

Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie¹

– Otti Wilmanns –

Zusammenfassung

Es soll mit dem Beitrag auf die Fülle interessanter funktionaler Beziehungen zwischen Tieren / Tiergilden und Pflanzen in der durch Pflanzen gekennzeichneten Gesellschaft aufmerksam gemacht werden. Wirkliche und scheinbare Schwierigkeiten bei der Verknüpfung zoologischer und pflanzensoziologischer Forschungstätigkeit werden diskutiert. Zahlreiche Typen von Abhängigkeiten nahrungsökologischer und struktureller Art werden mit einigen Beispielen aufgelistet.

Abstract

Many interesting functional relationships occur between animals or animal guilds and plants in communities characterized by their plants. Real and apparent difficulties arising from combined zoological and plant sociological research are discussed. Selected examples illustrate the numerous forms of dependency, of both an ecodietary and a structural nature.

Zu den fesselndsten Aufgaben für den Pflanzensoziologen gehört die Verknüpfung seiner Erkenntnisse mit denen anderer natur- und sogar geisteswissenschaftlicher Disziplinen, welche dadurch zu Nachbarwissenschaften der Vegetationskunde werden. Reinhold TÜXEN selbst hat uns dies von Beginn seiner „Ära“ an gezeigt (s. Nachruf *Phytocoenologia* 8/1980). So eng aber die Beziehungen zur Bodenkunde und Klimatologie, selbst zur Archäologie waren und sind, so verhältnismäßig locker, um nicht zu sagen: distanziert waren und sind diejenigen zur Zoologie; – Ausnahmen bestätigen die Regel². Man mag es einerseits bedauern; andererseits eröffnet sich hier ein umso lohnenderes Arbeitsfeld für die wissenschaftlichen Nachfahren unserer bedeutenden Vordenker.

Fragen wir zunächst nach möglichen Parallelen innerhalb der Biologie. In vielen Bereichen ist die Trennung von Pflanzen- und Tier-bezogener Forschung weithin aufgehoben: Klassische und Molekulargenetik, Zellbiologie, auch zum Teil die Evolutionsforschung gewinnen ihre Bedeutung nicht zuletzt aus der Tatsache, daß ihre grundsätzlichen Ergebnisse für Botanik und Zoologie (einschließlich der Mikrobiologie) gleichermaßen gelten. Im Bereich der Molekularbiologie s. l. ist die enge Verbindung von Methoden und Gedankengängen der Biologie mit jenen der Chemie und Physik eine Selbstverständlichkeit, und es hat dies zu ihren bekannten stolzen Erfolgen geführt. In der Universalität der von diesen biologischen Disziplinen dargestellten Gesetze liegt ein gut Teil ihrer Faszination.

Im Bereich der Geobiologie – schon der Ausdruck ist wenig gebräuchlich – ist die Situation eine andere; nicht umsonst gibt es zwar eine etablierte Geobotanik, aber eine Geozoologie ist mir nicht bekannt. Da gibt es Tierökologie und Tiergeographie (während der Ausdruck Pflanzengeographie eher obsolet ist), aber keine „Zoosoziozoologie“ oder ähnliches; und man fragt sich, ob einem solchen Begriff etwa kein Gegenstand entspreche, wo doch lehrbuchgemäß die uns umgebenden Biozönosen aus Phyto- und Zoozönosen aufgebaut sein sollen. Reinhold TÜXEN hat 1960 die „Wesenszüge der Biozönose“ in 7 Gesetze gefaßt, doch bezog er sich

¹ Erweiterte Fassung eines Kurzvortrages, der am 23. 3. 1986 bei dem Treffen des Arbeitskreises für Pflanzensoziologie der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft in Münster zur Vorbereitung des Referates von A. KRATOCHWIL gehalten wurde (s. folg. Beitrag). Ich habe den stilistischen Charakter der unmittelbar an den Hörerkreis gerichteten Rede beibehalten.

² Meinem nun schon langjährigen Mitarbeiter Dr. A. KRATOCHWIL danke ich für seine stete treue Hilfe und so manche – meist indirekte – Belehrung, meinem Kollegen in der Zoologie, Prof. Dr. G. OSCHKE, für viele freundschaftliche Fachgespräche.

eigentlich auf Phytozönosen – sie hatten ihm den Erfahrungsschatz geliefert. Eine eigentliche Biozönologie ist auch heute nur in Ansätzen zu erkennen. Warum?

Gewiß gibt es eine biologische Ökosystemforschung; sie ist indessen stark deduktiv ausgerichtet, und sie findet vielfach bei jenen Forschern Interesse, die sich eher Modellen und Reflexionen widmen als der Vielzahl konkreter Einzelfälle, welche doch in den Naturwissenschaften als Induktionsbasis am Anfang stehen sollten. – Das Solling-Projekt ist hier ein herausragendes positives Gegenbeispiel; wir sind gespannt auf H. ELLENBERG'S Synthese der Fülle an Einzeldaten (im Druck)³; können doch seit Beginn des Unternehmens im Jahre 1966 rund 7 Doktoranden-Generationen am Werke gewesen sein!

Man wird sich also wie PASSARGE (1981) „Gedanken zur Biozönoseforschung“ machen. Dabei eröffnen sich verschiedene methodische Möglichkeiten. PASSARGE wählt einen typologischen Ansatz in bewußter Analogie zur Syntaxonomie der Pflanzensoziologen und belegt dessen Realisierbarkeit und Auswertungsmöglichkeiten in mehreren Beispielen (1981, 1982, 1984, 1986)⁴. Er erstrebt dabei nicht den in praxi unerreichbaren „Totalcensus“ der Tiere einzelner pflanzensoziologisch definierter Bestände, sondern er will – jedenfalls zunächst – die „coenologische Affinität“ jeweils recht eng begrenzter Gruppen von Tierarten erkennen, wobei diese von Arten „relativer Gleichwertigkeit hinsichtlich Körperbau und Lebensweise“ gebildet werden (z.B. Kleinvögel, Greifvögel, Lumbriciden). Es gelingt in der Tat, ihre Bestände zu erfassen, zu typisieren und zu vergleichen. Einem späteren Schritt soll die Zusammenführung der „Zooassoziationen“ und der Pflanzengesellschaften vorbehalten bleiben. Möchte man auch die von PASSARGE verwendete Terminologie noch diskutieren, so zeigen doch die Beispiele, daß sich hier eine überzeugende Möglichkeit bietet, Züge der Ökologie, der Verbreitung und geographischen Abwandlung, der faunistischen Sukzessionen und der Bindung an Typen von Vegetation (s.u.) zu erkennen.

Ich selbst neige hingegen einem anderen Konzept zu: dem funktionalen Ansatz. – Pflanzliche und tierische Lebewesen sind in der Biozönose und damit im Ökosystem einander komplementär; in der „ökologischen Ordnung“ „findet jede Art ihr besonderes Wirkungsfeld in einem bestimmten Ordnungssystem“ (TISCHLER 1976). Ihr Zusammenspiel auf Grund ihrer wesensmäßigen Verschiedenheit und ihre Vielfalt in Gestalt und Funktion sind es, die uns fesseln, nicht ihre grundsätzliche Gleichheit, wie es bei den Forschungsgegenständen von Genetik und Zellbiologie – etwa Genen und ihrer Aktivität, Chromosomen und ihrer Verteilung, Mitochondrien und ihrer Funktion – der Fall ist. „Den Ökologen interessiert die Verwirklichung des Lebens in seiner Mannigfaltigkeit und Verflochtenheit (TISCHLER 1976, p. 1; s. auch STOCKER 1980), und das gilt auch für den Pflanzensoziologen, für den die (Syn-)Ökologie ja einer der wichtigsten Aspekte seines Gegenstandes ist. So wird im Zentrum oder sagen wir zurückhaltender: im Kernbereich seiner Forschungen die Funktionalität stehen. Es gilt also, die Bedeutung des einen für den anderen Partner herauszuschälen und dies im gesellschaftlichen Rahmen, also im Gefüge, im System der Lebensgemeinschaft.

Nicht jede der unendlich vielen Tier-Pflanze-Beziehungen kann zum Objekt unseres Wissenszweiges gehören! Wir können nicht unser Arbeitsgebiet ungerechtfertigt „aufblasen“, aber wir dürfen es auch nicht auf Synsystematik einengen. In diesem Sinne braucht die einzelne Fallstudie m.E. auch nicht unbedingt auf die Erforschung eines bestimmten Syntaxons der Pflanzensoziologen bezogen zu sein; wohl aber spielt sie sich klar und explizit in Beständen eines oder mehrerer definierter Syntaxa ab. Sie kann grundsätzliche Züge von Vegetation betreffen, z.B. die Bedeutung einzelner Sträucher in Sukzessionsstadien verschiedener Gesellschaften. Der Gültigkeitsbereich der Befunde ist dann zu prüfen. Er kann am schärfsten und knappsten durch syntaxonomische Zuordnung beschrieben werden; entsprechend sollten wir handeln. „Nomen nescis, perit et cognitio rerum“, schrieb LINNAEUS in seiner „Philosophia botanica“ (1751).

³ Während der Drucklegung erschienen als: ELLENBERG, H., MAYER, R., SCHAUERMANN, J. (1986): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966–1986. – Ulmer, Stuttgart. 507 S.

⁴ Mein herzlicher Dank gilt Herrn Dr. H. PASSARGE, Eberswalde, auch an dieser Stelle für gute Diskussionen und die Überlassung seines damals noch unveröffentlichten Manuskriptes.

Unabhängig von der bioökologischen Fragestellung sind also methodisch, bei der konkreten Forschung, eine Erhebung und saubere Definition der Pflanzengesellschaft oder des Gesellschaftsmosaiks unverzichtbare Schritte. W. RABELER, einer der Pioniere auf diesem Gebiet, hat dies (schon 1937) begründet; 1965 schrieb er (p. 43): „Die Vegetationseinheiten kennzeichnen räumliche Abschnitte im Gelände, sie sind selbst Räume mit bestimmten Lebensmöglichkeiten, Wohnmöglichkeiten, Ernährungsmöglichkeiten“. Weiter heißt es (p. 45): „Zooökotik muß von vorbestimmten Untersuchungseinheiten ausgehen, da die Tierbestände nicht . . . als ganze unmittelbar der Beobachtung zugänglich sind“. RABELERs Arbeiten (z.B. 1962, 1967) können als Vorbilder für diese Forderung dienen. Man findet dann bei einer Reihe von Tierarten erwartungsgemäß Bindungen an Pflanzengesellschaften, die sich allerdings bei regionaler Betrachtung lösen können, – nicht anders als es bei Pflanzen der Fall zu sein pflegt. Eine Fülle von Beispielen für das Tierarten-Inventar größer gefaßter Vegetationstypen bietet der schöne Biologische Atlas von Schleswig-Holstein von HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH (1980).

In wie weit im Einzelfall direkte kausale Beziehungen, in wie weit unabhängige Koinzidenzen vorliegen, ist jeweils eine Frage für sich; das soll hier nicht weiter erörtert werden.

Dennoch hat dieser Bezug bei den Zoologen, pauschal beurteilt, wenig Anklang gefunden; dies gilt bis heute. Welche Gründe lassen sich dafür finden?

P u n k t A : Das Vorhaben, aufnahmetechnisch die relative (!) Vollständigkeit der Botaniker zu erreichen, muß scheitern. Es ist für den einzelnen Forscher unmöglich, auch nur die wesentlichen Organismen im tierischen Anteil einer Biozönose, und sei es nur qualitativ, geschweige denn quantitativ zu erfassen. Der Vergleich mit den „glücklichen“ Pflanzensoziologen und ihrer Fähigkeit zu raschen Aussagen entmutigt zusätzlich. Dabei wird freilich leicht übersehen, daß wir auch meist nur makroskopisch erkennbare und dazu bodenbewohnende, autotrophe Pflanzen aufnehmen und daß wir auf den Schultern vieler Vorgänger stehen. (FREI-SULZER (1941) schätzt mehr als 4000 Pflanzenarten (einschl. Mikroorganismen) und 6800 Tierarten als der Buchenwald-Zönose zugehörig; das damalige Untersuchungsprogramm scheint denn auch bald im Sande verlaufen zu sein.) Man ist ferner unweigerlich auf Spezialisten angewiesen. Überdies sind manche Taxa so unzulänglich erforscht, daß man ihre Individuen nicht einmal bis zur Art identifizieren kann.

P u n k t B : betrifft irrtümliche Vorstellungen. Weit verbreitet ist die Meinung, vornehmstes Ziel der Studien sei es, Charakterarten – möglichst absolute – ausfindig zu machen, und eine Charakterart sei eine solche, die ausschließlich in einer bestimmten Assoziation vorkomme. Der erste Fehler liegt schon im „ausschließlich“, handelt es sich doch um Schwerpunktararten. Der zweite liegt im Bezug lediglich auf die Kategorie der Assoziation. Hier durch Aufklärung Abhilfe zu schaffen, ist wichtig, wenn auch mühselig. Es gibt ja gerade Beispiele, wo sich die große Bedeutung pflanzensoziologisch „unschöner“, fragmentarischer Bestände oder Durchdringungen zeigt. So legt der Schmetterling *Colias hyale*, die Goldene Acht, seine Eier, wie RENNWALD (1986) jedenfalls für sein Untersuchungsgebiet Freiburger Bucht darstellt, typischerweise an kümmerlich-niederwüchsigen *Trifolium repens*-Pflänzchen ab, Gliedern des lückigen *Lolio-Plantaginetum* oder allenfalls *Cynosurion*, was im übrigen auch ein Licht wirft auf die Folgen der Beseitigung scheinbar belangloser Elemente durch „Erschließung“ und ähnliche Aktivitäten des „Fortschritts“.

Der dritte und wohl entscheidende Fehler liegt in der Vernachlässigung all der vielen nicht – synsystematischen Aspekte unserer Wissenschaft, was gerade an Hand der späteren Beispiele verdeutlicht und vielleicht gebessert werden soll.

Und schließlich gehört zu den Eigenschaften einer Lebensgemeinschaft ganz unabhängig von kausalen oder historischen Zusammenhängen – auch die Artenzusammensetzung; dies ist gleichsam ein Teil ihrer Morphologie. Diese zu erkennen und darzustellen, sollte man nicht als „bloße Deskription“ abtun!

P u n k t C : Die individuelle Beweglichkeit der Tiere bewirkt natürlich eine Lösung der standörtlichen und damit gesellschaftlichen Fixierung; das Tier kann meist – in Grenzen – seine mikroklimatischen und nahrungsökologischen Requisiten aktiv aufsuchen und seinen

momentanen Lebensort wechseln. Eine Abgrenzung im Sinne von Beständen ist schon deshalb schwieriger, – vom verborgenen Dasein einmal ganz abgesehen. Am auffälligsten ist dies verständlicherweise einerseits bei den größten und zugleich beweglichsten Tieren, den Säugern und den Vögeln, andererseits bei Tieren mit Metamorphose, bei denen – eben wohl um die Konkurrenz der verschiedenen Altersstadien zu verringern – verschiedene Lebensräume aufgesucht werden. Das für die Biozönose funktionell wichtigste Stadium braucht dabei nicht die engste zöologische Bindung aufzuweisen. Bei den Schmetterlingen pflegt der bestäubende und dabei nahrungsuchende Falter weiter umherzuschweifen als die Raupe. Inwiefern man hier Charakterarten namhaft machen kann, läßt sich diskutieren (dazu s. RENNWALD 1986). Daß es indessen auch hier biozöologische Zusammenhänge gibt, ist leicht einsichtig; Rohrdommel und Heidelerche z.B. tragen ihre Volksnamen zu Recht. Um aber solche gesetzmäßigen Zusammenhänge präziser zu erkennen, bedarf es weniger des genaueren syntaxonomischen, als vielmehr des geosyntaxonomischen Bezuges, also der genauen Kenntnis des Gesellschaftsmosaiks; die Sigmasoziologie ist hier gefragt. Wenn sie auch noch unentwickelt ist, so zeigen doch eine Reihe von Beispielen (etwa die Arbeit von SEITZ (1982) über Rebfluren), daß die Kombination Sigmasoziologie/Zoologie in der Biozönologie und ihrer praktischen Anwendung Erfolg verspricht.

Punkt D: Gravierender sind zwei sachliche Behauptungen: Es komme ja – abgesehen von der Monophagen-Situation – nicht auf eine bestimmte Pflanzenart, noch viel weniger auf eine bestimmte Gesellschaft an als vielmehr auf eine bestimmte Struktur, womit die spezifische Verteilung der Biomasse gemeint ist. Und wenn schon irgend einmal eine bestimmte Art notwendig sei, z.B. als Raupenfutterpflanze, so reiche es, diese zu kennen und zu nennen; Gesellschaften ließen alles unnötig kompliziert erscheinen.

Bei der ersten Behauptung übersieht man freilich, daß bestimmte Strukturen nur von bestimmten pflanzlichen Partnern und Artenkombinationen gebildet werden können; ein Plenterwald ist eben nicht aus Lichtholzarten erziehbar, sondern (so gut wie) nur aus der Mischung Tanne, Buche, Fichte, also an bestimmten Standorten bei bestimmten Gesellschaften. Zugegeben: Es ist dem Baumpieper (*Anthus trivialis*) sicherlich „einerlei“, ob er von einem Rebstecken oder einer jungen Birke aus seinen Balzflug vollführt, aber der erhöhte Punkt allein ermöglicht ihm noch kein Dasein. Oder: Es gibt viele schöne Graphiken, welche mit Regressionsgraden und Statistik eine Koinzidenz und oft wohl auch Kausalbeziehung zwischen Strukturen und Tierleben aufzeigen; die Punkte pflegen selbstverständlich nicht schnurgerade aufgereiht zu sein. (Ich will hier keine Beispiele zitieren, denn es soll nicht gegen irgend jemanden polemisiert, sondern umgekehrt, die Zusammenarbeit gefördert werden.) Warum ist es so? Offensichtlich spielt doch mindestens ein weiterer Faktor eine Rolle; er könnte in der Qualität der betreffenden Struktur, etwa der artspezifischen Laubhärte oder im Mikroklima, das bestandesabhängig ist, liegen. Ein Bezug auf die Vegetation würde in jedem Falle heuristischen Wert haben; verschweigt man sie, so verschenkt man zumindest Information. – Ich möchte nicht ausschließen, daß man gelegentlich die auch für den Menschen leicht erkennbare Struktur überschätzt und andere, aber entscheidende Faktoren übersieht. Wenn z.B. der hochendemische und gefährdete Kabylen-Kleiber (*Sitta ledanti*) nur noch auf einem einzigen Bergmassiv und dort überwiegend in einem Mischwald-Komplex mit viel *Abies numidica* und *Quercus faginea* vorkommt, so ist nicht dessen Struktur, sondern, wie GATTER & MATTES (1979) herausgefunden, das nur dort gewährleisteteste ganzjährige Nahrungsangebot ursächlich.

Was nun die angebliche Bedeutungslosigkeit des Umfeldes einer als solche vom Tier benötigten Pflanzenart betrifft, so seien nur wenige Gegenbeispiele aufgeführt. Das erste stammt von WEIDEMANN (1982), in dessen Arbeiten sich eine Fülle biozöologisch interessanter Daten finden. Der Skabiosenschwärmer (*Hemaris tityus*) legt seine Eier im Beobachtungsgebiet Frankenjura fast ausschließlich an *Knautia arvensis*, und zwar an einjährigen Pflänzchen ab, wobei diese im *Mesobrometum* stehen müssen; für die Entwicklung der Raupen erwies es sich nämlich als notwendig, daß die Trespenhalme eine morgendliche „Taukammer“ bildeten. Oder: An der bekanntlich sehr beliebten Raupen-Fraßpflanze *Urtica dioica* tummeln sich die verschiedenen Phytophagen keineswegs in willkürlicher Mischung, sondern die breite Amplitude der Brennessel ist aufgeteilt: *Araschnia levana*, das Landkärtchen, nutzt sie im luftfeucht-

schattigen Auenwald, der Kleine Fuchs (*Aglais urticae*) dagegen am lufttrocken-sonnigen Ruderalstandort (REINHARDT & RICHTER 1978, WEIDEMANN 1985).

Aus einem anderen Bereich sei eine anregende und vielleicht sehr weiträumige Arbeitshypothese von FEENY (1976) herangezogen, der von Forschungen zur Biochemie und von der evolutionsbiologischen Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe ausging: Pflanzen, welche leicht von phytophagen Insekten aufgefunden werden können, d.h. eine große apparency haben, z.B. oft dominierende Eichen, bilden große Mengen schwach wirksamer Toxine als „Verteidigungsstoffe“ mit breitem Wirkungsspektrum; umgekehrt gilt für Pflanzen mit geringer apparency, z.B. kurzlebige Cruciferen früher Sukzessionsstadien. Die apparency als Schlüsseleigenschaft aber hängt wesentlich vom gesellschaftlichen Umfeld ab!

Richtig und unbezweifelbar ist es, daß mit der Namhaftmachung einer Gesellschaft jedwelchen Ranges nicht alle für Tiere wesentlichen Faktoren erfaßt zu sein brauchen und wohl auch meist nicht erfaßt sind. Es bedarf durchaus zusätzlicher Angaben. Aber die Informationsmenge, also der Inhalt, etwa des Begriffes „*Gentiano-Koelerietum typicum*“ ist größer als der von „Kurzasen“!

Alles in allem genommen, scheint es mir beim gegenwärtigen Stande der Wissenschaft und dem begrenzten personellen und finanziellen Potential höchst sinnvoll, weil rasch „Erfolg“, d.h. Erkenntnis versprechend, von der funktionalen Bedeutung Pflanze→Tier oder Tier→Pflanze auszugehen und sich auf bestimmte Zootaxa mit bestimmter Lebensweise, also auf Gilden, zu konzentrieren, ehe man auf komplette Artenerfassung und endgültige Ordnung der Lebensgemeinschaften als Ganzes abzielt. Dies berührt sich sehr eng mit den typologischen Vorstellungen PASSARGES.

Wir haben seit einigen Jahren in Freiburg diese Art Biozönologie in Forschung und Lehre zu fördern versucht, ausgehend und motiviert zunächst von der Notwendigkeit für den praktischen Naturschutz (s. Literatur bei WILMANN & KRATOCHWIL (1984); dies belegen auch der Aufbau des Buches von BLAB (1985) und zahlreiche Beispiele darin für den Biotop-schutz von Tieren. Die besten Beurteilungen für diesen ermöglicht gewiß zur Zeit die Pflanzensoziologie, aber wir sollten uns doch des teilweise provisorischen Charakters klar sein und wissen, daß sie biozönologisch ausgebaut werden müssen; dies gilt für Bewertung, Abgrenzung, Größenbestimmung, Pflege von Naturschutzgebieten, aber auch bei der Biotopvernetzung, bei der Straßenrandpflege (was bedeuten z.B. der Einsatz eines Saugmähers, was Damm-Mahd, was Beweidung?) oder bei der forstlichen Bewirtschaftung (etwa Plenterung oder Kahlschlag mit der Folge üppiger Schlagvegetation). Daß viele Studenten von dieser Art der Betrachtung gefesselt sind, ist verständlich; daß eine breite Grundausbildung und Vertrautheit mit den betreffenden Tiergruppen nötig sind, die sich nicht in dem halben oder knappen Jahr einer Diplomarbeit erwerben lassen, ebenfalls. Indessen lohnt sich der Einsatz. Einige Möglichkeiten derartiger Forschung werden von KRATOCHWIL im folgenden Beitrag dargestellt.

Ich will versuchen, ein Raster zu geben, welches die Fülle der Fragestellungen und ihre mögliche methodische Ordnung andeuten möge; diese sind unabhängig von praktischen umweltorientierten Erwägungen, denn es wäre fatal, nur so lange zu „bohren“, wie es für die Begründung einer verwaltungstechnischen Anweisung nötig zu sein scheint.

Auf die umfangreiche Literatursammlung von R. KNAPP in Excerpta botanica sect. B. (Bd. 18–24, 1979–1984) sei eigens aufmerksam gemacht.

Ausgangspunkt sei die Bedeutung von Pflanzen und Pflanzengesellschaften für Tiere, sofern ein vegetationskundlicher Bezug gegeben ist (generelle Beziehungen s. z.B. CRAWLEY 1983); unmittelbar daran schließt sich die umgekehrte Frage, die nach der Wirkung von Tieren auf Pflanzengesellschaften, wobei die Wirkung auf eine bestimmte Pflanzenart natürlich die gesamte Artenkombination beeinflussen kann. Dies Zusammenspiel ist hochspezifisch, wenn man einmal über die bloße quantitative Betrachtung von Energietransfer, Biomassen-Verteilung und Ionenkreisläufe hinausgeht. Wollen wir tiefere Einblicke gewinnen, so müssen wir die Qualitäten ins Auge fassen!

Das Zusammenspiel, wie wir es heute vorfinden, ist jeweils nur in bestimmten Gebieten verwirklicht und zu bestimmten Zeiten entstanden. Wenn wir konkrete Beispiele analysieren,

steht daher im Hintergrund die Frage nach Zeit und Ort der Entstehung, Entwicklung und vollendeten Ausprägung der Erscheinung. So ergeben sich viele Beziehungen, welche weit über die Pflanzensoziologie und unser unmittelbares Thema hinausgreifen. Auf einige engere Bezüge zu bestimmten Teilgebieten der Pflanzensoziologie wird durch Pfeile aufmerksam gemacht. Die Literaturhinweise sind bewußt subjektiv und eingeschränkt gehalten.

Pflanzenbestände und damit – als Typus – Pflanzengesellschaften bieten Tieren Ressourcen, lebensnotwendige Gegebenheiten, welche die trophische oder/und die strukturelle Situation betreffen. RABELER (1966) nennt es die „raumbildende, raumausformende“ und die „ernährungsbiologische Bedeutung“. Tiere nutzen diese Angebote und beeinflussen dadurch Pflanzen und Pflanzengesellschaften. Wir gliedern nach Nahrungsangebot (Übersicht A) und Strukturangebot (Übersicht B). Man könnte als eigene Rubriken die Prägung des Mikroklimas durch Bestände betrachten; dieser sicher wichtige Punkt ist als strukturbedingt bei B eingefügt.

Recht wenig erforscht, aber ebenfalls sicher wesentlich ist die Vegetation als Signalträger für das einen zukünftig geeigneten Lebensraum suchende Tier (s. B7). Bei der Rückkehr aus dem Winterquartier, muß z.B. ein Zugvogel „prognostizieren“ können, ob der von ihm im wahrsten Sinne des Wortes „ins Auge gefaßte“ Brutplatz auch im Mai/Juni noch für die Aufzucht seiner Jungen geeignet ist. Neben Bodenfarben und toten Strukturen sowie der Geomorphologie spielt die Vegetation hier eine Rolle; alle zusammen müssen in das sog. Ökoschema, das sicher sehr grobe, einfache „Suchbild“ des betreffenden Tieres passen; auch Düfte, Töne und Witterungsfaktoren müssen beachtet werden.

Das wohl bekannteste unter den bisher noch wenigen Beispielen bietet der Kiebitz; bei der Rückkehr im Spätwinter zieht er schwarze und bräunliche Flächen den bereits frischgrünen vor; sich spät entwickelnde Grünlandgesellschaften pflegen auch zur Zeit der Aufzucht der Jungen noch lückig und niederwüchsig zu sein (GLUTZ v. BLOTZHEIM & NIETHAMMER 1975).

Daß man sich hier ein fesselndes Forschungsgebiet erschließen kann, zeigen auch erste Befunde von R. BUCHWALD (1986) über die Beziehungen zwischen Libellenarten, Vegetation und Standort. Ein Beispiel: Der Kleine Blaupfeil (*Orthetrum coerulescens*), der einen mediterran-subatlantischen Verbreitungsschwerpunkt hat, ist bodenständig u.a. an mitteleuropäischen Wiesenbächen und -gräben mit fließendem Wasser und dazu in Gesellschaften, in denen *Spartanium erectum* vorkommt und die mittlere Deckungsgrade aufweisen; er nutzt als Sitzwarte auch andere stabile, mäßig hohe Halme; es scheint jedoch, daß nur die genannte Kombination ihm „Eisfreiheit auch im Winter“ signalisiert. In einem anderen Gesellschaftsmosaik, nämlich Quellmooren des Voralpenlandes, benötigt er das *Spartanium*-Signal nicht.

A. Das Angebot von Nahrung

1. Das spezifische Angebot kann zur Ausbreitung der Pflanzen führen; es kann Sukzessionen von Pflanzengesellschaften auslösen, welchen Änderungen der Zoozönose folgen.

→ *Synchorologie*, *Syndynamik*

Beispiele: Myrmekochorie in temperaten Laubwäldern, nitrophytischen Säumen, Rebwildkraut- und Mauerspaltengesellschaften wie in Trockenvegetation mediterranoider Gebiete; sie bietet viele Probleme auch der Koevolution.

Dyszoochorie von Tannenhäher und Arve (MATTES 1982), von Eichelhäher und Eiche (BOSSERMA 1979) bewirkt Waldverjüngung und progressive Sukzessionen in Abhängigkeit vom vorhandenen Gesellschaftsmosaik.

Endozoochorie: Entstehung von Mänteln und Hecken; long distance despersion und Bildung von Wasserpflanzen-Gesellschaften.

2. Das spezifische Angebot kann zu generativer Fortpflanzung der bestäubten Pflanzenarten führen

→ *Symphänologie*, „*Symphysiologie*“ („bestandesinterne *Synökologie*“), *Angewandte Pflanzensoziologie*

Ein weites Feld, bei dem von Zoologen intensiv die Koevolution bearbeitet wird.

An Stelle von Beispielen seien einige Fragen formuliert, auf welche wir nur gelegentlich Antworten wissen; hierzu KRATOCHWIL (1983, 1984). Wie ist das Bestäuberspektrum einer bestimmten eng gefaßten Gesellschaft beschaffen? Was bedeutet der Ausfall einer einzelnen Art, – etwa nichts? Wie weit können sich einzelne Gesellschaften ersetzen? Wie weit ist ein Ausweichen der einzelnen Tierarten möglich, welche Rolle kommt also den Gesellschaftskomplexen zu? (NIMIS 1977). Welche Tiere sind Nahrungskonkurrenten, und wer wird bei Nahrungsmangel (etwa infolge vorzeitiger Mahd oder überhöhtem Besatz mit Honigbienen) ausgemerzt?

Man erkennt die Aktualität solcher Arbeiten für den Naturschutz.

3. Bei Weide-geprägten Gesellschaften (Formationen) wird die organische Primärproduktion überwiegend von Herbivoren genutzt, entsprechend wenig tote Pflanzensubstanz gelangt in die Streu und über Saprovore in den Humus-Horizont. Das Zusammenspiel von Pflanzen und Tieren ist bei natürlicher Vegetation äußerst fein abgestimmt und dürfte im Verlaufe geologischer Zeiten koevolutive entstanden sein.

→ *Synevolution, Historische Geobotanik*

Beispiel: Die afrikanische Savanna kann sich ohne menschliche Eingriffe über Jahrtausende in ihrem Pflanzen- und Tierreichtum erhalten, da die Pflanzen (etwa in Form von Dornen, Kieselsäure-Einlagerungen, sekundären Pflanzenstoffen, Wuchs) einen gewissen Schutz bewirkende Mechanismen erworben haben, da die weidenden Huf- und Rüsseltiere ihrerseits verschiedene Nahrungsnischen bilden (Pflanzen verschiedener Höhe und Struktur fressen) und durch Wanderungen bestimmten Gesellschaften jeweils Ruhephasen verschaffen; so wird die Vegetation „schonend“ genutzt. (Lit. z.B. ANDERSON & HERLOCKER 1973, GÖTZ 1973, HUNTLEY & WALKER 1982, McNAUGHTON et al. 1982).

4. Veränderte Nahrungsnutzung kann zu einem Wandel der Pflanzengesellschaften in verschiedenem Ausmaß führen; unter Umständen kann die bisherige Vegetation völlig abgebaut und durch andere ersetzt werden, falls die Pflanzendecke nicht überhaupt zerstört wird.

→ *Syndynamik, Angewandte Pflanzensoziologie*

Beispiele: Die Rolle von eingeführten Herbivoren bei der Verschiebung der Gleichgewichte: Bismarcke (LOHMEYER 1969), Kaninchen (WATT 1981), Ziegen (MUELLER-DOMBOIS & SPATZ 1975). Es entwickelt sich bei uns in einigen Mittelgebirgen zur Zeit ein „Gemsenproblem“, vom Reh- und Rotwildüberbesatz ganz zu schweigen, der gravierende Verjüngungsprobleme mit sich bringt und zu drastischen Verschiebungen der Baumartenkombination führen kann (FÖRSTER 1977).

5. Einseitigkeit und Vielseitigkeit des Nahrungsangebots haben entscheidende Auswirkungen auf die Regulation oder umgekehrt über Gradationen auf die zumindest zeitweilige Zerstörung einer Gesellschaft. Die Regulationsmöglichkeit ist spezifisch.

→ „*Symphysiologie*“, *Angewandte Pflanzensoziologie*

Beispiele: Vergleich von Forst- und naturnahen Gesellschaften auf gleichem Standort (LÜDGE 1971, FUNKE 1973).

6. Abbau toter Substanzen und Neuaufbau von Humusstoffen sind gesellschaftsspezifisch, denn Substrat, Mikroklima und abiotische Bodenfaktoren spielen eine entscheidende Rolle.

→ „*Symphysiologie*“, *Synökologie*.

Beispiele: finden sich reichlich bei TÜXEN (1977) und HEYDEMANN (1982).

B. Das Angebot von einfachen oder komplexen spezifischen Strukturen, die ihrerseits nur von bestimmten Gesellschaften gebildet werden können.

1. Zur Überwinterung: z.B. Getreidestoppeln, deren Besatz mit von der Lage des Feldes im Vegetationsmosaik bestimmt wird (TISCHLER 1968); Stengel von *Angelica sylvestris*, in welchen eine „biologische Kettenreaktion“ abläuft (TISCHLER 1973).
2. Als Eiablage-, Laich, Nist- und Brutplatz: viele Beispiele bes. aus der Ornithologie:

- Feuchtwiesen und Streuwiesen als sich spät entwickelnde Gesellschaften u.a. für Brachvögel; Gesträuch bestimmter Ausdehnung und Dichte für Heckenvögel; Anforderungen an spezifische Schilfdichten bei manchen Ufer- und Wasservögeln (s. bes. GLUTZ v. BLOTZHEIM & NIETHAMMER ab 1966); Ei-Ablage von Schmetterlingen an spezifische Pflanzen nur bei bestimmtem Umfeld (Beispiel: WEIDEMANN 1982).
3. Als Jagdplatz: z.B. Hochstaudenfluren oder späte Sukzessionsstadien für Braunkehlchen, bestimmte Mosaik für bestimmte Libellenarten (BUCHWALD 1985, 1986).
 4. Als Balz- und Paarungsplatz: z.B. Auerwild-Lebensräume mit freien Balzplätzen (EIBERLE 1976); Waldmäntel und vorgelagerte Säume als Paarungsorte für bestimmte Schmetterlingsarten (STEFFNY 1982).
 5. Als Versteck- und Ruheplatz: hier ist die Tarnung als interessantes Phänomen zu nennen, die ja meist nur Deckung in einem bestimmten Vegetationstyp bewirkt, etwa durch Längsstreifen aufgelöste Gestalten in halmreichen Gesellschaften.
 6. Als Determinanten für bestimmte Mikroklimata: selten gibt es überhaupt Lebensräume, an denen nicht die Vegetation das Mikroklima prägt, als Komplexe mit verschiedenem Mikroklima: z.B. tägliche oder jahreszeitliche Wanderungen von Spinnen im Waldrandbereich, sei es zur Brutpflege, sei es zur Jagd (HEUBLEIN 1983).
 7. Als Informationsträger zur Habitatselektion: einfache Farben, Farbmuster oder Formen müssen dem Ökoschema mancher Tierarten entsprechen, ehe diese sich ansiedeln (s. B1, B2). Speziell die Symmorphologie und die Symphänologie von verschiedenen Pflanzengesellschaften dürften eine wichtige Rolle spielen.

Die vielfachen Eingriffe des Menschen, etwa Mahd, oder die Beseitigung von Kleinstrukturen, haben meist komplexe Auswirkungen; die Kausalketten müssen dann art- oder gruppenspezifisch studiert werden. Hier sollten wir uns nicht scheuen, einfache gut durchschaubare, unaufwendige, aber eben der Fragestellung optimal angepaßte Techniken und Methoden zu verwenden: „Die Problemstellung, nicht die Methodik entscheidet über den Wert einer Arbeit“ (TISCHLER 1976).

Als Abschluß stehe jenes Zitat des Mineralogen Paul NIGGLI (1945), welches Reinhold TÜXEN seiner grundlegenden Arbeit über die potentielle natürliche Vegetation als Motto vorangestellt hat: „Auch für den Fortschritt der Naturwissenschaften ist das wichtigste, Brücken herzustellen, Zusammenhänge zu schauen.“

Schriften

- ANDERSON, G.D. & HERLOCKER, D.J. (1973): Soil factors affecting the distribution of the vegetation types and their utilization by wild animals in Ngorongo Crater, Tanzania. – *J. Ecol.* 61: 627–652. Oxford . . .
- BLAB, J. (1986): Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. – Kilda, Greven. 256 S.
- BOSSEMA, J. (1979): Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. – *Behaviour* 70: 1–117. Leiden.
- BUCHWALD, R. (1983): Ökologische Untersuchungen an Libellen im westlichen Bodenseeraum. – In: *Der Mindelsee bei Radolfzell* (Herausg. Landesanst. f. Umweltschutz Baden-Württemberg), S. 539–637. Karlsruhe.
- (1986): Die Bedeutung der Vegetation für die Habitatselektion und Habitatfindung einiger Quellmoor- und Bach-Libellen.
- Diss. Univ. Freiburg i.Br.
- CRAWLEY, M.J. (1983): *Herbivory. The Dynamics of Animal - Plant Interactions.* - Studies in Ecology 10. 437 pp. Blackwell, Oxford . . .
- EIBERLE, K. (1976): Zur Analyse eines Auerwildbiotops im Schweizerischen Mittelland. - *Forstwiss. Centralbl.* 95: 108–124. Hamburg, Berlin.
- ELLENBERG, H. (1971): *Integrated Experimental Ecology.* – *Ecological Studies* 2. 214 pp. Springer, Berlin . . .
- FEENY, P. (1976): *Plantapparency and Chemical Defense.* – *Rec. Adv. Phytochemistry* 10:1–40. Plenum Press, New York, London.

- FÖRSTER, M. (1977): Die Beeinflussung von Vegetationsstrukturen durch Wildbestände, dargestellt an Beispielen aus dem Staatl. Forstamt Saupark (Niedersachsen). – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Vegetation und Fauna. Ber. Symp. IVV Rinteln 1976: 541–551. Vaduz.
- FREI-SULZER, M. (1941): Erste Ergebnisse einer biocoenologischen Untersuchung schweizerischer Buchenwälder. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 51: 79–530. Bern.
- FUNKE, W. (1973): Die Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. – In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ökosystemforschung: 143–164. Springer, Berlin . . .
- GATTER, W., MATTES, H. (1979): Zur Populationsgröße und Ökologie des neuentdeckten Kabylenkleibers *Sitta ledanti* Viellard 1976. – J. Ornith. 120:390-405. Berlin.
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U.N., NIETHAMMER, G. (Hrsg.) (ab 1966): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. – Akad. Verlagsges., Frankfurt.
- GÖTZ, P. (1975): Ökologie der afrikanischen Savanne. – Biologie in unserer Zeit 5:111-121. Weinheim.
- HEUBLEIN, D. (1983): Räumliche Verteilung, Biotoppräferenzen und kleinräumige Wanderungen der epigäischen Spinnenfauna eines Wald-Wiesen-Ökotox; ein Beitrag zum Thema „Randeffekt“. – Zool. Jb. Syst. 110:473–519. Jena.
- HEYDEMANN, B. (1982): Der Einfluß der Waldwirtschaft auf die Wald-Ökosysteme aus zoologischer Sicht. – Schriftenr. Dt. Rat f. Landespflege 40:926–944. München.
- , MÜLLER-KARCH, J. (1980): Biologischer Atlas von Schleswig-Holstein. Lebensgemeinschaften des Landes. – Wachholtz, Neumünster. 320 S.
- HUNTLEY, B.J., WALKER, B.H. (Edit.) (1982): Ecology of Tropical Savannas. Ecol. Studies 42. 669 pp. Springer, Berlin . . .
- KRATOCHWIL, A. (1983): Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten eines versauerten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl (Südbaden) – ein Beitrag zur Erhaltung brachgefallener Wiesen als Lizenz-Biotopie gefährdeter Tierarten. – Beih. Veröff. Natursch., Landschaftspf. Baden-Würt. 34:57–108. Karlsruhe.
- , (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: biozöologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). – Phytocoenologia 11:455-669. Stuttgart–Braunschweig.
- LOHMEYER, W. (1969): Über einige bach- und flußbegleitende nitrophile Stauden und Staudengesellschaften in Westdeutschland und ihre Bedeutung für den Uferschutz. – Natur u. Landschaft 44:271-273. Mainz.
- LÜDGE, W. (1971): Der Einfluß von Laubholzunterbau auf die Schädlingsdichte in den Kiefernbeständen der Schwetzinger Hardt. – Allg. Forst u. Jagdztg. 142:173–178. Frankfurt.
- MATTES, H. (1982): Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. – Ber. Eidgen. Anst. forstl. Vers. wes. 241:3–74. Birmensdorf.
- MUELLER-DOMBOIS, D., SPATZ, G. (1975): The influence of feral goats on the lowland vegetation in Hawaii Volcanoes Nationalpark. – Phytocoenologia 3:1–29. Stuttgart–Braunschweig.
- McNAUGHTON, S.J. et al. (1985): Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in African grasses. – Ecology 66:528–535. Durham N.C.
- NIMIS, P. (1977): Die Frühlingsblüte im Buchenwald in Beziehung zur Hummelbestäubung. – In: TÜXEN R. (Hrsg.): Vegetation und Fauna. Ber. Symp. IVV Rinteln 1976, 209–218. Vaduz.
- PASSARGE, H. (1981): Gedanken zur Biozönoseforschung. – Tuexenia 1:243–247. Göttingen.
- (1982): Phyto- und Zoozönosen am Beispiel mausartiger Kleinsäuger. – Tuexenia 2:257–286. Göttingen.
- (1984): Vegetationsabhängige Ornicoenosen märkischer Kiefernulturen. – Tuexenia 4:279–292. Göttingen.
- (1986): Phyto- und Avicoenosen in Eichenwäldern bei Genthin/Elbhavelland. – Tuexenia 6: 335–354. Göttingen.
- RABELER, W. (1937): Die planmäßige Untersuchung der Soziologie, Ökologie und Geographie der heimischen Tiere. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Nieders. 3:236–247. Hannover.
- (1962): Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (Quercus-Fagetea) im oberen und mittleren Wesergebiet. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.9:200–229. Stolzenau/W.
- (1965): Die Pflanzengesellschaften als Grundlage für die landbiozönotische Forschung. – In: R. TÜXEN (Hrsg.): Biosoziologie. Ber. Symp. IVV Stolzenau/W.: 43–57. Den Haag.
- (1967): Zur Charakterisierung der Fichtenwald-Biozönose im Harz auf Grund der Spinnen- und Käferfauna. – Schriftenr. Veget. kd. 2:205–236. Bad Godesberg.
- REINHARDT, R., RICHTER, O. (1978): Zur ökologischen Isolierung der an Brennessel (*Urtica dioica*)

- L.) lebenden Nymphaliden (Lep., Nymphalidae)-Entom. Berichte 1978: 43–50. Berlin.
- RENNWALD, E. (1986): Wiesengraben und andere Sonderstrukturen im landwirtschaftlich genutzten Bereich – ihre Bedeutung für Flora und tagfliegende Schmetterlinge, untersucht am Beispiel der Elz- und Glotterniederung.-Dipl. Arb. Biol. Institut II Univ. Freiburg.
- RUNGE, F. (1977): Die Vegetation der Langeooger und Baltrumer Silbermöwenkolonien. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Vegetation und Fauna. Ber. Symp. IVV, Rinteln: 295–308. Vaduz.
- SEITZ, B.-J. (1982): Untersuchungen zur Koinzidenz von Vogelgemeinschaften und Vegetationskomplexen im Kaiserstühler Rebgelände. – Tuexenia 2:233–255. Göttingen.
- STEFFNY, H. (1982): Biotopansprüche, Biotopbindung und Populationsstudien an tagfliegenden Schmetterlingen am Schönberg bei Freiburg. – Dipl. Arb. Biol. Institut I, Univ. Freiburg.
- STOCKER, O. (1980): Ökologie und Soziologie in erkenntnistheoretischer und empirischer Sicht. – Phytocoenologia 6: 1–14. Stuttgart–Braunschweig.
- TISCHLER, W. (1968): Getreidestoppeln als Winterlager für Kleintiere. – Zool. Jb. Syst. 95:523–541. Jena.
- (1973): Über Strukturelemente im Ökosystem, am Beispiel von Strukturteilen der Umbellifere *Angelica sylvestris* L.-Biol. Zbl. 92:337–355. Leipzig.
- (1976): Einführung in die Ökologie. – Fischer, Stuttgart. 307 S. (2. Aufl. 1979, 3. Aufl. 1984).
- TÜXEN, R. (1965): Wesenszüge der Biozönose. Gesetze des Zusammenlebens von Pflanzen und Tieren. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Biosoziologie. Ber. Symp. IVV, Stolzenau/W. 1964: 10–13. Den Haag.
- WATT, A.L. (1981): Further observations on the effects of excluding rabbits from Grassland A in East Anglian Breckland: the pattern of change and the factors affecting it (1936–73). – J. Ecol. 69:499–508. Oxford . . .
- WEIDEMANN, H.-J. (1982): Gedanken zum Artenschutz, Teil 2. – Entomol. Z. 92:97–111. Frankfurt.
- (1985): Ökologisch orientierte Lepidopterologie als Grundlage für Konzeption und Durchführung von Lepidopterenenschutzprogrammen. – Entomol. Z. 95:49–64. Frankfurt.
- WILMANN, O. (1980): Reinhold Tüxen †. – Phytocoenologia 8:V–XX. Stuttgart–Braunschweig.
- , KRATOCHWIL, A. (1983): Naturschutz-bezogene Grundlagen-Untersuchungen im Kaiserstuhl. – Beih. Veröff. Natursch., Landschaftspfl. Baden-Würt. 34:39–56. Karlsruhe.

Anschrift der Verfasserin:
 Prof. Dr. Otti Wilmanns
 Institut für Biologie II (Geobotanik)
 Schänzlestr. 1
 D-7800 Freiburg i. Br.