

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Göttingen 1976.

DER ENERGIEUMSATZ DER ARTHROPODENPOPULATIONEN IM ÖKOSYSTEM BUCHENWALD*

R. GRIMM

Abstract

Within the framework of an integrated experimental ecosystem analysis of beech forests in the Solling (Solling-project of the DFG (IBP)) the turnover of food and energy in numerous animal populations – especially arthropods – was investigated. Data on production, respiration, and assimilation as well as consumption and defecation are now available for about 15 animal groups of different systematic and trophic taxa. The position of individual animal groups within the main trophic groups of herbivores, predators, and decomposers I (animal decomposers) becomes clear. The relations between the turnover of food and energy of animals on the one hand and of bacteria and fungi (decomposers II) on the other hand are shown in an energy-flow-diagram. There is an evaluation of the quantitative share of the total energy flow in the biocoenosis of the beech forest to be attributed to arthropod populations.

Der Energiefluß in biologischen Systemen ist ein Vorgang von grundlegender Bedeutung für deren Erhaltung und Entwicklung. Als „systemeigener Prozeß“ (Ellenberg 1973) findet er im Rahmen von Untersuchungen der Ökosysteme ein besonderes Interesse. Messungen oder Abschätzungen des Energieflusses ermöglichen die Bewertung und den Vergleich der Umsatzleistungen ganz verschiedener Ökosysteme, ihrer einzelnen Kompartimente oder kleinerer Struktureinheiten wie Populationen und Individuen. Im Rahmen der angestrebten integrierten Ökosystemanalyse in den Buchenwäldern des Solling war ein Ziel der zoologischen Arbeitsgruppe, den Energieumsatz der Tiere in der Biozönose des Buchenwaldes quantitativ zu ermitteln und ihren Gesamtumsatz möglichst genau aufzugliedern in die Teilkomponenten Konsumtion, Defäkation, Produktion und Respiration. Die zoologischen Untersuchungen konzentrierten sich in erster Linie auf die Arthropoden, denen in unseren Wäldern eine vielseitige und bedeutsame Rolle zukommt (Funke 1973).

Im folgenden wird nach dem derzeitigen Stand der Untersuchungen ein Bild von der energetischen Stellung der Arthropoden entworfen. Dieses Bild ist noch grob und insgesamt stark vereinfacht, da unsere Möglichkeiten, detaillierte und genaue Energieflußdiagramme aufzustellen, sehr begrenzt sind. Das bezieht sich sowohl auf die Feinheit der Einordnung der einzelnen Tierarten und -gruppen in verschiedene trophische Gruppen, auf das zeitlich gelegte Raster bei allen untersuchten Parametern und schließlich auch auf die Genauigkeit der Werte.

Sollen für ein Ökosystem die zu einem Energieflußschema der Tiere gehörenden Kompartimente und Flußgrößen möglichst vollständig und genau beschrie-

*Ergebnisse des Solling-Projekts der DFG (IBP), Mitteilung Nr. 194.

ben werden, müssen sowohl Untersuchungen zur Struktur und Dynamik der Zoozönose vorliegen als auch Messungen des Stoff- und Energieumsatzes einzelner Tierarten oder Tiergruppen. Die Qualität verschiedener Ausgangsdaten — seien diese im Freiland oder im Labor gewonnen — beeinflusst die Aussagekraft der Endwerte. Die Energiebilanz eines „Durchschnittsindividuums“ unter Freilandbedingungen kann recht exakt ermittelt werden, wenn jederzeit ausreichend Tiere für Untersuchungszwecke zur Verfügung stehen und außerdem Biologie und Lebenszyklus des Untersuchungsobjektes weitgehend bekannt sind. Für eine Reihe phytophager Insekten liegen hier ausführliche Daten vor. Bei sehr vielen anderen Arthropoden sind die Kenntnisse ihrer Biologie und Lebensweise noch allzu lückenhaft. Oft kennen wir nicht genau genug die Qualität und Menge ihrer Nahrung und die Einbindung in die Nahrungsbeziehungen der Zoozönose. Unser Bild von der Struktur und Dynamik der untersuchten Zoozönose ist erst teilweise aufgehellt (Weidemann 1977). Von einigen Ausnahmen abgesehen haben wir für die meisten Tierarten und für sehr viele Tiergruppen erst Anhaltspunkte über ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Abundanz im Untersuchungsareal. Energiebilanzen für die Populationen lassen sich zufriedenstellend aber nur berechnen, wenn aus Freilanduntersuchungen auch Abundanzverläufe bekannt sind. Fast alle Abundanzuntersuchungen sind methodisch schwierig — besonders, wenn es gilt, auch kleine und sehr versteckt lebende Tiere verschiedener Entwicklungsstadien zu erfassen. Für „ökosystemtypische“ Angaben müssen Populationsuntersuchungen infolge von Fluktuationen über mehrere Jahre andauern (Grimm et al. 1975).

Die Methoden zur Ermittlung der Stoff- und Energieumsätze der Tierpopulationen im Solling sind beschrieben in Funke (1971), Funke & Weidemann (1971), Weidemann (1971), Winter (1971). Speziellere Methoden und wichtige Ergebnisse sind einzelnen Arbeiten zu entnehmen (Gesamtverzeichnis s. Funke 1977). 15 Arthropodengruppen verschiedener systematischer und trophischer Kategorien wurden ökoenergetisch bearbeitet. Diese sind in Tab. 1 den trophischen Hauptgruppen a) Phytophage, b) Saprophage, Thallosaprophytophage, Pantophage und c) Zoophage zugeordnet. Die Zahlenwerte bedeuten jährliche Umsätze. Für die Abschätzung und den Vergleich von Größenordnungen der Umsatzleistungen mag dieses Verfahren gestattet sein. In Wirklichkeit verbergen sich hinter dieser groben Aufteilung sehr komplizierte und verwickelte Nahrungsbeziehungen.

In den meisten Fällen wurde die Assimilation über die Produktion und Respiration berechnet, bei bestimmten Objekten, insbesondere Vertretern der Phytophagen und Carabiden, auch über die Konsumtion und A/C-Relationen. Bei einigen Gruppen konnten nur Teile des Umsatzes (P oder R) und oft nur Mindestproduktionsgrößen wie z.B. Biomassenwerte (standing crop) gemessen werden, so etwa bei Collembolen und Milben. Hier mußten nach Literaturdaten die fehlenden Größen berechnet werden. Von allen Zahlenwerten dürften die der Phytophagen am vollständigsten sein (Zeichen \approx). Die Angaben für die anderen trophischen Gruppen sind Mindestwerte und verschieden unvollständig (Zeichen $>$ oder \gg). Für einige Gruppen, insbesondere Collembolen und Milben, basieren die Berechnungen der Umsatzleistungen wahrscheinlich auf zu geringen Abundanzwerten. Bei den Carabiden sind „Mindest-Respiration und -Produk-

tion“ gemessen (Weidemann 1972). Einige Arthropodengruppen sind überhaupt nicht aufgeführt (z.B. die parasitischen Hymenopteren, Dermapteren, Psocopteren und Thysanopteren) oder nur unvollständig behandelt (z.B. die Staphyliniden). Insgesamt sind die Einzelwerte der Tab. 1 eher zu niedrig und die Endsummen noch nicht vollständig.

Die Blattfresser haben den größten Anteil an den Umsatzleistungen der Phytophagen. Sie assimilieren fast 50% des gesamten Jahresbetrages. In der Hauptgruppe der Saprophagen, Thallosaprophytophagen und Pantophagen nehmen saprophage Dipteren und eu- u. hemiedaphische Collembolen die beiden ersten und weitaus größten Positionen in der Assimilationsleistung ein. Bei einem sehr ungünstigen A/C-Verhältnis ist die Fraßmenge der saprophagen Dipteren ca. 4–8 mal größer als die der Collembolen. Den Dipteren kommt also unter den tierischen Zersetzern eine außerordentlich große Bedeutung zu. Die Assimilationsleistung der saprophagen Dipteren liegt höher als die Summe aller Phytophagen oder aller Zoophagen. In der Höhe der jährlichen Assimilation folgen nacheinander saprophage Dipteren, Collembolen, blattfressende Insekten, Elateriden, Rhizophage und Saftsauger. Erst auf Position 7 kommen als erste Zoophagen die Raubmilben. Alle übrigen Vertreter der Zoophagen haben recht niedrige Assimilationsbeträge. Beim momentanen Stand der Untersuchungen erreicht aber die Gesamtassimilation der Zoophagen immerhin 2/3 des Wertes aller Phytophagen. Nach vorerst noch ganz groben Abschätzungen – in der Tabelle fehlen für die meisten Zoophagen C-, FU- und MR-Werte – würde durch den gesamten Zoophagenfraß $C > 314 \text{ kcal} \times 10^3 / \text{ha} \times \text{Jahr}$ das doppelte der jährlichen Phytophagenproduktion konsumiert. Bei einem C/MR-Verhältnis von ca. 50% müßten insgesamt Beuteobjekte mit einem Energiebetrag von ca. $628 \text{ kcal} \times 10^3 / \text{ha} \times \text{Jahr}$ abgetötet werden. Der Zoophagenbestand im Solling kann sich in der festgestellten Größe nur erhalten, wenn der Hauptteil seiner Nahrung aus der Detritophagen-Nahrungskette gedeckt wird. Die Produktion aller phytophagen, saprophagen, thallosaprophytophagen und pantophagen Arthropoden beträgt $P \geq 492 \text{ kcal} \times 10^3 / \text{ha} \times \text{Jahr}$. Dieser Energiebetrag liegt in etwa der gleichen Größenordnung wie sie von allen Zoophagen benötigt wird.

Die Assimilation der Arthropoden im Buchenwald beträgt nach Addition aller gegenwärtig verfügbaren Daten mindestens $1371,5 \text{ kcal} \times 10^3 / \text{ha} \times \text{Jahr}$. Dieser Wert ist unvollständig, denn verschiedene Arthropoden sind noch nicht in die Berechnung einbezogen. Geht man bei den Insekten von der Produktion an Imagines aus, die über die Bestimmung der Schlüpfabundanz und die Ermittlung von Trockengewichten und Energiegehalten zugänglich wird (Funke 1971, 1973, 1977, Thiede 1973, 1977), lassen sich für fehlende pterygote Insekten (s.o.) Assimilationswerte ergänzen. Die Assimilation aller Arthropoden dürfte sich dann auf eine Größenordnung von $1500 \text{ kcal} \times 10^3 / \text{ha} \times \text{Jahr}$ belaufen.

Abb. 1 zeigt in einem Funktionsschema den Energiefluß durch die Lebensgemeinschaft des untersuchten Buchenwaldes unter besonderer Berücksichtigung der Arthropoden. Ungefähr 0,9% der jährlichen Globalstrahlung werden im Laufe eines Jahres in der Nettoprimärproduktion gebunden, die sich in die Teile Zuwachs und Streuanfall aufgliedern läßt (Runge 1973). Von hier führen Energieflüsse zu den Phytophagen, Zersetzern I (Tiere) und Zersetzern II (übrige Organismen, insbesondere Bakterien und Pilze). Der Energiefluß zu den Phyto-

phagen ist in drei Flüsse untergliedert (Phyllophagen, Rhizophagen, Saftsauger). Die Zoophagen erhalten ihre Energie sowohl von den Phytophagen wie auch von den Detritophagen Z.I und Z.II (s. Pfeile). Nicht eingezeichnet sind die in sich geschlossenen Energieflüsse innerhalb der Zoophagen sowie der Zersetzer I und Zersetzer II; ihre Größe ist unbekannt. Ebenso sind nicht eingetragen die einzelnen Energieflüsse durch Transport von Kot und Leichen von allen Kompartimenten der Zoozönose zu den Zersetzern. Der Energiebetrag des gesamten Arthropodenkotes ist berechnet (s. Tab. 1). Welche Kotmengen von den Zersetzern I und II verarbeitet werden, kann nicht angegeben werden.

Der Anteil aller „Lebendfresser“ (linke Hälfte der Abb. 1) am Gesamtumsatz ist sehr gering; so konsumieren die Phytophagen nur ca. $11,6 \text{ kcal} \times 10^5 / \text{ha} \times \text{Jahr}$ und assimilieren ca. $3,2 \text{ kcal} \times 10^5 / \text{ha} \times \text{Jahr}$. Das entspricht ca. 1,7% bzw. 0,5% der Nettoprimärproduktion. Bei den Zersetzern fressen die Tiere (Zersetzer I) mindestens 4–6 mal so viel wie die Phytophagen. Vom gesamten pflanzlichen Bestandesabfall ($301 \text{ kcal} \times 10^5 / \text{ha} \times \text{Jahr}$, nach Runge 1973) wurden von den Arthropoden unter den tierischen Zersetzern (Z.I) mit $C \geq 42-70 \text{ kcal} \times 10^5 / \text{ha} \times \text{Jahr}$ und $A = 8,3 \text{ kcal} \times 10^5 / \text{ha} \times \text{Jahr}$ mindestens 14–23% gefressen und mehr als 2,8% assimiliert. (Diese prozentualen Angaben sind allerdings nur mit Einschränkungen gültig, da von den Zersetzern I außer pflanzlicher Substanz ja z.T. auch Leichen und Kot verarbeitet werden). Für einen Endwert des gesamten Tierfraßes am pflanzlichen Bestandesabfall fehlen noch Daten für restliche Arthropoden (s.o.), einige andere Tiergruppen (z.B. Proto-

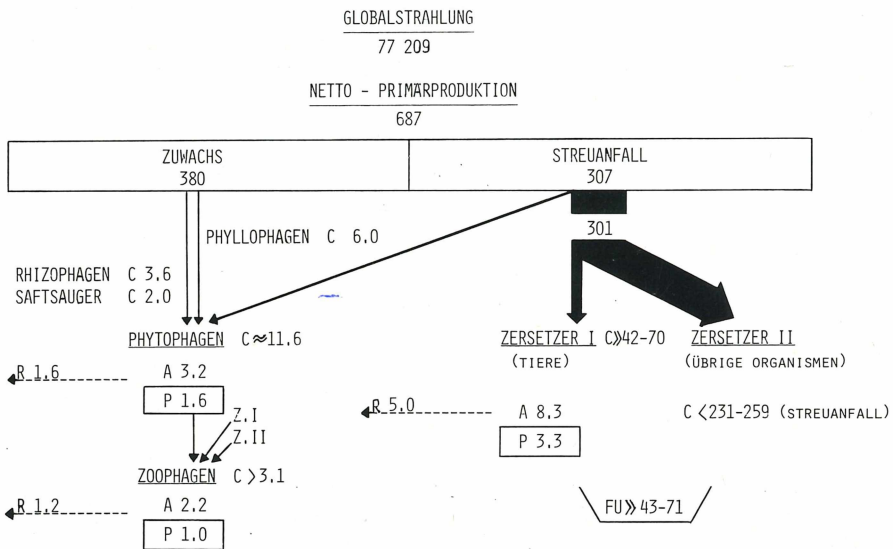


Abb. 1. Energiefluß Solling B1a – Arthropoden ($\text{kcal} \times 10^5 / \text{ha} \times \text{Jahr}$).
A – Assimilation, P – Produktion (in Rechtecken), R – Respiration (gestrichelt), C – Konsumtion, FU – Defäkation, die Dicke der Pfeile soll die Unterschiede in der Größe des Energietransports deutlich machen, weitere Erläuterungen s. S. 127.

Tabelle 1. Energiemassatz der Arthropoden im Buchenwald Soling B1a (Kcal $\times 10^3$ /ha \times Jahr). Abkürzungen und deren Definitionen nach Petrusiewicz (1967). Primärdaten, verschiedene Abschätzungen und Annahmen (s. auch Weidemann 1974, im folgenden z.T. verändert oder ergänzt):
¹ nach Funke (1972, 1973); Grimm (1973); Schauermann (1973); Winter (1972); Curculionidae u. Lepidoptera: C = 600, A/C = 25%, P/A = 50% (teils gemessen), C/MR - Phyllophage = 80% C/MR - Rhizophage = 75% (Annahmen); Saffsauger: C = 1/3 Phyllophagenkonsumtion = 200, A/C = 40%, P/A = 50% (Annahmen); Rhizophage: P, R - u. A-Larvenwerte für linearen Mortalitätsverlauf (Annahme) berechnet.
² nach Faesch (unveröffentlicht), standing crop gemessen, P, R - u. A-Werte nach Literaturdaten berechnet, A/C = 40% - Collembolen, A/C = 20% - Oribatiden (Annahmen).
³ nach Altmüller (1976), P, R - u. A gemessen, A/C = 7-15% nach Boccock (1963) u. van der Drift (1951) für saprophage Dipt. (Sarıidae u. Scio-phylinae), A/C = 4-7-92% nach Mc Brayner et al. (1974) für zoophage Dipteren (Empididae u. Muscidae).
⁴ nach Strey (1972), Elateridae - *Athous subfuscus*, Müll. A/C = 15% (Annahme).
⁵ nach Albert (1973), Araneae; Dirks (1973) - Chlophoda; Grunert (1974) - Staphylinidae - *Obitus punctulatus* Goeze u. *O. myrmecophilus* Klesw.; Weidemann (1972) - Carabidae; Chlophoda; Araneae; Opiliones; P, R - u. A-Werte der Opiliones + Pseudoscorpiones = 2/3 der Carabidenwerte (Annahme); Carabidae: C/MR = 50% u. A/C = 66% (Koehler 1976).

	P	R	A	C	FU	MR	$\frac{C}{MR}$ %	$\frac{A}{C}$ %
Phyllophagen	75	75	150	600	450	800	80	25
Saffsauger	40	40	80	200	120	0	120	40
Rhizophagen	45	45	90	360	270	480	75	25
Phytophagen ¹	≈160	≈160	≈ 320	≈1160	≈ 840	≈1280		
Collembola (eu.-u. hemiedaphisch) ²	150	107	257	642	385			40
Collembola (pedaphisch) ²	38	27	65	163	98			40
Oribatid ²	4	16	20	100	80			20
Diptera (saprophage) ³	105	263	368	2450	2082			7-15
Elateridae ⁴	35	87	122	-5260	-4892			15
***	814	692			...
Saprophagen	≈332	≈500	≈ 832	≈4169	≈3337			
Thallosaprophyophagen				-6979	-6147			
Panophagen								
Gamasidae ⁵	44	32	76					
Carabidae ⁵	6	14	20	30	10	60		50
Araneae ⁵	6	14	20					66
Chlophoda ⁵	5,5	17	22,5					
Opiliones + Pseudoscorpiones ⁵	4	10	14					
Diptera (zoophage) ³	15	18	33	36	-70			47-92
Staphylinidae (zoophage) ⁵	20	14	34			
***			
Zoopfagen	>100,5	>119	> 219,5	> 314	> 94,5	> 628		70
Arthropoden gesamt	≈592,5	≈779	≈1371,5	≈5643	≈4271,5			
				-8453	-7081,5			

zoen, Nematoden, Gastropoden) und die am Streuabbau im Solling wesentlich beteiligten Enchyträen.

Rechnet man im untersuchten ca. 125-jährigen Buchenaltbestand mit einem vollständigen Abbau der jährlich anfallenden Streu ohne wesentlichen Zuwachs der Humusaufgabe, müßten die Zersetzer II (Pilze und Bakterien) etwa 77 bzw. 86% der jährlich anfallenden toten Pflanzensubstanz verarbeiten. Leider liegen für eine Überprüfung der Richtigkeit dieser Werte keine Messungen zur Abbauleistung der Pilze und Bakterien im Solling vor.

Die durchgeführten Untersuchungen zum Energieumsatz der Arthropoden im Solling liefern neben Daten für eine Bewertung und einen Vergleich von Umsatzleistungen auch einen wichtigen Hinweis für die Bedeutung und Funktion dieser Gruppe im Ökosystem. Das Zusammenwirken und die wechselseitige Beeinflussung mikrobieller und tierischer Leistungen in Landlebensgemeinschaften ist erst z.T. bekannt. Kotpartikel sind z.B. ein guter Nährboden für Mikroorganismen und Pilze (Zachariae 1965). Es gibt „katalytische Effekte“ des Phytophagenkotes auf das Wachstum der Mikroflora und die Prozesse des Streuabbaus (u.a. Herlitzius 1977). Der Energiefluß durch Defäkation (FU) von den Arthropoden zu den Zersetzern I und II berechnet sich in Tab. 1 zu $\geq 43-71 \text{ kcal} \times 10^5 / \text{ha} \times \text{Jahr}$. Das ergibt ein Mengenverhältnis des Kotes zum Rest der Streu, die von Bakterien und Pilzen abgebaut werden müßte, von $> 1:4$. Den Arthropoden dürfte damit sehr wahrscheinlich eine hohe Bedeutung bei der Beschleunigung der Abbauprozesse der Streu im Ökosystem zukommen.

Literatur

- Albert, R. (1973): Die Spinnenfauna zweier Buchenflächen des Solling. Diplomarbeit Göttingen.
- Altmüller, R. (1976): Zum Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). Dissertation Göttingen.
- Bocock, K.L. (1963): The digestion and assimilation of food by *Glomeris*. In: Doeksen, J. & J. van der Drift (Eds.) Soil Organisms. North-Holland Publ. Co., Amsterdam, 85-91.
- Mc Brayer, J.F., D.E. Reichle & M. Witkamp (1974): Energy flow and nutrient cycling in a cryptozoan food-web. Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, Tennessee.
- Dirks, A. (1973): Untersuchungen zur Biologie und ökologischen Energetik von Chilopoden-Populationen in einem Buchen-Altbestand des Solling. Diplomarbeit Göttingen.
- van der Drift, J. (1951): Analysis of the animal community in an beech forest floor. *Tijdschr. voor Entomol.* 94: 1-168.
- Ellenberg, H. (1973): Ökosystemforschung. Berlin: Springer.
- Funke, W. (1971): Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. *Ecol. Studies* 2: 81-93. Berlin: Springer.
- Funke, W. (1972): Energieumsatz von Tierpopulationen in Landökosystemen. *Verb. Deutsch. Zool. Ges. Helgoland* 1971; 65. Jahresversammlung, 95-106.
- Funke, W. (1973): Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. In: H. Ellenberg, Hrsg. Ökosystemforschung, 143-174. Berlin: Springer.
- Funke, W. (1977): Das zoologische Forschungsprogramm im Sollingprojekt. *Verh. Ges. für Ökol., Göttingen* 1976, Junk, Den Haag, S. 49-58.
- Funke, W. & G. Weidemann (1971): Food and energy turnover of phytophagous and predatory arthropods. Methods used to study energy flow. *Ecol. Studies* 2: 100-109. Berlin: Springer.
- Grimm, R. (1973): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. I. Unter-

- suchungen an Populationen der Rüsselkäfer (Curculionidae) *Rhynchaenus fagi* L., *Strophosomus* (Schönherr) und *Otiorrhynchus singularis* L., *Oecologia* (Berl.) 11: 187–262.
- Grimm, R., W. Funke & J. Schauer mann (1975): Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse: Untersuchungen an Tierpopulationen in Wald-Ökosystemen. Verh. Ges. für Ökologie, Erlangen 1974, 77–87. The Hague: W. Junk.
- Grunert, J. (1974): Untersuchungen zur Biologie und ökologischen Energetik zweier Staphyliniden-Populationen im Solling. Diplomarbeit Göttingen.
- Herlitzius, R. (1977): Streuabbau in Laubwäldern. Verh. Ges. für Ökologie, Göttingen 1976, Junk, Den Haag, S. 161–170.
- Koehler, H. (1976): Nahrungsspektrum und Nahrungsumsatz zweier Carabiden des Solling, *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) und *Pterostichus metallicus* (F.). Diplomarbeit Göttingen.
- Petrusewicz, K. (1967): Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems, ed. K. Petrusewicz Vol. 1, 17–49. Warszawa-Krakow: Polish Acad. Sci.
- Runge, M. (1973): Energieumsätze in den Biozönoten terrestrischer Ökosysteme. Scripta Geobotanica Bd. 4. Göttingen: Goltze KG.
- Schauer mann, J. (1973): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. II. Die produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (Curculionidae) mit rhizophagen Larvenstadien. *Oecologia* (Berl.) 13: 313–350.
- Strey, G. (1972): Ökoenergetische Untersuchungen an *Athous subfuscus* Müll. und *Athous vittatus* Fbr. (Elateridae, Coleoptera) in Buchenwäldern. Dissertation Göttingen.
- Thiede, U. (1973): Zur Produktion an Insekten-Imagines in Land-Ökosystemen. Tagungsber. d. Ges. f. Ökol. Gießen 1972, 71–76. Augsburg: W. Blasaditsch.
- Thiede, U. (1977): Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten (Populationsökologie, Energieumsatz). *Zool. Jb. Syst.* 104: 137–202.
- Weidemann, G. (1971): Food and energy turnover od predatory arthropods of the soil surface. *Ecol. Studies* 2: 110–118. Berlin: Springer.
- Weidemann, G. (1972): Die Stellung epigäischer Raubarthropoden im Ökosystem Buchenwald. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Helgoland* 1971; 65. Jahresversammlung, 106–116.
- Weidemann, G. (1974): A model of energy flow through consumer compartments in an beech forest. In: B. Ulrich et al., Report of International Woodlands Workshop, Göttingen 1973; *Göttinger Bodenkundl. Ber.* 30: 186–197.
- Weidemann, G. (1977): Struktur der Zoozönose im Buchenwald-Ökosystem. Verh. Ges. f. Ökol., Göttingen 1976, Junk, Den Haag, S. 59–73.
- Winter, K. (1971): Studies in the productivity of lepidoptera populations. *Ecol Studies* 2: 94–99. Berlin: Springer.
- Winter, K. (1972): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. Untersuchungen an Lepidopterenpopulationen. Dissertation Göttingen.
- Zachariae, G. (1965): Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. Forstwissenschaftliches Centralblatt, Beiheft Nr. 20. Hamburg: Parey.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Rainer Grimm, Abt. Ökologie und Morphologie der Tiere (Biologie III),
Universität Ulm, Oberer Eselsberg, D-7900 Ulm.