

STRUKTUR DER ZOOZÖNOSE IM BUCHENWALD-ÖKOSYSTEM DES SOLLING*

G. WEIDEMANN

Abstract

The structure of the zoocoenosis of an 130 year old beech stand (Luzulo-Fagetum) 500 m above sealevel in the Solling mountains (German IBP-PT research area) is described as a basis for an analysis of the role of animals in the forest ecosystem. Different aspects, which are interrelated but may be studied separately are distinguished: species composition, dominance and diversity (taxonomic structure), food relations (trophic structure), vertical and horizontal distribution (spatial structure), and phenology and life cycle characteristics (time structure).

1. Einleitung

Das Solling-Projekt wurde von der DFG 1966/67 gestartet als Schwerpunkt-Programm „Experimentelle Ökologie“. Dementsprechend standen von Anfang an im Mittelpunkt der zoologischen Untersuchungen Probleme der sekundären Produktion und des Energieumsatzes der Tiere, Probleme also, die in erheblichem Umfang messend-experimentell anzugehen waren. Diese Untersuchungen konnten sich natürlich nur auf die aufgrund von Voruntersuchungen als für das Gesamtsystem bedeutend erscheinenden Arten erstrecken. Mit Beginn der ersten Versuche, die gewonnenen Informationen in ein umfassendes Bild von der Rolle der Tiere im Ökosystem Buchenwald (Funke 1972, 1973, Weidemann 1972) einzuordnen, wurde klar, daß hierzu die Kenntnis der Struktur des Gesamtsystems und insbesondere eben auch der Zoozönose unerläßlich ist.

Die Struktur der Zoozönose hat verschiedene Aspekte, die miteinander verknüpft sind, sich aber getrennt darstellen lassen: Die taxonomische Struktur ist gegeben als Artenzusammensetzung und relativer Anteil einzelner Arten. Nahrungsbeziehungen bilden als Wege des Stoff- und Energietransports die trophische Struktur. Die Verwirklichung dieser Beziehungen ist gebunden an die räumliche Struktur der Zoozönose in der Horizontalen und in der Vertikalen, die weitgehend durch die räumliche Struktur der Phytozönose bedingt ist, und an ihre zeitliche Struktur. Diese manifestiert sich in den Lebenszyklen der einzelnen Arten und deren Einbindung in den Jahresgang des Klimas.

Meine Darstellung bezieht sich auf einen jetzt etwa 130-jährigen Buchenaltbestand (B 1a). Er stellt pflanzensoziologisch ein Luzulo-Fagetum dar, einen Sauerhumus-Buchenwald, wie er für große Teile Mitteleuropas charakteristisch ist. Der geologische Untergrund ist Buntsandstein, der von einer durchschnittlich

* Solling-Projekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft; Mitteilung Nr. 188.

50-80 cm mächtigen Lößlehmschicht überlagert ist. Der 500 m über NN liegende Bestand ist gekennzeichnet durch eine nur spärlich entwickelte Krautschicht aus *Luzula albida*, *Oxalis acetosella*, *Deschampsia flexuosa* und Buchenkeimlingen (s.a. Ellenberg, 1971).

Die Erfassung der Fauna erfolgte im Bereich des Bodens und der Bodenoberfläche mittels quantitativer Boden- und Streuproben, die nach verschiedenen Verfahren extrahiert wurden (Extraktionsapparate nach Tullgren, MacFadyen, Kempson et al., O'Connor, Healy & Russel-Smith), mittels Bodenfallen und Bodenelektoren sowie durch Handfang. Die Stamm- und Kronenfauna wurde mit Baumelektoren, durch Schüttelfänge und durch direktes Sammeln gewonnen (näheres zur Methode s. Funke 1971, Weidemann 1971, Grimm, Funke & Schauerermann 1975). Die Strukturanalyse basiert aus den erwähnten historischen Gründen überwiegend auf einer Auswertung des über einen Zeitraum von fast 10 Jahren von den Mitarbeitern der zoologischen Arbeitsgruppe zusammengetragenen Materials. Nur wenige Arbeiten waren gezielt auf eine Analyse der Struktur der Zoozönose gerichtet.

Für Informationen und die Überlassung unveröffentlicher Daten danke ich Frau Dipl. Biol. A.M. Albert-Dirks, Frau Dr. H. Faasch sowie den Herren Dipl. Biol. R. Albert, Dr. R. Altmüller, H.D. Baaske, Stud. Ref. O. Babbel, Prof. Dr. W. Funke, Dr. U. Graefe, Dr. O. Graff, Dr. R. Grimm, Dipl. Biol. P. Hartmann, Dr. J. Schauerermann, Dr. P. Volz und Dr. K. Winter.

2. Taxonomische Struktur

2.1 Artenspektrum

Einen Überblick über die Tierwelt mitteleuropäischer Buchenwälder und eine Schätzung der in den einzelnen Gruppen zu erwartenden Artenzahlen gibt Frei-

Tabelle 1. Artenzahlen einiger umfangreicherer Taxa der Buchenwald-Zoozönose (solling, Buchen-Altbestand B1a)

Taxon	Artenzahl	Bearbeiter
Amoebina: Testacea	21	Volz (in litt.)
Lumbricidae	4	Graff (in litt.)
Enchytraeidae	15	Graefe (in litt.)
Opiliones	4	Baaske (in litt.)
Araneae	94	Albert (1973, 76)
Oribatidae	18	Faasch (in litt.)
Chilopoda	8	Dirks (1973)
Collembola	11	Faasch (in litt.)
Lepidoptera	40	Winter (in litt.)
Carabidae	25	Weidemann (in litt.)
Staphylinidae	117	Hartmann (1974)
Curculionidae	12	Schauerermann (1973)
Aves	16	Schnerer (1976)

Sulzer (1941). Thiele (1956) nennt Artenzahlen für die Streumakrofauna von Buchen- (*Fagetum silvaticae*) und Eichen-Hainbuchen-Wäldern (*Querceto carpinetum*) des niederbergischen Landes. Alle nach diesen Autoren in einem Buchenwald zu erwartenden Taxa, von Thekamöben über Schnecken, Regenwürmer und Insekten bis zu Vögeln und Säugetieren wurden auch im Solling nachgewiesen. Außer für eine Reihe wenig umfangreicher Taxa, die sicher nur mit ein bis zwei Arten vertreten sind, wie Pseudoscorpiones, Dermaptera, Blattaria, Saltatoria, Raphidioptera, Planipennia und Mecoptera, liegen jedoch nur für wenige Gruppen als weitgehend vollständig anzusehende Artenlisten vor (Tab. 1).

Bis jetzt kennen wir gut 500 Tierarten aus der Buchenwaldzoozönose des Hochsolling. Die Gesamtartenzahl liegt selbstverständlich erheblich höher, wenn auch sicher nicht so hoch, wie Frei-Sulzer für alle Buchenwälder gemeinsam annimmt, nämlich rd. 7000. Auf einige Besonderheiten der Buchenfauna im Solling, die auch im Gelände bald auffallen, sei besonders hingewiesen:

- a) die Gastropoden-Fauna des Solling-Buchenwaldes besteht ausschließlich aus Nacktschnecken, die mit vier Arten vertreten sind. Gehäuseschnecken fehlen.
- b) Auch Asseln, in anderen Buchen- und sonstigen Laubwäldern als wichtige primäre Streuzersetzer in mehreren Arten und meist hoher Individuendichte vertreten, fehlen im Hochsolling gänzlich.
- c) Diplopoden, in dieselbe funktionelle Gruppe wie die Asseln zu stellen, fehlen im Altbestand ebenfalls. (In einem 65-jährigen Buchenbestand – B4-, 435 m über NN- wurde *Microiulus laeticollis* Porat (det. C.A. Barlow) in Einzelexemplaren nachgewiesen).

Für alle drei Gruppen ist charakteristisch, daß sie für den Aufbau ihrer Schale bzw. ihrer Cuticula große Mengen Kalzium benötigen. Die geringe Ca-Verfügbarkeit und der niedrige pH des Bodens (Ulrich et al. 1971) scheinen hier die wesentliche Besiedlungsbarriere zu bilden.

- d) Auch für Lumbriciden, die vier Arten stellen mit einer Abundanz von durchschnittlich nur etwa 8-10 Individuen pro m² – gegenüber 70-180 in anderen Wäldern (Edwards & Lofty 1972) – scheint der wenig mächtige, saure Boden ein starkes Hemmnis zu sein, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Enchyträen, die hier gerade besonders arten- und individuenreich vertreten sind.

2.2 Diversität

Die Artenzahl ist nur mit Einschränkung als Maß für die Artenmannigfaltigkeit, die Diversität, einer Zönose geeignet. Die Bedeutung einer Organismenart für das Funktionieren des Ökosystems ist sicher davon abhängig, wieviele Individuen und wieviel Biomasse von ihr durchschnittlich existieren. Es ist also die Kenntnis der „equitability“ oder „evenness“ (Margalef 1958, zit. Pielou 1974) von Bedeutung, d.h. zu wissen, wie viele Individuen (oder wieviel Biomasse) pro Flächeneinheit die verschiedenen Arten stellen.

Für die Betrachtung nur einer Gemeinschaft kann hierzu die Angabe des relativen Anteils der verschiedenen Arten an der Gesamt-Individuenzahl pro Flächeneinheit dienen (Dominanz). Für vergleichende Zwecke eignen sich ver-

schiedene Diversitäts-Indices, in denen Artenzahl und relativer Individuenanteil der einzelnen Arten in einer Maßzahl zusammengefaßt sind, etwa der aus der Informationstheorie stammende Shannon-Wiener-Index ($H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$) oder der reziproke Simpson-Index ($D = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$). Voraussetzung für ihre Anwendung auf eine Zönose ist flächen- oder räumbezogenes quantitatives Material, wenn man nicht nur die Diversität von Proben, etwa Fallenfängen, vergleichen will (Pielou 1974).

Für vier Arthropodengruppen, von denen geeignetes Material vorliegt, sind in Tab. 2 der Dominanzindex nach McNaughton (1968), der den prozentualen Anteil der beiden häufigsten Arten (Taxa) angibt, und der reziproke Simpson-Diversity-Index (nach Odum, 1975) zusammengestellt. Der Dominanzindex weist aus, daß bei allen Gruppen zwischen 50% und 90% der Individuen von nur zwei Arten gestellt werden. Wenn man, wie bei den Carabiden, die Biomasse als Vergleichsgröße heranzieht, werden sogar 92,5% von nur zwei Arten aufgebracht. Bei den Dipteren stellen zwei Familien, die Sciariden und die Sciophiliden, 87% aller Individuen.

Der Simpson-Index kann zwischen 0 (nur eine Art) und max. 1 (alle Arten mit gleicher Individuenzahl) variieren. Zu seiner Interpretation sei auf den Befund Odum's (1975) hingewiesen:

Bei der Auswertung von 150 taxonomischen und trophischen Gruppen aus den verschiedensten Ökosystemen stellte er fest, daß deren Diversitätsindices eine bimodale Verteilung aufweisen. Niedrige Indices (0,05 – 0,20) sind charakteristisch für belastete oder im Hinblick auf die Förderung einer Art behandelte

Tabelle 2. Artenzahl, Abundanz, Dominanz-Index nach McNaughton (1968) und reziproker Diversitäts-Index nach Simpson (Odum 1975) für einige Arthropoden-Taxa des Solling-Buchenwaldes.

s = Artenzahl; n_1, n_2 = Individuenzahl der häufigsten, zweithäufigsten Art; N = Gesamtindividuenzahl; p_i = Häufigkeit der i-ten Art.

(Herkunft der Primärdaten: Carabidae: Weidemann, unveröffentl.; Staphylinidae: Hartmann, 1974; Diptera: Altmüller, 1976; Araneae: Albert, 1973 und unveröffentl.).

	s	$\frac{\text{Ind}}{\text{m}^2}$	$\frac{n_1 + n_2}{N} \cdot 100$	$1 - \sum_{i=1}^s (p_i)^2$
Carabidae 1970	4	6,62	90,48	0,57
Staphylinidae				
(Streuproben) 1970	16	64,57	56,36	0,79
1972	23	114,37	56,60	0,79
1973	25	94,13	53,31	0,77
Aranea				
(Streuproben) 1972	24	220,15	77,02	0,68
1973	21	188,40	75,33	0,70
Diptera-Fam.				
1973	12	4114,0	87,38	0,38
Carabidae				
Biomasse (mg TG/m ²) 1970	4	98,55	92,46	0,52

(Ackerland, Forste) oder durch konstante zusätzliche Stoff- und Energiezufuhr gekennzeichnete Ökosysteme (Tidenmarschen). Hohe Indices (0,70 – 0,85) charakterisieren natürliche oder naturnahe, nur von der Sonnenenergie abhängige Ökosysteme wie Grasländer, Hochlandwälder, Seen in stabilen und nährstoffarmen Einzugsgebieten. Ein Blick auf Tab. 2 zeigt, daß die Indices für Staphyliniden und Spinnen, evtl. auch noch für Carabiden, diesen Befunden entsprechen. Bei den Dipteren liegen scheinbar andere Verhältnisse vor. Dies dürfte jedoch dadurch bedingt sein, daß der Berechnung andere taxonomische Einheiten (Familien) und verschiedene trophische Gruppen (Saprophage und Zoophage zugrunde liegen, während bei den Carabiden, Aranaeen und Staphyliniden die trophische Struktur ziemlich einheitlich ist.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß der Solling-Buchenwald im Vergleich mit anderen mitteleuropäischen Laubwaldtypen einerseits durch das gänzliche oder weitgehende Fehlen von Gehäuseschnecken, Asseln, Diplopoden und Regenwürmern gekennzeichnet ist, andererseits aber einen bedeutenden Artenreichtum bei hoher Diversität, wie sie für naturnahe Ökosysteme charakteristisch ist, aufweist.

3. Trophische Struktur

Die verschiedenen Arten leben im Ökosystem nicht isoliert nebeneinander, sondern sind in erster Linie durch Nahrungsbeziehungen miteinander verknüpft.

Energiefluß, Stoffkreisläufe und wechselseitige Beeinflussung und Regulation von Populationen basieren ausschließlich oder überwiegend auf Nahrungsbeziehungen. Richtung und Umfang dieser Prozesse sind abhängig von der Größe der beteiligten Populationen, von ihren Nahrungsansprüchen, von der Erreichbarkeit

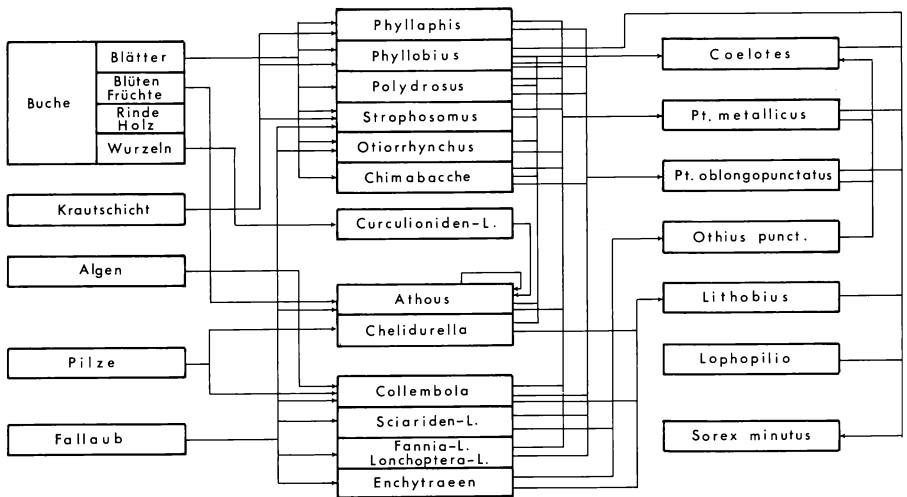


Abb. 1. Schema der Nahrungsbeziehungen dominanter Arten der Buchenwald-Zoozönose (Nähere Erläuterungen s. Text S. 00)

der Beute usw. Wenn auch die Zuordnung einer Art zu einer trophischen Großgruppe häufig bekannt ist, so bedarf es doch insbesondere bei den polyphagen Räubern und bei vielen Streu- und Bodenbewohnern noch erheblicher Detektivarbeit, um ihre Nahrungsobjekte im einzelnen genau zu bestimmen. Wir sind jedoch in der Lage, die Position einer Reihe wichtiger Arten im Nahrungsnetz des Buchenwaldes genauer anzugeben. Unsere Befunde sind im Schema Abb. 1 zusammengefaßt.

Bei den Tieren können wir folgende trophische Gruppen unterscheiden: *Phytophage*, die sich von lebender Pflanzensubstanz ernähren. Hierher gehören z.B. die Rüsselkäfer *Phyllobius argentatus*, *Polydrosus undatus*, *Strophosomus melanogrammus* sowie ihre phytophagen Larven, ferner der Buchenspringrüßler *Rhynchaenus fagi*, dessen Larven-Minern charakteristisch für den Buchenbestand sind, dann viele Schmetterlingsraupen wie u.a. *Chimabacche fagella*, *Colocasia coryli*, *Ennomos quercinaria*, *Lithocolletis faginella*, ferner die Blattlaus *Phyllphis fagi*, die am Stamm lebende Wollschildlaus *Cryptococcus fagi* sowie eine Reihe von Wanzen.

Thallosaprophytophage und *Saprophage* sind Arten, die sich von niederen Pflanzen oder von toter organischer Substanz ernähren. Zwei hoch abundante Arten in dieser Gruppe sind der Schnellkäfer *Athous subfuscus*, insbesondere seine Larven, und der Waldohrwurm *Chelidurella acanthopygia*. Häufig sind sie Gemischtköstler, z.B. Collembolen (Petersen, 1971) oder Regenwürmer (Edwards & Lofty 1972). In diese Gruppe gehören ferner Dipteren-Larven, insbesondere Sciariden-, Lonchopteriden- und Musciden-Larven sowie Enchytraeen. Beide Gruppen, die in sehr hohen Abundanzen vorkommen, vertreten die nicht vorhandenen Diplopoden und Asseln als wichtige primäre Streuzersetzer. *Zoophage* schließlich ernähren sich als Räuber, Parasitoide oder Parasiten von anderen Tieren. Es seien nur die größeren Räuber aufgeführt: die Trichterspinnne *Coelotes terrestris*, der Weberknecht *Lophopilio palpinalis*, die beiden Laufkäfer *Pterostichus oblongopunctatus* und *P. metallicus*, der Kurzflüger *Othius punctulatus*, der Hundertfüßler *Lithobius* (2 Arten) sowie die Zwergspitzmaus *Sorex minutus*. Über die Nahrung der fast 100 Kleinspinnenarten können wir zwar Vermutungen anstellen, wissen aber nichts genaues. Das gleiche gilt für die meisten Staphyliniden. Nicht aufgeführt sind in diesem Schema die Vögel.

Sehr deutlich sind die beiden Hauptnahrungsketten, die Phytophagen-Nahrungskette und die Saprophagen-Nahrungskette, die auf der Ebene der Primärkonsumenten weitgehend isoliert sind. Sie werden jedoch durch die beiden Pantophagen einerseits und durch die polyphagen Räuber andererseits miteinander verknüpft. Topcarnivore sind in unserem System die Trichterspinnne *Coelotes*, und zwar die adulten Weibchen, und die Zwergspitzmaus *Sorex minutus*, die allerdings nicht sehr häufig ist.

4. Räumliche Struktur

4.1 Vertikale Verteilung

4.1.1. Wenn wir uns vor Augen führen, daß auf der einen Seite die genannten Arten in ihrer Körpergröße 1,5 cm kaum überschreiten, auf der anderen Seite aber die Ausdehnung ihres Lebensraumes nicht nur in der Horizontalen erheblich ist, sondern auch in der Vertikalen nahezu 30 m erreicht, wird klar, daß die räumliche Struktur der Zoozönose die Art der trophischen Verknüpfungen wesentlich beeinflusst. Den Bezugsrahmen bildet dabei der Pflanzenbestand, den wir in folgenden Straten unterteilen können:

- Kronenschicht
- Stammschicht
(Krautschicht)
- Streuschicht
- Bodenschicht.

4.1.2. Die von Organismen besiedelte Schicht des Bodens ist kaum mehr als 15 cm mächtig. In diesen 15 cm befinden sich über 80% der Feinwurzelbiomasse der Buche (Meyer & Götsche 1971). Die überwiegende Masse der Bodenfauna lebt in den nur etwa 4 cm mächtigen F- und H-Horizonten der Streuauflage. Dies gilt insbesondere für die saprophagen Dipteren-Larven aus den Familien der Sciaridae, Sciophilidae, Lonchopteridae und Muscidae mit mehreren Tausend Individuen pro Quadratmeter (Altmüller 1976). Hinzu kommen Enchytraeen (bis zu 100 000 / m²), Milben (bis zu 3 Mio./m²) und Collembolen (bis zu 100 000/m²) (Schauermann in litt.).

Den A-Horizont und die obere noch wurzelführende Schicht des B-Horizonts bis 15 cm Tiefe bevorzugen dagegen die rhizophagen Rüsselkäfer-Larven von *Phyllobius*, *Polydrosus* und *Strophosomus* (Schauermann 1973). Die pantophagen Larven des Schnellkäfers *Athous subfuscus* dringen zweitweilig noch weiter in die Tiefe vor, scheinen aber nach Strey (1972) keine Wurzeln zu fressen, sondern ernähren sich räuberisch u.a. von *Phyllobius*-Puppen (Schauermann 1972) und sicher auch -Larven.

Ebenso artenreich wie die Saprophagen sind die Zoophagen vertreten. Auf jeden Quadratmeter kommen mehrere Tausend Spinnen, Weberknechte, Pseudoscorpione und Raubmilben (Gamasina), Chilopoden, Lauf- und Kurzflügelkäfer mit ihren Larven sowie die Larven der Dipterenfamilien Rhagionidae, Asilidae, Empididae und Dolichopodidae vor.

Neben dieser „Makrofauna“ existiert in diesem Stratum noch eine „Mikrofauna“, die im einzelnen nicht untersucht ist, über die aber doch einige qualitative Informationen vorliegen (Schauermann & Graefe mündl. Mittlg.). Zu dieser Fauna, die nur aktiv ist, wenn das Stratum gut durchfeuchtet ist, zählen Thekamöben und Ciliaten, Turbellarien, Rotatorien und Nematoden sowie Tardigraden und Harpacticiden. Grundlage für ihre Existenz sind vermutlich einzellige Grün- und Blaualgen sowie Detritus und nicht zuletzt der Bakterienfilm auf frischer Laubstreu.

4.1.3. Eingestreut in das Boden-/Streu-Stratum und mit ihm mehr oder weniger eng verknüpft sind einige Biochorien:

Baumstümpfe unterschiedlichen Abbaugrades;

Totholz in Form von Zweigen und Ästen, nach dem Herbststurm 1972 auch Stämme;

Pilzfruchtkörper;

Aas.

Über die Fauna dieser Biochorien, die zum Teil sehr spezifisch ist, liegen fast nur Gelegenheitsbeobachtungen vor. In der Untersuchungsfläche finden sich etwa 500 Baumstümpfe pro ha (Schauermann & Weidemann, unveröf. ft.). Vor allem die schon stärker zersetzten bieten gute Nistmöglichkeiten für die Trichterspinne *Coelotes*. An geeigneten Stubben lassen sich 3 bis 4 Weibchen mit ihren Brutnetzen finden. Auch die Weibchen des Brutpflegenden Waldohrwurms *Chelidurella acanthopygia* sind häufig konzentriert an teilweise vermoderten Stümpfen zu finden. Unter abgeplatzter Rinde und in tieferen Hohlräumen verbringen Nacktschnecken die trockenen Tageszeiten. Totholz, insbesondere Stämme, werden sehr schnell von dem Werftkäfer *Hylecoetus* besiedelt, dessen Larven weißes Bohrmehl als Spuren ihrer Tätigkeit hinterlassen.

4.1.4. Die Krautschicht ist, wie erwähnt, nur sehr spärlich ausgebildet. Ihre Fauna wurde nicht näher untersucht.

4.1.5. Mit etwa 250 Stämmen pro Hektar besitzt die Stammschicht rund 5.500 m² Oberfläche pro Hektar. Sie ist nicht nur Durchgangszone für viele Stratenwechsler wie Lepidopteren, etwa die stummelflügligen *Chimabacche*- und Frostspanner-Weibchen oder herabgefallene Raupen sowie Rüsselkäfer, sondern wird auch durch eine Reihe ihr spezifisch angehörender Arten charakterisiert. Vor allem räuberische Formen fallen auf, allen voran die Spinne *Drapetisca socialis*, von der mit Baumelektoren bis 500 Individuen pro Stamm gefangen wurden (Funke 1973). Daneben ist an den Stämmen die Tanzfliege *Tachypeza nubila*, die sich hauptsächlich laufend bewegt, aktiv. Zeitweilig sind weitere Räuber anzutreffen: Die Spinne *Coelotes terrestris*, die Weberknechte *Platybunus bucephalus* und *Mitopus morio* sowie gelegentlich die Kamelhalsfliege *Raphidia notata*. Außerordentlich hohe Abundanz an Stämmen weist auch der Staphylinide *Leptusa ruficollis* auf (Hartmann 1974), über dessen Ernährungsweise jedoch nichts bekannt ist.

Unter den Phytophagen ist die Wollschildlaus *Cryptococcus fagi* ein sehr charakteristischer Besiedler vor allem anbrüchiger Stämme. Bei feuchtem Wetter sind darüber hinaus als Weidegänger, die den Algenbewuchs abweiden, Schnecken, Collembolen aus der Gruppe der Kugelspringer (Sminthuridae) und selbst Tipuliden-Larven zu beobachten.

4.1.6. Neben dem Feinwurzelschicht bildet der Kronenraum der Buchen das Hauptnahrungsstratum der Phytophagen. Eine ganze Reihe Arten macht hier ihren gesamten Entwicklungszyklus durch. Es handelt sich dabei vor allem um minierende und gallbildende Formen, die gegen ein Herausfallen aus den Kronen geschützt sind. Hierzu gehören der Buchenspringgrüßler *Rhynchaenus fagi*, die

Raupen der Kleinschmetterlinge *Nepticula basallela* und *Lithocolletis faginella*, die Gallmücke *Hartigiola annulipes* (im Jungbuchenbestand kommt auch noch *Mikiola fagi* vor). Freilebend sind anzutreffen zwölf häufige Schmetterlingsarten, die Imagenes der wurzelfressenden Rüsselkäfer, die Blattlaus *Phyllaphis fagi* und die Zikade *Typhlocyba cruenta* sowie eine Reihe von Wanzen. Alle diese freilebenden Formen werden gelegentlich durch Wind und Regen auf den Boden geschlagen. Hier ernähren sie sich häufig von den Pflanzen der spärlichen Krautschicht, bevor sie wieder den mühsamen Weg in die 25 m hohen Kronen unternehmen. Auch innerhalb der Kronenschicht läßt sich u. U. noch eine differenzierte Vertikalverteilung nachweisen. So fressen im Jungbuchenbestand (B 4), dessen Bäume 15 – 18 m hoch sind, die Raupen von *Climacocampa* fast ausschließlich in der unteren Kronenhälfte (Winter 1972), während *Rhynchaenus* seine Minen vorwiegend in der oberen Kronenhälfte anlegt, wo gleichzeitig die Zahl der Minen pro Blatt am höchsten ist (Funke & Schauer mann, in litt.).

Auch die Zoophagen stellen ein bedeutendes Kontingent an Kronenbewohnern. Neben zahlreichen Spinnen, die zum Teil aus Nachbarbiotopen einwandern (Albert 1973), finden sich hier als Blattlausfresser mehrere Marienkäferarten (Coccinellidae) und zwei Planipennia-Arten sowie eine Reihe von Syrphiden, deren Larven ebenfalls aphidivor sind. Auch aus der Familie der Laufkäfer (Carabidae) wurden zwei typische Kronenbewohner nachgewiesen, nämlich *Calosoma inquisitor* und *Dromius fenestratus*. Schließlich stellen die Kronen auch den Nahrungsraum insektenfressender Vögel dar.

4.1.7. In Abb. 2 ist die Verteilung der nach trophischen Gruppen geordneten Arten auf die drei Hauptstraten, Boden-/Streu-, Stamm- und Kronenschicht, dargestellt (Abb. 2, links) sowie der relative Anteil der trophischen Gruppen an den Artenspektren der einzelnen Straten (Abb. 2, rechts). Am und im Boden sind nahezu alle Saprophagen- sowie 75% der Zoophagen-Arten konzentriert. Die übrigen Zoophagen gehören überwiegend der Kronenschicht an. Bei den Phytophagen liegen die Verhältnisse fast genau umgekehrt. Innerhalb der einzelnen Straten ist der Anteil der Zoophagen-Arten mit 45 – 70% relativ konstant, während die Phytophagen im Kronenraum, die Saprophagen im Bodenstratum überwiegen.

4.2. Horizontale Verteilung (Dispersion)

Die kleinräumige horizontale Verteilung insbesondere räuberischer Arthropoden der Streuschicht wurde mit Hilfe von ca. 3 m² großen Probenetzen, die quantitativ ausgelesen wurden, näher analysiert (Reise & Weidemann 1975). Dabei ließen sich drei ungefähr gleich häufige Dispersions-Typen nachweisen: Zufallsverteilung (Abb. 3a), regelmäßig bis zufällig verteilte kleine Aggregationen (Abb. 3b) und größere Aggregationen, innerhalb deren die Individuen regelmäßig verteilt sind, und die ihrerseits ebenfalls regelmäßig bis zufällig verteilt sind (Abb. 3c). Alle untersuchten Arten wiesen bei Verwendung von 25 x 25 cm – Rastern eine Zufallsverteilung auf. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Streu-Makrofauna sind die wenig mobilen Kleinarthropoden des Bodeninneren offen-

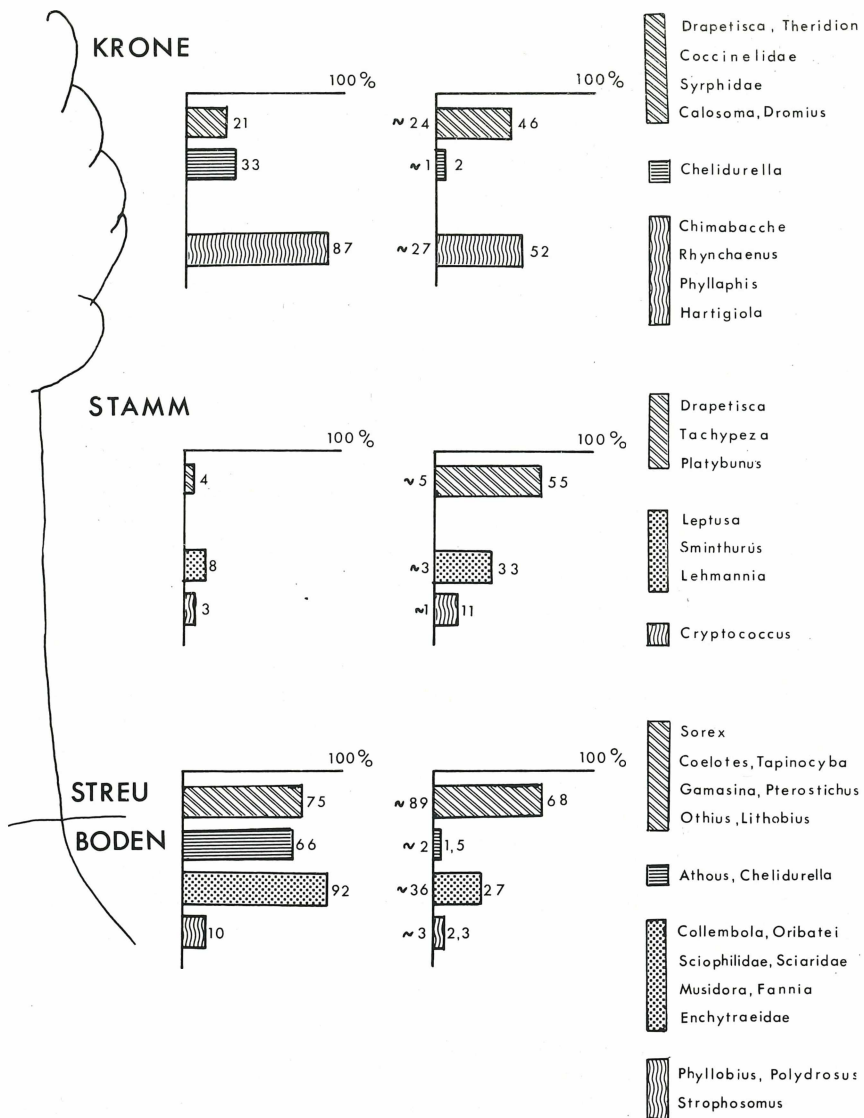


Abb. 2. Vertikalverteilung der Buchenwald-Zoozönose. Links: Verteilung der trophischen Gruppen auf die drei Hauptstraten (Kronen-, Stamm-, Streu-/Boden-Schicht) in Perc der Gesamtartenzahl pro Gruppe; Rechts: Prozentuale Verteilung der Arten pro Stratum auf die trophischen Gruppen; schräges Raster: Zoophage; horizontales Raster: Pantophage; Punkt-Raster: Saprophage; Wellen-Raster: Phytophage.

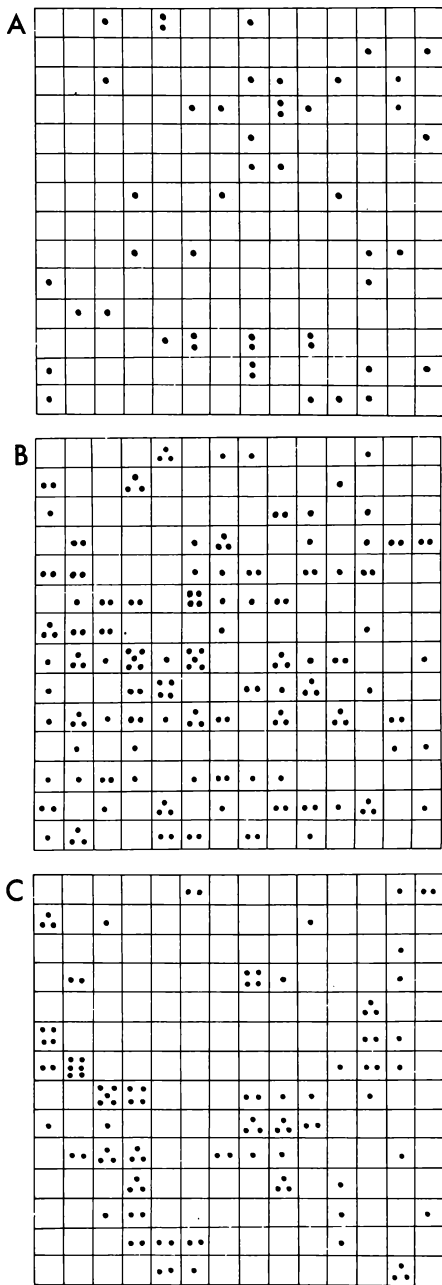


Abb. 3. Horizontale Verteilung streulender Arthropoden (nach Reise & Weidemann 1975); Kantenlänge der Einzelquadrate: 12,5 cm. A. *Chelidurella acanthopygia* (Dermaptera). B. *Tapinocyba pallens* (Araneae, Erigonidae). C. *Oxypoda annularis* (Coleoptera, Staphylinidae).

bar überwiegend aggregiert verteilt (Hairston et al. 1971).

Die Verteilung bodenlebender Rüsselkäfer-Larven kann annähernd abgelesen werden aus den Fängen schlüpfender Imagines, die mit einem engmaschigen Gitter 0,2 m² deckender Boden-Photoelektoren erhalten wurden. Als Beispiel ist in Abb. 4 der Befund für *Polydrosus undatus* dargestellt (Schauer mann in litt.).

5. Zeitliche Struktur

Das bisher gezeichnete Bild der Buchenwald-Zoozönose sieht sehr statisch aus. In Wirklichkeit ist es das natürlich nicht. Jedermann ist augenfällig, daß der wichtigste Primärproduzent, die Rotbuche, fast ein halbes Jahr ohne Blätter ist.

Polydrosus undatus

B 1a 1974

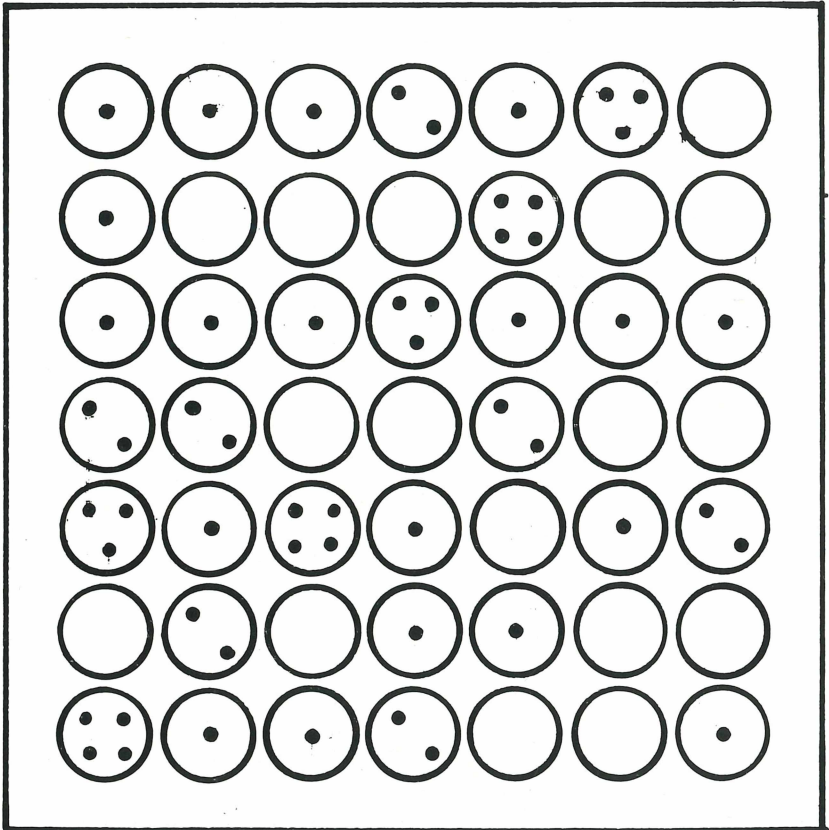


Abb. 4. Horizontale Verteilung schlüpfender *Polydrosus undatus* (Coleoptera, Curculionidae); runde Boden-Photoelektoren, 0,2 m² (nach Schauer mann in litt.)

Hierauf müssen die Phyllophagen, die Blattfresser, und weiterhin die von diesen lebenden Räuber hinsichtlich ihres eigenen Lebenszyklus eingerichtet sein. Neben der räumlichen Koinzidenz bedarf es also einer zeitlichen Koinzidenz, damit Stoffe und Energie entsprechend dem oben entwickelten Konnex fließen können.

Charakteristisch für laubabwerfende Wälder ist, daß der größte Teil der Kronenfauna einen mehr oder minder umfangreichen Abschnitt seines Lebens an oder im Boden verbringt. Dies gilt für Phytophage ebenso wie für Räuber. Die Rüsselkäfer *Phyllobius argentatus* und *Polydrosus undatus* legen ihre Eier in der Streu ab, die Larven sind rhizophag. Die frisch geschlüpften Imagines verlassen das Bodenstratum und begeben sich zum Reifefraß in die Kronenschicht. Zur Eiablage steigen oder fliegen sie dann wieder abwärts (Schauermann 1973). Bei einem Teil der Lepidopteren, bei denen die Larve das einzige Freßstadium ist, wie z.B. *Chimabacche*, erfolgt die Eiablage in der Krone, die Larven fressen und wachsen hier. Die Verpuppung erfolgt entweder in der Krone oder in der Streuschicht, wo in jedem Fall die Überwinterung stattfindet. Im Frühjahr begeben sich die frisch geschlüpften Imagines wieder in die Kronen (Winter 1972). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Noctuide *Colocasia coryli*, die ebenfalls als Puppe in der Streuschicht überwintert (Winter, l.c.). Eiüberwinterer, wie z.B. die Geometride *Enomos quercinaria*, haben kein obligatorisch bodenlebendes Stadium. Alle Stratenwechsler, und das sind gerade Arten mit besonders hoher Abundanz, müssen also die Streuschicht passieren, in der rund 75% aller Räuber leben. Die Effektivität dieses Netzes geht daraus hervor, daß nach Schauermann (1973) die Abundanz der sich fortpflanzenden Populationen von *Phyllobius argentatus* und *Polydrosus undatus* nur etwa 30% der aus dem Boden schlüpfenden Populationen beträgt, rund 70% fallen also dem engmaschigen Räubernetz in der Streuschicht zum Opfer, bevor sie zur Eiablage kommen. Die zeitliche Übereinstimmung zwischen Stratenwechsel der Phytophagen und ihrem Auftreten in der Nahrung von Räubern wird von Koehler (1977) im einzelnen dargestellt.

Die zeitliche Lage der Aktivitätsmaxima einiger häufiger Arten, relativ zum Jahresgang der Luft- und Streutemperatur sowie zur Nettoassimilation von Licht- und Schattenkrone der Buche (nach Schulze 1970), ist in Abb. 5 dargestellt.

Die erste Gruppe von Arten umfaßt Phytophage einschließlich Athous, dessen Imaginalnahrung nach Strey (1972) aus Nektar und Honigtau besteht. Bei allen Formen handelt es sich um Stratenwechsler (angedeutet durch einen Pfeil), die in zeitlicher Reihung, wenn auch breit überlappend, die Streuschicht passieren und zur Eiablage (= Kreis; *Chimabacche*) oder zum Reifefraß in die Kronen wandern. Die zeitliche Vikarianz spiegelt sich wider im Beutespektrum der gleichzeitig in der Streuschicht aktiven Räuber (vierte Gruppe), insbesondere bei *Coelotes*, den beiden *Pterostichus*-Arten (s. Koehler 1977) und bei *Sorex minutus*. Während die Rüsselkäfer nur einen Teil der Vegetationsperiode in der Krone verbringen, bleiben u.a. die Larven von *Chimabacche* dort bis zum Herbst.

Auch die Imagines saprophager Dipteren (zweite Gruppe) zeigen eine Vikarianz ihrer Aktivitätsmaxima, während Larven, wie für *Fannia* angedeutet, praktisch das ganze Jahr über in der Streuschicht aktiv sind.

In der dritten Gruppe sind einige zeitweilig an den Buchenstämmen anzu-

treffende Raubarthropoden zusammengefaßt. Von diesen hat nur die Spinne *Drapetisca socialis* im angegebenen Zeitraum von Juni bis November hier ihren Daueraufenthalt. Der Weberknecht *Platybunus* geht überwiegend nur in der Dämmerung und nachts an den Stämmen auf Beutefang. Die im Flug jagende Schnepfenfliege *Rhagio* benutzt sie kopfabwärts sitzend als Lauerplatz.

Die vierte Gruppe, streuliebende Räuber umfassend, weist mit dem Kurz-

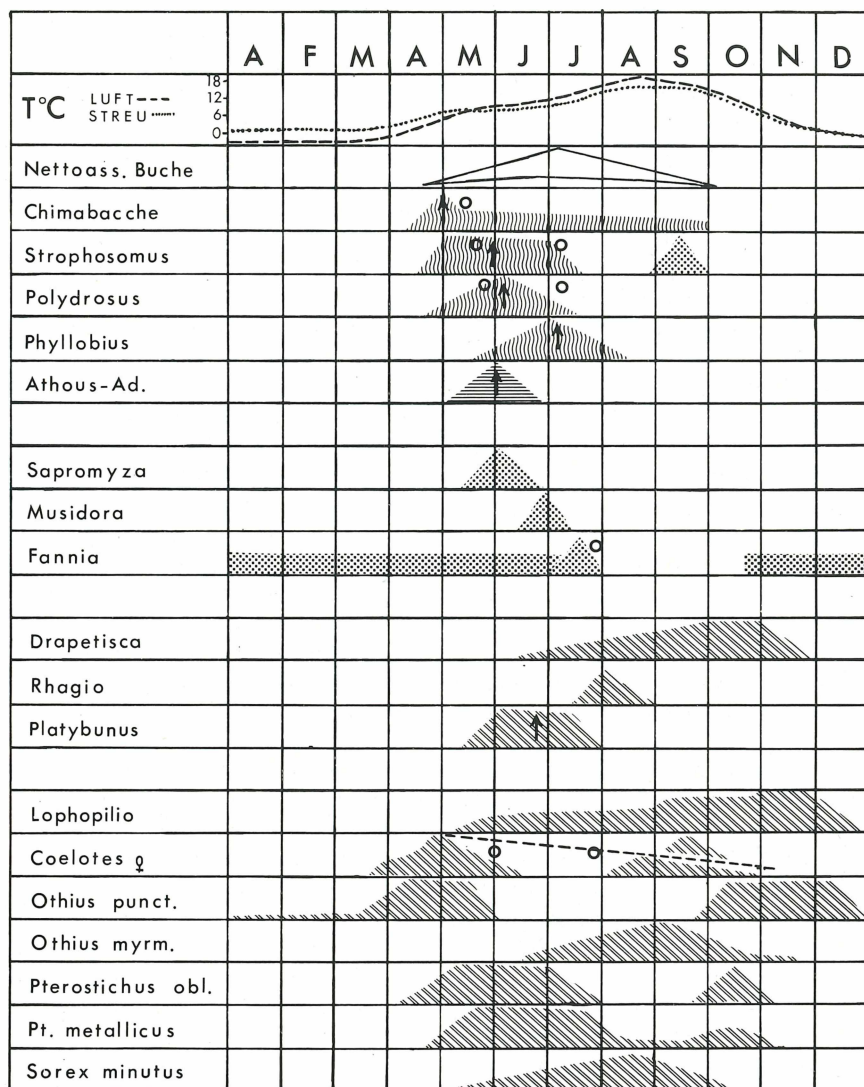


Abb. 5. Zeitliche Lage der Aktivitätsmaxima charakteristischer Arten verschiedener trophischer Gruppen der Buchenwald-Zoozönose. Pfeil = Stratenwechsel; Kreis = Eiablage.

flügler *Othius punctulatus* eine Art auf, deren Hauptaktivitätszeit gerade im Spätherbst und zeitigen Frühjahr liegt. In den Sommermonaten ist dagegen *O. myrmecophilus* besonders aktiv. Zwei Aktivitätsmaxima, die durch Tiere verschiedener Generationen bewirkt werden, weisen die beiden Laufkäfer der Gattung *Pterostichus*, die Trichterspinnne *Coelotes* und auch der Rüsselkäfer *Strophosomus* auf. Nur bei *P. oblongopunctatus* und *Strophosomus* wird das zweite Maximum von Nachkommen der Tiere gebildet, die das erste hervorriefen. *P. metallicus* und *Coelotes* hingegen machen eine zweijährige Entwicklung durch, das zweite Maximum wird also von Nachkommen der Tiere des vorjährigen ersten Maximums erzeugt.

Die wenigen in Abb. 5 gegebenen Beispiele machen bereits deutlich, daß durch Unterschiede in Generationsdauer und Lebenszyklus eine ganzjährige Aktivität der Fauna des Buchenwaldes gegeben ist, wodurch eine optimale Nutzung der Nahrungsressourcen ermöglicht wird. Während der Vegetationsperiode erstreckt sich diese Aktivität auf alle Straten, im Winter hingegen ist sie auf das Boden-/Streustratum beschränkt.

Erst durch Synchronisation der Aktivität und horizontale und vertikale Mobilität zahlreicher Arten wird die Koinzidenz zwischen den Tieren und ihrer Nahrung, wie in Abb. 1 angedeutet, hergestellt und der Stoff- und Energiefluß durch das Ökosystem ermöglicht. Für die quantitative Analyse dieser Prozesse ist die Kenntnis der Struktur somit eine unabdingbare Voraussetzung.

LITERATUR

- Albert, R. (1973): Die Spinnenfauna zweier Buchenflächen des Solling. Diplomarbeit, Göttingen.
- Albert, R. (1976): Zusammensetzung und Vertikalverteilung der Spinnenfauna in Buchenwäldern des Solling. *Faun.-ökol. Mitt.* 5: 65–80.
- Altmüller, R. (1976): Zum Energieumsatz von Dipteren-Populationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). Dissertation, Göttingen.
- Dirks, A. (1973): Untersuchungen zur Biologie und ökologischen Energetik von Chilopoden-Populationen in einem Buchen-Altbestand des Solling. Diplomarbeit, Göttingen.
- Edwards, C.A., J.R. Lofty (1972): *Biology of earthworms*, London.
- Ellenberg, H. (1971): Introductory survey in: *Integrated experimental ecology* (Ellenberg, H. ed.). *Ecological Studies* 2: 1–15.
- Frei-Sulzer, M. (1941): Erste Ergebnisse einer biocoenologischen Untersuchung schweizerischer Buchenwälder. *Ber. Schweizer. Bot. Ges.* 51: 479–530.
- Funke, W. (1971): Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. In: *Integrated experimental ecology* (Ellenberg, H. ed.). *Ecological Studies* 2: 81–91.
- Funke, W. (1973): Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. In: *Ökosystemforschung* (Ellenberg, H. ed.). Berlin etc., S. 143–164.
- Grimm, R., W. Funke & J. Schauerermann (1975): Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse: Untersuchungen an Tierpopulationen. *Verhandlg. Ges. f. Ökol.*, Erlangen 1974, S. 79–89.
- Hairston, N.G., R.W. Hill & U. Ritte (1971): The interpretation of aggregation patterns. In: *Statistical Ecology* 1: 337–353.
- Hartmann, P. (1974): Die Staphylinidenfauna verschiedener Waldbestände und einer Wiese des Solling. Diplomarbeit, Göttingen.
- Koehler, H. (1977): Nahrungsspektrum und Nahrungskonnex von *Pterostichus oblongo-*

- punctatus* (F.) und *Pterostichus metallicus* (F.) (Coleoptera, Carabidae). Verhandlg. Ges. f. Ökol. Göttingen 1976. Junk, The Hague, S. 103–111.
- Margalef, R. (1958): Information theory in ecology, *General Systems* 3: 36–71 (zit. in Pielou 1974).
- McNaughton, S.J. (1968): Structure and function in California grasslands, *Ecology* 49: 962–972.
- Meyer, F.H. & D. Götsche (1971): Distribution of root tips and tender roots of beech, in: Integrated experimental ecology (Ellenberg, H. ed.). *Ecological Studies* 2: 48–52.
- Odum, E.P. (1975): Diversity as a function of energy flow. In: Van Dobben, W.H. & R.H. Lowe-McConnell (Ed.): Unifying concepts in ecology. Junk, The Hague, S. 11–14.
- Petersen, H. (1971): Collembolernes ernæringsbiologi og dennes økologiske betydning. *Entomol. Medd.* 39: 97–118.
- Pielou, E.L. (1974): Population and community ecology. Principles and methods. New York.
- Reise, K. & G. Weidemann (1975): Dispersion of predatory forest floor arthropods. *Pedobiologia* 15: 106–128.
- Schauermann, J. (1972): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). Die produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (Curculionidae) mit rhizophagen Larvenstadien. Dissertation, Göttingen.
- Schauermann, J. (1973): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald II. Die produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (Curculionidae) mit rhizophagen Larvenstadien. *Oecologia* 13: 313–350.
- Schnerer, E.R. (1976): Grundlagen einer Avifauna des Solling. Diplomarbeit, Göttingen.
- Strey, G. (1972): Ökoenergetische Untersuchungen an *Atthous subfuscus* Müll. und *Atthous vittatus* Fbr. (Elateridae, Coleoptera) in Buchenwäldern. Dissertation, Göttingen.
- Thiele, H.U. (1956): Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. *Z. angew. Entom.* 39: 316–367.
- Ulrich, B., E. Ahrens & M. Ulrich (1971): Soil chemical differences between beech and spruce sites – an example of the methods used. In: Integrated experimental ecology (Ellenberg, H. ed.). *Ecological Studies* 2: 171–190.
- Weidemann, G. (1971): Food and energy turnover of predatory arthropods of the soil surface. Methods used to study population dynamics, standing crop, and production. In: Integrated experimental ecology (Ellenberg, H. ed.). *Ecological Studies* 2: 110–118.
- Weidemann, G. (1972): Die Stellung epigäischer Raubarthropoden im Ökosystem Buchenwald. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Helgoland 1971, 65. Jahres Vers., S. 106–116.
- Winter, K. (1972): Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. Untersuchungen an Lepidopterenpopulationen. Dissertation, Göttingen.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Gerhard Weidemann, Universität Bremen, Studienbereich 3 (Biologie/Chemie) Achterstraße NW 2, Postfach 330 440, D-2800 Bremen.