Arten charakterisiert sind. Der Ausfall von hygrophilen Arten im Wirtschaftshochwald kann auf Entwässerungsmaßnahmen beruhen, aber auch auf die größere durch höhere Interzeption und Evapotranspiration bedingte Trockenheit zurückgeführt werden. Das Vorkommen von heliophilen Arten im Hudewald hat seinen Grund in der lückigen Struktur, wo in lichten Waldbereichen die Sonnenstrahlen direkt bis auf den Boden treffen. Die Abb. 2 zeigt ein Ähnlichkeits-Diagramm, das nach Werten der RENKONEN-Zahlen ermittelt wurde. Die Carabiden-

Tab. 2: Durch Bodenfallen ermitteltes Artenspektrum der Laufkäfer (*Carabidae*) in 2 Hudewald-Bereichen und an einem Standort des Wirtschaftshochwaldes.

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>Notophilus 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

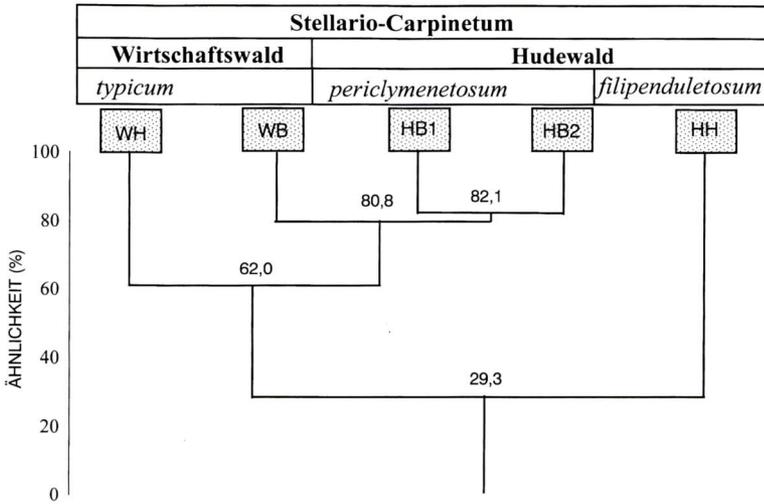


Abb. 2: Ähnlichkeits-Dendrogramm der Carabidenfauna von 2 Standorten des Wirtschaftshochwaldes (WB: Bentheimer Wald) 1994, WH: Hasbruch, nach JANSSEN (1982) und 3 Hudewald-Bereichen (HB1, HB2: Bentheimer Wald; HH: Hasbruch, nach JANSSEN 1982). Die Dendrogramm-Darstellung erfolgte in der UPGMA-Form (unweighted pair group method using arithmetic averages) nach SNEATH & SOKAL (1973).

Zönosen der beiden Hudewaldstandorte lassen sich eindeutig gegenüber denen des Wirtschaftshochwaldes differenzieren. Auch die Verwendung anderer Indizes (z. B. WAINSTEIN-Index) liefert analoge Ergebnisse. In Abb. 3 entspricht das Dendrogramm in seiner Anordnung der Reihenfolge der einzelnen Standorte hinsichtlich der Umweltparameter Feuchtigkeit, Nährstoff-Gehalt und Bodentyp. Das Ergebnis belegt, daß eine deutliche Koizidenz zwi-

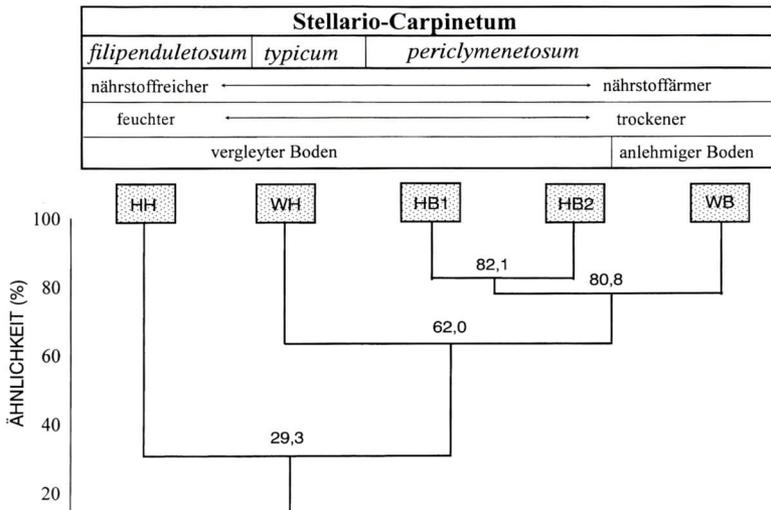


Abb. 3: Ähnlichkeits-Dendrogramm der Carabidenfauna von 3 verschiedenen Subassoziationen des *Stellario-Carpinetum* unter Angabe einzelner Standortparameter (weitere Angaben s. Legende zu Abb. 2).

schen Artenvorkommen und Pflanzengesellschaft besteht. Eine ausführliche Besprechung der Arten sowie Angaben zum Auswertungsverfahren finden sich bei ABMANN & KRATOCHWIL (1995).

4.1.2 Die Gemeinschaft der Meisen (*Paridae*) alter Hudewaldstandorte (Nahrungshabitate, Nistplätze)

Die alten Baumbestände der Hudewälder stellen besondere Lebensräume für eine Vielzahl von Vogelarten dar. Am Beispiel der Meisen (*Paridae*) konnte die unterschiedliche Habitatwahl und Habitatnutzung in zwei Hudegebieten (Wacholderhain „Wachendorf“, „Meppener Kuhweide“; Abb. 1), in denen auch alte Hudewaldbestände vorkommen, über die Wintermonate 1992/1993 sowie über die gesamte Brutperiode des Jahres 1993 analysiert werden (NIE-MANN 1994). Eine besondere Bevorzugung innerhalb der untersuchten Hudelandschaften zeigen Kohlmeisen (*Parus major*) und Blaumeisen (*Parus coeruleus*) u. a. für Nisthöhlen im *Periclymeno-Fagetum*. Die Kohlmeise belegt dabei zu 80 % Spechthöhlen, u. a. die des Buntspechts (*Picoides major*), Kleinspechts (*Picoides minor*) und des Grünspechts (*Picus viridis*). In den Untersuchungsgebieten herrscht ein besonders großer Prädatoren-Einfluß; alle Nester in Spechthöhlen wurden geplündert, andere Nisthöhlen nicht. Als potentielle Prädatoren kommen im Gebiet neben den benannten Spechtarten vor: Kleiber (*Sitta europaea*), Star (*Sturnus vulgaris*), Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*), Baumrarder (*Martes martes*), Eichelhäher (*Garulus glandarius*), Elster (*Pica pica*) u. a. Die bei der Nistwahl der Kohlmeise unterlegene Blaumeise weicht zwangsläufig auf Naturhöhlen aus, die durch ehemalige Schneitelungen und Deformationen der Bäume, aber auch durch Verbißschäden in solchen Hudewäldern recht häufig sind, und entgeht dadurch dem Räuberdruck. Die Konkurrenzunterlegenheit in der Nistplatzwahl hat letztlich der Blaumeise zu einem Vorteil verholfen.

Auch für die Weidenmeise (*Parus montanus*) bieten alte Hudewälder günstige Nisthabitate, im Gebiet legt sie ihre Nisthöhlen vor allem in morschem Eichenholz, aber auch in morschem Weißdorn an. Ein Nest der Sumpfmeise wurde in einem Astloch eines *Ilex aquifolium*-Stammes gefunden, der einen Umfang von über 30 cm aufwies. Solche Exemplare finden sich regional nur noch in alten Hudewäldern. Die Sumpfmeise bevorzugt Fäulnishöhlen, die durch weiteres Aushacken vergrößert werden.

Hudewälder haben auch als Nahrungshabitat für einzelne Meisenarten eine wichtige Bedeutung. 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). Die Blaumeise war innerhalb des *Betulo-Quercetum*-Vegetationskomplexes vorwiegend an der Birke (*Betula pendula*) anzutreffen. 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 für die Schlehe feststellen.

4.1.3 Die Blütenbesucher-Gemeinschaften an Waldstandorten (Beispiel Hummeln; *Hymenoptera: Bombus*)

Innerhalb der Gilde der Blütenbesucher dominieren an Waldstandorten Hummeln (*Bombus*, *Hymenoptera*, *Apoidea*). Besonders auffällig sind die auf der Nestsuche fliegenden Königinnen vor dem Laubausbruch zur Zeit der Frühjahrsblüte (NIMIS 1976). Da besonders lichte Waldstandorte ein reichhaltiges und auch über das Jahr hin langwährendes Blumenangebot in der Krautschicht bieten, sollte eine Untersuchung ehemaliger Hude- bzw. Schneitelwälder im

Hinblick auf ihre Hummelfauna sehr lohnend sein. Aus diesem Grunde untersuchte KIENE (1993) die Hummelzönose des Benthheimer Waldes (Bad Bentheim); s. Abb. 1. Im Vordergrund standen u. a. Fragen der Bedeutung des Hudewaldes als Nesthabitat der staatengründenden Frühjahrsköniginnen, die Symphänologie der Nektar- und Pollenpflanzen und ihre Nutzung durch die Hummelköniginnen und Arbeiterinnen. Die Erfassung der Hummel-Zönose beruht im wesentlichen auf Transekt-Untersuchungen (6 Strecken) und Dauerflächen-Beobachtungen (3 Flächen) in Anlehnung an die Methoden von STEFFNY et al. (1984) und KRATOCHWIL (1989a) in einem *Stellario-Carpinetum typicum*, *Stellario-Carpinetum periclymenetosum* und *Stellario-Carpinetum stachyetosum* über den Zeitraum März bis Juli 1993.

Innerhalb der untersuchten Pflanzengesellschaften nimmt die Diversität der Hummelarten (Königinnen) in der Reihung *Stellario-Carpinetum typicum* (3 Arten), *Stellario-Carpinetum periclymenetosum* (5 Arten) und *Stellario-Carpinetum stachyetosum* (7 Arten) zu (Abb. 4). In den letzten beiden kam auch die Waldschmarotzer-Hummel *Psithyrus sylvestris* Lep. vor. Die Arbeiterinnen nutzen als Pollensammel-Habitat das *Stellario-Carpinetum periclymenetosum* (2 Arten) und das *Stellario-Carpinetum stachyetosum* (5 Arten). Der wesentliche Grund für das Verteilungsmuster ist das unterschiedliche Nahrungspflanzen-Spektrum; die Tab. 3 zeigt die von den Hummeln genutzten Blütenpflanzen in den einzelnen Gesellschaften. Die Breite des Pflanzenarten-Spektrums variiert unter den einzelnen Hummelarten sehr stark (KIENE 1993).

Hinsichtlich der Auswahl eines Nistplatzes orientierten sich *Bombus terrestris* und *B. lucorum* an bezeichnenden Hudewald-Elementen, z. B. an alten Stieleichen mit ausgeprägtem Wurzelwerk oder auch an älteren *Ilex aquifolium*-Büschchen. Letztere haben, wenn sie besonnt werden, auch eine wichtige Funktion für den Bahnflug der Männchen (s. dazu auch KRÜGER 1951, BRINGER 1973); dies konnte im Gebiet auch an Männchen von *Psithyrus sylvestris* beobachtet werden (KIENE 1993). *Bombus pratorum* und *B. pascuorum* nisten in dichter Vegetation und deren Streu, *Bombus terrestris* und *B. lucorum* im Erdboden, u. a. in verlassenem Mäusenestern. Eine spezifische Nistweise zeigt die Baumhummel *B. hypnorum*; ihr Nist-Autotop stellen alte, hohle Hudeebäume dar.

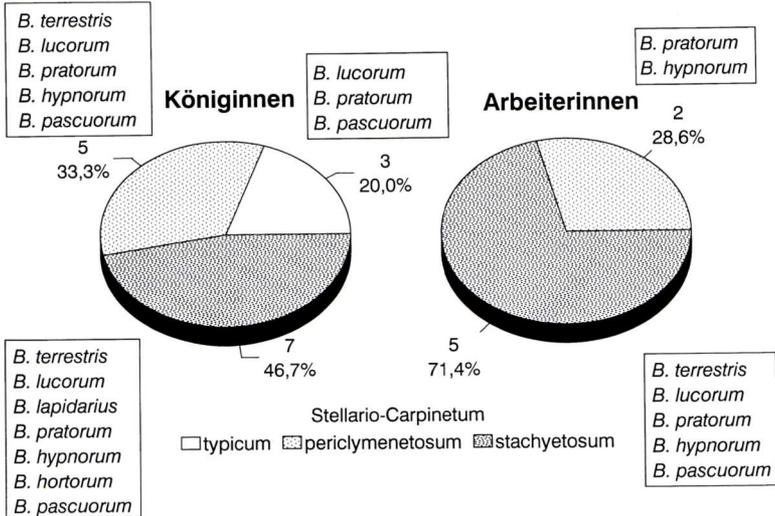


Abb. 4: Prozentanteil der im Benthheimer Wald (Bad Bentheim, Niedersachsen) in den einzelnen Subassoziationen des *Stellario-Carpinetum* festgestellten Hummelarten (Königinnen, Arbeiterinnen); in Anlehnung an KIENE (1993).

Tab. 3: Das von Hummeln (*Hymenoptera Apoidea: Bombus*) genutzte Pflanzenartenspektrum des *Stellario-Carpinetum typicum*, *Stellario-Carpinetum periclymenetosum* und *Stellario-Carpinetum stachyetosum* im Bentheimer Wald (Untersuchungszeitraum 04.03.1993-09.06.1993, Angaben nach KIENE 1993). Unterstrichen sind die von Hummeln bevorzugt genutzten dominanten Nektar- und Pollenpflanzen.

Stellario-Carpinetum										
typicum	periclymenetosum	stachyetosum								
Strauchschicht	<i>Ilex aquifolium</i> <i>Crataegus laevigata</i>									
Diff.-Arten	<div style="border: 1px dashed black; padding: 5px;"> <i>Glechoma hederacea</i> <i>Ranunculus ficaria</i> <i>Sanicula europaea</i> <i>Primula elatior</i> </div>									
Quercu-Fagetea, Fagetalia, Carpinion KC, OC, VC	<div style="border: 1px dashed black; padding: 5px;"> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 33%;"><i>Viola reichenbachiana</i></td> <td style="width: 33%;"><i>Viola reichenbachiana</i></td> </tr> <tr> <td><i>Anemone nemorosa</i></td> <td><i>Anemone nemorosa</i></td> </tr> <tr> <td><u><i>Lamium galeobdolon</i></u></td> <td><u><i>Lamium galeobdolon</i></u></td> </tr> <tr> <td><i>Stellaria holostea</i></td> <td><i>Stellaria holostea</i></td> </tr> </table> </div>		<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Anemone nemorosa</i>	<u><i>Lamium galeobdolon</i></u>	<u><i>Lamium galeobdolon</i></u>	<i>Stellaria holostea</i>	<i>Stellaria holostea</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Viola reichenbachiana</i>									
<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Anemone nemorosa</i>									
<u><i>Lamium galeobdolon</i></u>	<u><i>Lamium galeobdolon</i></u>									
<i>Stellaria holostea</i>	<i>Stellaria holostea</i>									
sonstige Waldarten	<div style="border: 1px dotted black; padding: 5px;"> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 33%;"><i>Oxalis acetosella</i></td> <td style="width: 33%;"><i>Oxalis acetosella</i></td> <td style="width: 33%;"><i>Oxalis acetosella</i></td> </tr> </table> </div>		<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Oxalis acetosella</i>					
<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Oxalis acetosella</i>								
Glechometalia	<div style="border: 1px dashed black; padding: 5px;"> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 33%;"><i>Ajuga reptans</i></td> <td style="width: 33%;"><i>Ajuga reptans</i></td> </tr> <tr> <td><u><i>Geranium robertianum</i></u></td> <td><u><i>Geranium robertianum</i></u></td> </tr> </table> </div>		<i>Ajuga reptans</i>	<i>Ajuga reptans</i>	<u><i>Geranium robertianum</i></u>	<u><i>Geranium robertianum</i></u>				
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Ajuga reptans</i>									
<u><i>Geranium robertianum</i></u>	<u><i>Geranium robertianum</i></u>									

Die heutigen Hudewaldbereiche werden einerseits durch hypereuryök-intermediäre Arten (*Bombus terrestris*, *B. lucorum*) charakterisiert, die sich durch eine weite ökologische Amplitude in der Ressourcennutzung auszeichnen und deshalb häufig auch zu Kulturfolgern geworden sind, andererseits durch euryök-hylophile Arten (*Bombus pratorum*, *B. pascuorum*, *B. hortorum*). Bei letzteren handelt es sich im wesentlichen um Arten, die häufig im Bereich der Saum- und Mantelgesellschaften anzutreffen sind, aber auch im nicht intensivierten Wirtschaftsgrünland regelmäßig auftreten. Waldhude und Schneitelwirtschaft haben über lange Zeiträume für offene und lichten Waldstellen gesorgt und damit besonders diesen Hummelarten zusagende Lebensräume geboten.

Alte Wirtschaftsweisen können einen großen Einfluß auf das Vorkommen einzelner Hummelarten haben. So sieht WOLF (1987) im Siegerland das Ende der Haubergwirtschaft als Ursache für den Rückgang zahlreicher Hummelarten an. Als stenotope Art der ehemaligen Hauberge wird *Bombus subterraneus* angeführt (WOLF 1985, HAGEN & WOLF 1993), diese gilt heute als besonders stark bedroht (HAGEN 1990).

4.1.4 Xylobionten-Synusien

Hudewälder beherbergen zumindest in der heutigen Zeit einen hohen Anteil an Tot- und Altholz und stellen damit für die Gemeinschaft der xylobionten Käfer zusagende Lebensbedingungen (ABMANN & KRATOCHWIL 1995). Die Ansprüche vieler Arten sind sehr spezifisch, so ist u. a. auch an den besonders reichstrukturierten Mast- und Solitärreichen sowie an den stark verwachsenen Hudebuchen eine große Vielfalt an Xylobionten-Synusien zu erwarten. Erste Stichproben ergaben bemerkenswerte Einzelfunde. So wurde an den verpilzten Eichenzweigen im „Borkener Paradies“ (Meppen; Abb. 1) der seltene Dusterkäfer *Tetratoma des-*

maresti (Tetratomidae) nachgewiesen, an den weißfaulen Bereichen der „Reiserbuchen“ im „Tinner Loh“ der Kopfhornschröter *Sinodendron cylindicum* (Lucanidae). Die Untersuchungen an den Xylobionten-Synusien alter Waldstandorte der Hudelandschaft sind noch nicht abgeschlossen.

4.2 Mantel- und Gebüschgesellschaften des Hudewaldmosaiks

4.2.1 Die Gemeinschaft der Meisen des *Dicrano-Juniperetum*, *Roso-Juniperetum* und *Crataego-Prunetum* (Nahrungshabitate / Nistplätze)

a) *Dicrano-Juniperetum* und *Roso-Juniperetum*

In den Hudelandschaften tritt die Weidenmeise (*Parus montanus*) bevorzugt in reinen Wacholder-Beständen auf, so z. B. im Wacholderhain „Wachendorf“ und in der Meppener Kuhweide (Abb.1); s. NIEMANN (1994). Der Wacholder dient ihr als wichtiger Versteck- und Nahrungsplatz. Zur Kompensation des winterlichen Insektenmangels legt sie Vorratsverstecke für Fichten-, Kiefern- und Wacholdersamen in den Spalten, Moos- und Flechtenrasen grobborkiger Stämme und Äste des Wacholders an (s. auch HAFTORN 1956, GIBB 1960, LUDSCHER 1973); da es sich um eine immergrüne Art handelt, ist ein solcher Versteckplatz von besonderem Vorteil. Während des Sommers nutzt die Weidenmeise den Wacholder im *Dicrano-Juniperetum* auch als Nahrungshabitat zum Insektenfang. In der *Carpinion*-Landschaft wechselt sie jedoch auf das Insekten-reichere *Crataego-Prunetum*. Ein weiterer Grund für diesen Wechsel dürfte auch darin liegen, daß im *Roso-Juniperetum* der *Carpinion*-Landschaft *Juniperus communis* häufig von dem Spreizklimmer *Rosa canina* bewachsen und dadurch ein Zugang an die Wacholderborke meist verwehrt ist. Die Nisthöhlen legen Weidenmeisen vorwiegend in Altholzbeständen (*Quercus robur*, morscher *Crataegus* u. a.) an. Somit ist das *Dicrano*- und *Roso-Juniperetum* nur ein, wenngleich im Gebiet sehr wichtiger Teil-Lebensraum, in der *Betulo-Quercetum*-Landschaft als Versteck- und Nahrungsplatz, in der *Carpinion*-Landschaft nur als Versteckplatz.

Auch die Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*) zeigt in den Untersuchungsgebieten eine besonders starke Bindung an den Wacholder, der für sie in den Hudegebieten ein essentieller Nistplatz darstellt (s. ausführlich bei ABMANN & KRATOCHWIL 1995). Aber auch hier ist das *Dicrano*- und *Roso-Juniperetum* nur ein Teil-Lebensraum, denn als Nahrungshabitate nutzt dieser euryöke Insekten- und Spinnenfresser im Gebiet bevorzugt Eichen (*Quercus robur*), aber auch Schlehen (*Prunus spinosa*). Die Schwanzmeisen-Nester, die in den Untersuchungsgebieten ausschließlich in freistehendem Wacholder gefunden wurden, zeigen einen sehr spezifische Zusammensetzung des Nistmaterials (Tab. 4). Es dominiert das epiphytische Moos *Hypnum mammilatum* (= *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*) mit geraden bis sichelförmigen Phylliden, die leicht beim Nestbau eingeflochten werden können. Am Boden vorkommende Moos-Arten mit unregelmäßig verzweigter Wuchsform (z. B. *Hypnum cupressiforme*) wurden nie verwendet. Ein besonders wichtiges Nest-Requisit stellen Flechten dar (s. auch GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993), im Untersuchungsgebiet im wesentlichen *Hypogymnia physodes*. Ferner ist in den Nestern sehr häufig Wacholderborke eingearbeitet, die mit Moosen und Spinnfäden verflochten wird, ferner Wacholdernadeln und die Scheinbeeren des Wacholders. Ein so „getarntes“ Nest ist schon aus geringer Entfernung kaum mehr zu entdecken.

Anhand des verwendeten Nistmaterials kann die Herkunft des Nestes (*Dicrano-Juniperetum* oder *Roso-Juniperetum*) leicht erschlossen werden. Zum einen „verrät“ *Dicranum scoparium* im Nestmaterial als die differenzierende Art des *Dicrano-Juniperetum*, das wiederum nur als Ersatzgesellschaft im *Betulo-Quercetum*-Wuchsgebiet vorkommt, die Lokalität.

Tab. 4: 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).

NISTMATERIAL	DICRANO- JUNIPERETUM		ROSO- JUNIPERETUM		PERIC.- FAGET.
	Schwanzmeise		Schwanzmeise		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</i> cf. <i>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</i> spec.	+	-	-	++	-
<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	+	+++	+++	++	-
Insektenkokkons	-	++	-	-	-
Heidekraut	-	+	-	-	-
Undefiniertes	-	32 %	32 %	-	-
Blattreste (<i>Quercus robur</i>)	-	-	-	+	-

wohingegen im *Carpinion*-Gebiet dieser Zeiger fehlt. Im dortigen *Roso-Juniperetum* sind *Physcia tenella* und *Ph. adscendens* Bestandteil des Nestes. Beide wachsen nur auf sehr basenreichem Substrat, z. B. auf *Sambucus nigra*, der unter den hier betrachteten Landschaften nur im *Carpinion*-Gebiet vorkommt. Der geringere Anteil an Rindenstücken in den Nestern aus dem *Roso-Ulmetum* rührt von *Rosa canina* her, die die Meisen schlechter an die Borke kommen läßt (s. o.). Das Nest einer Kohlmeise ist durch andere Moosarten charakterisiert (Tab. 4).

b) *Crataego-Prunetum*

Diese Gesellschaft, die innerhalb der Hudegebiete auf die *Quercu-Ulmetum*- bzw. *Carpinion*-Landschaft beschränkt ist, und der *Betulo-Quercetum*-Landschaft fehlt, ist für Meisen (z. B. Kohlmeise, Schwanzmeise, Weidenmeise) besonders als Nahrungshabitat attraktiv, da die Schlehe über einen hohen Insektenreichtum verfügt. Aber auch die Schlehenknospen werden gerne aufgrund des proteinreichen Pollens von Meisen genutzt (MESTERS 1967).

4.2.2 Die Blütenbesucher-Gemeinschaften des Gebüsch-/Offenland-Vegetationskomplexes (*Lepidoptera*, *Syrphidae*)

a) Tagfalter-Zönosen (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*)

Untersuchungen an Tagfalter-Zönosen, die auf der Grundlage der Transektmethode (STEFFNY et al. 1984) in den Monaten Mai bis September 1993 an 32 Tagen in 2 Bereichen des „Borkener Paradieses“ (Meppen, Abb. 1) durchgeführt wurden, belegen, daß die höchsten Arten- und Individuenzahlen in den südexponierten Übergangsbereichen zwischen Offenland-, Saum- und Mantel-Gesellschaften festzustellen sind (BATHKE 1994). Nur an solchen Stellen treten in der Regel *Thymelicus lineola*⁴ (*Hesperiidae*), *Pyronia tithonus*⁵ und *Aphantopus hyperanthus* (beide *Satyridae*) auf, oder haben Arten wie *Thecla betulae*⁶ (*Lycaenidae*), *Anthocharis cardamines* (*Pieridae*), *Vanessa atalanta* (*Nymphalidae*), aber auch *Maniola jurtina* (*Satyridae*) und *Pieris rapae* (*Pieridae*) ihr Hauptvorkommen im Untersuchungsgebiet (Abb. 5). Ferner fliegt hier auch gelegentlich der Faulbaum-Bläuling *Celastrina argiolus*⁷ (*Lycaenidae*) sowie *Hesperia comma* (*Hesperiidae*). Ein wesentlicher Grund liegt u. a. in dem wärmeren Mikro- und Mesoklima sowie - bedingt durch die Verzahnung mehrerer Vegetationseinheiten - in dem überdurchschnittlich hohen Nektarpflanzen-Angebot auf kleinem Raum. Zu den besonders wichtigen Nektarpflanzen zählen *Cirsium arvense* (*Artemisietea*), *Dianthus deltoides* (angrenzendes *Diantho-Armerietum*), *Achillea millefolium* (angrenzendes *Lolio-Cynosuretum*). *Cirsium arvense* hatte als Nektarquelle die größte Bedeutung; hier fanden sich mit Ausnahme von *Aphantopus hyperanthus* und *Pyronia tithonus* alle weiteren 14 im Untersuchungsgebiet festgestellten Tagfalter-Arten.

Die Bindung an Gebüschgesellschaften bzw. Waldmäntel ist von vielen der hier vorkommenden Arten bekannt, ebenso die Gründe. Neben dem bereits erwähnten Mikro- und Mesoklima ist es das reichhaltige Nektarpflanzen-Angebot (Abb. 5, Tab. 5). Das Vorkommen von *Thymelicus lineola*, eher eine Offenlandart, hat seinen Grund in der lokalen Bevorzugung von *Cirsium arvense* als Nektarpflanze. Aber auch bestimmte Lebensraum-Strukturen können von ausschlaggebender Bedeutung sein. So zeigen einzelne Arten (z. B. *Pyronia tithonus*) ein typisches Revierverhalten, wobei die Männchen „Sitzwarten“ im Gebüschmantel in einer

⁴ Rote Liste Niedersachsen Kategorie 5 (bei anhaltender Lebensraumzerstörung gefährdet)

⁵ Rote Liste Niedersachsen Kategorie 2 (stark gefährdet)

⁶ siehe Fußnote 4

⁷ siehe Fußnote 4.

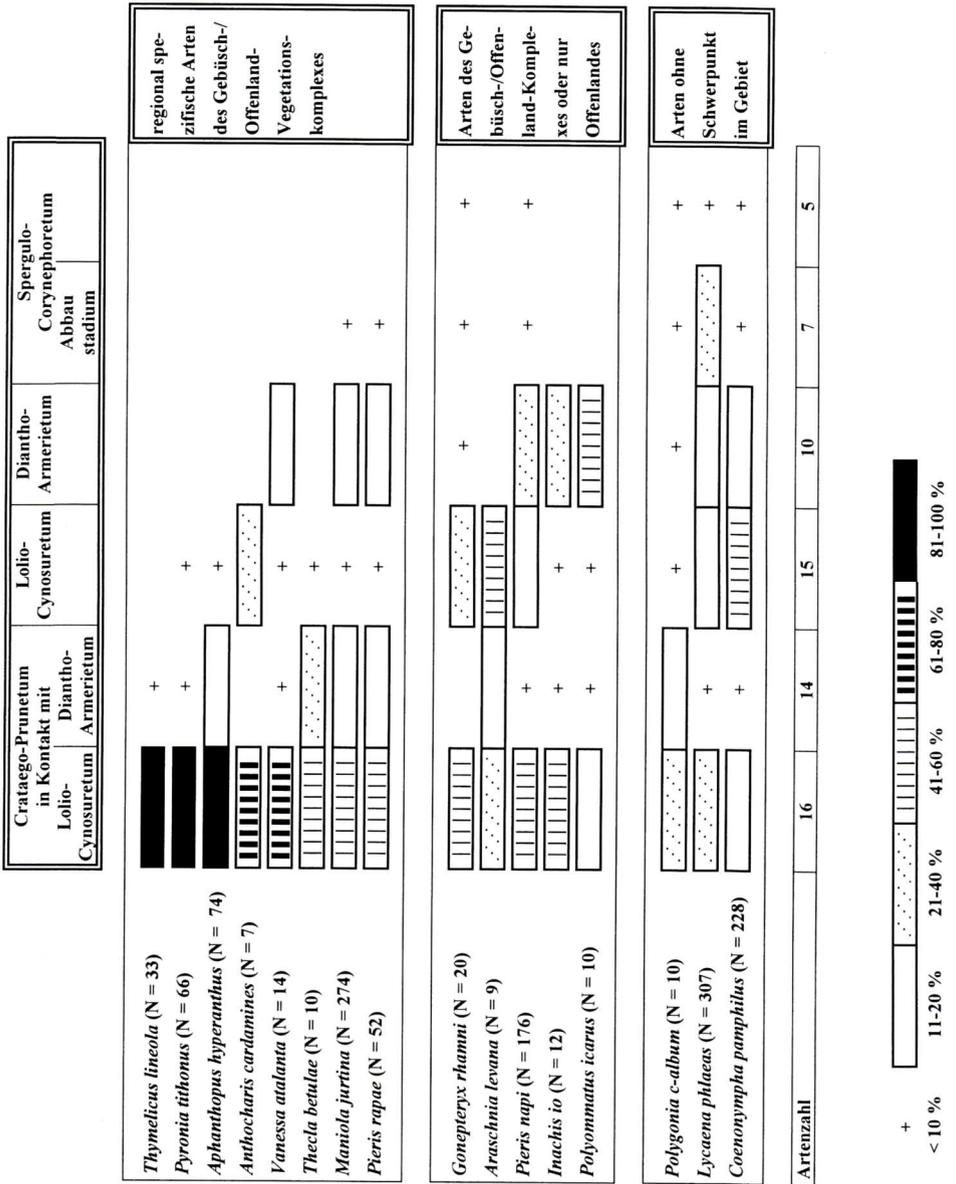


Abb. 5: Stenotopie-Grad der in den untersuchten Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen im „Borkener Paradies“ (Meppen) nachgewiesenen Tagfalter-Arten (*Lepidoptera: Rhopalocera, Hesperidae*); verändert nach BATHKE (1994).

Ferner traten im Gebiet auf: im *Crataego-Prunetum* im Kontakt mit dem *Lolio-Cynosuretum*: *Pieris brassicae* (N = 3), *Aglais urticae* (N = 3), *Lasiommata megera* (N = 1), *Hesperia comma* (N = 1), *Celastrina argiolus* (N = 1); im *Crataego-Prunetum* im Kontakt mit dem *Diantho-Armerietum*: *Hesperia comma* (N = 1), *Celastrina argiolus* (N = 1); im Abbaustadium des *Spergulo-Corynephorretum*: *Hesperia comma* (N = 2); im *Lolio-Cynosuretum*: *Celastrina argiolus* (N = 1)

Tab. 5: Das von Tagfaltern (*Lepidoptera: Rhopalocera, Hesperidae*) in den untersuchten Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen im „Borkener Paradies“ (Meppen) im Untersuchungszeitraum Mai bis September 1993 genutzte Nektarpflanzen-Spektrum (Angaben nach BATHKE 1994). Unterstrichen sind die von Tagfaltern bevorzugt genutzten Nektarpflanzen. Die Transektstrecke wurde so gewählt, daß das gesamte Pflanzenarten-Spektrum der jeweiligen Pflanzengesellschaften auch im Vegetationskomplex weitgehend vorhanden war.

	Crataego-Prunetum in Kontakt mit Lolio-Cynosuretum	Diantho-Armerietum	Lolio-Cynosuretum	Diantho-Armerietum	Spergulo- Corynephoretum Abbaustadium
AC		<i>Dianthus deltoides</i>		<i>Dianthus deltoides</i>	
Galio-Urticenea	<i>Galium aparine</i> <i>Glechoma hederacea</i>				
VC, OC, KC		<i>Sedum acre</i>		<i>Sedum acre</i> <i>Linaria vulgaris</i> <i>Viola tricolor tricolor</i> <i>Veronica spicata</i>	
Armerion, Festuco- Sedetalia, Sedo-Scleranthetia und Diff.				<i>Ranunculus bulbosus</i>	
VC, OC, KC, Arrhenatheretalia, Molinio- Arrhenatheretea	<i>Ranunculus bulbosus</i> <i>Stellaria graminea</i> <i>Trifolium repens</i> <i>Bellis perennis</i> <i>Prunella vulgaris</i> <i>Achillea millefolium</i> <i>Taraxacum officinale</i> <i>Cardamine pratensis</i>		<i>Ranunculus bulbosus</i> <i>Stellaria graminea</i> <i>Trifolium repens</i> <i>Bellis perennis</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	
Nardo Callunetea Nardetalia					<i>Calluna vulgaris</i> <i>Thymus pulegioides</i>
Magerkeitszeiger	<i>Leontodon autumnalis</i>			<i>Leontodon autumnalis</i> <i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Hypochaeris radicata</i>
Begleiter	<i>Cirsium arvense</i>			<i>Geranium pusillum</i> <i>Cirsium arvense</i>	

Höhe von ca. 1,70 m einnehmen. *Pyronia tithonus* ist ein typischer Falter von Gebüsch-Landschaften (WEIDEMANN 1995), gleiches gilt auch für *Aphantopus hyperanthus*. Gebüsche benötigt auch *Celastrina argiolus* zur „Balz“ (WEIDEMANN l. c.); zur Eiablage dienen die Knospen verschiedener Sträucher. Die Bindung von *Thecla betulae* an das *Crataego-Prunetum* steht in Zusammenhang mit der Larvalpflanze *Prunus spinosa*, gleiches gilt für *Gonepteryx rhamni*, der im Raupenstadium an *Frangula alnus*, aber auch am besonnenen *Rhamnus cathartica* frißt (WEIDEMANN l. c.). Der Echte Kreuzdorn erreicht im Untersuchungsgebiet im *Crataego-Prunetum* hohe Deckungsgrade. Für das Vorkommen einer Vielzahl von Tagfalter-Arten sind die im Kontakt zum *Crataego-Prunetum* wachsenden nitrophytischen Saumgesellschaften als Larval- und Adulthabitat entscheidend. Im Bereich der Gesellschaften des *Alliarion* (*Alliario-Chaerophylletum*) fliegen *Anthocharis cardamines* (Larval-Futterpflanze hier: *Alliaria petiolata*), *Pieris rapae* und *P. napi* (Larval-Futterpflanze: diverse Brassicaceen) sowie u. a. die dort auch im Larvalstadium an *Urtica dioica* monophag lebenden Nymphaliden-Arten *Vanessa atalanta*, *Inachis io* und *Araschnia levana*. Unter den Arten, die zwar schwerpunktmäßig im Bereich des *Crataego-Prunetum* vorkommen, aber sich auch im Offenlandbereich aufhalten, zeigen *Gonepteryx rhamni* und *Araschnia levana* zusätzlich eine Bindung an das *Lolio-Cynosuretum*, *Pieris napi* und *Inachis io* an das *Diantho-Armerietum*.

Die Ergebnisse belegen die große Bedeutung des Mosaikcharakters der Vegetation und dabei besonders die der Ökoton-Strukturen für die Diversität der Falter-Zönosen. Die Untersuchungen zur Bindung von Tagfalter-Arten an Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe des Hudewaldmosaiks werden derzeit fortgeführt.

b) Schwebfliegen (*Diptera: Syrphidae*)

Während für die meisten Tagfalter-Zönosen zur Kennzeichnung ihres Lebensraumes Vegetationskomplexe angeführt werden müssen, können Syrphiden-Gemeinschaften z. T. auf der Ebene von Einzelgesellschaften analysiert werden. In Einzelfällen ist jedoch auch der Bezug zum Vegetationskomplex wichtig (KRATOCHWIL 1989a); dies gilt z. B. für solche Schwebfliegen-Arten, die aufgrund eines polyvoltinen Entwicklungszyklus oder einer sehr langen Flugzeit mehrere Pflanzengesellschaften in zeitlicher Folge nutzen. Für die Hudelandschaft „Borkener Paradies“ (Meppen, Abb. 1) wurde auf dem pflanzensoziologischen Raster eine erste Bestandsaufnahme der Syrphiden durch BLUME-BATHKE (1995) durchgeführt. Die Erfassung erfolgte in 2 jeweils 100 m² großen Dauerbeobachtungsflächen über einen Zeitraum vom 30.04. bis 21.09.1993 (zur Methode s. BLUME-BATHKE 1995).

Insgesamt konnten 46 Arten nachgewiesen werden (1489 Individuen), dies entspricht 16 % der für Norddeutschland von KRÖBER (1956) angegeben Artenzahl (N = 282).⁸ Besonders charakteristisch ist dabei im Gebiet der hohe Anteil saisonal migrierender Arten (N = 12). Im folgenden seien die Schwebfliegen-Zönosen eines *Crataego-Prunetum* und eines *Alliario-Chaerophylletum* vorgestellt.

1) *Crataego-Prunetum*

Im „Borkener Paradies“ wurden im *Crataego-Prunetum* 14 Schwebfliegen-Arten festgestellt, dabei handelt es sich ausschließlich um Arten, die im Gebiet entweder eine Präferenz in einer anderen Pflanzengesellschaft haben, im wesentlichen im *Alliario-Chaerophylletum* (z. B. *Xylota lenta*, *Syrirta pipiens*, *Eristalis pertinax*, *Eristalis horticola*) oder im *Lolio-Cynosuretum luzuletosum* (*Volucella pellucens*); s. Abb. 6. Zu den im Gebiet dominanten Arten des *Crataego-Prunetum* zählen *Episyrphus balteatus* und *Myathropa florea*, beides Arten mit einer großen ökologischen Amplitude, sowie *Syrirta pipiens* und *Eristalis pertinax* (s. u.).

⁸ s. dazu auch BARKEMEYER (1994).

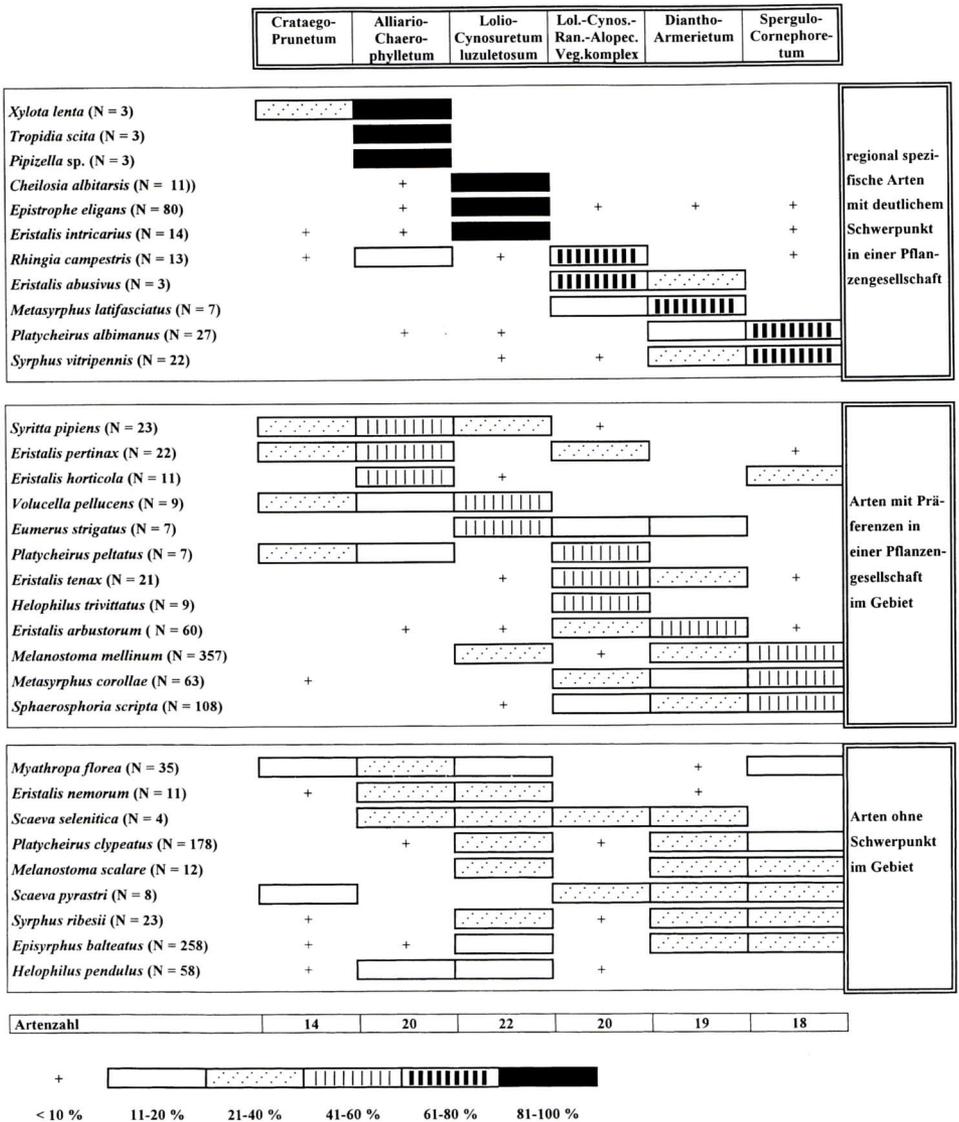


Abb. 6: Stenotopie-Grad der in den untersuchten Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen im „Borkener Paradies“ (Meppen) nachgewiesenen Schwebfliegen-Arten (Diptera: Syrphidae); verändert nach BLUME-BATHKE (1995).

Ferner traten im Gebiet auf: im *Alliario-Chaerophylletum*: *Cheilosia pagana* (N = 2), *Cheilosia variabilis* (N = 1), *Chrysogaster solstitialis* (N = 1); im *Lolio-Cynosuretum*: *Chrysogaster hirtella* (N = 2), *Chrysogaster lucida* (N = 2), *Chrysogaster solstitialis* (N = 1), *Helophilus affinis* (N = 1) im *Lolio-Cynosuretum-Iranunculo-Alopecuretum*-Vegetationskomplex: *Pyrophæna granditarsa* (N = 1), *Metasyrphus luniger* (N = 1), *Megasyrphus annulipes* (N = 1), *Cheilosia impressa* (N = 1), *Neoascia podagrica* (N = 1); im *Diantho-Armerietum*: *Metasyrphus luniger* (N = 1), *Pipiza* sp. (N = 1), *Eristalinus sepulchralis* (N = 1); im *Spergulo-Corynephorretum*: *Epistrophe nidicollis* (N = 1).

Blütenbesuche erfolgten an 7 Pflanzenarten, wobei solche an Sträuchern dominieren (*Prunus spinosa*, *Crataegus laevigata*, *Rhamnus cathartica*, *Rubus caesius*, *Sambucus nigra*); s. Tab. 6. Unter den Kräutern wurden *Galium aparine* und *Urtica dioica* besucht. Die blütenökologische Bedeutung dieser Gesellschaft beschränkt sich im wesentlichen auf die Monate Juni und Juli, ein Großteil der Syrphiden-Zönose wechselt dann in der 2. Jahreshälfte auf das *Alliario-Chaerophylletum* über. Eine genaue Analyse der von Syrphiden besuchten Pflanzenarten des *Crataego-Prunetum*, aber auch der anderer Pflanzengesellschaften (hinsichtlich Blumentyp, Arealtyp, syntaxonomische Einordnung, Blühphänologie, Floreszenztyp, Blumenmenge u. a.) erfolgte bei BLUME-BATHKE (1995). Mantelgesellschaften haben auch eine wichtige Bedeutung für partnersuchende Schwebfliegen-Männchen, die an diesen linearen Strukturen patrouillieren (MAIER & WALDBAUER 1979); dieses Verhalten konnte auch im Untersuchungsgebiet mehrfach beobachtet werden (BLUME-BATHKE 1995). Wichtig ist außerdem das *Crataego-Prunetum* als Larval-Habitat. So lebt die im benachbarten *Lolio-Cynosu-retum* nachgewiesene Schwebfliege *Epistrophe eligans* im Larvenstadium unter besonnten Gehölzen (z. B. *Sambucus nigra*), besucht aber auch im Adultstadium häufig Gebüsche (*Crataegus laevigata*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Sambucus nigra*; s. RÖDER 1990).

2) *Alliario-Chaerophylletum*

Das *Alliario-Chaerophylletum* wurde im Untersuchungsjahr von 20 Schwebfliegen-Arten aufgesucht (BLUME-BATHKE 1995). Wenngleich in sehr geringer Individuenzahl, so sind dennoch *Xylota lenta*, *Tropidia scita* und *Pipizella spec.* regional innerhalb der untersuchten Pflanzengesellschaften stenotop. *Xylota lenta*, die auch im *Crataego-Prunetum* vorkommt, lebt im Larvenstadium an sich stark zersetzendem feuchten Holz, das in den angrenzenden Hudewäldern reichlich anfällt. Eine Bindung an Eichen-Mischwälder wies SSYMANK (1991) nach, auch STUBBS (1982) charakterisiert *Xylota lenta* als typische Waldart. Das Vorkommen von *Tropidia scita* steht einerseits in Zusammenhang mit der im Vergleich zu allen anderen Pflanzengesellschaften besonders hohen Menge an anfallenden Viehexkrementen, in denen sich die coprophagen Larven dieser Art entwickeln, andererseits in dem höheren Feuchtigkeitsbedarf der Adulti (BASTIAN 1986, RÖDER 1990).

Ferner zeigten für diese Hochstaudengesellschaft *Syritta pipiens*, *Eristalis pertinax* und *Eristalis horticola* eine deutliche Präferenz. Ein Grund ist die hohe Blumdichte von *Chaerophyllum temulum*, welches sich nahtlos an die beiden Blumenwellen des *Crataego-Prunetum* (*Prunus spinosa*: Anfang bis Mitte Mai, *Rhamnus cathartica*: Anfang Juni) anschließt (Tab. 6). Blütenbesuche erfolgten im *Alliario-Chaerophylletum* ferner an *Crataegus laevigata*, *Prunus spinosa* und *Rubus caesius* sowie an *Galium aparine* und *Rosa canina*.

Die dominanten Syrphiden-Arten entsprechen denen des *Crataego-Prunetum* (*Episyrphus balteatus*, *Myathropa florea*, *Syritta pipiens* und *Eristalis pertinax*), hinzu kamen in geringerer Individuendichte *Melanostoma mellinum* und *Platycheirus clypeatus*. Ein Vergleich der Gemeinschaften beider Lebensräume über die RENKONEN'sche Zahl und den WAINSTEIN-Index belegen den hohen Grad der Ähnlichkeit beider Zönosen (BLUME-BATHKE 1995).

Waldrandstrukturen haben für Syrphiden eine hohe Attraktivität (SSYMANK 1991), ein Grund liegt wahrscheinlich unter anderem in dem für Syrphiden günstigen Mikro- und Mesoklima-Gradienten. Blütenökologisch und im Hinblick auf die Gemeinschaft der Schwebfliegen bilden das *Crataego-Prunetum* und das *Alliario-Chaerophylletum* eine Einheit. Aufgrund der Larval-Lebensweise (ein Drittel aller Arten ernähren sich im Larvalstadium phytophag bzw. terrestrisch saprophag) kann geschlossen werden, daß der Anteil der indigenen Arten im *Alliario-Chaerophylletum* gegenüber allen anderen untersuchten Gesellschaften besonders hoch ist (gleiches gilt auch für das *Crataego-Prunetum*); s. dazu auch KRATOCHWIL (1989c).

Tab. 6: Das von Schwebfliegen (*Diptera: Syrphidae*) in den untersuchten Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen im „Borkener Paradies“ (Meppen) im Untersuchungszeitraum April bis September 1993 genutzte Nektar- und Pollenpflanzen-Spektrum (Angaben nach BLUME-BATHKE 1995). Unterstrichen sind die von Schwebfliegen bevorzugt genutzten Pflanzenarten.

	Crataego-Prunetum	Alliario-Chaerophylletum	Lolio-Cynosuretum	Diantho-Armerietum	Spergulo-Corynephoretum
AC/ Ass.-Diff.	<i>Prunus spinosa</i> <i>Crataegus laevigata</i> <i>Rhamnus cathartica</i> <i>Rosa canina</i>	<u><i>Chaerophyllum temulum</i></u>	<i>Lolium perenne</i>	<u><i>Dianthus deltoides</i></u> <i>Galium verum</i> <i>Veronica spicata</i>	<i>Corynephorus canescens</i>
Prunetalia, Artemisietea, Galio-Urticenea, Convolutetalia	<i>Sambucus nigra</i> <i>Rubus caesius</i> <i>Urtica dioica</i> <i>Galium aparine</i>	<i>Rubus caesius</i> <i>Urtica dioica</i>		<i>Senecio jacobaea</i>	
VC, OC, KC Armerion, Festuco-Sedetalia, Sedo-Scleranthetea			<i>Rumex acetosella</i> <i>Rumex acetosella</i> <i>Cerastium arvense</i> (lok.) <i>Sedum acre</i> <i>Viola tricolor tricol.</i> <i>Sedum rupestre</i>	<i>Rumex acetosella</i>	
VC, OC, KC Arrhenatheretalia, Molinio-Arrhenatheretea			<i>Achillea millefolium</i> <i>Plantago lanceolata</i> <i>Festuca rubra</i> s.l. <i>Ranunculus bulbosus</i> <i>Phleum pratense</i> <i>Cardamine pratensis</i> <i>Cerastium holosteoides</i> <i>Stellaria graminea</i> <i>Poa pratensis</i>	<i>Achillea millefolium</i> <i>Plantago lanceolata</i> <i>Festuca rubra</i> s.l.	
sonstige Magerkeitszeiger			<i>Agrostis capillaris</i> <i>Hypochaeris radicata</i> <i>Agrostis capillaris</i> <i>Leontodon autumnalis</i>	<i>Agrostis capillaris</i> <i>Hypochaeris radicata</i> <i>Agrostis capillaris</i> <i>Leontodon autumnalis</i>	
Begleiter		<i>Anthoxanthum odoratum</i> <i>Cirsium arvense</i> <i>Galeopsis tetrahit</i> <i>Viola canina</i>			<i>Calluna vulgaris</i> <i>Deschampsia flexuosa</i>

4.2.3 Der Phytophagenkomplex des Wacholders (*Juniperus communis*)

Der Wacholder (*Juniperus communis*) als einer der aspektbestimmenden Elemente der nordwestdeutschen Hudelandschaften zeigt in den meisten Gebieten bedingt durch die Überalterung der Bestände und die ausbleibende Verjüngung einen starken Rückgang (POTT & HÜPPE 1991). Als Erklärung werden das Fehlen traditioneller Bewirtschaftungsmethoden, Abnahme der Mycorrhiza-Pilze, potentiell aber auch „Schädlingsbefall“ durch Insekten angeführt (POTT & HÜPPE l. c.). Während aus England bereits intensive entomofaunistische Untersuchungen an *Juniperus communis* durchgeführt wurden (WARD 1977, WARD & LAKHANI 1977), sind die Kenntnisse über den Phytophagenkomplex des Wacholders in Nordwestdeutschland sehr gering. In Südengland konnten von den genannten Autoren 35 phytophage Insekten- und Milbenarten am Wacholder nachgewiesen werden, wobei allein 16 Arten als monophag gelten.

Unter den Xylobionten kommen am Wacholder verschiedene Borkenkäfer (*Scolytidae*) vor, einige darunter ausschließlich. Am häufigsten wird in Wacholderbeständen *Phloeosinus thujae* angetroffen (s. dazu auch SCHEDL 1981). Diese Art entwickelt sich nur in älterem Wacholderholz; so konnten an einzelnen Wacholderstämmen in der „Haselünner Kuhweide“ (Abb. 1) mehrere hundert Bohrlöcher entdeckt werden (ABMANN & KRATOCHWIL 1995). Selten treten an Wacholderbeständen die Borkenkäfer *Phloeosinus aubei*, *Cryphalus abietis* und *Pityogenes chalcographus* auf (SCHEDL 1981). Unter den an *Juniperus communis* lebenden Bockkäfern wurde erst vor wenigen Jahrzehnten *Phymatodes glabratus* für Nordwestdeutschland nachgewiesen, u. a. von der „Haselünner Kuhweide“, „Meppener Kuhweide“, „Wacholderhain Börger“, Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide“ (s. auch STÖVER 1965, 1972); s. Abb. 1. *Phymatodes glabratus* entwickelt sich ausschließlich in älterem Wacholderholz, bei stärkerem Auftreten dieser Art sterben die befallenen Wacholderzweige ab.

Von besonderem Interesse sind auch entomophage Prädatoren, Parasiten und Parasitoide, wenn sie sich von an *Juniperus communis* monophagen Arten ernähren. Hierzu gehört z. B. unter den Netzflüglern (*Neuropteroidea*) *Aleuropteryx juniperi*, von dem Fundmeldungen aus der Umgebung von Meppen (SUNTRUP 1990) und aus dem Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide“ vorliegt.

4.3 *Genisto-Callunetum*

4.3.1 Die Schlüsselart: *Calluna vulgaris* unter besonderer Berücksichtigung blütenökologischer Gesichtspunkte

Für das *Genisto-Callunetum*, das im nordwestdeutschen Raum insbesondere von TÜXEN (1937, 1967), TÜXEN & KAWAMURA (1975), BUCHWALD (1940) und PREISING (1949, 1955) typisiert und charakterisiert wurde, liegt bereits durch RABELER (1947) eine erste, auf der biozönologischen Arbeitsweise basierende Erfassung von Tiergesellschaften vor. Demgegenüber existieren eine Fülle von Untersuchungen über einzelne Tiergruppen oder einzelne Gebiete, die als „Heiden“ bezeichnet werden, denen jedoch eine klare pflanzensoziologische Standort-Charakterisierung fehlt und dadurch generalisierende Aussagen und Bewertungen kaum möglich sind. Eine Ausnahme bildet aus jüngster Zeit die wertvolle Arbeit von STUKE (1995a, 1995b), der entomofaunistische Erhebungen u. a. in den Gesellschaften des *Genisto-Callunetum typicum* und *Genisto-Callunetum molinietosum* vorgenommen hat. STUKE (l. c.) konnte dabei innerhalb von 6 Monaten in 4 Gebieten der Lüneburger Heide allein 238 Insektenarten⁹

⁹ Die erfaßten Arten entstammen folgenden Taxa: *Dermaptera*; *Blattodea*; *Saltatoria*; *Raphidioptera*; *Planipennia*; *Hymenoptera*: *Apidae*, *Chrysididae*, *Eumenidae*, *Mutillidae*, *Myrmosidae*, *Pompilidae*, *Sphecidae*, *Vespidae*; *Mecoptera*; *Lepidoptera*: *Rhopalocera*; *Diptera*: *Asilidae*, *Bombyliidae*, *Conopidae*, *Stratiomyidae*, *Syrphidae*, *Tabanidae*.

im *Genisto-Callunetum* feststellen. Die höchsten Artenzahlen wiesen dabei die Wildbienen (*Apoidea*, N = 70), die Tagfalter (*Rhopalocera*, N = 23) und die Grabwespen (*Sphecidae*, N = 22) auf.

Von besonderem Interesse ist im *Genisto-Callunetum* die Choriozönose (TISCHLER 1947) der Schlüsselart „*Calluna vulgaris*“ (s. dazu auch RETZLAFF 1987). Schlüsselarten haben eine zentrale funktionelle Bedeutung innerhalb des biozönotischen Konnexes, von ihnen sind die meisten Tierarten abhängig. Eine allgemeine Charakterisierung von *Calluna vulgaris* als Nahrungs- und Lebensraum verschiedener Tierarten wurde von KRATOCHWIL & SCHWABE (1984) bereits vorgenommen. Neben den phytophagen Tierarten (GIMINGHAM 1985) dominiert an *Calluna vulgaris* vor allem die Gilde der Blütenbesucher. Da es bisher an umfassenderen blütenökologischen Charakterisierungen von *Calluna vulgaris* mangelt, wurden erste Untersuchungen von HENKE (1995) durchgeführt. Hierzu gehörte u. a. die Analyse des Blühverlaufes einzelner Infloreszenzen, die Blühphänologie verschiedener Populationen, das Pollenangebot einzelner Blüten und Infloreszenzen, das Blütenbesucher-Spektrum sowie die Bestäubungseffektivität. Von biozönotischem Interesse ist vor allem die Zusammensetzung der Blütenbesucher-Gilde. Wenngleich anthropogen bedingt die Honigbiene *Apis mellifera* mit weit über 50 % aller Besuche das Blütenbesucher-Spektrum prägt, zieht *Calluna vulgaris* dennoch eine Vielzahl von Arten an, die auch an natürlichen Standorten feste Bestandteile dieser Choriozönose sein dürften. Hierzu gehören 2 Wildbienen-Arten, die sich auf *Calluna vulgaris* als Pollenquelle spezialisiert haben: die Seidenbiene *Colletes succinctus* L. (*Colletidae*) und die Sandbiene *Andrena fuscipes* K. (*Andrenidae*). Beide können damit auch als Charakterarten des *Genisto-Callunetum* eingestuft werden (s. dazu auch RIEMANN & MELBER 1990). Sie kommen aber auch in *Nardo-Callunetea*-Gesellschaften in den Mittelgebirgen, z. B. im Schwarzwald, vor (eigene Beobachtungen). Aufgrund der nur geringen Abundanzen fallen beide Arten jedoch als Bestäuber nicht ins Gewicht. Demgegenüber spielen Hummel-Arten eine Rolle; in den Untersuchungsgebieten sind dies vor allem *Bombus terrestris* und *B. lucorum*.

Eine weitere besonders charakteristische und sehr artenreiche Blütenbesucher-Gruppe stellen die Syrphiden dar, hinsichtlich der Bestäubung ist ihre Bedeutung im Vergleich zu den apoïden Hymenopteren gering. Die Tab. 7 faßt die von HENKE (1995) in den untersuchten *Genisto-Calluneten* an *Calluna vulgaris* festgestellten Blütenbesucher zusammen, ergänzt durch die Daten von STUKE (1995a,b)

Wie bereits von STUKE (l.c.) angesprochen, ist der Anteil der für das *Calluno-Genistetum* spezifischen (insbesondere indigenen) Insektenarten im Nordwestdeutschen Tiefland wahrscheinlich recht gering. Neben den erwähnten beiden Bienenarten können als Charakterarten auch ihre spezifischen Kuckucksbienen *Epeolus cruciger* (P.) und *Nomada rufipes* Fabr. (beide: *Anthophoridae*) angeführt werden. Eine große Rolle spielt für die Zoo-Taxozönose des *Genisto-Callunetum* das gesamte Vegetationsmosaik; auf die enge biozönotische Verwandtschaft mit dem *Spergulo-Corynephoretum* wurde bereits hingewiesen. Wichtig sind für das Vorkommen besonders auch die fragmentarischen Ausbildungen einzelner Pflanzengesellschaften im Mosaik, die ein reiner Vegetationskundler bei der Erfassung der Vegetation aussparen würde. Im Rahmen der auch kleinräumigen Vegetationskomplex-Aufnahme finden solche Fragmente jedoch Berücksichtigung. Aus tierökologischer Sicht hat z. B. ein fragmentarisch ausgebildetes *Spergulo-Corynephoretum* innerhalb eines *Genisto-Callunetum* als Teil-Habitat für endogäisch nistende Wildbienen-Arten oder als Aufwärmplatz für Orthopteren eine entscheidende Bedeutung. Weitere gezielte Untersuchungen sollten hier ansetzen.

Tab. 7: An *Calluna vulgaris* von HENKE (1995) im Wacholderhain „Wachendorf“ (Lingen) (= H) und von STUKE (1995a) im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide“ (= L) festgestellte Blütenbesucher. Ferner wurden von HENKE (1995) auch Vertreter der *Phoridae* und *Sepsidae* (beides *Diptera*) nachgewiesen.

Hymenoptera Apidae		
<i>Andrena fuscipes</i> W, L	<i>Bombus muscorum</i> L	<i>Halictus rubicundus</i> L
<i>Apis mellifera</i> W, L	<i>Bombus pascuorum</i> W, L	<i>Lasioglossum calceatum</i> L
<i>Bombus hypnorum</i> L	<i>Bombus pratorum</i> W	<i>Lasioglossum fulvicorne</i> L
<i>Bombus jonellus</i> L	<i>Bombus terrestris</i> W, L	<i>Lasioglossum sexmaculatum</i> L
<i>Bombus lapidarius</i> W, L	<i>Colletes succinctus</i> W, L	<i>Nomada rufipes</i> L
<i>Bombus lucorum</i> W, L	<i>Epeolus cruciger</i> L	<i>Psithyrus bohemicus</i> W

Diptera Syrphidae		
<i>Chalcosyrphus nemorum</i> L	<i>Eumerus strigatus</i> L	<i>Platycheirus clypeatus</i> W, L
<i>Cheilosia longula</i> L	<i>Eupeodes corollae</i> W, L	<i>Platycheirus cyaneus</i> W
<i>Chrysotoxum arcuatum</i> L	<i>Eupeodes latifasciatus</i> L	<i>Phyrophoena rosarum</i> L
<i>Chrysotoxum vernale</i> L	<i>Eupeodes lundbecki</i> L	<i>Rhingia campestris</i> W, L
<i>Dasyrphus albostrigatus</i> L	<i>Eupeodes nitens</i> L	<i>Scaeva pyrastris</i> W
<i>Dasyrphus tricinatus</i> L	<i>Helophilus affinis</i> L	<i>Scaeva selenitica</i> W
<i>Didea fasciata</i> L	<i>Helophilus hybridus</i> L	<i>Sericomyia silentis</i> L
<i>Episyrphus balteatus</i> W, L	<i>Helophilus pendulus</i> W, L	<i>Sphaerophoria batava</i> L
<i>Eristalinus sepulcralis</i> L	<i>Helophilus trivittatus</i> W, L	<i>Sphaerophoria philanthus</i> L
<i>Eoseristalis abusivus</i> L	<i>Melanostoma mellinum</i> W, L	<i>Sphaerophoria scripta</i> W, L
<i>Eoseristalis arbutorum</i> W, L	<i>Meliscaeva auricollis</i> W	<i>Sphaerophoria virgata</i> L
<i>Eoseristalis horticultura</i> L	<i>Myathropa florea</i> W, L	<i>Syrpitta pipiens</i> W, L
<i>Eoseristalis intricarius</i> W, L	<i>Neoascia podagrica</i> W	<i>Syrphus ribesii</i> W, L
<i>Eoseristalis pertinax</i> W, L	<i>Parasyrphus vittiger</i> L	<i>Syrphus torvus</i> W, L
<i>Eristalis tenax</i> W, L	<i>Platycheirus albimanus</i> L	<i>Syrphus vitripennis</i> W, L

Rhopalocera		
<i>Aglais urticae</i> L	<i>Inachis io</i> L	<i>Pieris rapae</i> L
<i>Celastrina argiolus</i> W, L	<i>Lycaena phlaeas</i> W, L	<i>Plebeius argus</i> L
<i>Gonepteryx rhamni</i> W	<i>Pieris brassicae</i> L	<i>Vanessa atalanta</i> W, L
<i>Heodes tityrus</i> L	<i>Pieris napi</i> W, L	<i>Vanessa cardui</i> L

Hymenoptera Pompilidae	Hymenoptera Sphecidae	Vespidae
<i>Anoplus viaticus</i> L	<i>Mellinus arvensis</i> W, L	<i>Vespula germanica</i> L

4.3.2 Käfergemeinschaften (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*)

FALKE (1996) hat die Käferzönosen ausgewählter Familien im *Genisto-Callunetum typicum* und im *Genisto-Callunetum cladonietosum* untersucht. Als Untersuchungsgebiet dienten der Wacholderhain „Wachendorf“ und das „Dalumer Feld“, wo jeweils 5 BARBER-Fallen aufgestellt waren. Ferner wurden gezielt Handfänge und Sichtbeobachtungen durchgeführt. Die Untersuchungen erfolgten bei einer mindestens wöchentlichen Leerung über einen Zeitraum vom 05.04. bis 18.10.1995. Ergänzende Daten von mehrjährigen Erhebungen in den Gebieten lieferte ABMANN (s. FALKE 1996). Im Bereich des Wacholderhains „Wachendorf“ (Abb. 1) konnten allein 40 Carabiden-, 7 Elateriden- und 3 Byrrhiden-Arten, im Gebiet des Dalumer

Tab. 8: Stenotopie-Grad der in den untersuchten Pflanzengesellschaften in den Gebieten Wacholderhain „Wachendorf“, „Dalumer Feld“, Hudefläche „Altenlingen“, „Mepener Kuhweide“, „Versener Paradies“ und „Borkener Paradies“ nachgewiesenen Käferarten aus den Familien *Carabidae* (Car.), *Elaterridae* (Elat.), *Buprestidae* (Bup.), *Byrrhidae* (Byrr.) und *Tenebrionidae* (Ten.); verändert nach FALKE (1996).

Genisto- Callunetum	Spergulo- Coryne- phoretum	Diantho- Armerietum
67	99	64

Artenzahl:

Arten des Gen.-Callunetum

<i>Bradycellus ruficollis</i> (Car.)	5
<i>Bradycellus caucasicus</i> (Car.)	2
<i>Cymindis vaporariorum</i> (Car.)	1
<i>Trichocellus cognatus</i> (Car.)	x

**Arten des Gen.-Callunetum
und Corynephorretum**

<i>Nebria salina</i> (Car.)	347	
<i>Morychus aeneus</i> (Byrr.)	104	
<i>Notiophilus germyi</i> (Car.)	97	
<i>Harpalus rufipalpis</i> (Car.)	85	2
<i>Cardiophorus asellus</i> (Elat.)	79	4
<i>Porcinolus murinus</i> (Byrr.)	33	
<i>Bembidion nigricorne</i> (Car.)	26	
<i>Amara equestris</i> (Car.)	13	
<i>Cicindela campestris</i> (Car.)	3	
<i>Cymidis humeralis</i> (Car.)	2	
<i>Harpalus solitarius</i> (Car.)	1	

Arten des Corynephorretum

<i>Cicindela hybrida</i> (Car.)	98	
<i>Harpalus anxius</i> (Car.)	25	
<i>Melanimon tibialis</i> (Ten.)	21	
<i>Harpalus smaragdinus</i> (Car.)	19	
<i>Harpalus distinguendus</i> (Car.)	13	6
<i>Calathus ambiguus</i> (Car.)	9	
<i>Crypticus quisquilius</i> (Ten.)	9	
<i>Cymindis macularis</i> (Car.)	5	
<i>Harpalus autumnalis</i> (Car.)	4	
<i>Harpalus neglectus</i> (Car.)	x	

**Arten des Corynephorretum
und Diantho-Armerietum**

<i>Amara tibialis</i> (Car.)	32
<i>Aphanisticus pusillus</i> (Bup.)	4

**Arten sonnenexponierter
Sandböden**

7 Arten	4654
---------	------

sonstige xerophile Arten

4 Arten	12
---------	----

Eurytope Arten

49 Arten	6804
----------	------

Irrgäste, Waldarten

11 Arten	1441
----------	------

hygrophile Arten

22 Arten	133
----------	-----

Feldes bei Lingen (Abb. 1) 38 Carabiden- und 3 Byrrhiden-Arten nachgewiesen werden. Die Artenzahl lag insgesamt bei 67 Käferarten.

Aufgrund direkter Nachweise in den Untersuchungsgebieten und unter Berücksichtigung einer umfangreichen Literaturanalyse (FALKE 1996) konnten 4 Carabiden-Arten (s. Tab. 8) mit Einschränkung als Charakterarten des *Genisto-Callunetum* eingestuft werden: *Bradycellus ruficollis*, *B. caucasicus*, *Cymindis vaporariorum*¹⁰ und *Trichocellus cognatus*. Außer ihrem Vorkommen auf sandigen *Calluna*-Heiden wurden sie in der norddeutschen Tiefebene auch in Zwergstrauchheiden auf entwässerten Hochmoortorfen nachgewiesen (MOSSAKOWSKI 1970). Eine enge Bindung von *Bradycellus ruficollis* an das *Genisto-Callunetum* gibt RABELER (1947) und MELBER (1983) an, auch LINDROTH (1945, 1986) erwähnt eine Bevorzugung von Lokalitäten mit Heidevegetation. Melber (1983) konnte für *Bradycellus ruficollis* und *Trichocellus cognatus* nachweisen, daß sich beide zu einem hohen Prozentsatz von *Calluna*-Samen ernähren.

Ein großer Artenblock (s. Tab. 8) umfaßt solche Käferarten, die zusätzlich auch im *Spergulo-Corynephorum* auftreten. Zumeist handelt es sich hierbei um Arten, die bevorzugt in der Pionier- und Aufbauphase einer *Calluna*-Heide vorkommen. Auf diese enge biozönotische Verwandtschaft zwischen den Zönosen der Heide- und Sandstandorte wies bereits RABELER (1947), in jüngerer Zeit auch MOSSAKOWSKI (1970) hin. Es ist möglich, daß gerade das Vegetationsmosaik aus *Spergulo-Corynephorum* und *Genisto-Callunetum* auch für *Coleopteren* eine wichtige Rolle spielt. Die Erhaltung eines solchen Lebensraumes setzt jedoch die ständige, mehr oder weniger kleinräumige, in diesem Falle anthropogen bedingte Dynamik von Auf- und Abbaustadien des *Genisto-Callunetum* voraus (KRATOWIL & SCHWABE 1984). Ähnliche Zusammenhänge gelten auch in anderen anthropogen bedingten Biozönosen (KRATOWIL & KLATT 1989a, 1989b).

Während das *Genisto-Callunetum* (Reife- und Aufbauphase) durch die 4 Laufkäfer-Arten *Bradycellus ruficollis*, *B. caucasicus*, *Cymindis vaporariorum* und *Trichocellus cognatus* charakterisiert werden kann, ist die Aufbauphase nach FALKE (l.c.) im wesentlichen nur durch Differentialarten (die Laufkäfer *Nebria salina*, *Notiophilus germyini* und *Bembidion nigricorne*) gekennzeichnet, die auch im *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* vorkommen (s. Abb. 7). Desweiteren treten im *Genisto-Callunetum* Arten sonnenexponierter Sandböden und andere xerophile Arten auf, daneben auch eine Vielzahl eurytoper Arten. Die genauen Habitatsprüche der einzelnen Arten werden bei FALKE (1996) ausführlich beschrieben und im Literaturvergleich diskutiert.

4.4 *Diantho-Armerietum*

4.4.1 Die Gemeinschaft der Heuschrecken (*Orthoptera*)

SALZBRUNN (1996) hat in 3 Hudegebieten („Borkener Paradies“, „Versener Paradies“ und „Mepener Kuhweide“; Emsland, Abb. 1) die Heuschrecken-Gemeinschaften von *Diantho-Armerietum*, *Spergulo-Corynephorum* und *Lolio-Cynosuretum* untersucht. Die Erhebung der Daten erfolgte von Mitte Mai bis Mitte Oktober 1995, die Erfassung der Zönosen geschah qualitativ mittels Keschermethode, Verhörmethode (einschließlich der Verwendung eines Bat-Detektors) sowie durch Handfänge und quantitativ mit einem Isolationsquadrat von 1 m² Grundfläche. Mit diesem wurden in 14-tägigem Rhythmus insgesamt ca. 2000 Heuschrecken-Individuen erfaßt. Außerdem konnten Saltatorien-Beifänge aus BARBER-Fallen mit ausgewertet werden, die im „Versener Paradies“ für coleopterologische Untersuchungen (FALKE 1996) aufgestellt waren. Nähere Angaben zu den Methoden finden sich bei SALZBRUNN (1996).

¹⁰ Von dieser Art sind auch Nachweise u.a. von ungestörten Hochmooren und Feuchtgebieten bekannt.

Insgesamt konnten in den 3 Untersuchungsgebieten in einer Vegetationsperiode 13 der 38 im westlichen Tiefland Niedersachsens vorkommenden Saltatorien-Arten nachgewiesen werden (GREIN 1995).¹¹ Auch hier zeigt sich, wie bei anderen Untersuchungen auch (z. B. FEDERSCHMIDT 1988, 1989, WALLASCHEK 1995), daß auf dem pflanzensoziologischen Raster Heuschrecken-Zönosen recht präzise abgegrenzt werden können. Diese Vorgehensweise erleichtert auch den allgemein kausalanalytischen Zugang.

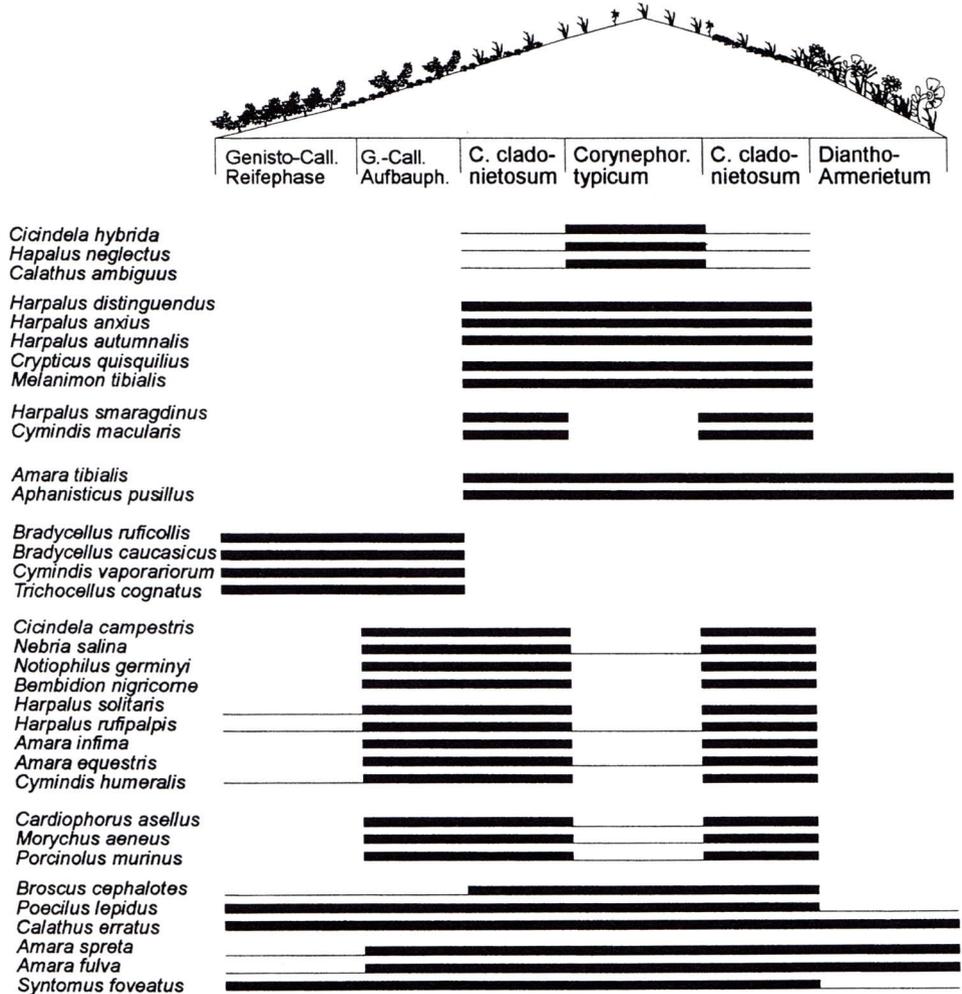


Abb. 7: Die Habitatpräferenzen charakteristischer Käferarten (*Carabidae*, *Tenebrionidae*, *Buprestidae*, *Elateridae*, *Byrrhidae*) des *Genisto-Callunetum* (Reife- und Aufbauphase), *Spergulo-Corynephoretum typicum*, *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* und *Diantho-Armerietum*. Das Hauptvorkommen ist durch Balken, das Nebenvorkommen durch Linien gekennzeichnet (Original: FALKE 1996).

¹¹ Von den in den hier behandelten Pflanzengesellschaften nachgewiesenen Arten wird *Stenobothrus stigmaticus* in der Roten Liste Niedersachsens in der Kategorie 2 (stark gefährdet) geführt (GREIN 1983). Ferner konnten in anderen Lebensräumen der Untersuchungsgebiete (Gebüsch-Gesellschaften, Binsenbestände) folgende weitere Arten festgestellt werden: *Meconema thalassinum*, *Conocephala dorsalis*, *Tettigonia viridissima*, *Pholidoptera griseoaptera*, *Tetrix undulata*, *Mecostethus grossus*. *M. grossus* wird in der Roten Liste Niedersachsens in der Kategorie 3 (gefährdet) geführt.

Innerhalb der untersuchten Lebensräume traten im *Diantho-Armerietum* 6 Arten auf (Abb. 8). Mit einer Individuendichte von 6 Individuen pro m² war das *Diantho-Armerietum* am stärksten von Heuschrecken besiedelt¹², gefolgt vom *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* (4,3 Individuen/m²). Das *Spergulo-Corynephoretum typicum* wies mit 1,8 Individuen/m² und das *Lolio-Cynosuretum* mit 0,9 Individuen/m² die geringsten Besiedlungsdichten auf.

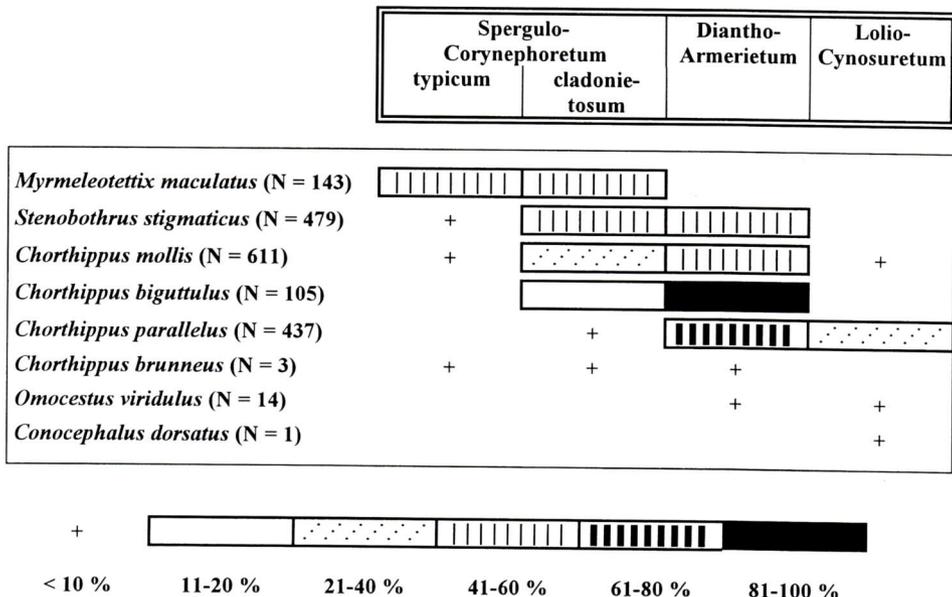


Abb. 8: Stenotopie-Grad der in den untersuchten Pflanzengesellschaften im „Borkener Paradies“, „Ver-sener Paradies“ und auf der „Meppener Kuhweide“ nachgewiesenen Heuschrecken-Arten (*Orthoptera*); verändert nach SALZBRUNN (1996).

Dominant sind im *Diantho-Armerietum* *Stenobothrus stigmaticus* und *Chorthippus mollis*, die in allen untersuchten *Diantho-Armerietum* vorkamen, jedoch auch in gleicher Dominanz das *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* charakterisieren. Einen deutlichen Schwerpunkt für das *Diantho-Armerietum*, jedoch nur in einer Untersuchungsfläche („Meppener Kuhweide“), zeigte *Chorthippus biguttulus*. In allen untersuchten *Diantho-Armerietum* trat dominant *Chorthippus parallelus* auf; diese Art vermittelt in ihrem Vorkommen zum *Lolio-Cynosuretum* (Abb. 8).

Von SALZBRUNN (1996) markierte, im *Diantho-Armerietum* gefangene Heuschrecken wurden in einem direkt angrenzenden *Lolio-Cynosuretum* und *Spergulo-Corynephoretum* ausgesetzt. In beiden Fällen setzte eine Rückwanderung eines großen Teiles der Tiere ein (im ersten Fall zu 92 %, im zweiten zu 36 %).

4.4.2 Blütenbesucher (*Lepidoptera*, *Syrphidae*)

Das *Diantho-Armerietum* ist eine recht blumenbunte Pflanzengesellschaft. Im Mai bestimmen zunächst *Viola tricolor*, *Cerastium arvense* und *Ranunculus bulbosus* den Blühaspekt, im Juni folgen *Plantago lanceolata*, *Dianthus deltoides*, *Galium verum*, *Veronica spicata* und

¹² Gemittelter Wert von 560 m² großen Flächen innerhalb homogener Vegetationsbestände aus dem Zeitraum Ende Juli bis Mitte Oktober (weitere Angaben s. SALZBRUNN 1996).

Rumex acetosella. Ein solch großer Blumenreichtum zieht sehr viele blütenbesuchende Insekten an. Im folgenden seien erste Ergebnisse über die Blütenbesucher-Gemeinschaft der Tagfalter und Schwebfliegen vorgestellt.

a) Tagfalter-Zönosen (*Rhopalocera, Hesperiiidae*)

Die Untersuchungen von BATHKE (1994) (s. Kap. 4.2.2) erbrachten das Ergebnis, daß in der Grasnelken-Flur für Tagfalter als Nektarpflanze besonders *Ranunculus bulbosus*, der große Bestände bildet, eine Bedeutung hat, ferner die Charakterart der Gesellschaft *Dianthus deltoides* sowie *Bellis perennis*, die ebenfalls hohe Blumdichten erreichen (Tab. 5). Charakteristisch für das *Diantho-Armerietum* ist im Untersuchungsgebiet nur *Polyommatus icarus* (*Lycaenidae*); Abb. 5. Die Art bevorzugt allgemein Magerrasen, meidet jedoch größere Sandflächen (RETZLAFF 1987). Die Bindung an das *Diantho-Armerietum* steht auch in Zusammenhang mit der Präferenz der Raupen für Fabaceen (besonders *Trifolium repens* und *Lotus corniculatus*).

Ferner traten im *Diantho-Armerietum* nur solche Arten auf, die im Gebüsch-Offenlandkomplex des Untersuchungsgebietes ihren Verbreitungsschwerpunkt haben (*Vanessa atalanta*, *Maniola jurtina*, *Pieris rapae*, *P. napi*, *Inachis io*) oder die eine besonders große ökologische Amplitude besitzen und im Gebiet weit verbreitet sind (*Coenonympha pamphilus*, *Lycaena phlaeas*); s. auch Abb. 5.

b) Schwebfliegen (*Diptera: Syrphidae*)

Im *Diantho-Armerietum* trat bevorzugt *Metasyrphus latifasciatus* auf, der mit hoher Wahrscheinlichkeit durch das große Blumenangebot im September angezogen wurde (BLUMBATHKE 1995, s. auch Kap. 4.2.2, Abb. 6). Einen Schwerpunkt hat in dieser Gesellschaft ferner *Eristalis arbustorum*. Zu den dominanten Schwebfliegen-Arten gehören *Episyrphus balteatus*, *Melanostoma mellinum* und *Platycheirus clypeatus*. Mit Ausnahme von *Eristalis arbustorum* fallen alle anderen *Eristalis*-Arten aus, Frühlingsarten fehlen ebenfalls (z. B. *Cheilosia albitarsis*, *Epistrophe eligans*); s. Abb. 6.

Besonders attraktiv für *Metasyrphus*-, *Syrphus*- und *Scaeva*-Arten ist als Nektar- und Pollenquelle *Dianthus deltoides*, ferner sind für die in dieser Gesellschaft vorkommenden Syrphiden-Arten *Achillea millefolium*, *Leotodon autumnalis*, *Hypochaeris radicata*, *Rumex acetosella* und *Senecio jacobaea* von Bedeutung (Tab. 2). Phänologisch wird das *Diantho-Armerietum* von Syrphiden im wesentlichen nur in der 2. Jahreshälfte bestimmt (Anfang Juli bis Ende September).

Sowohl die Tagfalter-Zönose als auch die Schwebfliegen-Gemeinschaft des *Diantho-Armerietum* sind zwar biozöologisch abgrenzbar, jedoch als Offenland-Biozönose keinesfalls so klar durch eigenständige, insbesondere indigene Arten der Blütenbesucher-Gemeinschaft differenzierbar, wie dies für andere Lebensräume gilt (z. B. Halbtrockenrasen, Pfeifengraswiesen, s. KRATOCHWIL 1984, 1989a, 1989c). Ein ähnlicher Zusammenhang, wie er hier bei Zönosen der Blütenbesucher-Gilde des *Diantho-Armerietum* festgestellt wurde, zeigte sich bereits für die Gemeinschaft der Blütenbesucher eines *Arrhenatheretum* (KRATOCHWIL 1989c). Ein solches Phänomen scheint einerseits dann aufzutreten, wenn Lebensgemeinschaften stärker anthropogen beeinflusst sind, andererseits wenn sie unter natürlichen Bedingungen nur kleinflächig als Teil eines Vegetationskomplexes auftreten bzw. nur eine kürzere Zeitspanne als Sukzessionsstadium (Phase) vorhanden sind. Letzteres gilt für das *Diantho-Armerietum*.

4.4.3 Käfergemeinschaften (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*)

Auch am Beispiel der Käferzönose ließ sich bei der von FALKE (1996) durchgeführten Untersuchung im „Versener Paradies“ und im „Borkener Paradies“ keine Art finden, die für das *Diantho-Armerietum* allein als charakteristisch bezeichnet werden könnte (Tab. 8). 2 Käferarten jedoch (der Carabide *Amara tibialis* und der Buprestide *Aphanisticus pusillus*) können sowohl für das *Spergulo-Corynephorretum* als auch für das *Diantho-Armerietum* als spezifisch eingestuft werden. Eine engere biozönotische Verwandtschaft zwischen dem *Diantho-Armerietum* und dem *Spergulo-Corynephorretum* wurde bereits bei den Orthopteren festgestellt.

4.5 *Spergulo-Corynephorretum*

4.5.1 Käfergemeinschaften (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*)

Das *Spergulo-Corynephorretum* weist u. a. aufgrund der besonderen mikroklimatischen Situation eigene Käfer-Gemeinschaften auf, die in den Kontaktgesellschaften (*Diantho-Armerietum*, *Lolio-Cynosuretum*) fehlen. So läßt sich auf der Grundlage der Untersuchungen in 6 Untersuchungsgebieten (Heidefläche „Altenlingen“, Wacholderhain „Wachendorf“, „Dalumer Feld“, „Versener Paradies“, „Borkener Paradies“) die Frühlingsspark-Silbergras-Gesellschaft besonders durch 10 Käferarten charakterisieren (FALKE 1996); (Tab. 8).

Am Beispiel der Käferzönosen des *Spergulo-Corynephorretum* kann die unterschiedliche Besiedlung der beiden Subassoziationen *Spergulo-Corynephorretum typicum* und *Spergulo-Corynephorretum cladonietosum* aufgezeigt werden, die eigene „Charakterarten“ unter den Käfern haben. In diesem spezifischen Falle zeigt es sich auch, daß die Abgrenzung der Subassoziationen, die bei den Pflanzen-Assoziationen auf der Ebene der Differentialarten geschieht, bei der Analyse der Tiergemeinschaften sowohl durch Charakterarten als auch durch Differentialarten erfolgen kann. Als Charakterart des *Spergulo-Corynephorretum typicum* kann der Sandlaufkäfer *Cicindela hybrida* eingestuft werden. Eine von FALKE (l.c.) durchgeführte Kartierung der larvalen Wohnröhren zeigt, daß diese fast ausschließlich in den vegetationsfreien, ersten Pionierstadien der Silbergrasflur (*Spergulo-Corynephorretum typicum*) angelegt werden. Für das *Spergulo-Corynephorretum* als typisch kennzeichnen ihn auch RABELER (1947), SCHJOTZ-CHRISTENSEN (1957) und MOSSAKOWSKI (1970). Als weitere Charakterarten des *Spergulo-Corynephorretum typicum* sind die Laufkäfer *Harpalus neglectus* und *Calathus ambiguus* zu benennen (ABMANN & KRATOCHWIL 1995, FALKE 1996). Charakterarten für das *Spergulo-Corynephorretum cladonietosum* sind die Carabiden *Harpalus smaragdinus* und *Cymindis macularis*, letztere Art wurde von HEITJOHANN (1974) in der Senne auch im *Genisto-Callunetum* gefangen; sie lebt ferner in *Cladonia*-reichen Heiden (ABMANN & Starke 1990).

Während das *Spergulo-Corynephorretum typicum* auch unter den Käferarten „Differentialarten“-frei ist, treten solche im *Spergulo-Corynephorretum cladonietosum* auf. Sie kommen auch in der Aufbau-Phase des *Genisto-Callunetum* vor (z. B. die Laufkäfer *Cicindela campestris*, *Nebria salina*, *Notiophilus germinyi* u. a.; s. Abb. 7).

Die Untersuchungen von FALKE (1996) belegen, daß die Käferzönosen des *Genisto-Callunetum* und des *Spergulo-Corynephorretum* einen hohen Ähnlichkeitsgrad besitzen, dies wurde u. a. bereits von RABELER (1947) und MOSSAKOWSKI (1970) angesprochen. Die genauen Habitatansprüche der einzelnen Arten werden bei FALKE (1996) ausführlich beschrieben und im Literaturvergleich diskutiert.

Alle diese biozönotologischen Befunde haben jedoch nur für einen bestimmten geographischen Raum Aussagekraft. Dies zeigt eine Auswertung von FALKE (1996), der belegen konnte, daß die Käfergemeinschaften von Sandtrockenrasen (und/oder trockener *Calluna*-Heiden)

neben einem Grundinventar (Arten des ozeanisch und des subkontinental geprägten Bereiches Norddeutschlands) auch Artengruppen beherbergen können, die einen bestimmten geographischen Raum (geographische Rassen von Zönosen) charakterisieren. So treten als „geographische Differentialarten“ gegenüber der subatlantisch getönten Sandrasen-Biozönose bereits in der Lüneburger Heide, im Wendland oder in Schleswig-Holstein typisch „östliche Indikatoren“ auf (z. B. die Laufkäfer *Harpalus flavescens*, *H. froelichi*, *H. hirtipes*, *H. melancholicus*); s. ausführlich bei FALKE (1976).

4.5.2 Heuschrecken-Gemeinschaften (*Orthoptera*)

Da das Vorkommen einzelner Heuschrecken-Arten in besonderer Weise durch das Mikroklima, die Bodenbeschaffenheit und die Vegetationsstruktur bestimmt wird (s. dazu u. a. FRANZ 1933, MARCHAND 1953, OSCHMANN 1969, 1973, SCHMIDT 1970, SÄNGER 1977, BROCK-SIEPER 1978), wundert es nicht, daß sich die Heuschrecken-Zönosen eines *Spergulo-Corynephorum typicum* von dem eines *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* deutlich unterscheiden.

Von SALZBRUNN (1996) durchgeführte Vegetationsstruktur-Untersuchungen erbrachten mittels eines Frequenzrahmens (Kantenlänge 100 cm, unterteilt in 10 x 10 cm-Quadrate) z. B. das Ergebnis, daß Anfang August das *Spergulo-Corynephorum typicum* zu 50 % offene Sandflächen aufweist, die Vegetationsdecke zum selben Zeitpunkt im *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* vollständig geschlossen ist. Die Abb. 9 zeigt die Vegetationsbedeckung in einem 1 m² großen Bereich im Vergleich zwischen den beiden Subassoziationen des *Spergulo-Corynephorum* und einem *Diantho-Armerietum* und *Lolio-Cynosuretum*.

Das *Spergulo-Corynephorum typicum* ist durch die eudominante Art *Myrmeleotettix maculatus* charakterisiert (Abb. 8). Sie kommt auch im „*cladonietosum*“ vor, jedoch nicht in so hoher Individuenzahl. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Angaben von RABELER (1955), der als Lebensraum dieser Art Silbergrasfluren der Dünen- und Heidegebiete in Nordwestdeutschland angibt, sowie mit den neuen Untersuchungen von WALLASCHEK (1995). Ferner traten im „*typicum*“ stet die Arten *Stenobothrus stigmaticus* und *Chorthippus mollis* auf, im „Borkener Paradies“ zusätzlich *Chorthippus brunneus*.

Das *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* erreicht mit 6 Arten dieselbe Artenzahl wie das *Diantho-Armerietum* und ähnelt ihm in seiner Artenzusammensetzung stark. Nur *Myrmeleotettix maculatus* kommt nicht oder nur in sehr geringen Individuenzahlen im *Diantho-Armerietum* vor. Eudominant und stet sind im *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* die beiden Arten *Stenobothrus stigmaticus* und *Chorthippus mollis*; s. auch Abb. 8.

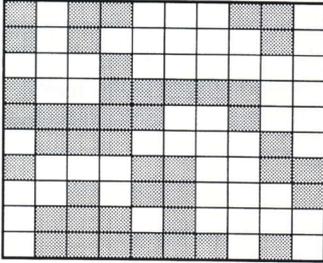
Im Bereich der *Spergulo-Corynephorum* dehnt sich derzeit das neophytische Moos *Campylopus introflexus* stark aus. Solche Bestände werden von Heuschrecken weitgehend gemieden (SALZBRUNN 1996).

4.5.3 Blütenbesucher (*Lepidoptera*, *Syrphidae*)

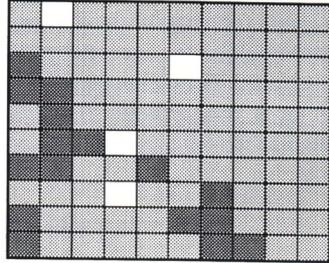
a) Tagfalter-Zönosen (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*)

Innerhalb des Hude-Vegetationsmosaiks beherbergt das *Spergulo-Corynephorum* nach den Untersuchungen von BATHKE (1994) die geringste Artenzahl an Tagfaltern (Abb. 5). Hier traten selten Lepidopteren auf, in höherer Individuenzahl nur *Lycaena phlaeas* in dem Abbaustadium des *Spergulo-Corynephorum*. Als Eiablageplatz und Larval-Futterpflanze dient dieser Art *Rumex acetosella*, welcher dort auch höhere Deckung erreicht. Im Abbaustadium des *Spergulo-Corynephorum* waren insgesamt 7 Arten, sonst im *Spergulo-Corynephorum* nur

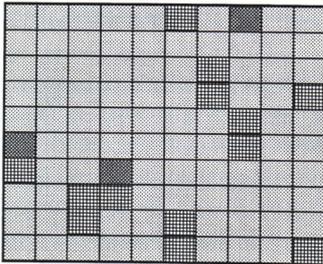
Spergulo-Corynephoretum typicum



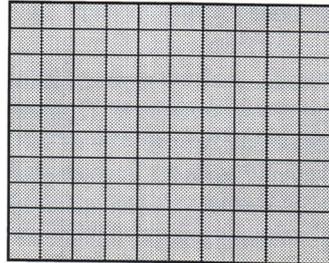
Diantho-Armerietum



Spergulo-Corynephoretum cladonietosum



Lolio-Cynosuretum



offener Sand	Kraut-schicht	Flechten	Moose

Abb. 9: Die Verteilung: offene Sandfläche, Krautschicht, Flechten- und Moosbedeckung im Vergleich zwischen *Spergulo-Corynephoretum typicum*, *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum*, *Diantho-Armerietum* und *Lolio-Cynosuretum*, erhoben am 09.08.1995 mittels eines Frequenzrahmens von 100 cm Kantenlänge und 10 x 10 cm-Quadraten; verändert nach SALZBRUNN (1996).

4 Arten festgestellt worden. Es fällt auf, daß Arten des Gebüsch-/ Offenland-Vegetationskomplexes das *Spergulo-Corynephoretum* meiden (z. B. *Vanessa atalanta*, *Inachis io*); s. Abb. 5.

b) Schwebfliegen (*Diptera: Syrphidae*)

Schwebfliegen treten in Artenzahl und in Abundanz im allgemeinen in trockeneren Pflanzengesellschaften zurück (KRATOCHWIL 1989a, b), so hat auch das *Spergulo-Corynephoretum typicum* und das *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* eine nur untergeordnete Bedeutung für Schwebfliegen, wie die Ergebnisse der Untersuchung von BLUME-BATHKE (1995) im „Borkener Paradies“ belegen. Innerhalb der im Gebiet vorkommenden Spergulo-Corynephoreten spielen besonders die Abbaustadien mit *Calluna vulgaris* für Syrphiden als Lebensraum eine Rolle. Zwar kommen hier keine besonders spezifischen Schwebfliegen-Arten vor, aber vor allem die mobileren Arten und die Wanderer finden sich ein, u. a. auch im Hochsommer aufgrund der großen Blumdichte. Zu den obligaten saisonalen Wanderern, die hier aufgefunden wurden, gehören *Syrphus vitripennis*, *Metasyrphus corollae*, *Sphaerosphoria scripta*, *Scaeva pyrastris*, *Syrphus ribesii* und *Episyrrhus balteatus* (Abb. 6).

Das *Spergulo-Corynephorum* kennzeichnen im Gebiet *Platycheirus albimanus* und *Syrphus vitripennis*, eine Präferenz haben *Melanostoma mellinum*, *Metasyrphus corollae* und *Sphaerosphoria scripta* (Abb. 6). Häufig tritt auch *Episyrphus balteatus* auf, der jedoch in allen untersuchten Gesellschaften zu finden ist. Gegenüber allen anderen Gesellschaften werden im *Spergulo-Corynephorum* besonders häufig Gräser und damit anemophile Pflanzenarten besucht (Abb. 10), so *Rumex acetosella*, *Corynephorus canescens* und *Deschampsia flexuosa*. Den Juli- und August-Aspekt bestimmt im Abbaustadium *Calluna vulgaris*, die von besonders vielen Syrphiden besucht wird. *Platycheirus albimanus* und *Syrphus vitripennis* besuchten fast ausschließlich *Calluna vulgaris*.

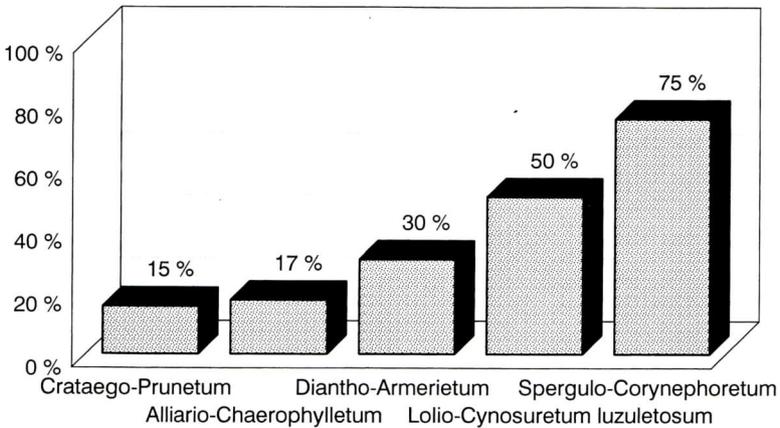


Abb. 10: Prozentualer Anteil der in den einzelnen Pflanzengesellschaften von Schwebfliegen (*Diptera: Syrphidae*) im „Borkener Paradies“ (Meppen) besuchten anemophilen Pflanzenarten; basierend auf Angaben von BLUME-BATHKE (1995).

Syrphiden traten im *Spergulo-Corynephorum* erst ab der 3. Juli-Dekade auf mit einem Maximum Mitte August. Besonders auffällig sind vor allem Arten, die zuvor in anderen Gesellschaften auftraten. So fliegt *Syrphus ribesii* im Frühjahr im *Lolio-Cynosuretum* und wechselt dann im Sommer bzw. Hochsommer auf das *Diantho-Armerietum* und *Spergulo-Corynephorum* über, gleiches gilt auch für *Melanostoma mellinum* mit einem Schwerpunkt im *Lolio-Cynosuretum* im Sommer und einem Wechsel auf das *Diantho-Armerietum* und letztlich auf das *Spergulo-Corynephorum* zur Zeit des Hochsommers. Während im Frühling und Vorsommer insbesondere für die polyvoltinen Schwebfliegen-Arten das *Crataego-Prunetum*, das *Alliario-Chaerophylletum* und *Lolio-Cynosuretum* die Nahrungshabitate darstellen, sind es im Sommer und Hochsommer das *Diantho-Armerietum* und *Spergulo-Corynephorum*. Dem *Spergulo-Corynephorum* fehlen mehr oder weniger feuchtigkeitsliebende Arten (*Cheilosia* spp., *Chrysogaster* spp., *Syritta pipiens*, *Tropidia scita*) oder silvicole Arten (*Xylota lenta*).

Die für beide Zoo-Taxozönosen vorliegenden Ergebnisse deuten daraufhin, daß ähnlich wie im Falle des *Diantho-Armerietum* sich auch hier Blütenbesucher-Gemeinschaften bioökologisch charakterisieren lassen, besonders eigenständige Zönosen bei diesen beiden Tiergruppen jedoch nicht herauskristallisiert werden können.

4.6 *Lolio-Cynosuretum*

4.6.1 Die Heuschrecken-Gemeinschaft (*Orthoptera*)

Heuschrecken, wie die Untersuchung von SALZBRUNN (1996) belegt, treten aufgrund des starken Beweidungsdruckes im *Lolio-Cynosuretum* stark zurück. Die in allen Untersuchungsgebieten eudominante Art ist *Chorthippus parallelus* mit mehr als 90 % aller aufgefundenen Heuschrecken (Abb. 8).

4.6.2 Blütenbesucher (*Lepidoptera*, *Syrphidae*)

a) Tagfalter-Zönosen (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*)

Im *Lolio-Cynosuretum* treten im Untersuchungsgebiet „Borkener Paradies“ (Meppen, Abb. 1) zwar mehr Tagfalter-Arten auf als z. B. im *Diantho-Armerietum*, dennoch handelt es sich immer nur um Nachweise in viel geringeren Individuenzahlen (BATHKE 1994). Im wesentlichen sind es Arten, die im Gebiet ihren Verbreitungsschwerpunkt im Gebüsch-/Offenland-Vegetationskomplex haben, und zeitweise feuchtere Offenlandstandorte aufsuchen. Nur wenige Arten erreichen höhere Abundanzen wie *Anthocharis cardamines*, *Gonepteryx rhamni* und *Araschnia levana*. Ferner kommen auch hier Arten mit einer größeren ökologischen Amplitude vor (*Lycaena phlaeas*, *Coenonympha pamphilus*), s. Abb. 6.

Wichtige Nektarpflanzen für Tagfalter sind im *Lolio-Cynosuretum*: *Achillea millefolium*, *Bellis perennis*, *Cardamine pratensis*, *Hypochaeris radicata*, *Leontodon autumnalis*, *Ranunculus bulbosus* und *Taraxacum officinale*; s. auch Tab. 5.

b) Schwebfliegen (*Diptera*: *Syrphidae*)

Das *Lolio-Cynosuretum luzuletosum* beherbergt im „Borkener Paradies“ (Meppen, Abb. 1) innerhalb des untersuchten Vegetationskomplexes die meisten Syrphiden-Arten (Abb. 6), wohingegen das *Lolio-Cynosuretum typicum* unter anderem auch durch den intensiven Beweidungsdruck und dem dadurch bedingten Ausfall an Nahrungsquellen wesentlich geringere Artenzahlen aufwies (BLUME-BATHKE 1995). Als regionale Charakterarten können die Arten *Cheilosia albitarsis*, *Epistrophe eligans* und *Eristalis intricarius* eingestuft werden, eine Präferenz zeigen ferner *Volucella pellucens* und *Eumerus strigatus* (Abb. 6).

Das von Syrphiden aufgesuchte Pflanzenarten-Spektrum umfaßt im Mai *Cerastium holosteoides* und *Ranunculus bulbosus* (Tab. 7) mit den Blütenbesuchern *Cheilosia albitarsis*, *Chrysogaster hirtella*, *Ch. lucida* und *Ch. solstitialis*. *Cheilosia albitarsis* ist im Adultstadium auf Arten der Gattung *Ranunculus* spezialisiert (s. auch RÖDER 1990, SSYMANK 1991) und lebt mit hoher Wahrscheinlichkeit auch im Larvenstadium phytophag an *Ranunculus* (TRITTLER 1989). Im Mai und Juni besuchten *Myathropa florea*, *Eristalis arbustorum* und *Helophilus pendulus* die Blüten von *Cerastium holosteoides*. Für den Juni fällt ein hoher Prozentsatz von anemophilen Pflanzenarten auf, an denen Syrphiden Pollen aufnehmen (*Rumex acetosella*, *Plantago lanceolata*, *Phleum pratense*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa pratensis*, *Lolium perenne*); s. Abb. 7. Zu den Graspollen-Spezialisten zählen *Melanostoma melinum* und *Platycheirus clypeatus* (s. dazu auch v. D. GOOT & GRABANDT 1970, GILBERT 1981, LEEREVELD 1982, 1984). Von *Plantago lanceolata* ist jedoch bekannt, daß er als ambophile Art sowohl anemophile als auch entomophile Populationen bildet (STELLEMAN & MEEUSE 1976, STELLEMAN 1980). Wichtige Pflanzenarten für Syrphiden sind in dieser Gesellschaft ferner *Achillea millefolium*, *Hypochaeris radicata*, *Viola canina* und *Stellaria graminea*, außerdem mit geringerer Bedeutung *Cerastium arvense* (Tab. 6). Der starke Weidedruck im Gebiet führte innerhalb der meisten *Lolio-Cynosureten* zu einem Rückgang des Blumenangebotes in der 2. Jahreshälfte und damit zu einem Wegflug der Syrphiden.

Das *Lolio-Cynosuretum* bildet häufig zusammen mit dem *Ranunculo-Alopecuretum* Vegetationskomplexe. Eingesprengt sind Bereiche mit Störzeigern (*Cirsium arvense* und *Urtica dioica*). In einem solchen Vegetationskomplex konnten allein 20 Syrphiden-Arten festgestellt werden (Abb. 6). Im Vorkommen spezifisch erwiesen sich dort *Rhingia campestris* und *Eristalis abusivus*, einen Schwerpunkt hatten *Platycheirus peltatus*, *Eristalis tenax* und *Helophilus trivittatus*. Das *Lolio-Cynosuretum* wird phänologisch einerseits durch einen Aspekt in der ersten Jahreshälfte (3. April- bis 1. Juni-Dekade) und andererseits einen von Mitte Juli bis Ende August charakterisiert. Syrphiden traten in dieser Gesellschaft erst ab der 3. Juli-Dekade auf mit einem Maximum Mitte August.

Auch für das *Lolio-Cynosuretum* gilt, wie für die anderen Offenlandgesellschaften, das Fehlen einer besonders eigenständig ausgebildeten Blütenbesucher-Gemeinschaft innerhalb der hier behandelten Zoo-Taxozönosen. Im Gegensatz zu den vorherigen ist jedoch der starke anthro-zoogene Einfluß (Weidedruck) der die Biozönose prägende und selektierende Faktor. Ähnlich wie z. B. in den durch intensivere Mahd charakterisierten Glatthaferwiesen (KRATOCHWIL 1989c) wird auch hier die Blütenbesucher-Gemeinschaft vorwiegend durch Zuflug aus den Kontakt-Biozönosen bestimmt.

4.7 Synopsis und Ausblick

Die Erfassung von Biozönosen bereitet aufgrund des Artenreichtums insbesondere innerhalb der Tierwelt außerordentlich große Schwierigkeiten. Dabei besteht besonders die Gefahr, sich im Detail zu verlieren, oder Singularitäten zu erfassen. Eines der Probleme liegt dabei zunächst in der Abgrenzung und Typisierung eines Untersuchungsraumes, die „Bereitstellung“ eines Rasters, auf dem einzelne Zoo-Taxozönosen, einzelne Tiersynusien oder „ökologische Gilden“ untersucht werden können. Die Mannigfaltigkeit der vielen Arten und Zönosen regional landschaftsökologisch zu ordnen, ist das erste Ziel; erst dann kann in einem zweiten Schritt zu einer kausalanalytischen Beweisführung übergegangen werden.

Zwei Grundgedanken sollten im Rahmen dieser Arbeit dargestellt und mit Beispielen belegt werden:

- 1) Die Erforschung von Ökosystemen und Biozönosen ist ohne Landschaftsbezug nur schwerlich möglich. Die Pflanzensoziologie und insbesondere die Vegetationskomplex-Forschung sind wichtige Basisdisziplinen auch für die Analyse der Tierwelt.
- 2) Ohne Kenntnisse natur- und kulturgeschichtlicher Zusammenhänge, die sich exemplarisch besonders eindrucksvoll gerade in den Hude-Landschaften studieren lassen, ist ein Zugang zum Verständnis des Aufbaues der meisten mitteleuropäischen Biozönosen und Ökosysteme kaum denkbar.

Am Beispiel der Reliktarten und Reliktarten-Gemeinschaften alter Hudewälder ließ sich zeigen, daß einzelne Tierarten, auch solche unterschiedlicher systematischer Zugehörigkeit, sehr alte Elemente einer Wald-Biozönose sein können. Es besteht dabei eine hohe Wahrscheinlichkeit, daß einzelne Hudewald-Standorte, die nachweislich seit dem 12. und 13. Jahrhundert in herrschaftlichen Bann gelegt wurden, und in Folge nie - auch nicht für kurze Zeit - Offenlandstandorte waren, seit dem beginnenden Postglazial Wald tragen. Der über Jahrhunderte wirkende extensive Einfluß des Menschen und seiner Weidetiere, aber auch der hohe Separationsgrad, denen die Populationen einzelner Arten ausgesetzt waren, haben offensichtlich nicht zur Elimination ganzer Artengruppen geführt. Auch konnte gezeigt werden, daß ein *Stellario-Carpinetum* andere Reliktarten aufweist als ein *Periclymeno-Fagetum*. In der Zukunft müssen weitere Untersuchungen auch an anderen Tiergruppen durchgeführt werden, um die bisherigen Ergebnisse zu untermauern. Ein weiterer Schwerpunkt sollte dabei in der Analyse derjenigen Faktoren liegen, die für das Reliktverhalten verantwortlich zu machen

sind. Von besonderem Interesse sind populationsgenetische Untersuchungen, die Aussagen über die „Verwandtschaftsgrade“ der reliktiären Populationen und damit vielleicht auch über die Besiedlungsrichtung ermöglichen.

Die Untersuchungen an Meisen und Hummeln erbrachten das Ergebnis, daß sowohl auf der Ebene verschiedener Pflanzen-Assoziationen (z. B. hinsichtlich der Nahrungshabitat-Wahl bei Meisen) als auch auf der Ebene der Subassoziationen (z. B. hinsichtlich der Nutzung von Nektar- und Pollenpflanzen durch Hummelköniginnen und Arbeiterinnen) sich Lebensraum-Präferenzen aufzeigen und erklären lassen. Hier müssen in Zukunft gezielt auch andere Tiergruppen und Gilden berücksichtigt werden. Die Analyse der Xylobionten-Synusien verspricht interessante Aufschlüsse.

Von besonderer biozöologischer Bedeutung sind im Hudewaldmosaik die Gebüsch- und Mantelgesellschaften. Am Beispiel der Schwanzmeisen-Nester konnte belegt werden, daß sogar die Zusammensetzung des Nistmaterials in direkten „landschaftsökologischen Bezug“ gebracht werden kann. Ein Schwanzmeisen-Nest in einer *Betulo-Quercetum*-Landschaft unterscheidet sich von dem einer *Carpinion*-Landschaft in der Zusammensetzung der Moos- und Flechtenarten, aber auch hinsichtlich anderer Merkmale. An diesem Beispiel wird sehr deutlich, daß auch kleinere Lebensraum-Strukturen in einen großen Raumbezug gebracht werden können und dabei Gesetzmäßigkeiten widerspiegeln. So verflechten sich Gesetzmäßigkeiten auf der Ebene unterschiedlich großer Raumdimensionen. Es wird in Zukunft von besonderem Reiz sein, z. B. stellenäquivalente Synusien (etwa die nidicolen Tierarten bestimmter Vogelneester) in verschiedenen pflanzensoziologisch differenzierten Landschaften zu analysieren. Am Beispiel der untersuchten Meisenarten läßt sich auch sehr deutlich aufzeigen, wie durch ein und dieselbe Vogelart verschiedene Landschaften genutzt werden (z. B. Bedeutung des *Crataego-Prunetum* als Nahrungshabitat in der *Quercu-Ulmetum*- bzw. *Carpinion*-Landschaft, völlig andere Habitatnutzung in einer *Betulo-Quercetum*-Landschaft, in der das *Crataego-Prunetum* fehlt).

Unsere Untersuchungen an Tagfaltern und Schwebfliegen haben die große Bedeutung des Gebüsch-/Saum- und Offenland-Vegetationskomplexes im Nordwestdeutschen Tiefland herausgestellt. So ist gerade die stark subatlantisch getönte Blütenbesucher-Zönose viel stärker an solche Ökoton-Strukturen gebunden als etwa die mehr submediterranean charakterisierte (KRATOCHWIL 1991b). Auch zeigt sich die große Bedeutung des Mosaikcharakters der Vegetation für das Vorkommen einzelner Arten. Nur im Rahmen der Erfassung von typisierbaren Vegetationskomplexen sind hier Gesetzmäßigkeiten aufschlüsselbar. Das Feld der noch nicht bearbeiteten Insektengruppen ist groß, hier müssen in Zukunft noch weitere Arbeiten über andere Zoo-Taxozönosen und Gilden anschließen. Auch sind noch zu wenige Gebiete erfaßt, um zu generalisierenden Angaben zu kommen.

Eine besondere Aufgabe sollte es sein, bestimmte „Schlüsselarten“ innerhalb der Vegetation in ihrer Stellung und zentralen Bedeutung für die Tierwelt zu erforschen. In Vorbereitung sind u. a. Untersuchungen zum Phytophagenkomplex von *Juniperus communis* im *Dicrano-Juniperetum* und im *Roso-Juniperetum*. Erst in jüngster Zeit sind umfassendere biozöologische Untersuchungen zur Wirbellosenfauna von Heideökosystemen durchgeführt worden, so z. B. für Schleswig-Holstein (VOIGT 1994). Für die Schlüsselart „*Calluna vulgaris*“ konnten im Rahmen unserer Untersuchungen aus blütenökologischer Sicht erste Ergebnisse vorgelegt werden.

Für ausgewählte Käferfamilien (*Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae* und *Tenebrionidae*) liegt eine erste Analyse des Charakter- und Differentialarten-Spektrums für die Bereiche *Spergulo-Corynephorretum*, *Diantho-Armerietum* und *Genisto-Callunetum* vor (FALKE 1996). Hierbei wird deutlich, daß zur Abgrenzung der Käferzönosen in vielen Fällen auf der Ebene von Subassoziationen gearbeitet werden muß. Die Untersuchungen belegen

auch, daß als Charakterarten unter den Arthropoden, obwohl sie sehr artenreiche Zönosen bilden können, immer nur wenige Arten auftreten. Diese Charakterarten besitzen jedoch einen hohen Indikatorwert. Am Beispiel der Käfergemeinschaften des *Genisto-Callunetum* kann u. a. der hohe biozönotische Verwandtschaftsgrad zwischen *Genisto-Callunetum* und *Spergulo-Corynephorretum* durch gemeinsam vorkommende Käferarten aufgezeigt werden. Auch unterscheiden sich die Aufbau- und Reifephase des *Genisto-Callunetum* sehr deutlich in der Käferbesiedlung voneinander.

Besonders überraschend war das Ergebnis, daß unter Berücksichtigung der Tagfalter, Schwebfliegen und ausgewählter Käferfamilien das *Diantho-Armerietum* zwar auch durch das Vorkommen einer Tierarten-Gemeinschaft abgrenzbar ist, jedoch keine eigenständigen, für diese Pflanzengesellschaft besonders charakteristischen Arten besitzt. Ein Grund könnte sein, daß unter natürlichen Bedingungen das *Diantho-Armerietum* nur über eine kürzere Zeitspanne als Sukzessionsstadium (Phase) vorhanden ist, eine eigene und typische Tierarten-Gemeinschaft mit engeren Konnexen sich in der Vergangenheit nicht herausbilden konnte. Die Frage der unterschiedlichen Bedeutung von Sukzessionsstadien auf Tierarten-Gemeinschaften hat bisher noch sehr wenig Berücksichtigung gefunden.

Bei den Orthopteren hingegen konnte eine engere Verwandtschaft zwischen dem *Diantho-Armerietum* und dem *Spergulo-Corynephorretum* hinsichtlich der Artenzusammensetzung festgestellt werden. Am Beispiel der Heuschrecken wurde durch Umsetzversuche der im *Diantho-Armerietum* vorgefundenen und individuell markierten Heuschrecken in ein *Spergulo-Corynephorretum* ein gezieltes und statistisch signifikantes Rückwandern in die bevorzugte Pflanzengesellschaft belegt. Solche Freiland-Experimente werden in Zukunft auch an anderen Tiergruppen durchgeführt.

Am Beispiel der Käferzönosen konnte die Eigenständigkeit der verschiedenen Subassoziationen des *Spergulo-Corynephorretum* dokumentiert werden. Während das *Spergulo-Corynephorretum typicum* wie bei der Phytozönose auch Differentialarten-frei ist, zeichnet sich das *Spergulo-Corynephorretum cladonietosum* einerseits durch bestimmte Charakterarten unter den Käfern, andererseits aber auch Differentialarten aus, die ebenso in der Aufbauphase des *Genisto-Callunetum* vorkommen. Im Falle der untersuchten Käferfamilien zeichnen sich bereits erste Zusammenhänge auch für einen großen Raum (Norddeutschland) ab, wo sich innerhalb der Käferzönose „geographische Rassen“ abgrenzen lassen. Eine Untersuchung über die Spinnen-Gemeinschaften u. a. des *Spergulo-Corynephorretum* hinsichtlich eines West-Ost-Transektes ist derzeit in Bearbeitung (MERKENS in Vorb.). Auch die Heuschrecken zeigen mit einzelnen Arten eine enge Bindung an das *Spergulo-Corynephorretum* auf Subassoziationsebene. Hingegen bauen die Tagfalter und die Schwebfliegen des *Spergulo-Corynephorretum* nach den vorliegenden Ergebnissen keine eigenständigen Zönosen auf. Für das *Lolio-Cynosuretum* als der am stärksten anthro-po-zoogen beeinflussten Pflanzengesellschaft zeichnet sich ab, daß hier insbesondere Arten aus den Kontaktgesellschaften am Aufbau der Lebensgemeinschaft beteiligt sind. Eigenständige Elemente fehlen fast vollständig. Dem Einfluß von Kontakt-Biozönosen sollte in Zukunft vermehrt Beachtung geschenkt werden.

Die bisherigen Ergebnisse ermutigen, durch weitere Untersuchungen in den Hudeland-schaften Nordwestdeutschlands die strukturelle und funktionelle Vielfalt auf der Ebene der Biozönosen zu erfassen und den Gesetzmäßigkeiten weiter nachzuspüren.

Zusammenfassung

Die Hudelandschaften des nordwestdeutschen Tieflandes zeichnen sich im Vergleich zu der sie umgebenden land- und forstwirtschaftlich insbesondere in den letzten Jahren intensivierte Landschaft durch eine hohe biologische Diversität aus. Diese ist das Ergebnis einer über Jahrtausende währenden extensiven Bewirtschaftung. Das vielfältige Mosaik unterschiedlicher Vegetationseinheiten besteht dabei im wesentlichen aus Elementen der Eichen-Birkenwald- (*Betulo-Quercetum*-), Eichen-Buchenwald- (*Periclymeno-Fagetum*-), Eichen-Hainbuchenwald- (*Carpinion*-) und Hartholz-Auenwald- (*Quercu-Ulmetum*-) Landschaft.

Ziel der hier vorgelegten Arbeit ist es, neben einigen grundlegenden Gesichtspunkten biozöologischer Arbeitsweise, eine erste Bestandsaufnahme ausgewählter Zoo-Taxozönosen pflanzengesellschafts- und vegetationskomplexspezifisch vorzunehmen. Da sich unsere Untersuchungen auf vegetationskundlich charakterisierte Landschaftstypen beziehen lassen, sind generalisierbare Aussagen möglich. Dabei orientieren wir uns an dem unterschiedlichen Grad des anthro-po-zoogenen Einflusses und studieren Taxozönosen unterschiedlicher Standorte: Waldgesellschaften verschiedenen Alters und unterschiedlicher Struktur (*Betulo-Quercetum*, *Periclymeno-Fagetum*, *Stellario-Carpinetum*), Mantel- und Saumgesellschaften (*Crataego-Prunetum*, *Alliario-Chaerophylletum*), Heide-Vegetationskomplexe (*Dicrano-Juniperetum*, *Roso-Juniperetum*, *Genisto-Callunetum*- Aufbau- und Reifephase), Binnendünen (*Spergulo-Corynephorretum typicum* und *Spergulo-Corynephorretum cladonietosum*) und Triftweiden (*Diantho-Armerietum*) bis hin zu intensiver genutzten Weidengesellschaften (*Lolio-Cynosuretum*). Ferner gilt unsere Aufmerksamkeit unterschiedlichen Teillebensräumen, z. B. die Bedeutung einer bestimmten Schlüsselart für die Tierwelt (*Juniperus communis*, *Calluna vulgaris*).

Zu den derzeit von uns untersuchten Zoo-Taxozönosen gehören u. a. die Tagfalter (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*), die Schwebfliegen (*Syrphidae*), die Wildbienen (*Hymenoptera Apoidea*), die Geradflügler (*Orthoptera*) und ausgewählte Käferfamilien (z. B. *Carabidae*, *Elateridae*, *Buprestidae*, *Byrrhidae*, *Tenebrionidae*), aber auch Hundertfüßer (*Chilopoda*), Egelschnecken (*Limacidae*) und andere Tiergruppen. Unter den Wirbeltieren bieten sich besonders Vögel an, exemplarisch haben wir hierbei die Meisen (*Paridae*, *Aegithalidae*) untersucht.

Als Hauptergebnis ist festzuhalten, daß sich auf dem pflanzensoziologischen Raster bei allen untersuchten Tiergruppen regional spezifische Charakterarten-Gruppen unterschiedlicher Zoo-Taxozönosen auf der Ebene von Subassoziationen, Assoziationen und Vegetationskomplexen abgrenzen lassen. Soweit bekannt, werden Gründe für die Bindung benannt. Aufbauend auf den bisherigen Ergebnissen lassen sich zukünftige biozöologische Forschungsschwerpunkte entwickeln.

Literatur

- ACHTZIGER, R., NIGMANN, U. & H. ZWÖLFER (1992): Rarefaction-Methoden und ihre Einsatzmöglichkeiten bei der zooökologischen Zustandsanalyse und Bewertung von Biotopen.- Z. Ökologie u. Naturschutz **1**: 89-105.
- ABMANN, T. (1994): Epigäische Coleopteren als Indikatoren für historisch alte Wälder der Norddeutschen Tiefebene.- NNA-Berichte **4**: 142-151.
- ABMANN, T. (1995): Laufkäfer als Reliktarten alter Wälder in Nordwestdeutschland (*Coleoptera: Carabidae*).- Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Entom. **10**: 305-308.
- ABMANN, T. & W. STARKE (1990): Coleoptera Westfalica: Familia *Carabidae*, Subfamiliae *Callistinae*, *Oodinae*, *Licininae*, *Badistrinae*, *Panagaeinae*, *Colliurinae*, *Aephnidiinae*, *Lebiinae*, *Demetriinae*, *Cymindinae*, *Dromiinae* et *Brachinininae*.- Abh. Landesmus. Naturkde Münster **52** (1): 1-60.

- ABMANN, T. & A. KRATOCHWIL (1995): Biozönotische Untersuchungen in Hudelandschaften Nordwestdeutschlands - Grundlagen und erste Ergebnisse.- Osnabrücker Naturwiss. Mitt. **20/21**: 275-337.
- BARBER, A. D. & A. N. KEAY (1988): Provisional atlas of the Centipedes of the British Isles.- Institute of Terrestrial Ecology. Lavenham Press, Huntingdon.
- BARKEMEYER, W. (1994): Untersuchungen zum Vorkommen der Schwebfliegen in Niedersachsen und Bremen (*Diptera, Syrphidae*). - Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen **31**: 1-514.
- BARNER, K. (1954) Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld III.- Abh. Landesmus. Naturkde Münster **16**: 3-64.
- BASTIAN, O. (1986): Schwebfliegen (*Syrphidae*).- Ziemer, Wittenberg.
- BATHKE, M. (1994): Tagfalter-Biozönosen im Hudelandschafts-Mosaik „Borkener Paradies“ (Emsland) - Phänologie, Habitatbindung, Ressourcennutzung.- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 78 S.
- BLUME-BATHKE, A. (1995): Die Schwebfliegenzönosen (*Diptera: Syrphidae*) im Hudelandschaftsmosaik „Borkener Paradies“ (Emsland).- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 245 S.
- BRANDMAYR, P. (1977): Ricerche etologiche e morfofunzionali sulle cure parentali in Carabidi Pterostichini (*Coleoptera: Carabidae, Pterostichinae*). - Redia (Firenze) **60**: 275-316.
- BRINGER, B. (1973): Territorial flight of the bumble-bee males in coniferous forest on the northernmost part of the island Öland.- ZOOON Suppl. **1**: 15-22.
- BROCKSIEPER, R. (1978): Der Einfluß des Mikroklimas auf die Verbreitung der Laubheuschrecken, Grillen und Feldheuschrecken im Siebengebirge und auf dem Rodderberg bei Bonn (*Orthoptera: Saltatoria*).- Decheniana-Beih. (Bonn) **21**: 1-141.
- BUCHWALD, K. (1940): Die nordwestdeutschen Heiden. Ihre Erforschungsgeschichte, Pflanzengesellschaften und deren Lebensbedingungen.- Diss. Tübingen.
- BURRICHTER, E. (1970): Beziehungen zwischen Vegetations- und Siedlungsgeschichte im nord-westlichen Münsterland.- Vegetatio **20**: 199-209.
- BURRICHTER, E. (1977): Vegetationsbereicherung und Vegetationsverarmung unter dem Einfluß des prähistorischen und historischen Menschen.- Natur u. Heimat **37** (2): 46-47.
- BURRICHTER, E. (1984): Baumformen und Relikte ehemaliger Extensivwirtschaft in Nordwestdeutschland.- Drosera **1**: 1-18.
- BURRICHTER, E. (1988): Tinner Loh, Borkener Paradies und Hasellünner Wacholderhain.- Jahrb. Emsländ. Heimatbund **34**: 168-207.
- BURRICHTER, E., POTT, R., RAUS, T. & R. WITTIG (1980): Die Hudelandschaft „Borkener Paradies“ im Emstal bei Meppen.- Abhandl. Landesmus. Naturkde Münster **42**: 1-69.
- BURRICHTER, E. & R. POTT (1983): Verbreitung und Geschichte der Schneitelwirtschaft mit ihren Zeugnissen in Nordwestdeutschland.- Tuexenia **3**: 443-453.
- ENDLER, J. A. (1982): Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography.- Amer. Zool. **22**: 441-452.
- FALKE, B. (1996): Zur Bindung der Käferzönosen an das *Spergulo-Corynephorum*, *Diantho-Armerietum* und *Genisto-Callunetum* in Hudelandschaftskomplexen des Emslandes (*Coleoptera: Carabidae, Elateridae, Buprestidae, Byrrhidae et Tenebrionidae*).- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 151 S.
- FEDERSCHMIDT, A. (1988): Untersuchungen zur Kongruenz von Heuschreckengemeinschaften und Pflanzengesellschaften unter Berücksichtigung von Vegetationsstruktur und Mikroklima.- Diplomarbeit Univers. Freiburg, 57 S.
- FEDERSCHMIDT, A. (1989): Zur Koinzidenz von Heuschreckenvorkommen und Pflanzengesellschaften auf den Rasen des NSG Taubergießen.- Mitt. bad. Landesver. Naturkde Natursch., N. F. **14** (4): 915-926.
- FRAHM, J.-P. & W. FREY (1992): Moosflora. - 3. Auflage. Ulmer, Stuttgart.
- FRANZ, H. (1933): Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren.- Zoogeographica **1**: 551-565.
- GIBB, J. A. (1960): Population of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations.- Ibis **2**: 165-209.
- GILBERT, F. S. (1981): Foraging ecology of hoverflies (*Diptera: Syrphidae*): morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species.- Ecol. Entomol. **6**: 245-262.

- GIMINGHAM, C. H. (1985): Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects.- *Oikos* **44**: 12-16.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. **13/I** Passeriformes.- Aula Verlag, Wiesbaden.
- GREIN, G. (1983): Heuschrecken - Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Heuschrecken.- Nieders. Landesverwaltungsamt, Fachbehörde f. Naturschutz (Hrsg.) Merkblatt Nr. **17**, 23 S.
- GREIN, G. (1995): Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Heuschrecken.- Informationsdienst Natsch. Nieders. Heft **2/95**.
- HAFTORN, S. (1956): Contribution of the food biology of tits, especially about storing of surplus food. Part III. The Willow Tit. - Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr **1956** (3): 1-79.
- HAGEN, E. v. (1990): Hummeln - bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen.- Augsburg.
- HAGEN, E. v. & E. WOLF (1993): Höchste Zeit für Maßnahmen der zur Rettung der Hummeln der Offenlandschaften.- *Natur u. Landschaftskde* **29**: 7-8.
- HEITJOHANN, H. (1974): Faunistische und ökologische Untersuchungen zur Sukzession der Carabidenfauna (*Coleoptera, Insecta*) in den Sandgebieten der Senne.- *Abh. Landesmus. Naturkde Münster* **36** (4): 3-27.
- HENKE, A. (1995): Blütenökologische Untersuchungen an *Calluna vulgaris* (L.) Hull.- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 89 S.
- JANSSEN, W. (1982): Jahresrhythmik und Aktivitätsdichte von Carabiden in einem Eichen-Hainbuchenwald (*Quercus-Carpinetum* im Naturschutzgebiet Hasbruch bei Oldenburg/ Niedersachsen).- *Drosera* **1**: 33-38.
- KIENE, S. (1993): Die Hummelzönose (*Hymenoptera, Apoidea, Bombus*) des ehemaligen Hudewaldes Bentheimer Wald (Bad Bentheim, Niedersachsen) unter besonderer Berücksichtigung des Blütenbesuch-Verhaltens.- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 102 S.
- KÖPPLER, D. & A. SCHWABE (1996): Typisierung und landschaftsökologische Gliederung Süd- und Westexponierter Jura-„Steppenheiden“ mit Hilfe von Vegetationskomplexen.- *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **8**: 159-192.
- KRATOCHWIL, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesuchergemeinschaften: biozöologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland).- *Phytocoenologia* **11** (4): 455-669.
- KRATOCHWIL, A. (1987): Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster. -Methoden, Probleme und Beispiele biozöologischer Forschung.- *Tuexenia* **7**: 13-53.
- KRATOCHWIL, A. (1989a): Erfassung von Blütenbesucher-Gemeinschaften (*Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera*) verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet „Taubergießen“ (Ober-rheinebene).- *Verh. Ges. f. Ökologie* **17**: 701-711.
- KRATOCHWIL, A. (1989b): Community structure of flower-visiting insects in different grassland types in Southwestern Germany (*Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera*).- *Spixiana* **12** (3): 289-302.
- KRATOCHWIL, A. (1989c): Biozönotische Umschichtungen im Grünland durch Düngung.- *NNA-Berichte* **2** (1): 46-58.
- KRATOCHWIL, A. (1991a): Zur Stellung der Biozönologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze.- *Verh. Ges. f. Ökologie, Beih.* **2**: 9-44.
- KRATOCHWIL, A. (1991b): Blüten-/Blütenbesucher-Konnexte: Aspekte der Co-Evolution, der Co-Phänologie und der Biogeographie aus dem Blickwinkel unterschiedlicher Komplexitätsstufen.- *Annali di Botanica Vol II*: 43 - 108.
- KRATOCHWIL, A. & T. ARBMAN (1996): Biozöologische Untersuchungen in Hudelandschaften des nordwestdeutschen Tieflandes.- *Verh. Ges. f. Ökol. (im Druck)*
- KRATOCHWIL, A. & M. KLATT (1989b): Apoide Hymenopteren der Stadt Freiburg i. Br. - submediterrane Faunenelemente an Standorten kleinräumig hoher Persistenz.- *Zool. Jb. Syst.* **116**: 379-389.
- KRATOCHWIL, A. & M. KLATT (1989a): Wildbienenengemeinschaften (*Hymenoptera Apoidea*) an spontaner Vegetation im Siedlungsbereich der Stadt Freiburg.- *Braun-Blanquetia.* **3** (2): 421-438.

- KRATOCHWIL, A. & A. SCHWABE (1984): Trockenstandorte und ihre Lebensgemeinschaften in Mitteleuropa: Ausgewählte Beispiele.- In: H. METZNER (Ed.): Ökologie und ihre biologischen Grundlagen, Heft 6 (Ökosysteme III. Terrestrische Ökosysteme): 1- 84. Tübingen.
- KRÖBER, O. (1956): Nachträge zur Dipteren-Fauna Schleswig-Holsteins und Niedersachsens (1933-1935).- Verh. Ver. naturw. Heimatf. **32**: 123-143.
- KRÜGER, E. (1951): Über die Bahnflüge der Männchen der Gattungen *Bombus* und *Psithyrus* (*Bombidae* *Hymenopt.*).- Z. f. Tierpsychol. **8**: 61-75.
- KUENEN, D. J., KLUYVER, H. N. & K. BAKKER (1973): A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats.- Ardea **61**: 1-91.
- LEEREVELD, H. (1982): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. 3. Worldwide survey of crop and intestine contents of certain anthophilous syrphid flies.- Tijdschr. Ent. **125**: 25-35.
- LEEREVELD, H. (1984): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. 6. Aspects of the anthecology of *Cyperaceae* and *Sparganium erectum* L.- Acta Bot. Neerl. **33**: 475-482.
- LINDROTH, C. H. (1945): Die fennoskandischen *Carabidae*. Spezieller Teil.- Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handl. S. B. **1**: 1-710.
- LINDROTH, C. H. (1986): The *Carabidae* (*Coleoptera*) of Fennoscandia and Denmark.- Fauna Entomologica Scandinavica, Scand. Science Press Leiden - Copenhagen, Vol. **15**; part 2.
- LÖSER, S. (1970): Brutfürsorge und Brutpflege bei Laufkäfern der Gattung *Abax*. - Verh. Deut. Zool. Ges. Würzburg **1969**: 322-326.
- LUDESCHER, F. B. (1973): Sumpfmehse und Weidenmehse als sympatrische Zwillingarten.- J. Orn. **1**: 1-56.
- MAIER, C.T. & G. P. WALDBAUER (1979): Dual mate-seeking strategies in male syrphid flies (*Diptera: Syrphidae*).- Ann. Entomol. Soc. Am. **72** (1): 54-61.
- MARCHAND, H. (1953): Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen.- Beitr. Ent. **3** (1/2): 116-162.
- MELBER, A. (1983): *Calluna*-Samen als Nahrungsquelle für Laufkäfer in einer nordwestdeutschen Sandheide (*Col.: Carabidae*). - Zool. Jb. Syst. **110**: 87-95.
- MESTER, H. (1967): Meisen als Blütenverzehrer und das unterschiedliche Verhalten der Sumpf- und Weidenmehse bei der Nahrungssuche.- Anthus **4**: 61-68.
- MOSSAKOWSKI, D. (1970): Ökologische Untersuchungen an epigäischen Coleopteren atlantischer Moor- und Heidestandorte.- Z. wiss. Zool. **181**: 233-316.
- NIEMANN, A. (1994): Bestandsgrößen, Habitatwahl und Habitatnutzung von Meisen (*Paridae* und *Aegithalidae*) in emsländischen Hudegebieten: Wacholderhain „Wachendorf“, Meppener Kuhweide.- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 125 S.
- NIMIS, P. (1977): Die Frühlingsblüte im Buchenwald in Beziehung zur Hummelbestäubung.- In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Vegetation und Fauna.- Ber. int. Sympos. Int. Ver. Vegkde Rinteln **1976**: 209-217.
- OSCHMANN, M. (1969): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Orthopteren im Raum Gotha.- Herycynia N. F. **6**: 115-168.
- OSCHMANN, M. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung von Orthopteren.- Faun. Abh. Mus. Tierkde Dresden **4** (21): 177-206.
- POTT, R. (1983): Geschichte der Hude- und Schneitelwirtschaft Nordwestdeutschlands und deren Auswirkungen auf die Vegetation.- Oldenb. Jahrb. **83**: 357-376.
- POTT, R. (1990): Historische Waldnutzungsformen Nordwestdeutschlands.- Heimatpfl. Westf. **2**: 1-9.
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands.- 2. Auflage. Ulmer, Stuttgart.
- POTT, R. & E. BURRICHTER (1983): Der Bentheimer Wald - Geschichte, Physiognomie und Vegetation eines ehemaligen Hude- und Schneitelwaldes.- Forstwiss. Cbl. **102**: 350-361.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands.- Abhandl. Westfäl. Mus. Naturkde Münster **53** (1/2): 1-313.
- PREISING, E. (1949): *Nardo-Callunetetea*. Zur Systematik der Zwergstrauch-Heiden und Magertriften Europas.- Mitt. Flor. soz. Arbeitsgem. **1** (1): 12-25.
- PREISING, E. (1955): Das *Calluneto-Genistetum* Nordwestdeutschlands und seine Stellung innerhalb der

- Heiden Mitteleuropas.- Mitt. Flor. soz. Arbeitsgem. N. F. **5**: 259-261.
- PRESTON, F. W. (1949): The commonness and rarity of species.- *Ecology* **29**: 254-283.
- RABELER, W. (1947): Die Tiergesellschaften der trockenen *Calluna*-Heiden in Nordwestdeutschland.- Jahresber. Naturhist. Ges. Hannover **94-98**: 357-375.
- RABELER, W. (1955): Zur Ökologie und Systematik von Heuschreckenbeständen nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften.- Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. **5**: 184-192.
- REMMERT, H. (ed.) (1991): The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems.- *Ecological Studies* **85**. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- RETZLAFF, H. (1987): Heide- und Moorpfliegaßnahmen unter besonderer Berücksichtigung der Schmetterlingsfauna und ausgewählter anderer Insekten (Fortsetzung und Schluß).- Mitt. ostwestf.-lipp. Entomologen **40** (4): 37-55.
- RIEMANN, H. & A. MELBER (1990): Hymenopteren (*Hym.*, *Aculeata* excl. *Formicidae*) aus Bodenfallen in nordwestdeutschen *Calluna*-Heiden.- Abh. Naturw. Verein Bremen **41** (2): 111-130.
- RÖDER, G. (1990): Biologie der Schwebfliegen Deutschlands (*Diptera*, *Syrphidae*).- E. Bauer-Verlag, Kelttern-Weiler.
- SÄNGER, K. (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken (*Orthoptera: Saltatoria*) und der Raumstruktur ihrer Habitate.- *Zool. Jb. Syst.* **104**: 433-488.
- SALZBRUNN, S. (1996): Heuschrecken-Zönosen ausgewählter Pflanzengesellschaften eines Hudelandschaftsmosaiks (Borkener Paradies, Versener Paradies, Meppener Kuhweide; Emsland / Niedersachsen) (*Corynephorretum*, *Diantho-Armerietum*, *Lolio-Cynosuretum*).- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 75 S.
- SCHEDL, K. E. (1981): Die Käfer Mitteleuropas, *Scolytidae*.- In: FREUDE, H., HARDE, K. W., & G. A. LOHSE: Die Käfer Mitteleuropas **10**: 34-99. Krefeld.
- SCHJOTZ-CHRISTENSEN, B. (1957): The beetle fauna of the *Corynephorretum* in the ground of the Mols Laboratory.- *Natura Jutlandica* **11**: 1-120.
- SCHMIDT, G. H. (1970): Insekten als Indikatoren des Mikroklimas.- *Naturwiss. u. Medizin* **7** (35): 41-50.
- SCHWABE, A. (1988): Erfassung von Kompartimentierungsmustern mit Hilfe von Vegetationskomplexen und ihre Bedeutung für zöologische Untersuchungen.- Mitt. Bad. Landesver. Naturkd. Natursch., N. F. **14** (3): 621-630.
- SCHWABE, A. (1990): Stand und Perspektiven der Vegetationskomplex-Forschung.- *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **2**: 45-60.
- SCHWABE, A., KÖPPLER, D. & A. KRATOCHWIL (1992): Vegetationskomplexe als Elemente einer landschaftsökologisch-biozöologischen Gliederung, gezeigt am Beispiel von Fels- und Moränen-Ökosystemen.- *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* **4**: 135-145.
- SCHWABE, A. & A. KRATOCHWIL (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum.- *Tuexenia* **4**: 125-152.
- SCHWABE, A. & P. MANN (1990): Eine Methode zur Beschreibung und Typisierung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*).- *Ökol. Vögel (Ecol. Birds)* **12**: 127-157.
- SHINOZAKI, K. (1963): Note on the species-area curve.- *Proc. 10th Ann. Meet. Ecol. Soc. Japan (Tokyo)*: 5.
- SNEATH, P. H. & R. SOKAL (1973): *Numerical taxonomy*.- Freeman, San Francisco.
- SSYMANK, A. (1991): Die funktionale Bedeutung des Vegetationsmosaiks eines Waldgebietes der Schwarzwaldvorbergzone für blütenbesuchende Insekten - untersucht am Beispiel der Schwebfliegen (*Diptera*, *Syrphidae*).- *Phytocoenologia* **19** (3): 307-390.
- STEFFNY, H., KRATOCHWIL, A. & A. WOLF (1984): Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*, *Zygaenidae*) und Hummeln (*Apidae*, *Bombus*) im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene).- *Natur u. Landschaft* **59**: 435-443.
- STELLEMANN, P. (1980): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. V. Some special aspects of the visiting of *Plantago media* and *Plantago lanceolata* by insects.- *Beitr. Biol. Pflanz.* **55**: 157-167.
- STELLEMANN, P. & A. D. J. MEEUSE (1976): Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. I. The possible role of syrphid flies as pollinators of *Plantago*.- *Tijdschr. Ent.* **119** (2): 15-31.
- STÖVER, W. (1965): Der Wacholderbock (*Phymatodes glabratus*), ein in Westfalen neu aufgefundenener

- Bockkäfer.- Natur u. Heimat **25**: 45-47.
- STÖVER, W. (1972): *Coleoptera* Westfalica: Familie *Cerambycidae*.- Abhandl. Westf. Mus. Naturkde Münster **34** (3): 1-42.
- STUBBS, A. E. (1982): Hoverflies as primarily woodland indicators with reference to Wharncliffe Wood.- Sorby Record **20**: 62-67.
- STUKE, J.-H. (1995a): Strukturelle und entomofaunistische Untersuchungen auf ausgewählten Heideflächen im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide“ und naturschutzfachliche Folgerungen.- Staatsexamensarb. Univers. Freiburg, 114 S.
- STUKE, J.-H. (1995b): Beitrag zur Fauna ausgewählter Insektengruppen auf nordwestdeutschen Sandheiden.- *Drosera* **95** (1): 53-83.
- SUNTRUP, A. (1990): Untersuchungen zur Faunistik und Autökologie von Netzflüglern (*Insecta: Neuropteroidea*) in Norddeutschland.- Diplomarbeit Univers. Göttingen.
- TISCHLER, W. (1947): Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung.- Biol. Zbl. **66**: 49-56.
- TRAUTMANN, W. & W. LOHMEYER (1962): Gehölzgesellschaften in der Fluß-Aue der mittleren Ems.- Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N. F. **8**: 227-247.
- TRITTLER, J. (1989): Untersuchungen zu Lebensraumpräferenz und Blütenbesuch von Schwebfliegen (*Syrphidae*) im Naturschutzgebiet Gundelfinger Moos (Landkreis Dillingen a. d. Donau).- Schriftenreihe Bayer. Landesamt f. Umweltschutz **95**: 117-127.
- TURIN, H., HAECK, J. & R. HENGEVELD (1977): Atlas of the Carabid Beetles of the Netherlands.- North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- TURIN, H. & T. HEJERMANN (1988): Ecological classification of forest-dwelling *Carabidae* (*Coleoptera*) in the Netherlands.- Tijdschr. v. Ent. **131**: 65-71.
- TÜXEN, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands.- Mitt. Flor. soz. Arbeitsgem. Niedersachsen **3**: 1-170.
- TÜXEN, R. (1974): Die Haselünner Kuhweide - Pflanzengesellschaften einer mittelalterlichen Gemeindegeweihe.- Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N. F. **17**: 69-102.
- TÜXEN, R. & Y. KAWAMURA (1975): Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften entwickelt am Beispiel des nordwestdeutschen *Genisto-Callunetum*.- Phytocoenologia **2** (1/2): 87-99.
- VAN DER GOOT, V. S. & R. A. J. GRABANDT (1970): Some species of the genera *Melanostoma*, *Platycheirus* and *Pyrophaena* (*Diptera*, *Syrphidae*) and their relation to flowers.- Ent. Ber. Amst. **30**: 135-143.
- VAN LEEUWEN, C. G. (1966): A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation.- *Wentia* **15**: 25-46.
- VOGT, U. (1995): Untersuchung zur Variabilität und Differenzierung von Populationen des Laufkäfers *Carabus glabratus* Paykull.- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 74 S.
- VOGT, U. & T. ABMANN (1995): Genetische Variabilität und Differenzierung einer Reliktart: Untersuchungen an *Carabus glabratus* in der Lüneburger Heide.- Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Entom. **10**.
- VOIGT, N. (Red.) (1994): Bedeutung von Heideökosystemen für die Wirbellosenfauna.- Faun.-Ökol. Mitt. Suppl. **16**: 1-126.
- VON LECOQ, V. (1805): Topographische Karte in XXII Blätter des größten Theil von Westphalen enthaltend, so wie auch das Herzogthum Westphalen und einen Theil der Hannövrischen Braunschweigischen und Hesßschen Länder. Geschrieben und gestochen 1805. Nachdruck Niedersächsisches Landesamt Hannover.
- VOSSEL, E. (1994): Zoozoologische Untersuchungen an ausgewählten Arthropodengruppen (*Chilopoda*, *Diplopoda*, *Coleoptera: Carabidae*) des ehemaligen Hudewaldes Bentheimer Wald (Bad Bentheim, Niedersachsen).- Diplomarbeit Univers. Osnabrück, 99 S.
- VOSSEL, E. & T. ABMANN (1995): Die Chilopoden, Diplopoden und Carabiden unterschiedlich genutzter Waldflächen bei Bentheim (Südwest-Niedersachsen): Vergleich eines Wirtschaftshochwaldes mit zwei ehemaligen Hudeflächen.- *Drosera* **95** (2): 127-143.
- WALLASCHKE, M. (1995): Untersuchungen zur Zoozoologie und Zönotopbindung von Heuschrecken (*Saltatoria*) im Naturraum „Östliches Harzvorland“.- *Articulata* Beih. **5**: 1-153.
- WARD, L. & K. H. LAKHANI (1977): The conservation of juniper: the fauna of food plant island sites in

- Southern England. - J. appl. Ecol. **14**: 121-135.
- WARD, L. (1977): The conservation of juniper: the associated fauna with special reference to Southern England.- J. appl. Ecol. **14**: 81-120.
- WEIDEMANN, H. J. (1995): Tagfalter: beobachten, bestimmen.- 2. Auflage. Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- WESTHOFF, F. (1893): Das westfälische Faunengebiet.- Jber. Abh. Naturwiss. Ver. Magdeburg **1893**: 189-242.
- WIRTH, V. (1995): Flechtenflora. Bestimmung und ökologische Kennzeichnung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete.- Ulmer, Stuttgart.
- WOLF, H. (1985): Veränderungen der Hummelfauna (*Hymenoptera, Apidae*) des Siegerlandes, Bemerkungen zum Artenschutz und Bestimmungsschlüssel der in Nordrhein-Westfalen vorkommenden Arten.- Natur u. Heimat **45**: 26-33.
- WOLF, H. (1987): Entwicklung der Hummelfauna im Siegerland - Bemerkungen zum Artenschutz - Einige Arten bereits ausgestorben.- Blätter Siegerländ. Heimatver. **64**: 11-12.

Anschrift der Verfasser:

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