

Anselm Kratochwil  
Angelika Schwabe

Ökologie der  
Lebensgemein-  
schaften

**UTB**  
FÜR WISSEN  
SCHAFT

Ulmer

Anselm Kratochwil  
Angelika Schwabe

# Ökologie der Lebensgemeinschaften

## Biozönologie

286 Schwarzweißabbildungen  
168 Tabellen  
68 Kästen



Prof. Dr. Anselm Kratochwil, geb. 1951 in Heidelberg, Studium der Biologie, Limnologie und Bodenkunde in Freiburg i.Br., Habilitation 1990 Freiburg i.Br., Gastprofessuren in Wien und Utrecht, seit 1992 Professor für Ökologie an der Universität Osnabrück (Fachbereich Biologie/Chemie), Leiter des Fachgebietes Ökologie, seit 1994 im Vorstand des Institutes für Umweltsystemforschung der Universität Osnabrück. Hauptarbeitsgebiete: Biozönologie, Blütenökologie.

Prof. Dr. Angelika Schwabe, geb. 1950 in Bielefeld, Studium der Biologie und Geographie in Freiburg i.Br., Habilitation 1987 Freiburg i.Br., Heisenberg-Stipendiatin der Deutschen Forschungsgemeinschaft, seit 1993 Professorin für Botanik an der Technischen Universität Darmstadt (Fachbereich Biologie), Leiterin des Fachgebietes Geobotanik/Vegetationsökologie. Hauptarbeitsgebiete: Mosaikbildung der Vegetation in Raum und Zeit, Biozönologie, Landschaftsökologie.

Prof. Dr. Anselm Kratochwil  
Universität Osnabrück, FB Biologie/Chemie, Fachgebiet Ökologie  
Barbarastr. 11  
D-49069 Osnabrück  
kratochwil@biologie.uni-osnabrueck.de

Prof. Dr. Angelika Schwabe  
Technische Universität Darmstadt, FB Biologie,  
Fachgebiet Geobotanik/Vegetationsökologie  
Schnittspahnstr. 4  
D-64287 Darmstadt  
schwabe@bio.tu-darmstadt.de

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Kratochwil, Anselm:  
Ökologie der Lebensgemeinschaften : Biozönologie ; 168 Tabellen / Anselm Kratochwil ;  
Angelika Schwabe. – Stuttgart : Ulmer, 2001  
(UTB für Wissenschaft ; 8199)  
ISBN 3-8252-8199-X  
ISBN 3-8001-2750-4

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt.  
Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist  
ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere  
für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und  
Verarbeitung in elektronischen Systemen.

© 2001 Eugen Ulmer GmbH & Co.  
Wollgrasweg 41, 70599 Stuttgart (Hohenheim)  
Printed in Germany  
email: info@ulmer.de  
Internet: www.ulmer.de  
Lektorat: Ulli Vilbusch, Dr. Nadja Kneissler  
Herstellung: Ulla Stammel  
Druck und Bindung: Friedr. Pustet, Regensburg

ISBN 3-8252-8199-X (UTB-Bestellnummer)

# Vorwort

Dieses Buch entstand aus dem langjährigen Bemühen, zooökologische und vegetationsökologische Aspekte zu verknüpfen und diese bioökologisch zu sehen.

Die hier geforderte Interdisziplinarität läßt sich in Lehre und Forschung nur anwenden, wenn Bereitschaft besteht, „eingefahrene“ rein zoologische oder rein botanische Wege zu verlassen (WASER & PRICE 1998) und auch landschaftsökologische Aspekte einzubeziehen. Verschiedene Universitäten entwickelten schon früh interdisziplinäre Forschungsschwerpunkte, so in Deutschland z.B. Göttingen mit den ersten großen Beiträgen zur Ökosystemforschung in Mitteleuropa, des weiteren Kiel, Bayreuth u.a. Im angloamerikanischen Raum haben solche Ansätze vor allem im Bereich der „community ecology“ lange Tradition.

In Freiburg i.Br. durften wir in den siebziger und achtziger Jahren in einer Zeit der Verknüpfung zooökologischer und vegetationsökologischer Forschung arbeiten; hierfür sind wir insbesondere unseren Lehrern Prof. Dr. O. WILMANN, Prof. Dr. G. OSCHKE und Prof. Dr. H.F. PAULUS dankbar. Inzwischen haben wir in unseren Arbeitsgruppen, einerseits an der Universität Osnabrück, andererseits an der Technischen Universität Darmstadt, bioökologisches Wissen an Studierende vermittelt und auch im Bereich der Forschung weiterhin intensiv solche Themen bearbeitet.

Die Schwierigkeit bioökologischer Forschung liegt darin begründet, daß es sich nicht um eine „aspect science“ (BARKMAN 1990) handelt, sondern um eine Wissenschaftsdisziplin mit Forschungsansätzen auf komplexem Integrationsniveau. Diese Komplexität bringt es auch mit sich, daß wir uns vor allem auf die verknüpfenden zoologisch-botanischen Aspekte konzentrieren unter Mithinberücksichtigung z.B. von Bereichen der Landschaftsökologie und des Natur- und Umweltschutzes. Die interdisziplinäre Analyse und Synthese der biotischen Beziehungen stellt daher auch den Kern dieses Buches dar; dabei liegt der Schwerpunkt im Bereich der terrestrischen Lebensgemeinschaften.

Da mit den vegetationsökologischen Lehrbüchern von DIERSSEN (1990), DIERSCHKE (1994), ELLENBERG (1996), GLAVAC (1996), PFADENHAUER (1997), FREY & LÖSCH (1998), WILMANN (1998) u.a. umfangreiche synoptische Darstellungen vorliegen, sollen in unserem Buch dort ausgearbeitete Themen nicht erneut vertieft behandelt werden. Weiterführende Aspekte, die das Gesamtgebiet der Ökologie betreffen, finden sich z.B. bei SCHWERDTFEGER (1975, 1977), DIAMOND & CASE (1988), KINZELBACH (1989), MÜLLER (1991), REMMERT (1992), SCHAEFER (1992), KLÖTZLI (1993), MÜHLENBERG (1993), TISCHLER (1993), KREBS (1994), BEGON et al. (1996b, 1998), FRÄNZLE et al. (1997 ff.), BICK (1998), CALOW (1998) und ODUM (1999). Eine kurzgefaßte „Spezielle Ökologie“ wird von GERLACH (1994) für marine, von BOHLE (1995) für limnische und von REMMERT (1997) für terrestrische Systeme vorgelegt. Das Lehrbuch von LAMPERT & SOMMER (1993) ist nicht nur eine Limnöökologie, sondern enthält auch viele allgemeine Aspekte ökologischer Forschungsansätze.

Die Bioökologie oder Bioökoseforschung beschäftigt sich wissenschaftlich mit dem wichtigsten Schutzgut des Naturschutzes, den Organismen und ihrer Einbindung in Gemeinschaften. Im Verbund mit der Landschaftsökologie wird ein landschaftsbezogener Ansatz erreicht. Der Naturschutz benötigt die Unterstützung der biowissenschaftlichen Disziplinen auf verschiedenen Komplexitätsniveaus: von der Population bis zu den Ökosystemkomplexen.

Der Beirat für Naturschutz und Landschaftspflege beim BMU (1995) beklagt: „Die für den Naturschutz relevante Grundlagenforschung findet überwiegend in der Biologie, besonders in der Ökologie, statt. Hier sind aber gerade auf einigen der für den Naturschutz wichtigsten Gebiete die Defizite gegenüber dem internationalen Stand groß. Das betrifft insbesondere die Populationsökologie, die Populationsgenetik und die Bioökologie. Diese Gebiete müssen besonders gefördert werden.“

Wir möchten versuchen, interdisziplinäre Gliederungen

derungsprinzipien darzustellen, z.B. zur Struktur, Dynamik, zur Konnexforschung; wir betrachten aber auch Koinzidenzen und Inkoinzidenzen zwischen Vegetation und Tierhabitaten. Dabei ist es wichtig, einerseits die mehr raumbezogene (topische) Dimension zu betonen, andererseits die funktionale. Beide spielen eine große Rolle, erstere z.B. für die Abgrenzung von Schutzgebieten, letztere z.B. für das Verständnis kausaler Zusammenhänge.

Viele Aspekte der „community ecology“ des angloamerikanischen Raumes und der seit der Rio-Konferenz der Vereinten Nationen im Jahre 1992 sehr populären Betrachtungen zur Biodiversität lassen sich in eine breite Biozönoseforschung integrieren (KRATOCHWIL 1999a). Durch das vermehrte Interesse an dem Thema „Biodiversität“ hat auch allgemein das Studium von Lebensgemeinschaften Auftrieb erhalten. ALATALO (1996) macht die folgende Anmerkung in bezug auf „community studies“: „... the current emphasis on biodiversity will finally allow a novel expansion“.

Dem Studierenden, der sich im Rahmen eines bio-, agrar-, forstwissenschaftlichen oder landschaftsökologischen bzw. landschaftsplanerischen Studiums mit Aspekten der Pflanzen- und Tiergemeinschaften auseinandersetzt, sei mit dem vorliegenden Buch ein Leitfaden und ein Nachschlagewerk angeboten, in dem sowohl allgemeine Prinzipien als auch Aspekte der Mannigfaltigkeit auf verschiedenen Komplexitätsstufen dargestellt werden. Auch der im Natur- und Umweltschutz arbeitende Biologe, Agrar- oder Geowissenschaftler wird – so hoffen wir – Anregungen für eine biozönotische Sichtweise erhalten.

Wir wünschen uns, daß dieses Buch auch für weitere biozönotische Forschung und Lehre anregend wirken wird und sich diese Ausrichtung noch stärker bei angewandten Fragestellungen u.a. im Bereich des Natur- und Landschaftsschutzes durchsetzen kann. Daß biozönotische Themen mehr und mehr Beachtung finden und man sich im wechselseitigen Zusammenwirken der einzelnen Teildisziplinen verstärkt um eine Synthese bemüht, ist uns ein Hauptanliegen.

Um die Biozönologie auch an anderen Hochschulen und in wissenschaftlichen Gesellschaften zu fördern, aber auch ihre praktische Anwendungsmöglichkeit im Umwelt- und Planungsbereich zu diskutieren, wurde im Jahre 1987 ein Arbeitskreis „Biozönologie“ in der „Gesellschaft für Ökologie“ begründet, der seitdem zahlreiche Tagungen, Symposien und Workshops abgehal-

ten hat (s. z.B. KRATOCHWIL 1988d, 1991b, KAPFER 1992, KRATOCHWIL 1999a). Inzwischen sind die biozönotischen Forschungsansätze in den „Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie“ integriert. Auch durch verschiedene wissenschaftliche Zeitschriften und Reihen erhielt die Biozönologie eine Förderung, so z.B. Landscape Ecology, Oecologia, Oikos, Pedobiologia, Phytocoenologia, Tasks for Vegetation Science, Tuexenia, Plant Ecology, Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz, Zoologische Jahrbücher (Bereich Ökologie; heute integriert im Zoologischen Anzeiger). Aspekte der „community ecology“ werden z.B. in Ecology, Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics und in Zeitschriften der „British Ecological Society“ dargestellt (Journal of Ecology, Journal of Animal Ecology, Journal of Applied Ecology, Journal of Functional Ecology).

Wir möchten an dieser Stelle einigen Kollegen, die unsere Arbeit und die Fachrichtung der Biozönologie besonders gefördert haben, herzlich danken. Unser Dank gilt Priv.-Doz. Dr. T. ASSMANN (Osnabrück), Prof. Dr. H. DIERSCHKE (Göttingen), Prof. Dr. W. HABER (Freising/Weihenstephan), Prof. Dr. H. MATTES (Münster), Prof. Dr. G. OSCHKE (Freiburg), Prof. Dr. H.F. PAULUS (Wien), Prof. Dr. S. PIGNATTI (Rom), Prof. Dr. R. POTT (Hannover), Prof. Dr. K.-F. SCHREIBER (Münster), Prof. Dr. O. WILMANN (Freiburg).

Priv.-Doz. Dr. T. ASSMANN (Osnabrück) und Dr. C. STORM (Darmstadt) haben das Manuskript gelesen und sehr wertvolle Ergänzungen sowie weitere Anregungen gegeben. Dr. T. ASSMANN nannte verschiedene wichtige Literaturhinweise und stellte ein noch unveröffentlichtes Manuskript für die Tabellen in Kap. 6.2.2.2.8 (Coleoptera) zur Verfügung. Dr. C. STORM entwarf die Vorlagen für die biogeochemischen Kreisläufe. Prof. Dr. H.-H. BERGMANN (Osnabrück), Prof. Dr. R. BUCHWALD (Vechta), Dr. M. ERNST (Darmstadt), Dr. H. und Prof. Dr. G. GROSSE-BRAUCKMANN (Seeheim-Jugenheim), Dipl.-Biol. S. MERKENS (Osnabrück), Prof. Dr. W. ULLRICH und Dipl.-Biol. A. ZEHM (beide Darmstadt) lasen Einzelkapitel.

Wir danken den Genannten sehr herzlich.

Ein besonderer Dank gilt Frau D. SCHÄFER (Darmstadt) für die sorgfältige Anfertigung von Zeichnungen. Wir danken auch Dipl.-Biol. M. KLATT (Rastatt) herzlich, von dem u.a. die Wildbienenzeichnungen stammen. Besonderer Dank gilt Frau U. LEBONG (Darmstadt), die Kontrollen des Literaturverzeichnisses durchführte. Frau M. LEMME und Frau Dipl.-Biol. A. ROSSBACH (beide Osnabrück) haben ebenfalls am Literaturverzeichnis mitgearbeitet. Bei der Erstellung des Registers

wirkte Frau Dipl.-Biol. A. MÖHLMAYER (Osnabrück) wesentlich mit. Frau C. LÜCKE (Darmstadt) hat bei der Komplettierung von Literaturzitate geholfen. Allen sei herzlich gedankt.

Für Kritik und Verbesserungsvorschläge sind wir jederzeit dankbar.

Dem Verleger, Herrn R. ULMER, der Lektorin Dr. N. KNESSLER und den Mitarbeitern des Verlages

danken wir sehr herzlich für die gute Zusammenarbeit.

Osnabrück und Darmstadt,  
im Juli 1999

ANSELM KRATOCHWIL  
ANGELIKA SCHWABE

# Inhaltsverzeichnis

Vorwort .....	5
Abkürzungen .....	15
Maßeinheiten .....	16
<b>1 Einführung .....</b>	<b>17</b>
1.1 Hierarchische Gliederung der Ökosphäre und Arbeitsbereich der Biozönologie .....	17
1.2 Bemerkungen zur Gliederung dieses Buches .....	21
1.3 Zur Nomenklatur der behandelten Pflanzen- und Tierarten sowie der Pflanzengesellschaften .....	22
<b>2 Grundprinzipien des Zusammenlebens von Organismen .....</b>	<b>24</b>
2.1 Allgemeines .....	24
2.2 Intraspezifische (innerartliche) Wechselwirkungen: Populationen .....	24
2.2.1 Definition .....	24
2.2.2 Populationsstrukturen .....	25
2.2.3 Das Metapopulationskonzept .....	31
2.3 Ökologische Nische .....	34
2.3.1 Grundlagen .....	34
2.3.2 Habitatwahl .....	36
2.3.3 Gibt es Arten-/Nischenredundanz? .....	37
2.4 Autökologisches Verhalten von Tier- und Pflanzenarten .....	39
2.4.1 Vorbemerkungen zur Begrifflichkeit .....	39
2.4.2 Abiotische Faktoren in ihrer Wirkung auf die Organismen (Grundprinzip) .....	40
2.4.3 Relative Stenotopie .....	40
2.4.4 Optimaler Nahrungserwerb .....	42
2.5 Interspezifische (zwischenartliche) Wechselwirkungen: insbesondere Bisysteme .....	43
2.5.1 Einführende Übersicht .....	43
2.5.2 Parabiose, Kommensalismus (+/0 Bisystem) .....	45
2.5.3 Mutualismus: Protokooperation und Symbiose (+/+ Bisystem) .....	45
2.5.4 Metabiose (0/+ Bisystem) .....	51
2.5.5 Interspezifische Konkurrenz (-/- oder +/- Bisystem) .....	51
2.5.6 Wirt-Parasit-Beziehung (+/- Bisystem) .....	64
2.5.7 Räuber-Beute-Beziehung (+/- Bisystem) .....	69

<b>3</b>	<b>Grundbegriffe der Biozönologie in ihrer historischen Entwicklung</b>	75
<b>3.1</b>	<b>Vorbemerkung</b>	75
<b>3.2</b>	<b>Physiognomischer Ansatz</b>	75
3.2.1	Formationen	75
3.2.2	Biome, Ökozonen, geoökologische Zonen	76
3.2.3	Wuchs- und Lebensformen	76
<b>3.3</b>	<b>Grundbegriffe</b>	79
3.3.1	Zönose (Gemeinschaft, „community“)	79
3.3.2	Phytozönose (Pflanzengesellschaft) und Standort	80
3.3.2.1	Begriffliches	80
3.3.2.2	Vorgeschichte der Erfassung von Phytozönosen	80
3.3.2.3	Phytozönologie und Phytozönosengliederung	80
3.3.2.4	Vegetationskomplex (Sigmagesellschaft)	81
3.3.3	Zoozönose	82
3.3.4	Biozönose	85
3.3.4.1	Geschichtliches	85
3.3.4.2	Der Biozönosebegriff von MÖBIUS	86
3.3.4.3	Die Grundkriterien des Biozönosebegriffs von MÖBIUS	87
3.3.4.4	Der Biozönosebegriff in seiner weiteren Entwicklung	89
3.3.5	Biotop	92
3.3.5.1	Biotop als Raumeinheit: historische Entwicklung	92
3.3.5.2	Biotop als Gesamtheit der abiotischen Faktoren	92
3.3.5.3	Biotop als Ressourcen- und Requisitenraum	93
3.3.5.4	Habitat	93
3.3.5.5	Teilbezirke eines Biotops	93
3.3.5.6	Synopse zu Biotop	94
3.3.6	Physiotop (Geotop)	94
3.3.7	Synusie	95
3.3.7.1	Allgemeines	95
3.3.7.2	Pflanzensynusien	95
3.3.7.3	Tiersynusien	95
3.3.8	Gilden (funktionelle Gruppen)	97
3.3.9	Biogeozönose	99
3.3.9.1	Herkunft des Begriffes und Definition	99
3.3.9.2	Biogeozönose-Typen	100
3.3.10	Ökosystem	100
3.3.11	Potentielle natürliche Vegetation/(Teil-)Biozönose, Sukzessionspotential	101
3.3.12	Seriale und catenale Gliederungen	103
3.3.13	Einige Grundlagen zu chorologischen und biogeographischen Begriffen	105
<b>4</b>	<b>Exkurs: Einige historische Aspekte zur Wissenschaftsentwicklung der Biozönologie</b>	109
<b>4.1</b>	<b>Allgemeines</b>	109
<b>4.2</b>	<b>Das idiobiologisch-symbiologische System der organismischen Biologie</b>	109
<b>4.3</b>	<b>Das autökologisch-synökologische System</b>	110
<b>4.4</b>	<b>Ausblick</b>	112

<b>5</b>	<b>Methodische Konzepte und Probleme bei der wissenschaftlichen Bearbeitung von Lebensgemeinschaften</b> .....	114
<b>5.1</b>	<b>Holistische versus individualistische Ansätze, Fragen der räumlichen Abgrenzung</b> .....	114
5.1.1	Holistische, individualistische sowie vermittelnde Ansätze .....	114
5.1.2	Räumliche Abgrenzung der Kontinua und Diskontinua .....	115
<b>5.2</b>	<b>Konzepte und Methoden (Auswahl)</b> .....	118
5.2.1	Allgemeines .....	118
5.2.2	Auswahl von Probestflächen .....	120
5.2.3	Pflanzenbestände .....	124
5.2.3.1	Charakterarten und dominante Arten .....	124
5.2.3.2	Aufnahme von Pflanzenbeständen .....	124
5.2.3.2.1	Allgemeines .....	124
5.2.3.2.2	Aufnahmegröße eines Bestandes, Minimumareal .....	125
5.2.3.2.3	Die pflanzensoziologische Aufnahme .....	126
5.2.3.3	Frequenzuntersuchungen, Vergleich Frequenz-/LONDO-Verfahren .....	127
5.2.3.4	Aufnahme von Vegetationskomplexen .....	129
5.2.3.5	Vegetationsökologische Auswertungsverfahren .....	133
5.2.3.5.1	Typisierung von Pflanzengesellschaften nach Charakterarten und charakteristischen Artenverbindungen .....	133
5.2.3.5.2	Vegetationskomplex-Tabellen .....	141
5.2.3.5.3	Numerische Verfahren .....	143
5.2.4	Tiergemeinschaften .....	152
5.2.4.1	Allgemeines .....	152
5.2.4.2	Erfassung charakteristischer Zootaxozönosen von Lebensraumtypen .....	154
5.2.4.3	Zoozöologische Auswertungsverfahren .....	170
5.2.5	Modellbildung .....	184
5.2.6	Experimente (Auswahl) .....	185
<b>6</b>	<b>Koinzidenzen und Inkoinzidenzen: ausgewählte Tiergruppen und Standorts-/Vegetationsmerkmale</b> .....	188
<b>6.1</b>	<b>Allgemeines</b> .....	188
6.1.1	Einführung .....	188
6.1.2	Koinzidenzen, Affinitäten .....	188
6.1.3	Bindungsgrade von Tierarten und Tierartengruppen an bestimmte (zumeist vegetationsgeprägte) Habitattypen .....	190
6.1.4	Typen zoologischer Leitarten .....	192
6.1.5	Formen der Zönosebindung .....	193
6.1.6	Zur Vergesellschaftung von Tierarten .....	198
<b>6.2</b>	<b>Typologie der Affinitäten und Koinzidenzen (Spezieller Teil)</b> .....	198
6.2.1	Koinzidenzen von Tiergemeinschaften und Formationen .....	198
6.2.2	Ausgewählte Tiergruppen und Standorts-/Vegetationsmerkmale .....	199
6.2.2.1	Einführung .....	199
6.2.2.2	Ausgewählte Tiergruppen/Zootaxozönosen .....	201
6.2.2.2.1	Bodenfauna, verschiedene Zootaxozönosen .....	201
6.2.2.2.2	Testacealobosia, Filosea (Beschalte Amöben, Thekamöben) (Protozoa, Urtiere) .....	206
6.2.2.2.3	Nematoda (Fadenwürmer) (Nemathelminthes, Schlauchwürmer) .....	207
6.2.2.2.4	Gastropoda (Schnecken) (Mollusca, Weichtiere) .....	210

6.2.2.2.5	Clitellata (Gürtelwürmer) (Annelida, Ringelwürmer) .....	213
6.2.2.2.6	Arachnida (Spinnentiere) .....	215
	● Araneida (Spinnen) .....	215
	● Acarina (Milben) .....	225
6.2.2.2.7	Terrestrische Crustacea (Krebse) sowie „Myriapoda“ (Tausendfüßer) .....	226
	● Isopoda (Asseln) und Diplopoda (Doppelfüßer) .....	226
	● Chilopoda (Hundertfüßer) .....	230
6.2.2.2.8	Insecta (Insekten) .....	231
	● Collembola (Springschwänze) .....	231
	● Odonata (Libellen) .....	233
	● Ensifera, Caelifera (Heuschrecken) .....	237
	● Auchenorrhyncha (Zikaden) .....	250
	● Coleoptera (Käfer) (insbesondere Carabidae, Laufkäfer) .....	255
	● Hymenoptera (Hautflügler): Apoidea (Wildbienen) .....	264
	● Lepidoptera: Papilionoidea („Echte Tagfalter“) und Hesperioidea (Dickkopffalter) ...	274
	● Zygaenidae (Bluttröpfchen und Grünwidderchen), Sesiidae (Glasflügler), Psychidae (Sackträger) und „Nachtfalter“ (Noctuoidea) (Lepidoptera, Schmetterlinge) .....	285
	● Diptera (Zweiflügler) .....	297
6.2.2.2.9	Vertebrata (Wirbeltiere) .....	313
	● Amphibia (Amphibien) .....	313
	● Reptilia (Reptilien) .....	314
	● Aves (Vögel) .....	315
	● Mammalia (Säugetiere) .....	337

**7 Teilaspekte der Biozönologie: Struktur, Konnexe, Stoffhaushalt, Dynamik, Chronologie** ..... 345

**7.1 Einführung** ..... 345

**7.2 Struktur- und Texturgliederung von Biozönosen, Teilbiozönosen und Lebensräumen** ..... 345

7.2.1	Einführende Bemerkungen .....	345
7.2.2	Arten-/Abundanzzerfassung .....	346
7.2.3	Verschiedene Texturmerkmale (Auswahl) .....	348
7.2.3.1	Lebensformspektren bei Pflanzenarten .....	348
7.2.3.2	Texturmerkmale der Vegetation (Auswahl) .....	350
7.2.3.2.1	Texturmerkmale von Blättern .....	350
7.2.3.2.2	Texturmerkmale von Blüten .....	351
7.2.3.2.3	Diasporenspektren (Früchte und Samen) .....	355
7.2.3.3	Lebensformspektren bei Tierarten .....	356
7.2.4	Arten- und Individuendispersion, Verteilung von Strukturtypen .....	356
7.2.4.1	Zum Begriff Dispersion .....	356
7.2.4.2	Raumstrukturtypen .....	358
7.2.4.2.1	Stratotope und ihre Gemeinschaften (Stratozönosen) .....	358
7.2.4.2.2	Choriotope und ihre Lebensgemeinschaften .....	367
7.2.4.2.3	Merotope und ihre Bewohner .....	387
7.2.5	Diversität .....	389
7.2.5.1	Zur Definition von Biodiversität .....	389
7.2.5.2	Diversität in Biozönosen .....	390
7.2.5.2.1	Hierarchieebenen .....	390
7.2.5.2.2	SHANNON-Index und Evenness .....	391
7.2.6	Diurnale Blütenbewegungen und jahreszeitliche Rhythmen .....	396

7.2.6.1	Allgemeines .....	396
7.2.6.2	Diurnale Blütenbewegungen und Phänologien der Vegetation .....	396
7.2.6.2.1	Diurnale Blütenbewegungen auf Merotopebene .....	396
7.2.6.2.2	Phänologien der Vegetation .....	398
7.2.6.3	Phänologien der Zoozöosen .....	409
7.2.6.3.1	Allgemeines .....	409
7.2.6.3.2	„Cophänologie“ i. w. S., biogeographisch bestimmte Phänophasen .....	414
<b>7.3</b>	<b>Konnexe (funktionale Beziehungen) in Biozöosen und Teilbiozöosen .....</b>	<b>416</b>
7.3.1	Allgemeines .....	416
7.3.2	Pflanze-/Vegetation-/Tier- u. a. Konnexe .....	416
7.3.2.1	Herbivorie (Phytophagie) an vorwiegend vegetativen Pflanzenteilen .....	416
7.3.2.1.1	Allgemeines .....	416
7.3.2.1.2	Beziehungen zwischen verfügbarer Vegetation sowie Art und Dichte der Herbivoren ...	420
7.3.2.1.3	Herbivorie als ein Faktor für die floristische Zusammensetzung, die „Architektur“ und das räumliche Muster der Vegetation .....	421
7.3.2.1.4	Herbivorie als „Mitnutzen“ der Phytobiomasse ohne größere Effekte für das gesamte Ökosystem .....	426
7.3.2.2	Blütenbiologische Konnexe .....	427
7.3.2.2.1	Allgemeines .....	427
7.3.2.2.2	Entomophilie (Insektenbestäubung) .....	428
7.3.2.2.3	Ornithophilie (Vogelbestäubung) .....	429
7.3.2.2.4	Säugetiere (Mammalia) als Bestäuber .....	430
7.3.2.2.5	Blütenökologische Konnexe auf der Ebene von Biomen .....	431
7.3.2.3	Ausbreitungsbiologische Konnexe .....	431
7.3.3	Konnexe in Kleinsystemen .....	436
7.3.3.1	Insektenkonnexe in Korbblütler-Blütenstandsköpfen .....	436
7.3.3.2	Insektenkonnexe in Stengeln krautiger Pflanzen .....	437
7.3.4	Konnexe in größeren Systemen .....	439
7.3.4.1	Allgemeines .....	439
7.3.4.2	Ökotone .....	440
7.3.4.2.1	Definition .....	440
7.3.4.2.2	Ökotone: Fallbeispiel Waldrand/Hecke .....	440
7.3.4.3	Steilwände aus Lockermaterial .....	445
7.3.4.4	Rotbuchenwälder .....	448
7.3.5	Besondere „Schalterstellen“ in Konnexen: Schlußsteinarten und Schlüsseldominanten ..	456
7.3.5.1	Allgemeines .....	456
7.3.5.2	Schlußsteinarten .....	457
7.3.5.3	Schlüsseldominanten .....	464
<b>7.4</b>	<b>Anmerkungen zu Stoffhaushalt .....</b>	<b>479</b>
7.4.1	Einführende Bemerkungen .....	479
7.4.2	Biogeochemische Kreisläufe und Stoff-Flüsse .....	481
7.4.3	Durch den Menschen verursachte Stoffpools und -Flüsse .....	481
7.4.3.1	Eutrophierende Stoffe in terrestrischen Ökosystemen, „Critical loads“ .....	481
7.4.3.2	Eutrophierende Stoffe und Schadstoffe im Wattenmeer .....	492
7.4.4	„Neuartige Waldschäden“: Auswirkungen von Kalkungen auf die Lebensgemeinschaften	497
<b>7.5</b>	<b>Dynamik in Biozöosen und Teilbiozöosen .....</b>	<b>500</b>
7.5.1	Allgemeines .....	500
7.5.2	Stabilitäts-/Instabilitätseigenschaften von ökologischen Systemen; Begriff der Störung ..	501
7.5.2.1	Begriffliches .....	501
7.5.2.2	Störung (disturbance) .....	501

7.5.2.2.1	Einführung .....	501
7.5.2.2.2	Störfaktoren, die sich nur auf biotische Konnekte beziehen .....	504
7.5.2.2.3	Störfaktoren, die sich auf die Veränderung abiotischer Umweltbedingungen beziehen ..	504
7.5.2.2.4	Fallbeispiele: Kleinsäugetier- und Wildschwein-induzierte Störungen .....	505
7.5.3	Monitoring, Dauerbeobachtung, Langzeitforschung .....	507
7.5.4	Sukzession .....	509
7.5.4.1	Begriffsabgrenzungen: Sukzession, Zonation, Überlagerung .....	509
7.5.4.2	Sukzessionsverlauf in größeren Systemen .....	513
7.5.4.2.1	Primäre Sukzessionen .....	513
7.5.4.2.2	Sekundäre Sukzessionen .....	514
7.5.4.2.3	Allgemeine Prinzipien der Sukzession .....	521
7.5.4.2.4	Sukzessionsprozesse in größeren Landschaftsausschnitten .....	522
7.5.4.3	Herbivorie und Pflanzensukzession .....	523
7.5.4.4	Zerfallsstadien von Totholz unter besonderer Berücksichtigung der Sukzession .....	527
7.5.4.4.1	Allgemeines .....	527
7.5.4.4.2	Bedeutung von sich zersetzendem Holz in noch lebenden Stämmen und im Totholz ....	528
7.5.4.5	Sukzessionen in Kleinstsystemen (Tierleichen, Faeces) .....	534
7.5.5	Fluktuation .....	540
7.5.6	Schlußgesellschaften und ihre Sukzessionsstadien als dynamische Systeme .....	542
7.5.7	Dynamik von Arten/Artengemeinschaften auf Inseln im engeren Sinne und in „Habitatinseln“ .....	548
7.5.7.1	Allgemeines .....	548
7.5.7.2	Gleichgewichts-(Equilibrium-)Theorie, verbunden mit Artenwechsel .....	549
<b>7.6</b>	<b>Längerfristige zeitliche Entwicklung (Chronologie) von Biozöosen und Teilbiozöosen und Aspekte der Chorologie .....</b>	<b>555</b>
7.6.1	Allgemeines und Bemerkungen zu den Methoden .....	555
7.6.2	Arealbilder als Folge der Glazialzeiten: Hinweise für chronologische Entwicklungen ...	559
7.6.3	Hinweise auf ehemalige Biozöosen/biozöotische Strukturen in Interglazialen, im Spät- und Postglazial .....	563
7.6.4	Exkurs: „Steppenheiden“ und „Steppenheide“-Landschaften .....	572
<b>8</b>	<b>Der Mensch und sein Einfluß auf Biozöosen .....</b>	<b>576</b>
<b>8.1</b>	<b>Hemerobiestufen .....</b>	<b>576</b>
<b>8.2</b>	<b>Einheimische Arten und „Neueinwanderer“ .....</b>	<b>579</b>
8.2.1	Begriffliches .....	579
8.2.2	Neophyten und Neozoen .....	580
8.2.3	Invasive Arten unter den Neueinwanderern (Beispiele) .....	581
<b>8.3</b>	<b>Anthropozogene Faktoren (Auswahl) .....</b>	<b>583</b>
8.3.1	Beweidung .....	583
8.3.1.1	Allgemeines .....	583
8.3.1.2	Rinder .....	587
8.3.1.3	Schafe .....	588
8.3.1.4	Ziegen .....	588
8.3.1.5	Sonstige Weidetiere .....	589
8.3.2	Diasporetransport durch Weidetiere .....	590
8.3.3	Hudelandchaften als dynamische Systeme (Fallbeispiele) .....	591
8.3.3.1	Nordwestdeutsche Hudelandchaften .....	591
8.3.3.2	Süddeutsche Hudelandchaften des Jura gebirges .....	600

8.3.4	Intensiv beweidete Flächen .....	604
8.3.4.1	Salzrasen .....	604
8.3.4.2	Mähweiden im Feuchtgrünland .....	605
8.3.5	Mahd, Mulchen .....	606
8.3.6	Siedlungsstrukturen (Auswahl) .....	609
8.3.6.1	Einführende Bemerkungen und Siedlungstyp Dörfer .....	609
8.3.6.2	Städte .....	610

**9 Landschaftsökologie und Naturschutz im weiteren Sinne: Einige Grundbegriffe und Bewertungskonzepte ..... 618**

**9.1 Grundlagen und Begriffsbestimmungen ..... 618**

9.1.1	Landschaftsökologie .....	618
9.1.2	Naturschutz im weiteren Sinne .....	619
9.1.3	Begriffsdefinitionen: Leitbild, Leitarten, Zielarten, „umbrella species“, „flagship species“ .....	622
9.1.3.1	Leitbild im weiteren Sinne .....	622
9.1.3.2	Leitarten .....	623
9.1.3.3	Zielarten („target species“), „umbrella species“, „flagship species“ .....	624

**9.2 Schutzkategorien, Datenvorhaltungen und Eingriffe ..... 627**

9.2.1	Flächen-/Objektschutz .....	627
9.2.2	Biotop-/Lebensraumschutz .....	627
9.2.3	Planerische Darstellung gefährdeter Biotope „im Vorgriff“ und Datenvorhaltungen (Biotopkartierungen) .....	627
9.2.4	Strategien zum Naturschutz in der Europäischen Union .....	629
9.2.5	Schutz dynamischer Systeme .....	630
9.2.6	Eingriffsregelung (§ 8 BNatSchG) .....	632
9.2.7	Umweltverträglichkeitsprüfung (UVP) .....	633

**9.3 Flächenformen von Schutzgebieten, Habitatfragmentation und Habitatvernetzung ..... 636**

**9.4 Bewertungen biotischer Schutzgüter für Naturschutz und Landschaftsplanung ..... 640**

9.4.1	Konzeptionen .....	640
9.4.2	Kriterien des Schutzwertes für biotische Schutzgüter (Auswahl) .....	642

**9.5 Ausblick: Wissenschaftliche Grundlagen des Naturschutzes ..... 647**

<b>Literaturverzeichnis .....</b>	<b>649</b>
<b>Verzeichnis der Kästen .....</b>	<b>716</b>

**Register**

Sachregister .....	718
Register der Pflanzengesellschaften .....	730
Register der Organismen .....	733

Das Lehr- und Handbuch stellt die Verknüpfungen zwischen Pflanzen- und Tierarten und ihren Gemeinschaften in den Mittelpunkt und ist ein Plädoyer für die konsequente Verbindung zoo- und vegetationsökologischer Forschungsansätze. Ein spezieller Teil betrachtet Koinzidenzen und Inkoinzidenzen zwischen Tiergruppen und Standorts- bzw. Vegetationsmerkmalen und belegt die Ergebnisse mit umfangreichem Tabellenmaterial.

Der Hauptteil des Buches widmet sich der Merkmalsvielfalt von Lebensgemeinschaften: strukturelle und funktionelle Aspekte, Stoffhaushalt, Dynamik und langfristige zeitliche Entwicklung. Besonderes Gewicht wird auf die Vorstellung dynamischer Aspekte wie Störung, Sukzession, Zyklen, Prozesse gelegt.

Weitere Kapitel beschäftigen sich mit dem Einfluß des Menschen und der angewandten Bedeutung der Biozönoseforschung im Rahmen von Naturschutz und Landschaftsplanung. Hierbei werden Wege zur Verknüpfung biologischer Daten mit der Raumdimension aufgezeigt. Zahlreiche Kästen mit Fallbeispielen und Übersichten sowie drei umfassende Register erleichtern das Studium des Textes.