

## MINIMALPROGRAMM ZUR ÖKOSYSTEMANALYSE: UNTERSUCHUNGEN AN TIERPOPULATIONEN IN WALD-ÖKOSYSTEMEN\*

R. GRIMM, W. FUNKE, J. SCHAUERMANN

### *Abstract*

Normally the structure and functioning of an ecosystem are so complex and variable that their analysis often remains unsatisfactory even if a lot of apparatus and labour is applied. This holds true especially for terrestrial ecosystems. Therefore procedures must be found which can yield comprehensive and comparable data in the simplest possible way. A programme is suggested, by which, at comparatively low costs, one can arrive at basic statements concerning the list of species, the structure and dynamics of populations, at least in the case of one animal group, important in many respects, the arthropods. The most important apparatuses are pitfall trap, ground photo-elector, and arboreal photo-elector. With holometabolic insects the emergence abundance of imagines is a central point of departure for further investigations and calculations in the field of ecosystem analysis. On the basis of a beech forest it is described how density values, typical of the ecosystem, are obtained. In comparing different beech stands of the same type (*Luzulo-Fagetum*) and age (diameter of trunks etc.) weevils with soil-dwelling larval stages seem to indicate equivalences or differences respectively between biocoenoses.

### 1. Einleitung

Ökosystemanalysen sollen eine Antwort auf die Frage nach dem Funktionieren von Ökosystemen, der Steuerung von außen, ihrer inneren Regelung und ihrer Leistung geben. Abiotische und biotische Faktoren müssen dabei in ihren Wirkungen erfaßt und beschrieben werden. Am Beginn solcher Untersuchungen muß die Analyse der Struktur aller Komponenten des Ökosystems stehen, der unbelebten Bestandteile, der Pflanzen- und Tiergesellschaften. Bei den Tieren geht es zunächst einmal um das Arteninventar der verschiedenen systematischen und trophischen Gruppen, ferner um Dominanzgefüge, Phänologie und Abundanz. Mit den hierfür erforderlichen populationsökologischen Untersuchungen werden die Grundlagen geschaffen für weiterführende Arbeiten z.B. über Biomasse, Produktion und Energieumsatz.

Aus den Erfahrungen, die uns das Solling-Projekt der DFG (ELLENBERG, 1971) gebracht hat, sollen Möglichkeiten aufgezeigt werden, wie man bei minimalem Aufwand ein Maximum an Informationen über Tierpopulationen erhalten kann. Wir beschränken uns hierbei vor allem auf die Tiergruppe, der in unseren Wäldern eine vielseitig dominierende Rolle zukommt, die Arthropoden. Unsere Arbeitsgeräte waren in erster Linie „Fangautomaten“, der Boden-Photoelektor (FUNKE, 1971), die Bodenfalle (WEIDEMANN, 1971) und der neuentwickelte Baum-Photoelektor (FUNKE, 1971).

\* Ergebnisse des Solling-Projekts der DFG (IBP), Mitteilung Nr. 132.

## 2. Ergebnisse

### 2.1 Arteninventar

Boden-Photoeklektoren erfassen auf den Versuchsflächen des Solling im Laufe eines Jahres bis zu 10 000 Arthropoden von einem m<sup>2</sup> Bodenfläche. In den Fichtenforsten des Solling, für die die taxonomische Aufarbeitung am weitesten gediehen ist, umfaßt die „Eklektorfauna“ allein bei den Insekten ca. 870 Arten (THIEDE, in Vorber.). Ähnlich hohe Zahlen sind auch in den Buchenwäldern des Solling zu erwarten.

Die hohe Effektivität der Eklektoren bei der Erfassung des Arteninventars wird besonders deutlich, wenn wir für eine Arthropodengruppe, der vorwiegend Arten der Bodenoberfläche angehören, verschiedene Fangmethoden miteinander vergleichen (Abb. 1). In einem Altbuchenbestand, der 120jährigen Hauptversuchsfläche B 1a, wurden bisher 94 Staphyliniden-Arten nachgewiesen (HARTMANN, 1974). 83% des Arteninventars dieser Gruppe wurden mit Bodeneklektoren, 26% mit Bodenfallen, 27% mit Baumeklektoren und 34% durch Extraktion von Streuquadratproben nach KEMPSON et al. (1963) erfaßt. 42% wurden ausschließlich mit Bodeneklektoren gefangen, demgegenüber nur je 7% in Baumeklektoren und mit Streuprobenextraktion und sogar nur 2% ausschließlich in Bodenfallen.<sup>1</sup> – Bodenfallen liefern in Wäldern nur für wenige Gruppen bessere, d.h. vollständigere Aussagen zum Arteninventar, z.B. für Pseudoskorpione, Chilopoden und Carabiden. – Baumeklektoren erfassen mit dem sogen. Stammaufwurf vor allem das gesamte Arteninventar von Stamm- und Kronenraum (z.T. in verschiedenen Entwicklungsstadien), darunter auch solche Arten, die so selten sind bzw. in so geringer Anzahl am Boden schlüpfen, daß sie auf anderem Wege höchstens zufällig nachzuweisen sind. Die Baumeklektoren geben – mehr als andere Geräte – Hinweise auf Bewohner von Kleinhabitaten, über Durchzügler und Einwanderer aus anderen Biotopen (FUNKE, 1972). – Einen überraschend hohen Beitrag lieferten die Baumeklektoren bei Untersuchungen zum Arteninventar der Spinnenfauna (Abb. 1). Im Altbuchenbestand leben nach derzeit vorliegenden Ergebnissen 97 Arten (ALBERT, 1973). 69% des Arteninventars wurden mit Baumeklektoren nachgewiesen, 54% mit Bodenfallen. 44% der Arten wurden nur mit Baumeklektoren, 29% nur mit Bodenfallen gefangen. Das Ergebnis ist vor allem deshalb bemerkenswert und für die Effektivität der Baumeklektoren bei der Erfassung des Artenspektrums bezeichnend, als bisher nur die Baumelektorfänge eines einzigen Jahres (je 2 Bäume) den Bodenfallenfängen aus 5 Jahren (je 12 Fallen) gegenüberstehen.

Für eine weitgehend vollständige Erfassung des Artenspektrums ist selbstverständlich ein kombinierter Einsatz von Bodeneklektoren, Baumeklektoren und Bodenfallen erforderlich. Das wird recht deutlich am Beispiel einiger Rüsselkäfer (Abb. 2). *Rhinomias forticornis* lebt ausschließlich am Boden und wird nur mit der Bodenfalle erbeutet. *Polydrosus atomarius* wandert regelmäßig aus Fichtenforsten ein und wird ausschließlich mit Baumeklektoren gefangen. Die häufigste Art, *Phyllobius argentatus*, wird trotz Schlüpfens und Eiablage am Boden nur selten von Bodenfallen erfaßt. Der flugunfähige *Strophosomus* sp. wird in allen Fallentypen erbeutet<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Das gesamte Material aus Bodenfallen und Streuproben wurde dankenswerterweise von Herrn Dr. Weidemann, Göttingen, bereitgestellt.

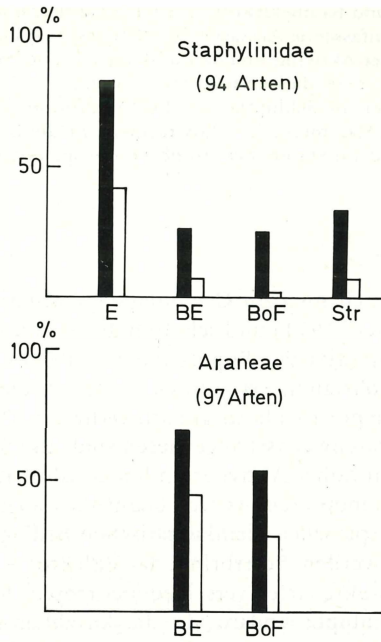


Abb. 1. Effektivität verschiedener Fangmethoden zur Erfassung des Arteninventars (Staphylinidae, Araneae) in einem ca. 120jährigen Buchenbestand (Solling B 1a). Schwarze Säulen – Anzahl insgesamt nachgewiesener Arten (%), weiße Säulen – Anzahl ausschließlich nachgewiesener Arten (%). E – Bodenphotoelektor, BE – Baumphotoelektor, BoF – Bodenfalle, Str – Streuprobenextraktion.

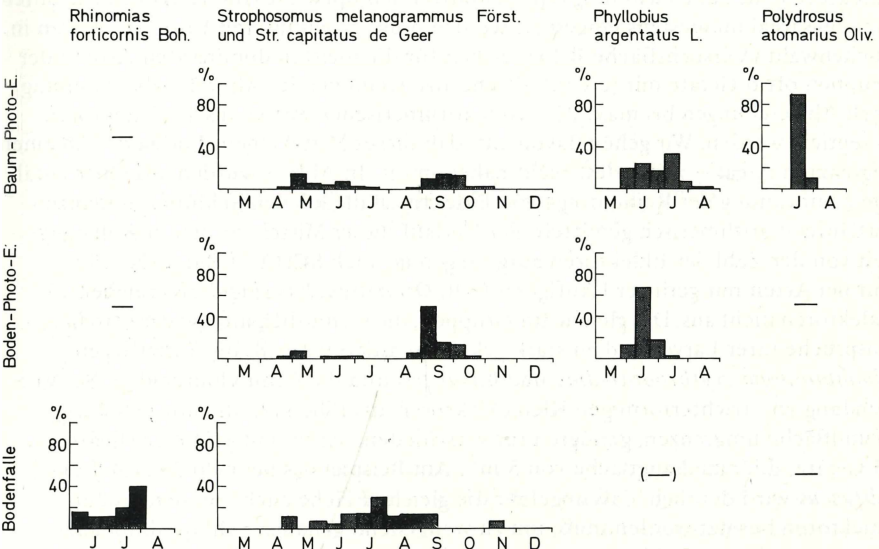


Abb. 2. Curculioniden (Imagines) im Buchenwald (B 1a 1969) – kombinierter Einsatz verschiedener Fangmethoden; Aktivität, Schlüpfperiode, Immigration im Jahreslauf; Fangergebnisse in % des Jahresfanges.

Bodenelektor, Bodenfalle und Baumelektor liefern bei häufiger und regelmäßiger Leerung der Fanggefäße zusätzlich umfassende Aussagen über Lebenszyklen, charakteristische Phasen, die Jahresperiodik der Aktivität und den zeitlichen Verlauf von Immigrationen. Für die 4 Rüsselkäfer-Arten (in Abb. 2) ist dieser Sachverhalt durch ein grobes Zeitraster stark vereinfacht dargestellt. Wir erkennen die Schlüpfperiode bei *Strophosomus* sp. und bei *Phyllobius argentatus* in Beginn, Dauer, Maximum, die Aktivitätsperiodik am Boden bei *Rhinomias forticornis*, *Strophosomus* sp. und am Stamm bei *Strophosomus* sp., *Phyllobius argentatus* und *Polydrosus atomarius*.

## 2.2 Abundanz

Bodenelektoren eignen sich auch zur Gewinnung quantitativer Aussagen über die Populationsdichte (FUNKE, 1971) und schaffen damit Grundlagen z.B. für die Berechnung der Energieumsätze von Populationen (GRIMM, 1973; SCHAUERMANN, 1973). Nahezu vollständig erfassen sie die Arten, die sich unmittelbar nach dem Schlüpfen am Boden positiv phototaktisch verhalten. Das sind vor allem Species, die auf einen Stratenwechsel angewiesen sind, also Stamm- und Kronenbewohner. Auch Tiere mit hoher Aktivität im bodennahen Luftraum, z.B. zahlreiche Dipteren und Hymenopteren, werden quantitativ abgefangen, ferner solche Arten, die erst durch die speziellen kleinklimatischen Bedingungen im Elektor phototaktisch stimuliert werden. So erbringt der Elektor – wie kein anderes Gerät – für zahlreiche Insektenarten verschiedener trophic level das Material zur Berechnung der sogen. Schlüpfabundanz, d.i. die Anzahl an Insekten-Imagines, die innerhalb einer definierten Zeit von einer definierten Flächeneinheit abgefangen wird.

Keine Art schlüpft gleichmäßig verteilt, d.h. die lokalen Schlüpfabundanzen der einzelnen Elektoren divergieren. Damit stellt sich die Frage nach der Anzahl von Elektoren, die zur Gewinnung repräsentativer Schlüpfwerte (Ind./ha) in einem Untersuchungsareal mindestens eingesetzt werden muß. Nach unseren Untersuchungen im Buchenwald (Versuchsfläche B 1a) reichen für die meisten dominanten Arten oder Gruppen oft 6 Geräte mit je 1 m<sup>2</sup> Fläche aus, wenn bei der Abundanzbestimmung noch Abweichungen bis max. 25% vom arithmetischen Mittel aus 12 Elektoren akzeptiert werden. Wir gehen davon aus, daß dieses Mittel einem Endwert – in einem begrenzten Areal – zumindest recht nahekommt. In Abb. 3 wurden aus einer zufälligen Anordnung der Reihenfolge von Elektoren die lokalen Schlüpfabundanzen fortlaufend arithmetisch gemittelt; der Verlauf dieser Mittel wurden in Abhängigkeit von der Zahl der Elektoren aufgetragen (s. auch SCHAUERMANN, 1973). Nur bei Arten mit geringer Häufigkeit (z.B. *Otiorrhynchus singularis*) reichen 12 Elektoren nicht aus. Das gleiche für Gruppen, die vermutlich infolge spezifischer Ansprüche ihrer Larvenstadien stark geklumpt auftreten, z.B. die Tanzfliegen *Rhampomyia erythrophthalma* und *hirsutipes* und die Campylomyciden. Bei Verwendung von trichterförmigen Kleinelektoren aus Fiberglas, die nur je 0,2 m<sup>2</sup> Grundfläche umgrenzen, genühten für verschiedene Arten mit größerer Dichte 25 Geräte, d.i. eine Fangfläche von 5 m<sup>2</sup>. Am Beispiel des Schnellkäfers *Athous subfuscus* wird deutlich, daß ungefähr die gleiche Fläche auch von den großen Elektoren besetzt werden muß, um zu weitgehend genauen Schlüpfabundanzwerten zu gelangen (Abb. 4).

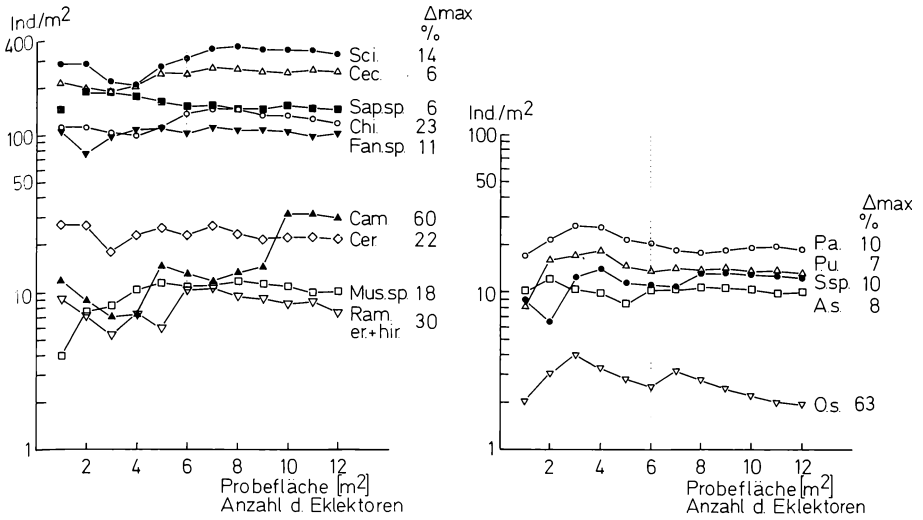


Abb. 3. Mittlere Schlüpfabundanz von Insekten-Imagines bei Berücksichtigung von 1–12 Ekklektoren (Solling B 1a).  $\Delta$  max % = max. Abweichung der Schlüpfabundanz aus 6, 7 ... 11 Ekklektoren von der aus 12 Ekklektoren. Nematocera: Sci. – Sciaridae (einige Gattungen unberücksichtigt), Cec. – Cecidomyiidae, Chi. – Chironomidae, Cam. – Campylomycidae, Cer. – Ceratopogonidae. Brachycera: Sap.sp. – *Sapromyza* sp., Fan.sp. – *Fannia* sp., Mus.sp. – *Musidora* sp., Ram.er.+hir. – *Rhamphomyia erythrophthalma* und *birsutipes*. Curculionidae: P.a. – *Phyllobius argentatus*, P.u. – *Polydrosus undatus*, S.sp. – *Strophosomus* sp., O.s. – *Otiorrhynchus singularis*. Elateridae: A.s. – *Athous subfuscus*.

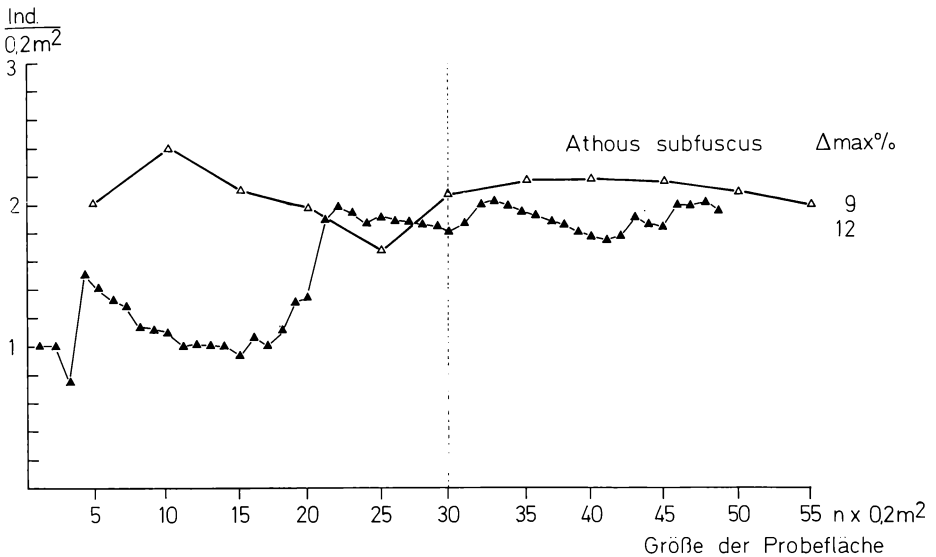


Abb. 4. Mittlere Schlüpfabundanz von *Athous subfuscus* im Buchenwald (Solling B 1a) nach 1 m<sup>2</sup> (Δ)- und 0,2 m<sup>2</sup> (▲)-Ekklektoren.  $\Delta$  max % = max. Abweichung der Schlüpfabundanz aus 6, 7 ... 10 1 m<sup>2</sup> – bzw. 30, 31 ... 48 0,2 m<sup>2</sup>-Ekklektoren von der aus allen Ekklektoren.

Für Arten mit zeitlich begrenzter Schlüpfperiode ist der Einsatz der Kleinelektoren zweifellos von Vorteil. Will man jedoch die Schlüpfabundanz möglichst vieler Arten über das Jahr hinweg verfolgen, so ist – aufgrund sehr ungünstiger oder zumindest sehr unnatürlicher klein-klimatischer Bedingungen unter dem Eklektor – mehrmaliges Umsetzen im Jahr erforderlich. Damit wird insgesamt mehr Fläche benötigt als bei den 1 m<sup>2</sup>-Eklektoren. Von Vorteil sind bei den Kleinelektoren einfache Konstruktion, niedriger Preis und fast unbegrenzte Haltbarkeit.

### 2.3 Fluktuation, „ökosystemtypische Dichte“, Vergleich verschiedener Bestände

Die Schlüpfabundanz ist eine geeignete Größe zur Bestimmung von Fluktuationen über Jahre hinweg. Daran knüpft sich für ein Minimalprogramm die Frage nach der Zahl der Untersuchungsjahre, die zur Feststellung einer „ökosystemtypischen Dichte“ ausreichen. Die Bestimmung dieser Größe ist sicher sehr problematisch. Das gilt besonders für Wälder, die vom Menschen angelegt und in Abständen immer neu beeinflusst werden und deren „Umweltkapazität“ (SCHWERDTFEGER, 1968) auch durch das normale Sukzessionsgeschehen ständig verändert wird. Nehmen wir einmal an, daß im untersuchten Buchenbestand für einen Zeitraum von 5 bis 10 Jahren ein einreguliertes Gleichgewicht als „ökosystemtypisch“ beschrieben werden kann. In Abb. 5 sind für eine kleine Zahl von Populationen nach Daten von GRIMM

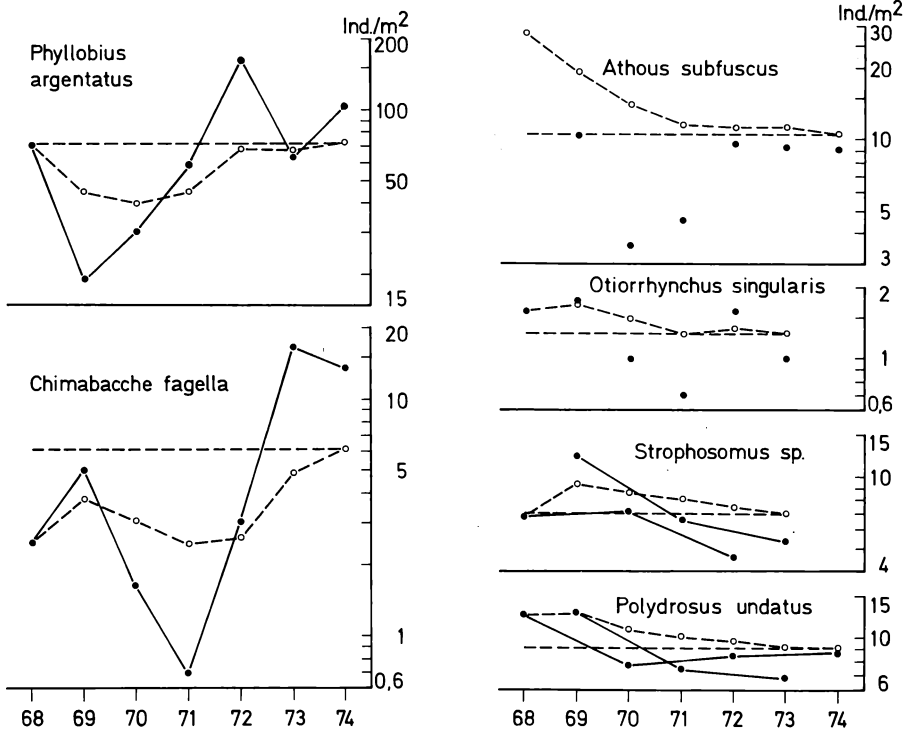


Abb. 5. „Ökosystemtypische Dichte“ (horizontal gestrichelt) als arithmetisches Mittel nach 6 bzw. 7 Untersuchungsjahren in einem Buchenwald (Solling B 1a). Schlüpfabundanz (●) einzelner Jahre; nur aufeinanderfolgende Generationen miteinander verbunden. ○ — — ○ Verlauf der Mittelwertskurve (arithm. Mittel) zur Einstellung der „ökosystemtypischen“ Dichte“.

(1973), SCHAUERMANN (1973), STREY (in Vorber.), WINTER (in Vorber.) und nach neueren Untersuchungen bis zum Jahr 1974 die Fluktuationen nach Schlüpfabundanzen und deren arithmetische Mittel aus 6 bzw. 7 Jahren eingezeichnet. Zusätzlich ist eine Mittelwertskurve aufgetragen, auf der jeder Punkt das Mittel der bis zum jeweiligen Zeitpunkt bestimmten Schlüpfabundanzen darstellt. Wir stellen dann fest, daß sich die einzelnen Arten unterschiedlich schnell und mit verschiedener Schwankungsbreite in eine „ökosystemtypische Dichte“ einpendeln. *Chimabacche fagella* und *Phyllobius argentatus*, beides Phytophage mit unmittelbar aufeinander folgenden Generationen, weisen die größten Schwankungen der Abundanzen auf. Aus Abb. 5 geht hervor, daß für eine Ermittlung der „ökosystemtypischen Dichte“ 5 Jahre z.B. nicht ausreichen. Es könnte aber sein, daß für eine größere Zahl von Populationen 10 Jahre eine angemessenere Zeitspanne darstellen. Entscheidend sind hierfür die Amplitude der Fluktuationen und ihr Zyklus.

Wie sicher die nach 6 bis 7 Jahren ermittelte „Enddichte“ ist, wollen wir an einem Beispiel prüfen. Wir stellen hier die Frage: Wie stark verändert ein im bisherigen Untersuchungszeitraum ermitteltes Maximum oder Minimum die in Abb. 5 ersichtliche Enddichte? Bei *Chimabacche fagella* würde ein Extremwert, Maximum bzw. Minimum, nach 7 Untersuchungsjahren das 7 jährige Mittel um 21% bzw. 11%, bei *P. argentatus* um 15% bzw. 9% verändern. Bei allen anderen Objekten würde sich die mittlere Dichte maximal um 10%, meist nur um 5% nach oben oder unten verschieben.

Bodenelektoren sind für eine genaue Berechnung von Schlüpfabundanz und Fluktuationen hervorragend geeignet. Will man den Gültigkeitsbereich der Ergebnisse testen, so müßten gleichzeitig an verschiedenen Stellen weitere Eklektorengruppen aufgestellt werden. Das bedeutete neue Kosten und außerdem einen höheren personellen Aufwand bei der Auswertung der Fänge. Speziell für Wälder bieten sich Möglichkeiten für ein vereinfachtes Vorgehen. Diese beschränken sich allerdings nur auf Kronenbewohner, in den Buchenwäldern des Solling vor allem auf Rüsselkäfer (*Rhynchonotus fagi* ausgenommen). Da bei diesen Tieren zwischen Baumelektorfang (Zahl der während eines Jahres in einem Baumelektor gefangenen Tiere) und Bodenelektorfang (aus den lokalen Schlüpfabundanzen vieler Eklektoren gemittelte Schlüpfabundanz eines Jahres) Beziehungen bestehen, lassen sich „Flächenwerte“ festlegen (BE/E in Abb. 6; FUNKE in Vorber.). Diese „Flächenwerte“ (aus 5 bis 6 Jahren gemittelt) sind artspezifisch verschieden. Trotz gewisser Abweichungen der BE/E-Relationen (in einzelnen Jahren bis zu 50%) kann man für die Curculioniden allein aus den Fangzahlen eines Baumelektors mit der in den Tabellenspalten der Abb. 6 angegebenen Genauigkeit jährliche Schlüpfabundanzen größenordnungsmäßig abschätzen, indem man den Baumelektorfang durch den Flächenwert dividiert. So bietet sich für die Überprüfung der Übertragbarkeit der an einem Ort (B 1a) gewonnenen Ergebnisse die Baumelektormethode zum Vergleich verschiedener Waldbestände an. Voraussetzungen hierfür sind allerdings gleiche Dichte und Dicke der Stämme. — Wir verglichen verschiedene gleich alte Buchenbestände im Hochsolling und in tieferen Lagen (Abb. 7). Es ergab sich folgendes Bild (Abb. 8): Alle Bestände stimmen qualitativ, d.h. im Inventar der dominanten Arten, weitgehend überein. Quantitativ waren die Fänge im Hochsolling jedoch deutlich umfangreicher als in tieferen Lagen. Auf allen Flächen dominierten, nach Zahl und Biomasse der gefangenen Tiere zu urteilen, neben den Curculioniden Lepidopteren (Imagines und Raupen), Elateriden, Tipuliden und

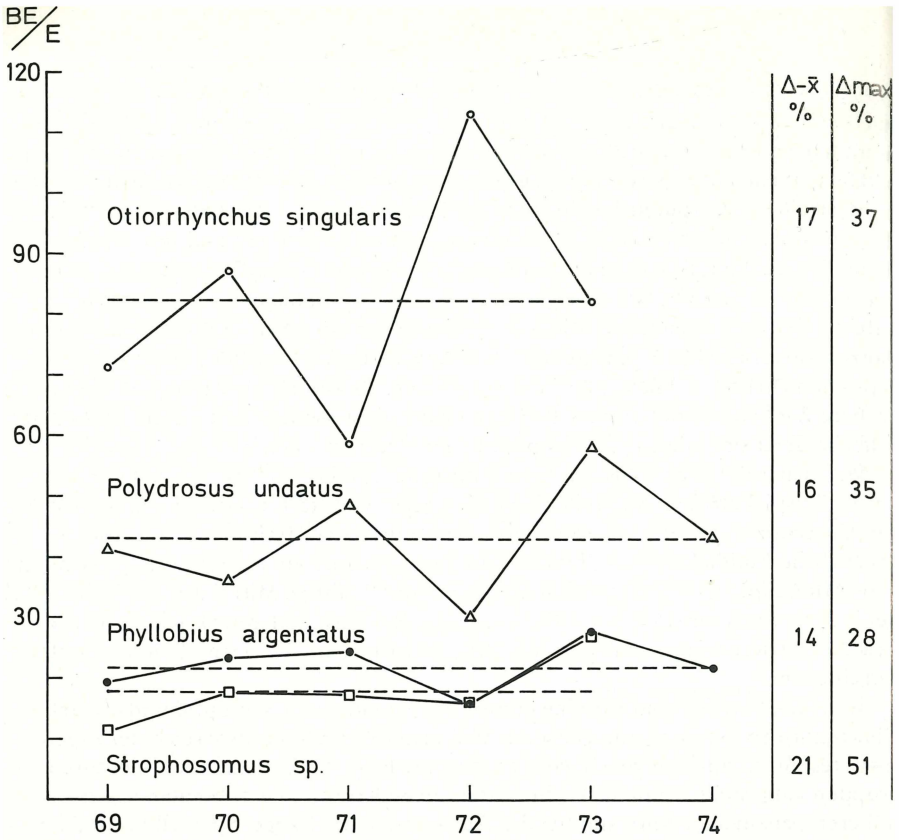


Abb. 6. „Flächenwerte“ (BE/E) häufiger Curculioniden in 5 bzw. 6 Jahren im Buchenbestand B 1a. ----- mittlerer Flächenwert;  $\Delta - \bar{x}$  % – durchschnittliche Abweichung,  $\Delta_{max}$  % – max. Abweichung der Flächenwerte vom mittleren Flächenwert.

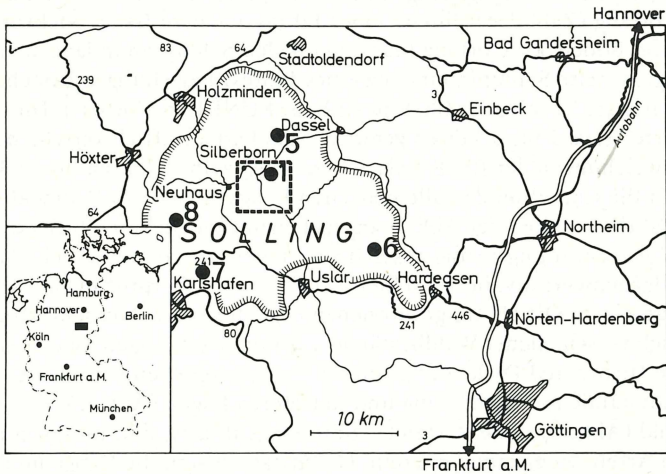


Abb. 7. Lage der mit Baumelektoren untersuchten Buchenflächen im Solling (nach ELLENBERG, 1971, verändert). 1 und 5 Hochsolling (ca. 500 m ü. N.N.), 6, 7 u. 8 Randlagen (300 – 400 m ü. N.N.)

Spinnen. In Abb. 8 sind einige besonders wichtige Arten sowie die Schmetterlingsraupen als Gruppe zusammengestellt. Eine gute Übereinstimmung in Individuenzahlen (Höhe der Säule) und Rangpositionen 1–6 (Erläut. s. Legende Abb. 8) besteht nur im Hochsolling bei B 1a und B 5. Alle anderen Flächen weichen deutlich von diesen beiden ab. (Unterschiede der Rangpositionen von nur einer Stufe werden aufgrund des in Abb. 6 ersichtlichen Schwankungsbereichs der Flächenwerte noch nicht als sicher verschieden angesehen). Die Unterschiede in den Fangwerten, die Unterschiede in der Schlüpfabundanz, z.T. auch nur der Häufigkeit (bei den Raupen), widerspiegeln, haben möglicherweise eine tiefere Bedeutung. Sie zeigen wahrscheinlich – aufgrund der komplexen Nahrungsbeziehungen im Ökosystem – Unterschiede der gesamten Biozöosen an. Die gute Übereinstimmung der Rangpositionen der untersuchten Tiere in 2 aufeinanderfolgenden Jahren (auf jeder Fläche) bestärkt diesen Schluß. Eine einfache Methode kann somit wertvolle Hinweise auf die Variabilität des gleichen Ökosystemtyps „Sauerhumusbuchewald“ geben. Rüsselkäfer sind hier als ökologische Indikatoren besonders geeignet, zumal für diese Tiere die Fänge der Baumelektoren unter gewissen Voraussetzungen Flächenbezug haben (s.o.).

### 3. Ausblick

Das skizzierte Minimalprogramm galt neben der Ermittlung des Arteninventars vor allem der Gewinnung quantitativer flächen- und zeitbezogener Daten. Damit liefert es wichtige Grundlagen zur Klärung größerer Zusammenhänge.

Das bei Fallenfängen verschiedener Methoden anfallende Material erlaubt weiterführende Untersuchungen. Die Schlüpfabundanz an Imagines war eine der wichtigsten Größen in unserem Untersuchungsprogramm. Sie läßt sich vor allem in Wäldern für zahlreiche Populationen verschiedenster systematischer und trophischer Zugehörigkeit gut ermitteln. Über Trockengewichtsbestimmungen und die Abschätzung der Brennwerte erhalten wir durch sie eine Teilgröße im Energieumsatz von Populationen, nach FUNKE (1971, 1973) die „Produktion an Imagines“. Diese Größe erlaubt Vergleiche auf verschiedenen Ebenen: zwischen Populationen, zwischen trophischen Gruppen und Ökosystemen. Wenn zwischen der „Produktion an Imagines“ und dem Energieumsatz von Populationen gesicherte Korrelationen gefunden werden – so wie diese z.B. zwischen Produktion und Respiration tierischer Populationen bestehen (McNEILL & LAWTON, 1970) – läßt sich der Energieumsatz ganzer Populationen allein aus dieser „Produktion an Imagines“ annähernd berechnen (FUNKE, 1973; THIEDE, 1973). Wir erhalten so Werte, die auf einfachstem Wege gewonnen, in der Größenordnung korrekt, zur Darstellung des Energieflusses im Ökosystem beitragen können. – Damit sind die Möglichkeiten, die in einem Minimalprogramm von der Schlüpfabundanz an Insekten-Imagines ausgehen, bestimmt nicht erschöpft. So eignete sich z.B. auch der „standing crop“ an Bioelementen zum Zeitpunkt des Schlüpfens für Vergleiche.

Für ein Minimalprogramm sind einige Ziele und Ergebnisse bei Untersuchungen an Tierpopulationen in Waldökosystemen aufgezeigt worden. Für das Endziel von Ökosystemanalysen, einer genauen Beschreibung von Steuerung und Regelung, muß gerade bei Untersuchungen an Tiergesellschaften noch sehr viel Detailarbeit geleistet werden.

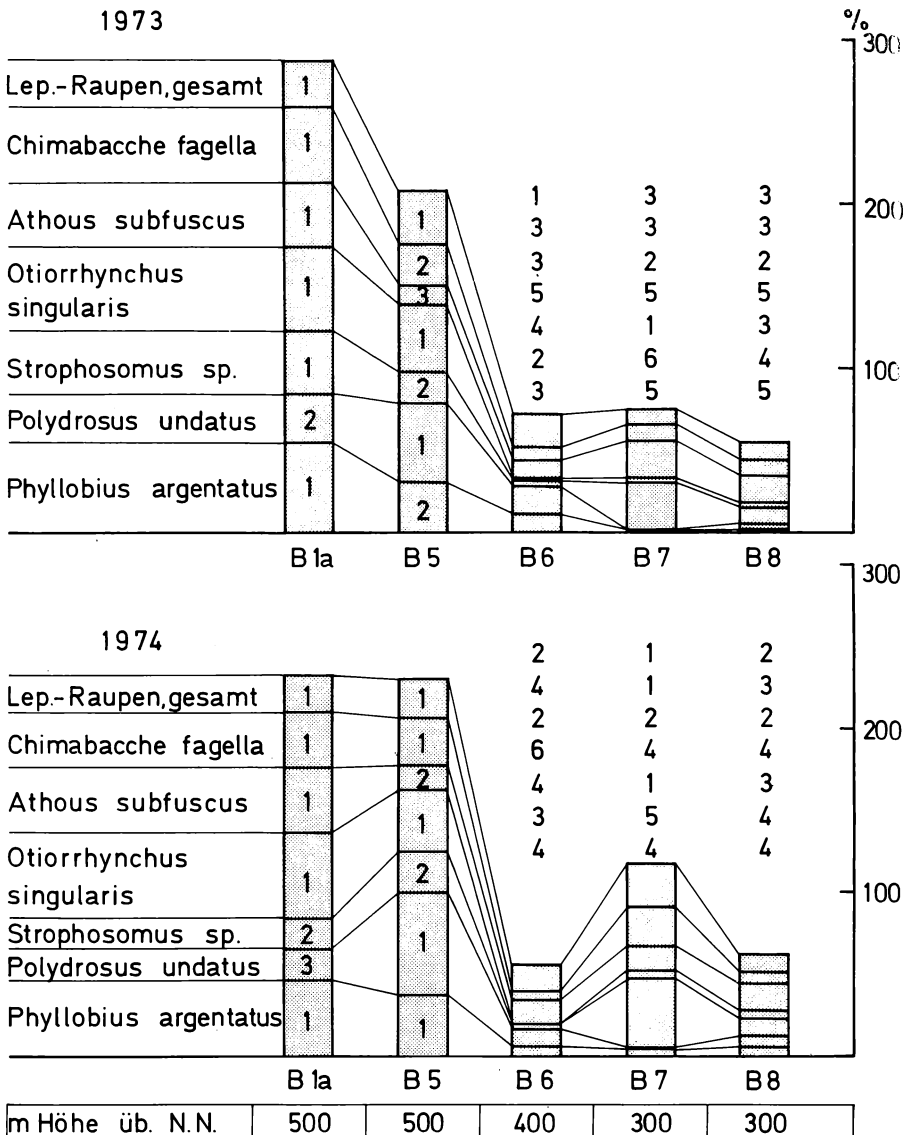


Abb. 8. Vergleich der Kronenfauna von 5 Buchenflächen gleichen Alters (B 1a – B 8) 1973 und 1974. Für jede Art (Gruppe) wurde die Summe der auf allen Flächen/Jahr gefangenen Tiere 100% gesetzt. Die prozentualen Anteile der verschiedenen Arten (Gruppe) sind in den Säulen für jede Fläche additiv aufgetragen. Die Ziffern kennzeichnen für jede einzelne Art (Gruppe) die Rangposition der relativen Häufigkeit beim Vergleich der Flächen. Die höchste Individuenzahl/Art wurde 100% gesetzt. Rangposition 1 umfaßt bis 70,1 % dieses Wertes, 270 bis 35,1 %, 335 bis 15,1 %, 415 bis 5,1 %, 5  $\leq$  5 %, 60 % (Art fehlt).

## LITERATUR

- ALBERT, R., (1973): Die Spinnenfauna zweier Buchenflächen des Solling. Diplomarbeit Göttingen.
- ELLENBERG, H., (1971): Introductory Survey. In: H. ELLENBERG, Hrsg. Integrated Experimental Ecology. *Ecol. Studies* 2: 1–15. Berlin: Springer.
- FUNKE, W., (1971): Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. In: H. ELLENBERG, Hrsg. Integrated Experimental Ecology. *Ecol. Studies* 2: 81–93. Berlin: Springer.
- FUNKE, W., (1972): Energieumsatz von Tierpopulationen in Landökosystemen. *Verb. Deut. Zool. Ges. Helgoland*, 65. Jahresversammlung 1971, 95–106.
- FUNKE, W., (1973): Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. In: H. ELLENBERG, Hrsg. Ökosystemforschung, 143–174. Berlin: Springer.
- GRIMM, R., (1973): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. I. Untersuchungen an Populationen der Rüsselkäfer (Curculionidae) *Rhynchoncus fagi* L., *Strophosomus* (Schönherr) und *Otiorrhynchus singularis* L.. *Oecologia* (Berl.) 11: 187–262.
- HARTMANN, P., (1974): Die Staphylinidenfauna verschiedener Waldbestände und einer Wiese des Solling. Diplomarbeit Göttingen.
- KEMPSON, D., M. LLOYD & R. GHELARDI, (1963): A new extractor for woodland litter. *Pedobiologia* 3: 1–21.
- MCNEILL, S. & J.H. LAWTON (1970): Annual production and respiration in animal populations. *Nature* 225: 472–474.
- SCHAUERMANN, J., (1973): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. II. Die produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (Curculionidae) mit rhizophagen Larvenstadien. *Oecologia* (Berl.) 13: 313–350.
- SCHWERDTFEGER, F., (1968): Demökologie. Hamburg: Parey.
- STREY, G. (in Vorber.): Ökoenergetische Untersuchungen an *Athous subfuscus* Müll. und *Athous vittatus* Fbr. (Elateridae, Coleoptera) in Buchenwäldern. Dissertation Göttingen (1972).
- THIEDE, U., (1973): Zur Produktion an Insekten-Imagines in Land-Ökosystemen. Tagungsbericht der Gesellschaft für Ökologie, Gießen 1972, 71–76.
- THIEDE, U., (in Vorber.): Untersuchungen über die Anthropodenfauna in Fichtenforsten (Populationsökologie, Energieumsatz). Dissertation Göttingen (1975).
- WEIDEMANN, G., (1971): Food and energy turnover of predatory arthropods of the soil surface. In: H. ELLENBERG, Hrsg. Integrated Experimental Ecology. *Ecol. Studies* 2: 110–118. Berlin: Springer.
- WINTER, K., (in Vorber.): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. Untersuchungen an Lepidopterenpopulationen. Dissertation Göttingen (1972).

Anschrift der Verfasser:

Dr. R. GRIMM, Prof. Dr. W. FUNKE & Dr. J. SCHAUERMANN  
II. Zoologisches Institut und Museum der Universität, Abt. Ökologie  
D–3400 Göttingen, Berliner Str. 28.