Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 51 (1941)

Artikel: Erste Ergebnisse einer biocoenologischen Untersuchung schweizerischer Buchenwälder

Autor: Frei-Sulzer, Max

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-35133

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Erste Ergebnisse einer biocoenologischen Untersuchung schweizerischer Buchenwälder

Von *Max Frei-Sulzer* (Zürich).

Eingegangen am 31. Mai 1941.

I. Einleitung und Problemstellung.

Die Buchenwälder Mitteleuropas, und damit auch diejenigen der Schweiz, gehören zu den bestuntersuchten Pflanzengesellschaften, wenigstens was die Phanerogamen und Farnpflanzen anbetrifft. Zahlreiche Aufnahmetabellen enthalten auch noch Angaben über die Moose, besonders ausführlich zum Beispiel bei Markgraf (1932) und Meusel (1939). Wenn wir Bescheid wissen wollen über die Epiphytenvegetation solcher Wälder, können wir zurückgreifen auf die Bearbeitungen von Ochsner (1928), der eine Reihe von Algen-, Flechten- und besonders Moosgesellschaften aufgestellt hat, oder auf die ausführlichen Listen bei Lettau (1912) über die Flechten. Wieder ein anderer Spezialist (Haas, 1933) hat aus soziologisch genau definierten Wäldern Aufnahmetabellen über die bodenbewohnenden Grosspilze gegeben, aus denen sich eine Fülle von Tatsachen über den Buchenwald entnehmen lässt. In der forstlichen und zoologischen Literatur zerstreut sind ebenfalls eine grosse Zahl von Arbeiten, die den Buchenwald zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht haben. Es sei besonders auf den kühnen Versuch Sedlaczeks (1915): « Die Ethologie der Tierwelt des Buchenwaldes » hingewiesen.

Je mehr sich diese Spezialbearbeitungen häufen, um so grösser wird das Bedürfnis nach einer *Zusammenfassung aller dieser Einzelbefunde zu einem Gesamtbild der Buchenbiocoenose;* denn das Unbefriedigende des heutigen Standes der Untersuchungen ist die Tatsache, dass alle diese Forschungen in verschiedenen Wäldern gemacht wurden und nicht ohne weiteres miteinander in Beziehung zu bringen sind.

Dieses Bedürfnis nach einer immer vollständigeren Erfassung ganzer Biocoenosen durch Einbeziehung der gesamten Pflanzen- und Tierwelt in den Kreis der Betrachtungen macht sich in den verschiedensten Ländern geltend: In Norddeutschland hat W. Rabeler (1937) ein Arbeitsprogramm formuliert, das vorsieht, die wichtigsten der von Tüxen (1937) aufgestellten Pflanzenassoziationen auch in bezug auf die Tierwelt zu untersuchen. In Russland hat zum Beispiel Kashka-

row[1] (1933 und 1938) der Meinung Ausdruck gegeben, « dass es in der Natur keine Phytocoenosen, Zoocoenosen, Ornithocoenosen usf. gebe, sondern dass Pflanzen und Tiere zusammengehören zu Biocoenosen ». Auch in Amerika wird diese Forschungsrichtung stark gefördert durch Arbeiten von Nuttal (1923), Taylor (1935), Carpenter (1939) und anderen, und hat zur Aufstellung eigener Termini geführt, welche zum Teil von den europäischen abweichen.

In den genannten Ländern hat die Biocoenosenforschung wie überall gewichtige Hindernisse zu überwinden, welche wohl in erster Linie ihren Grund haben in der starken Spezialisierung der einzelnen Forscher. Damit mag zusammenhängen, dass von allen Biocoenosen diejenigen der Gewässer am genauesten untersucht sind, denn die Fang- und Präparationsmethoden von Zoo- und Phytoplankton sind noch verhältnismässig ähnlich. Sobald sich aber eine biocoenologische Untersuchung auf die ganze Tier- und Pflanzenwelt einer Steppe oder gar eines Waldes erstrecken soll, wachsen die Schwierigkeiten ins Riesenhafte, und das ist wohl der Grund, warum vor solchen Arbeiten immer zurückgeschreckt wird.

Bei näherem Eingehen auf die bereits vorliegende Literatur über den Buchenwald zeigt sich aber, dass für eine zusammenfassende Bearbeitung der Biota der Buchenbiocoenosen schon eine ausserordentlich reiche Vorarbeit geleistet ist, sowohl von botanischer und forstlicher als auch von zoologischer Seite her. Wir haben es daher ohne Unterschätzung der bestehenden Schwierigkeiten und in der Hoffnung, die Mitarbeit von Spezialisten zu finden, gewagt, das grosse und weitschichtige Problem der Buchenwald-Biocoenosen in Angriff zu nehmen und uns dabei folgende zwei Hauptziele gestellt :

1. *Bestimmung des Anteils der Buchenbiocoenosen an der gesamten Artenzahl Mitteleuropas.* Dieser Anteil der Tiere und Pflanzen der mitteleuropäischen Buchenwälder soll die grosse Bedeutung der Buchenbiocoenosen für die Entstehung und Erhaltung der Arten zeigen und gestatten, die Wichtigkeit des Buchenwaldes von einer andern als der arealmässigen Seite kennenzulernen. Als Nebenresultat erhalten wir zugleich in den gewonnenen Artenzahlen einen ungefähren Begriff von der Grösse der Arbeit, die bei einer genauen Erforschung der Biocoenose zu leisten ist. Es sei zugegeben, dass diese grossen Zahlen (vgl. Tabellen 1 und 2) nicht immer ermutigend gewirkt haben.

2. *Fortlaufende praktische biocoenologische Untersuchung ausgewählter schweizerischer Buchenwälder.* Dieses zweite Ziel kann natürlich nur in jahrzehntelanger Arbeit in stetem Zusammenwirken mit Spezialisten einigermassen erreicht werden und zerfällt in verschiedene Teilziele :

---

[1] Zit. nach der Uebersetzung in Carpenter (1939).

a) Gewinnung eines Inventarkataloges sämtlicher Pflanzen und Tiere der betreffenden Wälder.

b) Strukturelle Wertung der Arten, d. h. Untersuchung ihrer Bedeutung für Aufbau und Synökologie der Biocoenose.

c) Diagnostische Wertung der Arten, d. h. Untersuchung, inwieweit sie zur Erkennung, Abgrenzung und weiteren Gliederung der Biocoenose geeignet sind.

d) Aufstellung eines synthetischen Schemas der Biocoenose durch Zusammenfassung gleicher Lebensformen mit ihren Korrelationen zu Lokalisations- und Korrelationstypen.

Für die praktische Arbeit war das Vorgehen allerdings anders. Es galt, zuerst die Begriffe festzulegen und die zur Untersuchung geeigneten Wälder auszuwählen. Durch fortgesetzte Exkursionen und Sammeltätigkeit musste der Inventarkatalog dieser Wälder gewonnen werden. In einem Korrelationskatalog wurden sämtliche selbstbeobachteten und viele in der Literatur zu findenden Angaben über den Lebenszyklus der Arten zusammengestellt, so dass sie die Grundlage bilden können zu einer biocoenologischen und diagnostischen Wertung der Arten.

Es schien mir wichtig, schon in diesem Stadium der Untersuchungen an die Oeffentlichkeit zu treten, damit die angewendeten Methoden allseitig überprüft und durch Zusammenarbeit ergänzt werden können. Die vorliegenden Ergebnisse enthalten denn auch neben einer Uebersicht über die zu erwartenden Artenzahlen in erster Linie eine Schilderung der praktischen Erfahrungen bei der Arbeit. Sie sollen auch den Rahmen geben, in den später erfolgende Bearbeitungen einzelner Gruppen oder Korrelationstypen gestellt werden können. Für die Zusammenstellung des Frageschemas im Korrelationskatalog verdanke ich Besprechungen mit Herrn P.-D. Dr. E. Schmid wertvolle Anregungen, wie ich überhaupt bei der ganzen Arbeit von seiner Seite her verständnisvolle Förderung erfahren habe.

II. Terminologie.

Trotzdem diese Veröffentlichung aus der praktischen Arbeit im Walde herausgewachsen ist, lässt es sich zur Erleichterung der wissenschaftlichen Kontrolle und bei teilweisem Betreten von Neuland nicht vermeiden, dass die Abschnitte über die Arbeitsmethoden und Begriffe einen breiten Raum einnehmen. In gleicher Weise wie Gams (1918) für zahlreiche botanische Fachausdrücke gezeigt hat, dass sie von den einzelnen Forschern in ganz verschiedenem Sinne gebraucht wurden, liesse sich auch von den Begriffen der Biocoenose-Forschung nachweisen, dass sie bei jedem Autor wieder einen andern Inhalt haben. Es hätte aber sicher keinen Sinn, daraus den Schluss zu ziehen, dass nun

noch einmal neue Ausdrücke aufgestellt werden müssen, denn dieser Bedeutungswandel gilt ja für alle Sprachelemente. Dagegen resultiert aus der Erkenntnis dieser terminologischen Differenzen die Notwendigkeit einer genauen Definition der hauptsächlich verwendeten Ausdrücke:

Biocoenose. In Anlehnung an Schmid (1922), Resvoy (1924), Friedrichs (1927 und 1930) verstehen wir unter dem ursprünglich von Möbius (1877) aufgestellten Begriff der Biocoenose *eine Lebensgemeinschaft von sich gegenseitig bedingenden Pflanzen und Tieren, die sich durch ihre eigene Fortpflanzung dauernd in einem beweglichen Gleichgewichtszustand erhalten, und welche nur von der äusseren unbelebten Umwelt, jedoch nicht oder nur unwesentlich von der belebten Umwelt abhängig ist.*

Schmid (1940) unterscheidet zwischen Biocoenosen mit grosser Ausdehnung, die im wesentlichen vom Klima abhängig sind (= klimatische Klimax) wie der Buchenwald, und lokal bedingten Biocoenosen, welche von einem Lokalklima und von speziellen Milieubedingungen abhangen, z. B. die Biocoenosen der Felsen, Schutthänge, Gewässer usf. Friedrichs (1930) legt besonderes Gewicht auf die Abgrenzung des Lebensraumes der Biocoenose, der eine abiotische natürliche Einheit darstellen soll. Er kennt ebenfalls klimatische und lokalbedingte Biocoenosen, wie aus seinen Ausführungen S. 29 hervorgeht : « Nur solche Lebensvereine sind also Lebensgemeinschaften, die sich über grössere, oder doch einigermassen ausgedehnte einheitliche Lebensräume erstrecken, wie z. B. das gesamte Bevölkerungssystem eines ganzen Waldes (und nicht etwa nur das seiner Streudecke oder seiner Baumkronen), eines Teiches, eines Moores. »

Nach der obigen Definition müssten die meisten Buchen- und Weisstannenwälder der Schweiz als klimatische Biocoenosen bewertet werden. Als Folge der starken wirtschaftlichen Veränderung der Vegetation und der damit verbundenen Zerstückelung des Waldareals sind jedoch die einzelnen Buchenwälder z. B. des Kantons Zürich für sich allein kaum mehr fähig, ihren Artenbestand zu erhalten. Sie können höchstens in ihrer Gesamtheit eine oder mehrere Biocoenosen bilden. Die untersuchten Wälder des Sihltales, des Pfannenstiels usf. (vgl. unten) müssen daher als Teilstücke von Biocoenosen aufgefasst werden. Die Frage, wieweit sie in ihrer Gesamtheit (als Arealsumme, nicht als abstraktiv gewonnene Zusammenfassung zu einem Typ) noch ein Bild der ursprünglichen Biocoenosen des schweizerischen Mittellandes zu geben vermögen, wird erst im Laufe der weiteren Untersuchungen beantwortet werden können. Da dabei, wie Schmid (1940, S. 80) betont hat, nicht nur die charakteristische Artenkombination, sondern auch die Struktur- und Garniturverhältnisse berücksichtigt werden müssen, wird sich die Abgrenzung nicht auf dem verhältnismässig rasch zum Ziele führenden floristisch-statistischen Wege durchführen lassen, denn flo-

ristische Grenzen brauchen sich wegen der Vikarianz der Arten und dem Floren- und Faunengefälle nicht mit strukturellen Aenderungen zu decken. (Vgl. auch Meusel, 1939.)

Die in der Literatur vorliegenden Beschreibungen gewisser Jura-Buchenwälder (Spinner, 1932, Moor, 1940, u. a.) und eigene Beobachtungen am Chasseral lassen aber den Schluss zu, dass im Jura sich noch ungestörte grössere Buchenbestände erhalten haben, die für sich allein schon allen Anforderungen an die Definition einer Biocoenose genügen. Aus praktischen Gründen ist es mir leider nicht möglich, meine ständigen Beobachtungen an einem solchen ungestörten Untersuchungsgegenstand durchzuführen, der deutlich zeigt, dass die Biocoenose im definierten Umfange eine in der Natur vorkommende *reale* Einheit ist.

Konnexe und Korrelationen. Beklemischew (1928) hat den Begriff der Biocoenose angewendet auf sämtliche Lebensvereine, also unter anderem auch auf eine Pflanzenart mit allen ihren Feinden. Eine solche untergeordnete biocoenologische Einheit, bei welcher die Glieder durch deutliche Beziehungen voneinander abhängig sind, nennen wir mit Friedrichs (1930) einen biocoenologischen *Konnex,* so wie er ihn S. 29 definiert : « ... kleiner oder grosser Lebensverein solcher Wesen, die durch greifbare, wenn auch zum Teil nur indirekte Beziehungen miteinander verbunden sind ». In der zitierten Arbeit wird der Ausdruck « Konnex » S. 251—253 aber auch verwendet für die *Art* der Beziehungen der Lebewesen untereinander, z. B. durch Frass, Geschlechtsbeziehungen, Konkurrenz usf. Für diese Beziehungen eines Wesens zu allen andern oder zur abiotischen Umwelt brauchen wir den Ausdruck *Korrelationen.* Die Glieder eines Konnexes sind also durch ihre Korrelationen miteinander und mit der leblosen Umwelt verbunden, und erst eine Mehrzahl von Konnexen macht eine Biocoenose aus.

Biotop, Spezialbiotop. Aus der weiten Fassung des Begriffes Biocoenose geht ohne weiteres hervor, dass der Begriff Biotop als Lebensraum einer Biocoenose ebenfalls nicht zu eng gefasst werden darf, und damit entsteht das Bedürfnis, innerhalb des Biotops das räumliche Vorkommen einer Art genauer zu umschreiben. Friedrichs (1930) übernimmt dafür den Ausdruck « Habitat » aus der angelsächsischen Literatur, was für Tiere durchaus möglich ist. Bei Pflanzen wird der Ausdruck « Standort » aber in verschiedenem Sinne gebraucht, so dass es wohl vorzuziehen ist, den engeren Lebensraum einer Art, d. h. den Ort, wo zu einer gewissen Zeit das betreffende Lebewesen (Pflanze oder Tier) regelmässig anzutreffen ist, als *Spezialbiotop* zu bezeichnen. Ein Individuum kann im Laufe seiner Entwicklung entweder nur einem Spezialbiotop angehören, wie z. B. ein Urinsekt in einem faulenden Strunk, oder sein gesamter Lebensraum setzt sich, wie in den meisten

Fällen, aus mehreren Spezialbiotopen zusammen. Pflanzen z. B. beteiligen sich an verschiedenen Organräumen (Stüssi mündl.) oder Schichten. Für die Tiere vergleiche auch das ausgeführte Beispiel von *Mikiola fagi* im Korrelationskatalog.

Synusien, Unionen. Oft wird ein Spezialbiotop (z. B. ein faulender Baumstrunk, die Laubstreu, die Borke eines Baumes, ein Ameisenhaufen, ein faulendes Aas, ein Moospolster, der Darm eines Rehes usf.) von einer grösseren Zahl von Arten bewohnt, die in ihren oekologischen Ansprüchen und in ihrer Lebensweise mehr oder weniger weitgehend übereinstimmen. Für die Untersuchung der ganzen Biocoenose ist es oft vorteilhaft, diese Teilgemeinschaften — *Synusien 3. Grades* nach Gams (1918, S. 428) — *niches* nach Elton (1924/25) — gesondert zu untersuchen. Elton hat z. B. gezeigt, dass sich innerhalb dieser Gemeinschaften numerische Gesetzmässigkeiten nachweisen lassen, wie die « Pyramide der Zahlen » : Die Phytophagen sind am zahlreichsten, von ihnen lebt eine bedeutend geringere Zahl von Carnivoren und von diesen endlich eine nochmals geringere Zahl von andern Individuen, welche dafür meist eine höhere Körpergrösse aufweisen, usf. Bei solchen genauen Untersuchungen einzelner Spezialbiotope mit den sie bewohnenden Synusien zeigen sich sofort so viele Korrelationen, die aus dem Spezialbiotop hinausführen in die ganze Biocoenose, dass es ausgeschlossen erscheint, die Synusie als grundlegende Einheit an Stelle der Biocoenose anzunehmen.

Das gleiche gilt auch für die Gliederung einer Waldbiocoenose in Schichten. Diese sind so stark ineinander verzahnt (vgl. A. U. Däniker, 1936, S. 589), dass die Aufspaltung des Waldes in einschichtige Gesellschaften = *Unionen* (Lippmaa, 1928) vom biocoenologischen Standpunkt aus abgelehnt werden muss. Von zoologischer Seite ist diese Ablehnung stets sehr deutlich gewesen (vgl. das Zitat aus Friedrichs l. c. bei der Definition der Biocoenose : « ... gesamtes Bevölkerungssystem eines ganzen Waldes, nicht nur etwa seiner Streudecke oder seiner Baumkronen ... »), denn besonders die Tiere beteiligen sich an Konnexen, die durch die Schichten hindurchgehen (Frass-Korrelationen), während bei den Pflanzen erst ein eingehenderes Strukturstudium die grosse Bedeutung der Koordinierten-Subordinierten-Gruppen (Däniker l. c.) zeigt, welche ebenfalls besonders intensive Beziehungen quer durch die Schichten hindurch aufweisen.

Lebensform, Korrelationstypen, Lokalisationstypen. Für das Studium der Lebensgemeinschaften hat es sich von jeher als praktisch erwiesen, oekologisch mehr oder weniger gleichwertige Arten zu Lebensformen zusammenzufassen, und je nach den in den Vordergrund gerückten Kriterien sind dabei die verschiedensten Lebensformensysteme aufgestellt worden. Am meisten Erfolg hat dasjenige von Raunkiaer

(1905) gehabt, das in erster Linie auf der Lage der Ueberdauerungsorgane der Pflanzen basiert, denen bei den Tieren nichts Gleichwertiges gegenübergestellt werden kann. Später gibt Gams (1918) eine übersichtliche Darstellung der hauptsächlich verwendbaren Merkmale und ein eigenes Lebensformensystem, in das auch die Tiere einbezogen sind. Ergänzungen zur tierischen Seite dieses Systems finden sich dann vor allem bei Friedrichs (1930).

Für die Analyse einer Biocoenose ist mit der Zuteilung der Arten zu den herkömmlichen Lebensformen jedoch nur wenig gewonnen, denn von den Pflanzen und Tieren, die eine Buche dadurch schädigen, dass sie ihre Blätter teilweise zerstören und so die Assimilation herabsetzen, gehören zum Beispiel die folgenden Arten alle wieder zu einer andern Lebensform:

Orchestes fagi (Buchenspringer)	= Springer
Melolontha melolontha (Maikäfer)	= Flieger
Raupe von *Aglia tau* (Nagelfleck)	= Kriecher
Larve von *Nepticula basalella* (Zwergmotte)	= Endobios
Capreolus capreolus (Reh)	= Läufer.

Sollen aber die Stoffwechselbeziehungen in der Biocoenose studiert werden, so gehören sie viel enger zusammen, als das im Lebensformenschema zum Ausdruck gebracht werden kann, denn es ist kein Lebensformensystem möglich, das bei gleichzeitiger Forderung nach Uebersichtlichkeit in seinem Aufbau die Vielheit der Korrelationen gleichmässig zu berücksichtigen vermöchte. Wenn Gams (l. c. S. 335) betont, dass man streng genommen nicht die Arten und Individuen nach Lebensformen gliedern kann, sondern nur deren einzelne Entwicklungsstadien, so möchten wir für die Aufstellung des synthetischen Schemas der Biocoenose noch einen Schritt weitergehen und neben den Lebensformen *Korrelationstypen* für alle wichtigen Beziehungen in der Biocoenose aufstellen (Beispiele siehe im Korrelationskatalog und bei der strukturellen Wertung der Arten). Zwei Arten der gleichen Lebensform im herkömmlichen Sinn können dann in bezug auf die Ernährung zu ganz verschiedenen Korrelationstypen gehören, z. B. von den beiden Fliegern *Gonepteryx rhamni* und *Cincindela silvatica* der Zitronenfalter zu den Sekretophagen (als Larve zu den Phytophagen mit Blattfrass) und der Sandlaufkäfer zu den Episiten (auch als Larve).

Damit ist aber ein Weg geöffnet, um den komplexen Begriff der Lebensform zu entlasten von verschiedenen Kriterien, die seiner Anwendung bei monographischen Strukturuntersuchungen im Wege stehen. Es scheint uns fruchtbarer, bei Betrachtung der Frassbeziehungen z. B. die Schnecke *Clausilia fimbriata* nach zoologischem Gebrauch zu den Phytophagen zu stellen, bei Untersuchung der klimatischen Abhängig-

keiten dasselbe Tier zu den ausgesprochen mesophilen Formen zu rech nen und beim Studium der Bodenabhängigkeiten diese Schnecke zu den kalkholden Typen zu zählen usf., als die Lebensformenkategorien immer weiter zu unterteilen, bis die Uebersichtlichkeit verlorengegangen ist. Strukturell gesehen haben wir auch keine Berechtigung, ein Prinzip voranzustellen und die andern unterzuordnen. Wir besitzen einzig in der gegenseitigen Anordnung der Formen bis zu einem gewissen Grade eine Resultante aus allen übrigen Korrelationen, weshalb alle Lebensformensysteme die räumlichen Beziehungen voranstellen. Bei unseren Untersuchungen hat sich die völlige Loslösung der räumlichen Beziehungen von den oekologischen Ursachen so gut bewährt, dass sie zur Aufstellung eines besonderen Systems von *Lokalisationstypen* erweitert wurde. Diese Kategorien decken sich zur Hauptsache mit den üblichen Lebensformengruppen der zitierten Autoren, aber mit dem Unterschied, dass sie nicht mit Einschränkungen betreffend Stoffwechsel, Lebensdauer usf. belastet sind. Es wurden nur die beiden Kriterien der Eingliederung in die räumliche Struktur der Biocoenose mit ihren Spezialbiotopen, Organräumen und Schichten sowie die Fähigkeit der Ortsveränderung der Individuen berücksichtigt. (Beispiele für die wichtigsten Lokalisationstypen finden sich im Korrelationskatalog.)

Struktur. Als Maßstab für die Organisationshöhe der Biocoenose als Ganzes verwenden wir ihre *Struktur.* A. U. Däniker (1936) hat speziell auf die Bedeutung der Struktursoziologie hingewiesen und einen geschichtlichen Rückblick auf die Entwicklung dieser Fragestellung gegeben. Er versteht unter Struktur den Aufbau der Biocoenose als Ganzes, d. h. sowohl die räumliche und zeitliche Gliederung als auch die übrigen Korrelationen der Komponenten untereinander. In der Folge wird sich eine gewisse methodische Differenzierung der Strukturforschung nicht umgehen lassen : Die räumliche Unterteilung der Biocoenose in Konnexe, Schichten, Spezialbiotope und Organräume und die zeitliche Gliederung (wobei auch die Tierwelt berücksichtigt werden muss) sind exakten, zählenden und messenden Methoden zugänglich. Ihre Resultate lassen sich für das synthetische Schema der Biocoenose zusammenfassen in der zahlenmässigen Besetzung mit Lokalisationstypen und der Aufeinanderfolge der phaenologischen Aspekte. Diejenigen Struktureigenschaften aber, welche den Stoffwechselkreislauf betreffen, d. h. die Mehrzahl der zoologischen Korrelationen, sind nur in den seltensten Fällen einer exakten Bestimmung[1] zugänglich. Unter günstigen Umständen können aber auch Einzelbeobachtungen solcher

[1] Diese ist erst durchgeführt und experimentell gesichert worden bei einigen Großschädlingen, z. B. beim Maiszünsler und Baumwollkäfer in den Vereinigten Staaten. (Literatur in Friedrichs 1930.)

Nahrungskorrelationen wertvolle Winke geben für die Erklärung der festgestellten Gliederung, und später werden auch geeignete Experimente zur Ueberprüfung der erschlossenen Zusammenhänge beitragen müssen.

Mit der Struktur in enger Beziehung steht auch das Problem der Ganzheit. Der Biocoenose kommt insofern Ganzheitscharakter zu, als sie zur Selbstregulierung fähig ist. Es geht aber trotz der beobachteten fördernden Beziehungen der Arten untereinander entschieden zu weit, die Biocoenose mit einem Organismus zu vergleichen, denn es fehlen ihr wichtige Kriterien eines solchen, wie Fortpflanzung und Vermehrung. Der von Friedrichs (1927) vorgeschlagene Ausdruck « Organisation » scheint mir für die praktische Arbeit unnötig, ebenso wie der Begriff des « Holocoens » von Uexküll (1927), der die Biocoenose samt ihrem Biotop zu einer solchen Ganzheit vereinigt hat.

Garniturlücke und Strukturlücke. Als praktisch erweist sich für biocoenologische Untersuchungen der Garniturbegriff, wie ihn F. Dahl (1921, S. 56—81) in dem Abschnitt über vergleichende Biocoenotik umschrieben hat. Wir verstehen in Anlehnung an Dahl unter Garnitur der Biocoenose die Gesamtheit der in ihr vorkommenden Lokalisationstypen und Korrelationstypen. Die Garnitur kann vollständig sein, d. h. es stehen als Resultat der speziellen Floren- und Faunengeschichte biocoenologische Typen für alle Spezialbiotope und Stoffwechselvorgänge zur Verfügung (gesättigte Biocoenose). In der Regel lassen sich aber viele unausgenützte Möglichkeiten nachweisen, zum Beispiel werden die Farne und die Orchideen des Buchenwaldes nur sehr spärlich von Schädlingen gefressen, weil die betreffenden Nahrungsspezialisten fehlen. Der Buchenwald weist hier eine *Garniturlücke* auf; er ist ungesättigt. Nicht mit einer Garniturlücke zu verwechseln ist die *Strukturlücke,* die sich äussert im lokalen Fehlen eines Strukturelementes im Gefolge der natürlichen Gleichgewichtsschwankungen in der Biocoenose. So können z. B. Fraßspezialisten für bestimmte Früchte wohl vorhanden sein, aber aus Gründen, die nicht mit der Ernährung zusammenhängen, ist ihre Bevölkerungsrate lokal auf die Minimalquote hinuntergedrückt, so dass die Nahrungsmenge für eine viel grössere Population ausreichen würde. Neben dem Wechsel im Altersaufbau des Waldes und Katastrophen können auch andere Ursachen bewirken, dass an lokalen Stellen massgebende Strukturelemente ausfallen, wie z. B. die Baumschicht auf Windwurfflächen, die Kraut- und Moosschicht auf einem Rehwechsel oder Brandplatz. Diese räumlichen Strukturlücken sind als Spezialbiotope wieder von eigenen Lokalisationstypen bewohnt.

III. Uebersicht über die Garnitur der Buchen-Biocoenosen in Mitteleuropa.

Der Anteil der einzelnen Tier- und Pflanzengruppen am Aufbau der Buchenbiocoenosen in Mitteleuropa wurde in einer gesonderten Publikation[1] geschildert. Dort wurden auch die Methoden zur Auszählung der Arten besprochen und die berücksichtigten Quellen genannt. Hier soll der Umfang der Wälder, die für die Zählung in Frage kamen, noch etwas genauer beschrieben werden, soweit das für das Verständnis der beiden nachfolgenden Tabellen nötig ist.

Der oben definierte Biocoenose-Begriff bringt es mit sich, dass sich die Auszählung nicht beschränken konnte auf die Biota einer oder weniger Assoziationen in dem Umfang, wie sie von Moor (1938) oder Tüxen (1937) zusammengestellt wurden, um so weniger, als mehrere der dort genannten Assoziationen und Subassoziationen sich strukturell kaum unterscheiden. Auf diese Tatsache hat besonders Meusel (1939, S. 74, Fussnote) hingewiesen. Die Aufstellung der Assoziationen gründet sich eben in vielen Fällen auf das Vorhandensein oder Fehlen weniger Charakter- oder Differentialarten, welche geringfügigen Abweichungen vom Typus verglichen mit der Gesamtzahl von mehreren tausend Arten nicht ausreichen, um von einer neuen Biocoenose zu sprechen. Meusel (l. c.) lehnt es daher ab, von eigenen Assoziationen zu reden und schreibt, es wäre doch viel besser, den staudenreichen Buchenwald in seiner Gesamtheit als Einheit zu betrachten. Damit scheint mir seine Auffassung unserem Biocoenosebegriff sehr nahe zu stehen.

Für die Auszählung mussten aber nicht nur die verschiedenen Buchenwaldlisten[2] berücksichtigt werden, sondern entsprechend dem weiteren Umfang der Biocoenose auch noch die Arten mehrerer abhängiger Assoziationen aus Strukturlücken und Spezialbiotopen. Zum Beispiel findet sich in den von uns untersuchten Buchenwäldern neben weniger genau bekannten Algen- und Flechtenassoziationen an Stämmen eines gewissen Alters immer wieder die von Ochsner (1928) als Drepanietum filiforme definierte Moosassoziation. Es handelt sich nicht etwa um eine eigentliche Biocoenose, sondern nur um einen floristisch-statistisch fassbaren biocoenologischen Konnex von geringerem Selbständigkeitsgrad. Er ist sehr stark vom Bioklima abhängig. Auch das Studium der zoologischen Korrelationen bestätigt die vollständige Eingliederung in die Waldbiocoenose. Neben ganz wenigen Charaktertieren im strengen Sinne des Wortes (Tardigraden) rekrutiert sich die reiche

---

[1] M. Frei, 1941.

[2] Verzeichnis der hauptsächlich benützten Autoren siehe in der unter Note 1 zitierten Arbeit.

Fauna dieser Spezialbiotope ausschliesslich aus Jugendformen der übrigen Tierwelt der Biocoenose.

Auch andere Spezialbiotope, über die noch keine floristisch-statistischen Arbeiten vorliegen, könnten unter Umständen gleich erfasst werden; so untersuchen wir z. B. fortlaufend gewisse markierte Baumstrünke und haben an einem solchen Buchenstumpf sukzessive schon 23 Arten von Pilzen, darunter 11 Arten von Schleimpilzen[1] konstatieren können.

Angeregt dadurch haben wir mit neuen Beobachtungsreihen begonnen vom Moment der Holzfällung an, und gedenken sie fortzuführen bis zum völligen Zerfall des Stumpfes, und dabei werden wir sämtliche Stadien des Pflanzen- und Tierlebens festzuhalten versuchen (Beispiel eines Konnexes).

Auch die Vegetation der Brandplätze gehört zur Biocoenose; denn auch ein natürlicher Wald weist, wenn auch selten, Brandstellen auf. Entwicklungsgeschichtlich gesehen, müssen Spezialisten wie *Helvella atra* oder *Funaria hygrometrica* auch in natürlichen Wäldern immer genügend Brandplätze zur Verfügung gehabt haben, wenn man nicht annehmen will, dass ihre Spezialisierung sich erst seit dem Eingreifen des Menschen vollzogen hat.

Weniger eindeutig ist die Zugehörigkeit der Schlagflora zur entsprechenden Biocoenose. Für ihre Einbeziehung spricht die Tatsache, dass die gleiche Artenkombination wie in den Schlagflächen sich auch einstellt weitab von jedem menschlichen Einfluss auf Windwurfflächen, wie ich sie in Kalabrien gesehen habe oder an Stellen mit Lawinenschaden. Ich habe auch Beobachtungen gesammelt über Fälle, wo (z. B. im Jura oder auf der Egg bei Steinmaur) ein einzelner Baum im Walde umgestürzt war und nicht weggeräumt wurde. Auch in solchen Strukturlücken stellten sich sehr bald typische Schlagpflanzen ein, bevor der Baum noch verfault war, z. B. *Rubus idaeus, Atropa Belladonna, Epilobium angustifolium* und *Verbascum spec.*

Für die Zugehörigkeit der Lücken spricht auch die Tatsache, dass auffallend viele Bewohner des dichten Buchenwaldes in irgendeiner Phase ihres Lebens auf solche Strukturlücken angewiesen sind (z. B. für Hochzeitsflug, Eiablage, Verpuppung usf.). Die Schlaggesellschaften sind auch strukturell sehr wenig einheitlich. In der ersten Phase des Anfluges beobachten wir vor allem Arten mit besonderen Verbreitungseinrichtungen oder solche, die wegen der grossen Nähe reproduktiver

---

[1] *Schleimpilze: Arcyria cinerea, A. denudata, Comatricha typhoides, Dictydium cancellatum, Hemitrichia clavata, H. Vesparium, Lycogala conicum, L. epidendrum, Physarum nutans, Stemonitis fusca, Trichia botrytis.* Uebrige: *Calocera viscosa, Collybia velutipes, Coryne sarcoides, Cyathus striatus, Hypholoma sublateritium, Lycoperdon piriforme, Merulius tremellosus, Pluteus Roberti, Polystictus versicolor, Stereum rubiginosum, Xylaria hypoxylon* und *X. polymorpha.*

Tabelle 1.

Pflanzengruppe	Runde Artenzahlen	
	Deutschland + Oesterreich + Schweiz	Buchen-biocoenosen
Spermatophyta (Samenpflanzen)	3,200	200
Pteridophyta (Farnartige)	80	15
Musci (Laubmoose)	930	150
Hepatica (Lebermoose)	300	40
Lichenes (Flechten)	2,200	280
Holobasidiomycetes (Grosspilze)	2,300	850
Tremellales + Auriculariales (Zitterpilze)	70	40
Uredinales (Rostpilze)	520	110
Ustilaginales (Brandpilze)	160	45
Ascomycetes (Schlauchpilze)	3,450	800
Phycomycetes (Algenpilze)	600	60
Fungi imperfecti	7,700	1,100
Myxomycetes (Schleimpilze)	190	50
Pflanzen ohne Bakterien und Algen	21,700	3,740
Bacteria (Spaltpilze)	?	130
Algae s. lat. (Algen)	?	160
Pflanzen total	?	>4,000

Exemplare eine dichtere Samen- oder Sporenstreuung aufweisen, ferner solche Arten des Waldes, die starke Schwankungen des Lichtgenusses und anderer klimatischer Faktoren ertragen und deshalb ein grosses Beharrungsvermögen haben, wie auch viele Rhizompflanzen und andere ausdauernde Gewächse. Nach anfänglicher Massenvermehrung tritt die gegenseitige Bewirkung ein, und bevor noch ein strukturelles Gleichgewicht erreicht ist, das uns die Berechtigung gäbe, von einer eigenen Biocoenose zu sprechen, hat die Regeneration des Waldes unter normalen Verhältnissen so starke Fortschritte gemacht, dass die lichtbedürftigen Schlagpflanzen eine nach der andern verschwinden. Das schliesst natürlich nicht aus, dass man in etwa gleich alten Schlägen stets ungefähr die gleiche Artenkombination trifft und nach floristisch-statistischen Methoden Assoziationen aufstellen kann. Aus den genannten Gründen rechnen wir diese untergeordneten Gesellschaften aber auch zum Bereich der Buchenbiocoenose, wie das von zoologischer Seite als selbstverständlich erwartet wird.[1]

[1] Vgl. Friedrichs (1930, S. 89) der von Habitatsukzessionen spricht und darunter die periodisch im Innern der Biocoenose sich vollziehende Umgestaltung einzelner Standorte versteht, z. B. im Gefolge der Selbstplenterung des Waldes.

Tabelle 2.

Tiergruppe	Runde Artenzahlen	
	Deutschland	Buchen-biocoenosen
Mammalia (Säuger)	98	27
Aves (Vögel)	400	70
Reptilia (Kriechtiere)	14	5
Amphibia (Lurche)	19	7
Pisces (Fische)	200	—
Tunicata (Manteltiere)	21	—
Echinodermata (Stachelhäuter)	34	—
Mollusca (Weichtiere) total	490	70
davon: Gastropoda (Schnecken)	370	70
Tentaculata (Moostierchen)	79	—
Arachnoidea (Spinnentiere) total	2,280	560
davon: Großspinnen (Opiliones, Araneae usw.)	880	80
Kleinspinnen (Acarina und Tardigrada)	1,400	480
Myriapoda (Tausendfüssler)	200	60
Insecta total	28,800	5,210
davon: Apterygota (Urinsekten)	200	100
Rhynchota (Schnabelkerfe)	1,770	320
Coleoptera (Käfer)	6,800	1,550
Hymenoptera (Hautflügler)	10,000	>700
Lepidoptera (Schmetterlinge)	3,000	1,300
Diptera (Zweiflügler)	6,000	1,080
Uebrige Insekten	1,030	160
Crustacea (Krebstiere) total	900	26
davon: Isopoda (Asseln)	87	26
Vermes (Würmer)	3,400	>380
Coelenterata (Hohltiere)	130	—
Porifera (Schwämme)	28	—
Protozoa (Urtiere), ohne Schleimpilze	3,030	>350
Tiere total	40,100	>6,800

Die vorliegende Zählung umfasst demnach die Biota der mitteleuropäischen Buchenwälder (mit Ausschluss der ausgesprochen sauren, *Vaccinium*-reichen Bestände) unter Berücksichtigung der Lebewesen folgender Schichten und Spezialstandorte: Baumschicht inklusive Endoxylen und deren Konnexe, Strauchschicht, Krautschicht, Moosschicht, Laubdecke und Bodenschichten; Epiphyten mit ihren Konnexen; Strukturlücken wie Brandplätze und Windwurfflächen, Rehwechsel usf.; bei den Tieren sind alle berücksichtigt, die regelmässig (wenn auch oft nur in einem Entwicklungsstadium) im Buchenwald angetroffen werden.

Tabelle 1 bezieht sich auf die Pflanzen des mitteleuropäischen Raumes in der Umgrenzung des Areals der Kryptogamenflora von Rabenhorst.

Tabelle 2 bringt eine entsprechende Zusammenstellung für die Tierwelt. Da aber für ganz Mitteleuropa noch keine zusammenfassenden Zählungen der Arten vorliegen, wohl aber eine solche von W. Arndt (1939 und 1940) über die Fauna Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, welche den Vorteil hat, sich auf viele z. T. noch unveröffentlichte Angaben von Spezialisten stützen zu können, lag es nahe, die Fauna des Buchenwaldes mit der Gesamtfauna Deutschlands zu vergleichen. Die Grenzen sind dabei diejenigen Deutschlands vor 1914.

Folgerungen aus den Tabellen.

Hier sei nur hervorgehoben, dass rund $^1/_6$ aller untersuchten Pflanzen- und Tiergruppen regelmässig im Buchenwald vorkommen und für die weiteren Besprechungen auf die unter 1, S. 488 zitierte Arbeit verwiesen. Zahlreiche Arten zeigen eine deutliche Eingliederung in die Struktur der Biocoenose und sind entwicklungsgeschichtlich gesehen recht eigentlich als Geschöpfe des Waldes zu betrachten. Daraus erhellt die grosse Wichtigkeit der Buchenbiocoenosen für die Differenzierung und ständige Erhaltung einer reichen Garnitur von Arten. Dieser Versuch einer zahlenmässigen Erfassung der epiontologischen Bedeutung der Biocoenose bildet eine Ergänzung zur üblichen arealmässigen Würdigung und enthält eine Reihe von Anregungen für die vergleichend strukturelle Betrachtung verschiedener Lebensräume.

IV. Die praktische Untersuchung bestimmter Wälder in der Schweiz.

A. Auswahl und Lage der Wälder.

Der Idealfall für eine solche Daueruntersuchung wäre ein Naturreservat oder ein anderer durch den Menschen in seiner Struktur möglichst wenig gestörter Wald, wie er in abgelegenen Juratälern noch aufzufinden ist. Im Widerspruch zu dieser Forderung steht die andere nach möglichst häufiger und fortlaufender Untersuchung, so dass wir gezwungen waren, in der näheren und weiteren Umgebung von Zürich unsere Beobachtungsobjekte auszusuchen. Auf zahlreichen und ausgedehnten Vorexkursionen, welche vor allem dem Studium der Strukturverhältnisse gewidmet waren, wählten wir zur dauernden Beobachtung folgende Wälder aus :[1]

[1] Eine genaue Charakteristik der Wälder verschieben wir bis zu dem Zeitpunkte, wo sie nach vorläufigem Abschluss der Untersuchungen ohnehin biocoenologisch-monographisch dargestellt werden müssen.

1. Bestimmte Parzellen zwischen 500 und 750 m in den zürcherischen Staatswaldungen im Sihlwald, wo die Buche optimale Wuchsleistungen zeigt. Von diesen Wäldern schreibt z. B. Schmid (1939): « Am reichsten (in der Seenlandschaft des Molasse-Hügellandes) ist die Buchenbiocoenose noch auf den frischen, nachschaffenden Böden der Fluvioglacialtäler, so des Sihltales, wo die strukturell sehr vollständige Fazies mit *Taxus baccata, Ilex Aquifolium, Daphne Laureola, Milium effusum, Festuca silvatica, Elymus europaeus, Luzula silvatica, Cardamine pentaphylla, Veronica montana,* die Albishänge einnimmt. » Das Gebiet hat noch den weiteren Vorteil, durch die Publikation von Meister (1903) forstgeschichtlich genau bekannt zu sein, so dass wir den Einfluss des Menschen auf die Biocoenose wenigstens teilweise berücksichtigen können.

2. Zwei bis drei Parzellen Buchenhochwald am Pfannenstiel zwischen 750 und 830 m vorwiegend in W.-Exposition, teilweise auf Molasse und auf Moränen (dort eine gewisse Tendenz zur Versauerung).

3. Kalkbuchenwälder aus dem Jura, davon ein Bestand aus dem Langen Randen bei ca. 800 m und einer auf der N.-Seite der Lägern bei 750 m (vgl. Schmid l. c., S. 509: « Der Lägernbuchenwald ist der artenreichste vollständigste des Kantons Zürich. »).

4. Zur vollständigeren Erfassung der Buchenwald-Garnitur und zur Ermöglichung häufigerer Kontrollgänge werden die Aufnahmen dieser drei Hauptuntersuchungsobjekte ergänzt durch fortlaufende Beobachtungen in grösserer Stadtnähe, z. B. am Albis oberhalb Leimbach, am Uetliberg bei Ringlikon, am E.-Abhang des Loorenkopfes, am SW.-Hang des Adlisberges in der Nähe der alten Kiesgrube Degenried, im Sonnenberg (Grossmutterbuche), Stumpbach Rehalp, sowie mehr oder weniger regelmässige Exkursionen auf den Altberg, nach Alten bei Andelfingen usf. Zur Untersuchung untergeordneter Fragen, z. B. über den Lebenszyklus von Tieren, die Wuchsform von Pflanzen und das Studium einfacher Konnexe dürften auch diese stärker anthropogen beeinflussten Wälder durchaus geeignet sein, solange die Möglichkeit besteht, später die Befunde an Hand eines längeren Aufenthaltes in einem Urwald überprüfen zu können.

B. Durchführung der Exkursionen.

Begonnen wurde mit den regelmässigen Exkursionen im Frühjahr 1938. Sie fanden anfänglich jede Woche, später sogar zwei- bis dreimal wöchentlich bei jedem Wetter und in allen Jahreszeiten statt. Die Einarbeitung in die Sammel- und Fangmethoden bei den einzelnen systematischen Gruppen erforderte selbstverständlich viel Zeit und musste mit manchem Misserfolg verdient werden. Je nach Wetter und Jahreszeit wurden, oft vom Zufall geleitet, bald die einen, bald die andern

Gruppen « gejagt ». Günstige Funde und überdurchschnittlich reiches Vorkommen einzelner Gruppen führten von selbst zu vorübergehender Spezialisierung. Wir legten grosses Gewicht auf die Führung eines möglichst genauen Tagebuches unserer Beobachtungen. Dieser Forderung konnten wir eigentlich nur dann im wünschbaren Masse gerecht werden, wenn wir mindestens zu zweit uns in die Arbeit teilten. Mein ständiger Begleiter auf den Exkursionen war meine Frau, ohne deren tätige Mithilfe diese Untersuchung noch lange nicht so weit gediehen wäre. Daneben beteiligten sich an diesen Sammelexkursionen hin und wieder Kollegen, denen ich für ihre Unterstützung ebenfalls zu Dank verpflichtet bin.

C. Bestimmung des Materials.

Um allen Einwänden betreffend die Gefahren einer zu grossen Zersplitterung oder dilettantenhaften Bearbeitung des gesammelten Materials von vornherein begegnen zu können, sei betont, dass wir nur in den seltensten Fällen in der Lage sind, unsere Funde selbst vollständig zu bestimmen. Diese Einsicht hindert uns nicht, immer dann, wenn sich ein grösseres Material einer bestimmten Gruppe angesammelt hat (was die Uebersicht sehr erleichtert), eine systematische Sichtung vorzunehmen. Dies ist schon darum nötig, dass wir nicht die gleiche Form allzu häufig sammeln. In vielen Fällen ist es auch durchaus möglich, bei der Bestimmung bis zu den Arten vorzudringen, denn neuere Floren und Faunenwerke enthalten oft Schlüssel nach gut erkennbaren Merkmalen. Das letzte Wort hat aber immer der Spezialist, und ich freue mich, dass gerade die Systematiker grosses Interesse zeigen an Material, das aus ganz bestimmten Biotopen stammt, so dass wir wohl hoffen dürfen, wenn unsere Aufsammlungen grösser geworden sind, für jede Gruppe einen Spezialisten für die Revision zu gewinnen.

D. Verwertung der Resultate.

Der erste Niederschlag unserer Exkursionstagebücher und der Bestimmung des gesammelten Materials ist ein Inventarkatalog der untersuchten Wälder. Diese Kartothek gibt Aufschluss, welche Tier- und Pflanzenformen bis anhin in unsern untersuchten Wäldern von uns festgestellt worden sind. Dieser Katalog ist der Ausgangspunkt für den folgenden umfassenderen Korrelationskatalog, in welchem nicht nur aus der eigenen Beobachtung, sondern auch aus der Literatur alles zusammengetragen werden soll, was wichtig ist für die Beurteilung der Rolle des betreffenden Lebewesens in der Struktur der Biocoenose. Die Anlage eines solchen Kataloges für annähernd 11,000 Arten setzt umfangreiche organisatorische Vorarbeit voraus und wäre auf Jahre hinaus für ganze Institute als Arbeitsbeschaffung geeignet. Dieser Katalog könnte in Form eines Nachschlagewerkes über die einzelnen Arten ver-

öffentlicht werden und soll seiner Bedeutung entsprechend im folgenden Kapitel eingehend besprochen und durch ausgeführte Beispiele erläutert werden.

V. Der Korrelationskatalog als Grundlage der biocoenologischen Wertung der einzelnen Arten.

Der Korrelationskatalog soll alles vom biocoenologischen Standpunkte aus Wissenswerte über die einzelnen Arten enthalten. Um eine Normierung der Notizen zu erreichen, erwies es sich als praktisch, ein Frageschema aufzustellen, damit keine wichtige Eigenschaft vergessen würde, und damit bei einer Kontrolle sofort feststellbar ist, welche Daten für eine Art noch fehlen, d. h. wo weitere Beobachtungen oder Experimente einsetzen müssen. Die geleistete Vorarbeit in der Literatur soll möglichst weitgehend ausgenützt werden; denn es hätte keinen Sinn, lange Zeit darauf zu verwenden, die Lebensweise eines bereits monographisch erforschten Biocoenosegliedes nochmals zu beobachten. Die Untersuchung solcher Formen soll vorläufig zurückgestellt werden zugunsten anderer, die noch weniger bekannt sind.

Wenn die Notizen für eine Spezies einen gewissen Grad der Vollständigkeit erreicht haben, soll es möglich sein, die Art bestimmten Lokalisations- und Korrelationstypen zuzuteilen, wie dies für die Aufstellung des synthetischen Schemas der Biocoenose nötig ist (vgl. VIII. Kapitel). Das Frageschema hat also auch auf die spätere Verarbeitung der Notizen für die Typenbildung Rücksicht zu nehmen. Es wurde versucht, bei jeder Fragengruppe anzudeuten, welche Eigenschaften sich dafür eignen, und zugleich eine Uebersicht über die Haupttypen gegeben, soweit sie nicht aus der Literatur bei Gams (1918) und Friedrichs (1930) entnommen werden können.

Das Frageschema des Katalogs.

A. Räumliches Vorkommen und Ortsgebundenheit.

Da viele Lebewesen im Laufe ihrer ontogenetischen Entwicklung ihren Lebensort und oft sogar die Biocoenose wechseln, müssen die hier aufgestellten Fragen wenn möglich für jedes Lebensalter gesondert beantwortet werden.

a) Wo? Für die nachfolgende strukturelle Würdigung der Arten ist eine genaue Ortsbestimmung in der Biocoenose unerlässlich; deshalb soll der Katalog Auskunft geben über die Zugehörigkeit zu bestimmten Schichten, Organräumen oder Spezialbiotopen. Der Idealfall wäre eine genaue Kenntnis darüber, wo in der Biocoenose zu einer bestimmten Zeit ein bestimmtes Lebewesen mit Sicherheit anzutreffen ist. Bei Tieren kann dabei der Wohnraum vom Jagd- oder Frassraum verschieden sein, und viele Formen benützen auch besondere, von beiden ver-

schiedene Zufluchtsorte (vgl. die Begriffe Standpflanze, Nährpflanze, Aufenthaltspflanze von Heikertinger, 1915).

b) Ortsgebundenheit? Als Grundlage für die Aufstellung der Lokalisationstypen muss nicht nur notiert werden, ob ein Organismus haftet, wurzelt oder frei beweglich ist, sondern sinngemäss auch innerhalb welcher Grenzen er sich bewegt (die Mittel, deren er sich zur Fortbewegung bedient, sind für die Aufstellung der Lokalisationstypen nur insofern wichtig, als rasch bewegliche Tiere im allgemeinen die Grenzen ihrer Spezialbiotope vielfach überschreiten).

c) Mit wem zusammen? Diese Frage ist aus der Praxis herausgewachsen, denn hier lassen sich alle diejenigen Beobachtungen unterbringen, die vorerst belanglos erscheinen, aber zur Beantwortung von Problemen der Konkurrenz, der Nahrungsbeziehungen usf. vielfach von höchster Wichtigkeit sein können.

d) Wieviel und wie verteilt? Die Methoden und Begriffe, die sich mit der Erfassung der mengenmässigen Verteilung der Arten in der Biocoenose beschäftigen, können wohl zum grössten Teil von der Pflanzen- und Tiersoziologie übernommen werden. Soweit es sich um Fragen der Raumfüllung handelt, wird sich eine genaue Messung und Zählung an Stelle blosser Schätzung nicht umgehen lassen, wofür auch bei der Tierwelt die Methoden stark verbessert worden sind (vgl. Friedrichs, 1930). Nur bei solchen exakten Methoden lassen sich auch allfällige Schwankungen im Bestand genauer erfassen und damit die Minimal- und Maximalwerte (Volterra, 1927; Umberto d'Ancona, 1939) des Kontingentes der Art innerhalb der Biocoenose bestimmen.

In der Praxis macht man immer wieder die Erfahrung, dass bei der Zählung der Arten und der Beobachtung ihrer Soziabilität sich aus den resultierenden Zahlen oft ganz überraschende Hinweise für die Zuteilung zu einem bestimmten Spezialbiotop ergeben.

Typisierung: Für das synthetische Schema der Biocoenose werden die Antworten unter a) und b) zusammengefasst zur Zuteilung zu den Lokalisationstypen unter gleichzeitiger Angabe ihrer mengenmässigen Vertretung in der Biocoenose. Die folgende Uebersicht über die Lokalisationstypen stützt sich in erster Linie auf die Erfahrungen im Buchenwald, lässt also vor allem die Gewässer fast gänzlich ausser acht und müsste für andere Biocoenosen je nach den vorkommenden Spezial-Biotopen wieder anders lauten.

A. Auf eine Schicht oder einen Spezialbiotop mehr oder weniger streng lokalisiert.

I. Ausschliesslich unterirdisch.

a) **Im Bodenwasser.** (Protozoen vgl. Friedrichs 1930, S. 378 ff.)

b) **In bestimmten Bodenschichten.** Tipulidenlarven, Fruchtkörper und Myzelien der Tuberaceen und Puppen vieler Schmetterlinge; hieher auch Bewohner abgestorbener Wurzeln.)

c) **In tierischen Bauten.** Entweder eigene Bauten wie *Talpa europa,* Mäuse und Ameisen; oder in fremden Nestern wie *Homoeusa acuminata* und andere Käfer der Gattungen *Thiasophila, Dinarda;* ferner Motten, Spinnen usf. in Ameisennestern; und *Aleochara spadicea* in Maulwurfsnestern.

d) **Unterirdisch in Lebewesen oder deren Organen:** Endomyzelien parasitischer Pilze, z. B. *Cordiceps capitata* in *Elaphomyces* (Hirschtrüffeln) oder *Cordiceps militaris* in unterirdischen Schmetterlingspuppen; Larven des Käfers *Liodes cinnamomea* in Trüffeln, *Sclerotinia tuberosa* in *Anemone nemorosa*-Rhizomen usf.

II. Nur in bodennahen Schichten.

a) **Direkt auf dem nackten Erdboden.** (Bodenbewohnende Moose, Listen davon z. B. im Sammelband Rübel, 1932.)

b) **An Steinen** (Algenüberzüge, Flechtenüberzüge, nicht für den Wald spezifisch).

c) **In ephemeren Wasseransammlungen,** z. B. in den am Grunde verwachsenen Blättern von *Dipsacus silvester.* (Genaue Assoziationstabellen und Spezialliteratur bei Pfeiffer, 1940.)

d) **In leblosen organischen Stoffen:**

1. *In der Laubstreu* = Stratobios. Dieser Lebensraum, der zufolge der fortschreitenden Zersetzung des Laubes gegen unten keine deutlichen Grenzen hat, spielt im Buchenwald eine sehr wichtige Rolle und ist ungemein dicht bevölkert (Pilzmyzelien, deren Fruchtkörper bei den kleinsten Vertretern noch innerhalb der Schicht bleiben, z. B. *Mycena fagetorum;* Isopoden, Myriapoden, Collembolen, viele Larven anderer Insekten, ferner Ueberwinterung einer grossen Zahl von Puppen, z. B. von Lepidopteren oder Imagines von Käfern usf., das ganze Jahr Milben, Lycosiden, Gastropoden und besonders deren Eier).
2. *In bodennahen tierischen Bauten* (bodenbrütende Vögel, Läger von Hasen usf.; darin eigene Fauna von Insekten und Arachnoiden).
3. *In Holz* (Pilzmyzelien, Myxomyzeten, eine grosse Zahl von Insekten und Insektenlarven, besonders Koleopteren; je nach dem Grade der Verwitterung auch Myriapoden, Lumbriziden und Acari. Baumstümpfe werden von vielen Formen bevorzugt als Ueberwinterungsquartier oder zur Eiablage benützt).

4. *In Früchten* (abgefallene Früchte und Fruchtstände werden als Spezialbiotope von eigenen Spezialisten bewohnt, wie z. B. Buchnüsse von *Carpocapsa grossana* und verschiedene Beeren von Schimmelpilzen usf.).
5. *In und an Aas* (Käfer, besonders Larven von *Necrophorus, Tanatophilus;* dann Fliegenlarven, z. B. von *Calliphora spec.* und deren Episiten).
6. *In und an Kot* (neben *Geotrupes*-Arten, *Aphodius*-Arten und andern Koleopteren auch viele Dipteren).

e) **An oder zwischen Lebewesen :**

1. *Am Basisteil der Baumstämme* (Moosgesellschaften, Flechtengesellschaften, Listen bei Ochsner l. c., Markgraf l. c. u. a.).
2. *An Sträuchern* (Arachnoiden, besonders die deckennetzbildenden *Linyphiidae;* Insektenlarven; Coccoidea usf.).
3. *An krautigen Pflanzen und deren Blüten* (hierher alle Insektenlarven, die in der Literatur bezeichnet werden « an niederen Pflanzen », besonders Raupen, Blattläuse, Zikaden u. a. Hemipteren sowie alle regelmässigen Blütebesucher).
4. *In Moospolstern und Flechtengesellschaften* des Bodens und am Basisteil der Bäume (Pilze wie *Mycena supina* u. a.; zahlreiche Nematoden; Apterygoten, z. B. *Isotoma viridis, Neanura muscorum* usf.; Zikaden wie *Stiroma*-Arten; Lepidopteren wie *Scoparia*-Arten; Koleopteren, z. B. *Tachyporus spec.;* Dipteren wie *Phora spec.* oder *Cylindrostoma distinctissima,* deren Larve einem Mooszweig gleicht; Arachnoiden, z. B. *Walckenaera spec.;* Gastropoden wie *Pupa* und andere kleine Schnecken).
5. *An Tieren* (hierher die epizoisch auf Tieren der bodennahen Schichten lebenden Arten von Mallophagen, Aphanipteren, Anopluren usf.

f) **In lebenden Organismen** (der bodennahen Schichten) :

1. *In Pflanzen.* (Wo nötig kann noch eine weitere Unterteilung stattfinden, je nachdem ob die Arten sich im Stengel, in Blättern, Blüten oder Früchten befinden. Hierher gehören die meisten Ustilagineen, Uredineen und andere entoparasitische Pilze, ferner pflanzenparasitische Nematoden (Aelchen), Gallenerreger und zahlreiche minierende Insektenlarven.)
2. *In Tieren* (Entoparasiten von den Protozoen und Würmern bis zu den Insekten).

III. Nur in höheren Schichten.

a) **In ephemeren Wasseransammlungen,** z. B. in Astlöchern (vgl. II c).

b) **In leblosen organischen Stoffen :**

1. *In Borke oder abgestorbenem Holz.* (Borke und abgestorbene Aeste in den Baumkronen werden ebenfalls von Pilzmyzelien befallen, z. B. *Placodes spec., Polystictus spec., Pleurotus spec.* usf., ferner von vielen Käfern aus den Gattungen *Anobium, Callidium, Sinodendron* usf.)
2. *In Vogelnestern und andern tierischen Bauten.* (Hieher besonders *Argasidae, Ixodiae* und *Acari* als Spinnentiere, welche in Vogel- und Fledermausnestern vorkommen, daneben auch Mallophagen und andere Insekten, ferner *Dendrolaelaps*-Arten in Borkenkäfergängen.)

c) **An oder zwischen Lebewesen :**

1. *An Baumstämmen und Zweigen.* (Epiphytische Algen-, Flechten-, Moosgesellschaften, siehe Ochsner l. c.; auch viele Tiere haben ihren ständigen Aufenthalt an den Zweigen oder an den Stämmen der Bäume: *Sciurus vulgaris, Muscardinidae;* von den Vögeln natürlich besonders die baumgebundenen *Picidae, Certhia spec.* usf.; Gastropoden steigen bei Regenwetter regelmässig bis in die Kronen hinauf; viele Insekten suchen Baumstämme auf als Unterschlupf, z. B. Koleopteren, als Ruheplatz tagsüber oder während der Nacht, wie Lepidopteren, oder sie haben dort ihren ständigen Aufenthalt, wie *Coccus fagi, Lachnus exsiccator* und andere Schildläuse, auch Apterygoten, ferner viele Acari und grössere Spinnen.)
2. *In epiphytischen Pflanzengesellschaften.* (Da die unter 1 genannten Algen-, Flechten- und Moosgesellschaften selber wieder Spezialbiotope darstellen, hat es sich als praktisch erwiesen, für ihre Bewohner, vor allem Nematoden, Insekten und Acari, eigene Lokalisationstypen aufzustellen, trotz der Uebergänge, die sie mit denen am Basisteil der Stämme und auf dem Erdboden verbinden.)
3. *An Blättern oder Blüten.* (Viele Fraßspezialisten mit strenger Lokalisation, wie die Lepidopteren *Drepana cultraria, Ornix fagivora* usf.; *Orchestes fagi* und andere Käfer als Imago, ferner Acari, wie *Eriophyes spec., Monochetus sulcatus, Phyllocoptes spec.* usf.)
4. *An Tieren der Stämme und Kronen.* (Entsprechen den epizoischen Formen auf Tieren der bodennahen Schichten.)

d) **In Lebewesen :**

1. *In lebenden Stämmen und Zweigen.* (Hieher die gefürchteten primären Holzschädlinge der Forstliteratur und solche Formen,

z. B. Insekten, welche ebenfalls ins lebende Holz vordringen, wie *Cerambyx Scopolii, Xyloterus spec., Sirex spec., Cimbex spec., Platypus cylindrus* usf. oder die Pilze *Polyporus epileucus, P. cuticularis* u. a.

2. *In lebenden Blättern* (blattminierende Formen wie *Orchestes-fagi*-Larven oder Gallenerreger wie *Cecidomyia fagi* und *C. annulipes,* ferner viele entoparasitische Pilze wie in der Krautschicht).
3. *In Tieren der höheren Schichten* (Entoparasiten der Vögel. Fledermäuse usf.).

B. Durch mehrere Schichten hindurchgehend.

I. **Ortsveränderung nur durch Wachstum** (Pflanzen). Ein junges Individuum der oberen Schichten durchwächst im Laufe längerer Zeiträume der Reihe nach alle tieferen Schichten, so dass es bei allen diesen mitgezählt werden muss. Die vorkommenden Lokalisationstypen, die im folgenden nur durch die obere oder untere Grenze bezeichnet sind, werden bei der monographischen Bearbeitung eines konkreten Waldes am besten metrisch begrenzt.

a) Boden bis Moosschicht (Moose, Flechten, Fruchtkörper von Pilzen usf.);
b) Boden bis Krautschicht (Blütepflanzen und Farne);
c) Boden bis Strauchschicht (Blütepflanzen);
d) Boden bis Baumschicht (Blütepflanzen).

II. **Ortsveränderung zufolge Eigenbewegung** (Tiere). Je stärker eine Form von ihrer Beweglichkeit Gebrauch macht, um so schwieriger wird eine Zuteilung zu einem Lokalisationstyp. Eine genaue Beschreibung der Biocoenose müsste daher bedeutend mehr Kategorien enthalten als die folgenden, die alle nur den Sinn haben können, dass ein Lebewesen sich vorwiegend in den genannten Schichten aufhält. Doch lassen sich für bestimmte Jahreszeiten, Witterung oder Tageszeiten und für bestimmte Lebensalter oft überraschend genaue Aussagen über die Lokalisationen der Formen aus der einschlägigen Literatur entnehmen.

a) Vorwiegend unterirdisch. (Muridae.)
b) Vorwiegend in Moos- und Krautschicht. (Viele Carabiden und flugunfähige Orthopteren und Hemipteren; hierher auch *Lepus.*)
c) Von Moos- bis Strauchschicht. (*Capreolus,* viele Spinnen, z. B. Opiliones usf.)
d) Vorwiegend in Strauch- und Baumschicht. (Vögel und kleine Säuger, welche nur selten den Erdboden aufsuchen.)
e) Vorwiegend Baumschicht oder Luftraum darüber. (Vögel.)

f) Ohne Bevorzugung einer Schicht. (Vögel, Hornissen und andere leichtbewegliche Formen.)

B. Zeitliches Vorkommen.

Je nach der Organisationshöhe der betrachteten Form haben die hierher gehörigen Beobachtungen eine mehr oder weniger grosse Bedeutung. Bei *Protobionten* werden wohl nur jahreszeitliche Schwankungen im Vorkommen und spezielle Ueberdauerungsstadien besondere Beachtung verdienen. Bei den *höheren Pflanzen* gehören hierher sämtliche Angaben über die Periodizität im weitesten Sinne,[1] z. B. Zeit der Keimung, Beginn und Dauer der Assimilation (Sommergrüne, Wintergrüne), das Wurzelwachstum (noch günstiger ist die Anführung der Zeitdauer der Aufnahmetätigkeit der Wurzel zur Feststellung allfälliger Komplementär-Assoziationen), Blütezeit und Frucht- oder Sporenreife, Beginn der Winterruhe, Ueberwinterungsmodus (Lebensform im Sinne von Raunkiaer, 1905). Bei den *höheren Tieren* ist ebenfalls die Kenntnis des ganzen Lebenszyklus nötig, vor allem Zeit der Eiablage oder Geburt, Dauer der Entwicklung vom Jungtier zum Reiftier mit Berücksichtigung allfälliger Larven- oder Puppenstadien und Zeit der Vermehrung, Ueberwinterungsmodus, Lebensdauer usf.

Typisierung: Die grossen Verschiedenheiten des individuellen Lebenszyklus erschweren eine Typenbildung. Diese scheint auch nicht dringend, da die auffallendsten Periodizitätserscheinungen, soweit sie strukturell von Bedeutung sind, wohl immer dem Schwanken abiotischer Faktoren parallel verlaufen und dort verwertet werden können zur Aufstellung phänologischer Gruppen.

C. Beziehungen zu Klima und Binnenklima.

a) Ansprüche und Abhängigkeiten vom Klima? Bei vielen Pflanzen und Tieren liegen genaue Beobachtungen und Messungen vor über klimatische Grenzen und Ansprüche an einzelne Klimafaktoren, wie Wärme, Licht, Feuchtigkeit, Zusammensetzung der Luft, Windverhältnisse usf. Diese müssen im Korrelationskatalog Platz finden, weil sie wertvolle Hinweise auf die Oekologie spezieller Biotope innerhalb der Biocoenose geben können. In den meisten Fällen wird es so sein, dass die Ansprüche der Formen am besten im Bioklima ganz bestimmter Biocoenosen verwirklicht sind, eben in derjenigen Lebensgemeinschaft, in der sie ihre Eigenschaften im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung ausgebildet haben. Wenn aber ausserhalb der Buchenwälder (vgl. Gams, 1918, S. 452 ff.) einmal in einer schattigen Balm oder in einem

[1] Sehr viele Angaben hierzu können entnommen werden aus: Kirchner, Löw und Schröter (1906).

andern feuchten Wald Pflanzen gefunden werden, die sonst vorwiegend auf die Buchenwälder lokalisiert sind, so sagt das nichts aus gegen den Wert der Pflanze als Zeiger. Wir müssen im Gegenteil annehmen, dass die zu ihrem Gedeihen nötige Faktorenkombination eben unter speziellen Verhältnissen auch ausserhalb der Biocoenose verwirklicht sein kann. Bei örtlich begrenztem Vorkommen in fremden Biocoenosen muss dabei erst noch die Frage geprüft werden, ob nicht eine Pflanze als Relikt einer Gürtel-Transgression heute in einer ungewohnten Umgebung gefunden wird.

b) *Schafft die Art ein Bioklima?* Diese Rubrik hat natürlich die grösste Bedeutung bei den dominanten Pflanzen in den verschiedenen Schichten, die in erster Linie für die Schaffung eines Mikroklimas verantwortlich sind. In Grenzgebieten ihres Areals ist ihnen das nicht mehr immer in dem Masse möglich, dass es zur Ausbildung der normal struierten Biocoenose kommt; so haben wir in Sizilien mehrfach beobachtet, dass die Buche zwar noch gedeiht (ihre Ansprüche an das Klima werden also noch erfüllt), aber die von ihr gebildeten Wälder zeigen einen Unterwuchs, der deutlich verrät, dass es der Buche nicht mehr möglich ist, das normale Lokalklima für die Ausbildung einer kompletten Buchenbiocoenose zu schaffen.[1]

Typisierung. Zur Typenbildung können die mannigfachen bioklimatischen Helotismen verwertet werden, die sich äussern in

a) *Abhängigkeiten des Rhythmus der Dominanten vom Klima,*

b) *Abhängigkeiten des Rhythmus und der Verteilung der Subordinierten von den Dominanten* und dem durch diese bedingten Bioklima, z. B. Fehlen oder Vorhandensein der Winterruhe bei Pflanzen und Tieren des Waldes,
Fehlen oder Vorhandensein der xerischen Anpassungen je nach dem Spezialbiotop,
Zonierungen je nach Lichtgenuss,
Räumliche Verteilung der Tiere je nach Luftbewegungen,
Blüten- und Verbreitungsbiologie, je nach den Luftbewegungen (Windbestäubung und Anemochorie vgl. Besprechung der Blütenpflanzen im VI. Kapitel) usf.

D. Beziehungen zum Boden.

a) *Ansprüche und Abhängigkeit vom Boden?*

b) *Beeinflussung des Bodens?* In ähnlicher Weise wie beim Klima lassen sich bei vielen Pflanzen und Tieren deutliche Abhängigkeiten vom Boden feststellen, wenn auch im allgemeinen diese

[1] Vgl. die ähnlichen Beobachtungen bei Markgraf, 1932.

Faktoren viel weniger genau untersucht sind als die klimatischen. Neben Wassergehalt, Durchlüftung, Bodenchemismus, Azidität, Korngrösse usf., müssen im Einzelfall die im Boden enthaltenen Spezialbiotope wie das Bodenwasser, Nester und Gänge grösserer Tierformen usf. berücksichtigt werden.

Typisierung : Von einer allgemeinen Typenbildung wird man absehen können, dagegen ist z. B. bei den wurzelnden Organismen eine Unterscheidung in Humusbodenwurzler und Mineralbodenwurzler angebracht, usf. Auch pH-Spezialisten, Arten flachgründiger und tiefgründiger Böden lassen sich bei Pflanzen und Tieren unterscheiden. In bezug auf die Beeinflussung des Bodens spielen für das Gleichgewicht der Biocoenose vor allem diejenigen Pflanzen eine wichtige Rolle, die eine Versauerung hervorrufen oder dieser entgegenwirken. Bei vielen Arten, die sowohl Klima wie Boden verändern (im Sinne der Schaffung eines speziellen Standortes mit eigenem Bioklima), lassen sich auch besondere Typenbildungen wie standortsschaffend, aufbauend, abbauend usw. rechtfertigen. Oft ist eine Standortsbeeinflussung direkt zu erschliessen aus Vitalitätsrückgängen oder völligem Verschwinden anderer Lebewesen oder aus dem Auftreten neuer Formen, welche Sukzessionen einleiten oder andeuten können.

E. Stoffwechselbeziehungen.

Im Frageschema nicht mehr behandelt wird die Nährstoffaufnahme der autotrophen Lebewesen, da sie beim Boden bereits ihren Platz findet, dagegen muss sie selbstverständlich bei der Typenbildung berücksichtigt werden. Für die Aufstellung des Kataloges kommen eigentlich nur drei Fragestellungen in Betracht :

a) Wovon ernährt sich der Organismus ?
b) Wer ernährt sich von dem Organismus ?
c) Welches sind seine Symbionten ?

Von der genauen Beantwortung dieser Fragen hängt die spätere Zuteilungsmöglichkeit zu einzelnen Korrelationstypen in hohem Masse ab; man wird daher besonders bei den heterotrophen Lebewesen auf den Spezialisierungsgrad in der Nahrungsauswahl streng zu achten haben. Jede in der Natur festgestellte Frasskorrelation ist beim passiven und aktiven Teil anzuführen, weil sonst die Notizen dann, wenn man sie braucht, nicht mehr gefunden werden. In der Praxis lauten die beiden Fragestellungen für Pflanzen und Tiere etwas verschieden :

a_1) **Wovon ernährt sich die Pflanze ?** (Nur die heterotrophen)

1. *Phytoparasitismus*
2. *Zooparasitismus*

} Bei beiden mit genauer Angabe der parasitierten Organe des Wirtes und eines allfälligen Wirtswechsels oder teilweisen Parasitismus.

3. *Saprophytismus.* Wichtig ist hier der Spezialisationsgrad. Zum Beispiel Nahrungsentzug aus Holz, Laub, Humus, faulenden Pilzen. Hieher auch Nektarhefe, Schimmel auf Früchten usf.

b_1) **Wer ernährt sich von der Pflanze** (gleichgültig, ob diese selbst autotroph oder heterotroph ist).

1. *Von lebenden Teilen,* d. h. welches sind ihre Parasiten oder Feinde ?
2. *Von Ausscheidungen* (Harz, Nektar usf.) ?
3. *Von abgestorbenen Teilen und welchen ?* (Besonders wichtig im Wald sind die xylophagen Tiere und holzbewohnenden Pilze.)

a_2) **Wovon ernährt sich das Tier ?**

1. *Phytophagie* in allen ihren Formen vom spezialisierten Parasiten und Monophagen oder Pollenfresser bis zum wenig wählerischen Polyphagen.
2. *Zoophagie* in allen Möglichkeiten und Uebergängen von Episitismus bis Parasitismus.
3. *Sekretophagie.* Frass von Ausscheidungen wie Nektar, Zuckersaft der Blattläuse, Wachs usf., wobei gar nicht immer gesagt ist, dass bei Nektarfrass das Tier wirklich als Bestäuber in Frage kommt (Nektarraub durch Hummeln).
4. *Saprophagie.* Frass abgestorbener Pflanzenteile (in vielen Fällen werden an Stelle der faulenden Pflanzensubstanz Mikroorganismen, die darin leben, gefressen).
5. *Nekrophagie.* Aasfrass.
6. *Koprophagie.* Frass von bereits abgesetztem Kot. (Ueber die vielen Spezialfälle wie Sozialparasitismus, Metaphagie vgl. Friedrichs, 1930.)

b_2) **Wer ernährt sich von dem Tier ?**

1. *Von der lebenden Substanz* (Parasiten und Episiten).
2. *Von Sekreten.*
3. *Von abgestorbener Körpersubstanz.*
4. *Von Exkrementen.*

c_1), c_2) **Welches sind die Symbionten der Pflanze resp. des Tieres ?**

Typisierung : Ein nur auf der Ernährung beruhendes Typensystem müsste drei Kategorien umfassen: autotrophe, heterotrophe und solche, die in obligatorischer Symbiose leben. In jeder Gruppe besteht kein Grund, Pflanzen und Tiere zu trennen. Z. B. ist es bei der Betrachtung der Schmarotzer eines gegebenen Wirtes gleichgültig, ob diese Pflanzen oder Tiere sind. Ebenso kommt es für den Stoffwechselkreislauf auf das gleiche heraus, ob abgestorbenes Buchenlaub von Pilzen weiterverarbeitet wird oder von Tausendfüsslern und Milben, die Hauptsache ist, dass es nicht

liegen bleibt und so aus dem Kreislauf ausscheidet. Wenn im vorstehenden Frageschema die heterotrophen Pflanzen von den Tieren getrennt waren, so geschah dies nur deshalb, weil sowohl von botanischer als auch von zoologischer Seite bereits gute Ausdrücke und Kategorien aufgestellt sind, die nicht ohne weiteres zu einem Pflanzen und Tiere umfassenden System vereinigt werden konnten.

F. Fragen zu Vermehrung, Konkurrenz und Gleichgewicht.

In dieser Gruppe sollen alle diejenigen Eigenschaften der Lebewesen behandelt werden, welche für die Konkurrenz im weitesten Sinne, d. h. für die Erhaltung der Art und die Regulierung ihrer Vertretung in der Biocoenose wichtig sind, soweit sie nicht schon dem vorigen Abschnitt über Stoffwechselbeziehungen entnommen werden können.

a) Art resp. Arten der Vermehrung. Für biocoenologische Untersuchungen ist dabei weniger wichtig, ob die Vermehrung geschlechtlich oder ungeschlechtlich geschieht, als ob die entstehenden Jungpflanzen (Tiere) bereits imstande sind, sich gegenüber den mannigfachen Umweltsfaktoren zu behaupten und in welchem Grade. So ist in der Regel bei vegetativer Vermehrung durch Ausläufer die relative Sterblichkeit geringer als bei Vermehrung durch Samen, und bei dieser im allgemeinen wieder geringer als bei Ausbreitung durch Sporen. Der Vernichtungsfaktor wird damit zum Ausdruck für den Widerstand der Umwelt (vgl. Chapman, 1928).

b) Keimzahlen pro Zeiteinheit. Die Zahl der hervorgebrachten Nachkommen pro Zeiteinheit ist innerhalb gewisser Grenzen bei Pflanzen und Tieren ein guter Maßstab für die Vitalität, und es muss schon aus diesem Grunde versucht werden, darüber vergleichende Feststellungen zu machen. Zur Bestimmung des normalen Vernichtungskoeffizienten sind auch Angaben über Lebensdauer, Beginn und Ende der Fortpflanzungsperiode und die normale Generationenzahl nötig. Der Vernichtungskoeffizient muss bei bekannter Fortpflanzungsintensität um so grösser sein, je geringer das Kontingent der Art innerhalb der Biocoenose ist, d. h. je kleiner die ideale Durchschnittsvertretung in der Biocoenose ist. Von besonderem Interesse ist dabei noch die Frage, ob die Art überhaupt zur Generativgemeinschaft (Stüssi, mündl.) gehört, d. h. ob die innerhalb der Biocoenose produzierte Keimzahl gross genug ist, um ihren Bestand auf die Dauer zu erhalten.

c) Bestäuber bei Blütepflanzen. Vom Bestäuber aus gesehen ist die Frage bereits bei den Stoffwechselbeziehungen erwähnt worden als Sekretophagie (Nektar-) und Phytophagie (Pollenfrass). Von

der Pflanze aus gesehen ist es eine grundlegende Vermehrungsfrage, denn eine Garniturlücke (das Fehlen des adäquaten Bestäubers) verhindert die Erzeugung von Nachkommenschaft, sofern nicht Selbstbestäubung oder asexuelle Fortpflanzung in die Lücke tritt.

d) *Raumbehauptung und -eroberung als Ausdruck der Konkurrenz.* Der Wettbewerb zweier Individuen oder Arten um Raum, Nahrung, Lichtgenuss usf. hat als Resultat entweder eine beiderseitige Raumbehauptung oder eine Raumeroberung durch die eine Art zur Folge (wenn nicht ausnahmsweise beide dabei zugrunde gehen). In unserem Frageschema sollen daher alle diesbezüglichen Beobachtungen ebenfalls ihren Platz finden. Sie lassen sich gliedern in Einrichtungen zur Raumeroberung und solche zur Raumbehauptung, wobei oft die gleiche Eigenschaft für beide Fähigkeiten dienlich sein kann.

1. *Besitzt der Organismus besondere Einrichtungen oder Eigenschaften zur Raumeroberung?* In Frage kommen vor allem besonders tiefliegende Minima einzelner oekologischer Ansprüche (Feuchtigkeit, Wärme, Lichtgenuss usf.), besonders grosse oekologische Amplituden (die Art wird durch Extreme nicht zurückgeworfen), Fähigkeit zu intensiver Standortsveränderung, aktive Beweglichkeit oder passive Ausbreitungsmittel für die Nachkommen (im Wald besonders Autochorie, Anemochorie, Zoochorie der Pflanzen, bei vielen Tieren neben der aktiven Beweglichkeit noch Ausnützung der passiven Verschleppungsmöglichkeiten, z. B. Phoresie der Acari) usf.
2. *Besitzt der Organismus Einrichtungen oder Eigenschaften zur Raumbehauptung?* Die Raumbehauptung spielt eine besonders grosse Rolle bei den Lebewesen, die nicht zur Ortsveränderung fähig sind (Rhizumenon und Ephaptomenon), d. h. in unserer Biocoenose bei den Pflanzen. Die Lebensform nach Raunkiaer ist hierfür, abgesehen von der Konkurrenz innerhalb der gleichen Kategorien, ein guter Maßstab, weil ihre Einteilung auf der Lage der Ueberdauerungsorgane beruht und ein Phanerophyt als Angehöriger der dominanten Schichten prinzipiell andere Fähigkeiten zur Raumbehauptung besitzt, als eine Lebensform der subordinierten Schichten. Die Raumbehauptung der Art (nicht des einzelnen Individuums) kann bei Pflanzen und Tieren ausser durch die bereits oben genannten Einrichtungen auch gesichert werden durch eine besonders zahlreiche Nachkommenschaft.

e) *Ist von der Art ein deutlicher Einfluss auf das numerische Gleichgewicht der Biocoenose bekannt?* In dieser Rubrik sollen vor allem diejenigen Beobachtungen über Frassleistungen der Tiere

ihren Platz finden, welche den Massenwechsel anderer Arten spürbar beeinflussen. Man denke z. B. an die voneinander abhängigen Schwankungen des Bestandes von Ichneumoniden und ihren Wirten; Aphidoiden und Coccinelliden; *Strigidae* und *Muridae; Cuculus canorus* und den fast ausschliesslich von ihm gefressenen *Arctiidae* usf. Auch Krankheitserreger und Parasiten können zu Massenverschiebungen führen.

f) *Durch welche Faktoren oder Einflüsse wird der Massenwechsel der Art merklich verändert?* Trotzdem die hierher gehörigen Beobachtungen in den meisten Fällen schon unter Klima-, Boden- oder Stoffwechselbeziehungen untergebracht werden können, empfiehlt sich zur Vermeidung einer bloss autökologischen Darstellung ihre Zusammenfassung zu einer eigenen Rubrik, weil diese eine Hervorhebung der lebenswichtigen Korrelationen zwischen der Art und der Gesamtstruktur der Biocoenose gestattet.

G. Fragen zur diagnostischen Bewertung der Arten.

Trotzdem diese Fragen nicht in einen Strukturkatalog hineingehören, werden sie in der Praxis mit Vorteil hier angefügt. Ihre Besprechung findet sich im VII. Kapitel.

Ausgeführte Beispiele zum Korrelationskatalog.

I. Trichia scabra Rost. als Beispiel eines Protobionten.

A. Räumliches Vorkommen und Ortsgebundenheit.

a) *Wo?* An abgestorbenen *Fagus-* und *Acer-Pseudoplatanus*-Stümpfen sowie an abgestorbenen, in der Laubschicht liegenden Aesten.

b) *Ortsgebundenheit?* Plasmodium innerhalb des Holzes kriechend, nach dem Austritt zum Zwecke der Fruktifikation nur eine ganz kurze Strecke zurücklegend.

c) *Mit wem zusammen?* Andere Schleimpilze, vor allem *Lycogala epidendrum, Hemitrichia Vesparium, Trichia Botrytis.* Uebrige Pilze: *Lycoperdon piriforme, Polystictus versicolor, Xylaria hypoxylon.* Urinsekten, z. B. *Tomocerus spec., Aleacma spec.* Käfer wie *Agathidium seminulum* und andere *Silphidae.* Häufig auch *Diplopoda.*

d) *Wieviel und wie verteilt?* Während der Beobachtungszeit an allen Stümpfen eines bestimmten Verwitterungsgrades. Oft handgrosse und grössere Kolonien von Sporangien ausbildend.

B. Zeitliches Vorkommen.

Als Plasmodium wahrscheinlich das ganze Jahr. Reife Sporangien Sommer und Winter anzutreffen, Maximum im Frühling; von uns bisher im IV, V und VII gesammelt. Ueberdauerung s. Raumbehauptung.

C. Beziehungen zu Klima und Binnenklima.

a) Ansprüche und Abhängigkeiten vom Klima? Grosse Wärmeamplitude bewiesen durch das Areal, das sich über die nördliche temperierte Zone und die Tropen erstreckt. Grosse Feuchtigkeitsansprüche.

b) Schafft die Art ein Bioklima? .....

D. Beziehungen zum Boden.

a) Ansprüche und Abhängigkeiten vom Boden? .....

b) Beeinflussung des Bodens? .....

E. Stoffwechselbeziehungen.

a) Wovon ernährt sich der Organismus? Vermutlich von Bakterien (ob ausschliesslich ?).

b) Wer ernährt sich von dem Organismus? Diplopoden, Koleopteren, z. B. *Agathidium seminulum* und andere Arten. Häufig auch Schimmelpilze einer noch nicht bestimmten Art daran beobachtet, welche die normale Sporenbildung stören.

c) Symbionten? .....

F. Fragen zu Vermehrung, Konkurrenz und Gleichgewicht.

a) Art resp. Arten der Vermehrung? Durch Sporen.

b) Keimzahlen pro Zeiteinheit? Sporenzahl noch nicht festgestellt. Glied der Generativgemeinschaft.

c) .....

d) Raumbehauptung und -eroberung als Ausdruck der Konkurrenz.

1. Einrichtungen zur Raumeroberung ? Sporen sehr leicht, daher gute Verbreitungsmöglichkeit. (Areal !)
2. Einrichtungen zur Raumbehauptung ? Plasmodium scheint lange im gleichen Strunk zu bleiben und jedes Jahr neue Sporangien zu erzeugen, denn wenn die alten, um eine Selbstinfektion des Stumpfes zu verhüten, vor der Sporenreife entfernt wurden, erscheinen das folgende Jahr doch neue.

e) Ist von der Art ein deutlicher Einfluss auf das numerische Gleichgewicht der Biocoenose bekannt? Nein.

f) Durch welche Faktoren und Einflüsse wird der Massenwechsel der Art merklich verändert? Nach feuchtkühlem Mai 1939 auffallend häufig.

II. Isothecium myurum Poll. als Beispiel eines Mooses.

A. Räumliches Vorkommen und Ortsgebundenheit.

a) Wo? An älteren Stämmen der Nadel- und Laubbäume (optimal 60—100 Jahre und mehr) vorwiegend an der Basis, seltener bis

Subkronenteil, ausnahmsweise am Boden oder an Steinen, stets im schattigen Waldinnern.

b) *Ortsgebundenheit?* Sprosse der Länge nach mit Rhizoiden an der Unterlage haftend.

c) *Mit wem zusammen?* Deckenbildend mit *Drepanium filiforme, Homalia trichomanoides, Pterygynandrum filiforme, Neckera complanata* u. a. Pilze: *Mycena supina, Galera spec.* Tiere: *Clausilia spec., Nematodes, Walckenaera spec.* und andere Spinnen. Viele Oribatiden, Apterygoten, Dipterenlarven (*Phora* ?).

d) *Wieviel und wie verteilt?* Bei Ochsner l. c., S. 86, Aufnahmetabellen mit Abundanzzahlen, aus denen hervorgeht, dass I. in den genannten Spezialbiotopen absolut dominierend werden kann. Auch in den untersuchten Wäldern stets häufig.

B. Zeitliches Vorkommen.

Vegetatives Wachstum ohne deutliche Periodizität. Sporenreife Herbst bis Winter.

C. Beziehungen zu Klima und Binnenklima.

a) *Ansprüche und Abhängigkeiten vom Klima?* Nur im schattigen Waldinnern, stirbt ab bei Besonnung. Nur in feuchteren Luftschichten (besonders Basis der Stämme !), darum in Wäldern der Nebelstufe häufig.

b) *Schafft die Art ein Bioklima?* Messungen der Wasserabsorption 7,7 (nach Ochsner l. c.), also Schaffung eines eigenen Feuchtigkeitshaushaltes in den Polstern.

D. Beziehungen zum Boden.

a) *Ansprüche und Abhängigkeiten vom Boden?* pH 5,9—6,1 (nach Ochsner l. c.). (Nicht auf Kalk !)

b) *Beeinflussung des Bodens?* Trägt zur Bildung einer eigenen Humusschicht in und unter dem Sprossteppich bei, also standortschaffend.

E. Stoffwechselbeziehungen.

a) *Wovon ernährt sich die Pflanze?* Autotroph.

b) *Wer ernährt sich von der Pflanze?* Kleinschmetterlinge der Gattungen *Scoparia, Gelechia* (*Bryotropha* ?) und wohl auch Schnekken fressen die jungen Triebe; ob die genannten Pilze mit ihren Myzelien nur im Humus oder auch in den abgestorbenen Moosteilen leben, muss zuerst untersucht werden.

c) *Symbionten?* .....

F. Fragen zu Vermehrung, Konkurrenz und Gleichgewicht.

a) Art resp. Arten der Vermehrung? Durch Sporen.

b) Keimzahlen pro Zeiteinheit? Sporenzahl nicht festgestellt. Glied der Generativgemeinschaft.

c) .....

d) Raumbehauptung und -eroberung als Ausdruck der Konkurrenz.

1. Einrichtungen zur Raumeroberung? Deckenbildend durch kriechende Hängesprosse. (Sukzessionen siehe Ochsner l. c.)
2. Einrichtungen zur Raumbehauptung? Das Polster stirbt während des ganzen Jahres nie ab, wächst fortwährend. Ueberwuchert Krustenflechten und wird erst durch Gesellschaften von Blattflechten (Lobarietum) verdrängt.

e) Ist von der Art ein deutlicher Einfluss auf das Gleichgewicht der Biocoenose bekannt? Nein.

f) Durch welche Faktoren und Einflüsse wird der Massenwechsel der Art merklich verändert? Direkte Besonnung lässt Pflanzen absterben.

III. Daphne Mezereum L. als Vertreter der Blütenpflanzen.

A. Räumliches Vorkommen und Ortsgebundenheit.

a) Wo? In den untersuchten Wäldern vorwiegend im Waldinnern. Wurzeln durchstossen Humusschicht bis etwa 50 cm tief, Blätter und Blüten in der untern Strauchschicht. (Nanophanerophyt.) Ohne besondern Anschluss an einen Spezialbiotop.

b) Ortsgebundenheit? Wurzelnd.

c) Mit wem zusammen? Pflanzen: Selten mit *Lonicera Xylosteum* oder jungen Buchen und Ahornen, häufiger aber einzelstehend. Tiere: Bestäuber und Parasiten siehe unten; häufig Netze von Araneen; im Blütenstand die Krabbenspinne *Diaea dorsata* lauernd.

d) Wieviel und wie verteilt? In wenig gestörten Wäldern häufig, meist zerstreut wachsend; wild nur selten eine Höhe von über 1 m erreichend.

B. Zeitliches Vorkommen.

Blüte im II—IV, Blätter nach der Blüte vom IV an. Fruchtreife im VIII. Beginn der Winterruhe Ende IX.

C. Beziehungen zu Klima und Binnenklima.

a) Ansprüche und Abhängigkeiten vom Klima? Die Art gliedert sich mit ihrer frühen Blütezeit gut in das Binnenklima des Buchenwaldes ein.

b) Schafft die Art ein Bioklima? Nein.

D. Beziehungen zum Boden.

a) Ansprüche und Abhängigkeiten vom Boden? .....
b) Beeinflussung des Bodens? .....

E. Stoffwechselbeziehungen.

a) Wovon ernährt sich die Pflanze? Autotroph.
b) Wer ernährt sich von der Pflanze? Pflanzliche Parasiten: *Marssonia daphnes* erzeugt bräunliche Flecken auf den Blättern. *Trichothecium candidum* an den Blättern, ebenso *Leptothyrium mezerei* und *Cladosporium herbarum; Tubercularis vulgaris* an Aesten und Stämmen. Tierische Parasiten: *Anchimia daphnella, A. cristalis* (Blattwicklermotten); *Phyllobrostis hartmanni* (Miniermotte), *Dasyneura daphnes* (Gallmücke, die rote Gallen an der Sproßspitze hervorruft). Ferner zwei Nachtfalter und eine Blattlaus, die Gallen erzeugt, und andere Fraßspuren unbekannter Herkunft.
Nektar wird geholt von *Bombus hortorum, Apis mellifica, Gonepteryx rhamni, Vanessa,* einer Fliege.
Abbau abgestorbener Zweige durch *Fusarium inseptatum.*
Ferner *Polystictus* und *Tremellodon,* je eine Art.
c) Symbionten? .....

F. Fragen zu Vermehrung, Konkurrenz und Gleichgewicht.

a) Art resp. Arten der Vermehrung? Durch Samen.
b) Keimzahlen pro Zeiteinheit? Durchschnittlich 5—20 einsamige Beeren pro Blütenstand. Beginn der Blüte etwa vom 6. Jahr an. Lebensdauer Jahrzehnte. Glied der Generativgemeinschaft.
c) Bestäuber? Siehe oben. Beerenfresser: Drosseln, Schnecken.
d) Raumbehauptung und -eroberung als Ausdruck der Konkurrenz.
1. Einrichtungen zur Raumeroberung? Endozoische Samenverbreitung.
2. Einrichtungen zur Raumbehauptung? Sehr lange auch im tiefsten Schatten ausdauernder Nanophanerophyt.

e) Ist von der Art ein deutlicher Einfluss auf das numerische Gleichgewicht der Biocoenose bekannt? .....
f) Durch welche Faktoren und Einflüsse wird der Massenwechsel der Art merklich verändert? Pflanzen sehr selten in der Nähe von Städten.

IV. Mikiola fagi Hartig als Beispiel eines flugfähigen Tieres.

A. Räumliches Vorkommen und Ortsgebundenheit.

a) Wo? Als Ei an Buchenknospen. Als Larve in Gallen auf den Blättern sowohl in der Kraut-, Strauch- und Baumschicht. Wenn ausgewachsen, auf dem Boden in der Laubstreu. Puppe in Galle in der Laubstreu. Imago durch alle Schichten hindurch.

b) *Ortsgebundenheit?* Larve in ihrer Galle lokalisiert. Imago guter Flieger.

c) *Mit wem zusammen?* Mit *Mikiola annulipes* und vielen Einmietern in der Galle.

d) *Wieviel und wie verteilt?* Zahlreich. Gallen auf bestimmten Zweigen gehäuft als Folge der Eiablage. Oft mehrere Gallen an einem Blatt.

B. Zeitliches Vorkommen.

Ei anfangs IV, Larve ausgewachsen Ende VII, Ueberwinterung im Laub, Verpuppung im III, Schlüpfen Ende III.

C. Beziehungen zu Klima und Binnenklima.

a) *Ansprüche und Abhängigkeiten vom Klima?* Zur Ueberwinterung auf das Spezialklima der Laubstreu angewiesen.

b) *Schafft die Art ein Bioklima?* Im Innern der Galle für sich und die Einmieter ganz spezielle Bedingungen erzeugend.

D. Beziehungen zum Boden.

a) *Ansprüche und Abhängigkeiten vom Boden?* .....

b) *Beinflussung des Bodens?* .....

E. Stoffwechselbeziehungen.

a) *Wovon ernährt sich das Tier?* Parasit auf Buchenblättern, die eine besondere Nährschicht erzeugen. (Vgl. Ross u. Hedicke, 1927.)

b) *Wer ernährt sich von dem Tier?* Vögel picken die Gallen (vgl. l. c.). Viele Schlupfwespenarten parasitieren. (Aus Gallen schlüpfen mehr Parasiten und Einmieter als Gallenerreger selbst.)

c) *Symbionten?* .....

F. Fragen zu Vermehrung, Konkurrenz und Gleichgewicht.

a) *Art resp. Arten der Vermehrung?* Durch Eier.

b) *Keimzahlen pro Zeiteinheit?* 200—300 Eier pro Weibchen und Jahr. Generationsdauer: 1 Jahr. Glied der Generativgemeinschaft.

c) *Raumbehauptung und -eroberung als Ausdruck der Konkurrenz.*
   1. Einrichtungen zur Raumeroberung? Flugfähigkeit.
   2. Einrichtungen zur Raumbehauptung? Larven überwintern im abgefallenen Laub, bleiben also in der Nähe der Nährpflanze.

d) *Ist von der Art ein deutlicher Einfluss auf das numerische Gleichgewicht der Biocoenose bekannt?* [1] .....

e) *Durch welche Faktoren und Einflüsse wird der Massenwechsel der Art merklich verändert?* (Verdrängung innerhalb der Galle durch Parasiten und Einmieter.)

---

[1] Anmerkung bei der Korrektur: Sommer 1941 an vielen Buchen im Glarnerland zufolge Massenbefall Laub schon Ende Juli abgestorben.

VI. Die Rolle der einzelnen systematischen Gruppen in der Struktur des Buchenwaldes.

In der nachfolgenden Betrachtung soll gezeigt werden, wie sich die Zahlen der Arten von Tabellen 1 und 2 anteilmässig auf die verschiedenen Lebensformen und Korrelationstypen, die im vorigen Kapitel erörtert wurden, verteilen. Um den Grad der funktionellen Eingliederung der Arten besser würdigen zu können, ist es nötig, sich kurz die wesentlichen Struktureigenschaften des Buchenwaldes zu vergegenwärtigen, welche ihren Ausdruck finden :

1. In der räumlichen Gliederung als Ausdruck der gegenseitigen Bewirkung der Lebewesen,
2. in der zeitlichen Gliederung, die bis zu einem gewissen Grad das Binnenklima der Biocoenose spiegelt, und
3. in einem Kreislauf der Stoffe.

Bei der räumlichen Gliederung ist zu erinnern an das typische Bodenprofil mit seinen AC-Horizonten (vgl. z. B. Diemont, 1938); an die charakteristischen Wurzel- und Rhizomhorizonte mit teilweise eigener Fauna (vgl. Bewurzelungsprofile z. B. bei Markgraf, 1932); die dichte Laubstreu mit ihrem reichen Pilzleben und der ungeheuren Zahl von Protozoen, Urinsekten, Milben, Tausendfüsslern, Schnecken und Würmern; die nur fleckenweise entwickelte Moosschicht (Meusel, 1939); die mit Ausnahme des Fagetum nudum wohlentwickelte Krautschicht aus zahlreichen Rhizom- und Knollen-Geophyten mit vielen Humusbodenwurzlern; die nur gering entwickelte Strauchschicht und die weitgehend geschlossene Baumschicht. In der vertikalen Gliederung fällt vor allem noch der pflanzenleere Raum zwischen Strauchschicht und Kronenschicht auf, welcher auf die Selbstreinigung der Buche zurückgeht und zu einem Teil das Aufkommen zahlreicher Epiphyten-Gesellschaften an den glatten Stämmen begünstigt. Eine grössere Zahl von Spezial-Biotopen sind untrennbar mit dem Bild des Buchenwaldes verbunden : lichtgestellte Flächen, dort wo abgestorbene oder gefällte Bäume eine Strukturlücke hinterlassen haben, Gruppen von dichtstehendem Jungwuchs, schwerverwitterndes Holz (im Kulturwald nur noch vertreten durch Baumstümpfe), Brandstellen, ferner durch Einwirkung von Tieren hervorgerufene Spezialstandorte wie Bauten, Wechsel, Kotplätze usf.

Bei der zeitlichen Gliederung wurde der Wechsel zwischen dem kurzen Lichtklima vor der Belaubung der Bäume und dem nachfolgenden Dunkel und die dadurch bedingte Periodizität des Unterwuchses von jeher beobachtet. Aber die ebenso wichtige Eingliederung der Tierwelt in das zeitliche Geschehen ist bisher wenig erforscht, am genauesten noch bei Sedlaczek (1915). Dauerbeobachtungen bestimmter

Spezialbiotope werden daher zur Lösung dieser Frage sehr aufschlussreich sein.

Die Art des Kreislaufes der Stoffe ist ebenfalls ein wichtiges Strukturelement und spiegelt sich bis zu einem gewissen Grade schon in den Artenzahlen der Tabelle, weil ja viele systematische Gruppen auch in bezug auf ihre Ernährung einheitlich sind. Genauere Aufschlüsse sind erst zu erwarten, wenn auch die annähernden Individuenzahlen innerhalb der einzelnen Korrelationstypen bekannt sind.

Diese Seite der Strukturforschung betrachten wir als eines der Hauptprobleme unserer zukünftigen Arbeit. Einige Resultate vorwegnehmend, sei die Bedeutung der systematischen Gruppen in der Biocoenose kurz umrissen :

Pflanzenwelt. (Vgl. Tabelle 1, S. 490.)

Blütenpflanzen und Farne : Aus Tabelle 1 geht hervor, dass sich von sämtlichen Pflanzen Mitteleuropas nur etwa 7 % am Aufbau des Buchenwaldes beteiligen. Bezogen auf die gesamte Artenzahl der Biota der Biocoenose machen die Gefässpflanzen gar nur 2 % aller vorkommenden Arten aus, und doch ist es diese Gruppe, die strukturell bestimmend auftritt.

Bäume : Ueber « die grosse soziologische bestandesbildende Kraft der Buche » (Moor, 1938, S. 427) sind sich die verschiedenen Autoren einig, und von forstlicher Seite liegen darüber genaue Messungen und Beobachtungen vor,[1] so dass auf diese Arbeiten verwiesen werden kann. Aehnliche Wirkung wie *Fagus* haben auch *Acer Pseudoplatanus* und *Abies alba.* Neben der standortschaffenden Wirkung dieser Phanerophyten bieten sie Wohnung, Lebensraum oder Nahrung für eine ausserordentlich grosse Zahl von Epiphyten und Phytophagen. Von den lebenden Blättern z. B. ernähren sich zahlreiche Raupen (*Drepana cultraria, Ornix fagivora* usf., auch als Blattminierer wie *Nepticula basalella*), Käfer (z. B. *Orchestes fagi* als Larve im Blattinnern minierend), ferner Gallmücken (z. B. *Cecidomyia fagi* und *C. annilipes*). Verglichen mit verschiedenen *Quercus*-Arten fällt aber an *Fagus* der verhältnismässig geringe Anteil von spezialisierten Gallenerregern auf, was bis zu einem gewissen Grad auf eine spätere Einwanderung der ganzen Biocoenose hindeutet. Sehr zahlreich sind die holzbewohnenden und -verarbeitenden Insekten, z. B. Laubholzborkenkäfer wie *Xyloterus domesticus, X. signatus* u. a., Holzwespen wie *Tremex fuscicornis* u. a. Das abgestorbene Holz wird verarbeitet von einer grossen Zahl spezialisierter Insekten aus den Gattungen *Cerylon, Isorhipis, Priobium, Ernoporus* und andern Käfern sowie von Pilzen, z. B. aus den Gattungen *Nectria, Polyporus, Pleurotus, Stereum.* Die Laubstreu endlich beherbergt eine

[1] Bühler, A., 1918, Dengler, A., 1930, Rubner, K., 1934.

grosse Zahl von Insektenlarven, Apterygoten, Arachnoiden, Isopoden, Myriapoden und Vermes.

Auch die *Sträucher* tragen zur Bereicherung der Biocoenose wesentlich bei, wenn sie auch nur in geringerem Masse standortschaffend wirken. An und zwischen ihnen breiten sich vor allem die Netze der Arachnoiden aus; ihre sämtlichen vegetativen Organe werden von eigenen Formen, oft spezialisierten Parasiten, gefressen, und zur Blütezeit bieten sie zahlreichen Bestäubern und zur Fruchtzeit vielen Beerenfressern Nahrung. Vgl. z. B. die Angaben für *Daphne* im Korrelationskatalog. Aehnliches gilt für die Gefässpflanzen der Krautschicht.

Für die Struktur interessant sind die Bestäubungs- und Samenverbreitungsmethoden in den verschiedenen Schichten : Die Bäume haben fast durchgehend Windbestäubung, die Sträucher und Kräuter sind entsprechend der geringen Luftbewegung im Innern der geschlossenen Biocoenose auf Insektenbestäubung angewiesen. Daneben besitzen viele Einrichtungen zur vegetativen Vermehrung (*Asperula, Viola, Lamium Galeobdolon, Paris, Polygonatum, Mercurialis, Carex, Anemone, Oxalis, Rubus* usf.) oder kleistogame Blüten *(Viola, Oxalis).* Die Verbreitung der Samen in den oberen Schichten geschieht durch den Wind (*Fraxinus, Abies, Acer*) oder durch Tiere (*Fagus*), bei den Sträuchern fallen die vielen beerentragenden auf (*Lonicera, Rubi, Daphne,* auch *Atropa* usf.). Auch in der Krautschicht sind die Beeren zahlreich (*Polygonatum, Paris, Fragaria, Convallaria, Majanthemum*), daneben kommen Einrichtungen zur epizoischen Verbreitung vor (*Geum, Galium, Asperula, Circaea),* ferner Myrmekochorie *(Viola, Euphorbia, Milium)* oder Autochorie (*Cardamine Impatiens, Dentaria spec., Impatiens spec., Lathyrus, Vicia*).

Moose. So gering die Artenzahl der Moose des Buchenwaldes verglichen mit der Gesamtartenzahl der mitteleuropäischen Moose auch ist, so haben sie trotzdem eine hohe Bedeutung für die Schaffung von Spezialbiotopen, sowohl epiphytisch an den Stämmen, als auch auf der Erde durch Schaffung einer fleckenweise entwickelten Moosschicht. Der eigene Feuchtigkeitshaushalt dieser Moosteppiche und -polster bringt es mit sich, dass sie ein hervorragendes Keimbett für viele Phanerogamen und die Entwicklung von Prothallien bieten. Sie beherbergen auch von vielen Tieren der Biocoenose die zarten Jugendstadien und werden oft zum Schutz aufgesucht (Ueberwinterung, Tagesversteck). Daneben werden sie von einer grossen Zahl eigener Formen bewohnt, die sich in seltenen Fällen direkt von Moosteilen ernähren (*Scoparia spec., Stiroma. Tachyporus, Phora*) oder allgemein als Humusfresser zu bezeichnen sind, wie viele Insektenlarven, Milben und Würmer. Auch viele Pilze (*Galera* der Sektion *Bryogenae, Mycena* und andere Gattungen) sind auf Moosrasen spezialisiert.

Flechten: Trotz der relativ grossen Artenzahl spielen die Flechten strukturell eine geringe Rolle. Sie finden sich hauptsächlich in dem sonst wenig ausgenützten Raum der Biocoenose unterhalb der Kronenschicht der Bäume an den glatten Stämmen. Es handelt sich meist um kleine bis kleinste Krustenflechten mit geringer Assimilationsleistung, die in ihrer Entwicklung ständig durch Schneckenfrass gehemmt werden. Neben diesen Formen mit kleinem Thallus beherbergt der Buchenwald besonders in hohen Lagen von 1200—1600 m in der Nebelstufe eine grössere Zahl von atlantischen Flechten, welche sich zu ganzen Gesellschaften zusammenschliessen, die imstande sind, epiphytische Moosrasen zu unterdrücken und in der Reihenfolge der Sukzessionen abzulösen (vgl. Sukzessionsschema für das Lobarietum pulmonariae bei Ochsner l. c., S. 67). Solche grössere Flechten werden auch von Spezialisten (*Scoparia*-Arten und andere Motten sowie Käfer und Milben) befallen und häufig als Unterschlupf benützt.

Pilze: Von allen Pflanzengruppen sind die Pilze im Buchenwald artenmässig am stärksten vertreten. Es lassen sich verschiedene scharfbegrenzte Lokalisationstypen unterscheiden, z. B. Bodenbewohner (die meisten Grosspilze); Bewohner der noch wenig zersetzten Laubstreu (hieher viele sehr kleine Arten wie *Mycena fagotorum);* Bewohner des wenig zersetzten Holzes, z. B. von Aestchen am Boden (*Polyporus spec.* Tremellaceen); Bewohner von Früchten (viele Phycomyceten, ferner *Lycogala epidendrum* auf *Fagus*-Cupula, *Collybia conigena* auf Tannzapfen); Bewohner der Baumstämme über dem Erdboden (viele Polyporaceen); Bewohner der Blätter (Ustilagineen, Uredineen) usf.

Zeitliche Typen: Viele Pilze sind das ganze Jahr zu finden (Myxomyzeten, *Xylaria,* ausdauernde *Polyporus*-Arten, *Daedalea spec.).* Andere sind zeitlich streng gebunden: Frühlingsformen sind selten (*Morchella spec.*), Sommerformen bereits häufiger (*Tricholoma, Russula, Lactarius* usf.); das Maximum der Entwicklung ist im Spätsommer und Herbst (Listen z. B. bei Haas l. c.). Der Winter bringt noch eigene neue zeitliche Spezialisten (*Collybia velutipes, Pleurotus serotinus* u. a.).

Bodentypen: Haas l. c. hat gezeigt, dass unter den bodenbewohnenden Grosspilzen auch eine gewisse Abhängigkeit von der Bodenunterlage konstatiert werden kann, die zur Typenbildung geeignet ist.

Nahrungstypen: Es handelt sich um Parasiten und Saprophyten, ferner Mykorrhizenpilze, deren Spezialisierung schon aus den genannten Lokalisationstypen hervorgeht.

Mit diesen Korrelationen ist die Bedeutung der Pilze noch nicht erschöpft, indem sie selber wieder einer grossen Zahl von Spezialisten als Unterschlupf und besonders als Nahrung dienen (*Mycetophilidae* = Pilzmücken, *Mycetophagidae* = Pilzkäfer und andere Koleopteren, ferner Apterygoten, Myriapoden, Isopoden). Viele Pilze tragen vermöge

ihres raschen Zerfalls auch zur schnelleren Umsetzung der organischen Stoffe bei.

Bakterien und Algen: Die Algen besiedeln hauptsächlich Baumstämme von einem gewissen Alter an (oft als Tintenstriche) sowie die obersten Bodenschichten. Auch bei den Bakterien werden später Lokalisations- und Korrelationstypen unterschieden werden müssen. Trotz der hervorragenden Bedeutung der Bakterien, speziell für den Boden und den Kreislauf der Stoffe, haben wir es aber bis jetzt unterlassen, uns mit dieser Gruppe näher zu befassen.

Tiere: (Vgl. Tabelle 2, S. 491.)

Einen guten Maßstab für den Grad der Eingliederung der einzelnen Tiere in die Biocoenose bietet die mehr oder weniger vollständige Abwicklung des ganzen Lebenszyklus innerhalb der Biocoenose. Besonders rasch- und leichtbewegliche Formen sind oft ein empfindliches Reagens für auch nur geringfügige Aenderungen der Lebensbedingungen, indem sie sofort nach den Stellen abwandern, wo ihre Ansprüche optimal verwirklicht sind. Damit mag zusammenhängen, dass viele Tiere gleichzeitig in verschiedenen Biocoenosen strukturell wirksam werden, indem sie für verschiedene Lebensfunktionen verschiedene Gemeinschaften aufsuchen. Diese Typisierung, die das ganze Leben umfasst, steht über der andern möglichen Scheidung nach Lokalisationstypen, zeitlichen Typen und Nahrungstypen. In der Praxis hat sich folgende Einteilung bewährt:

a) *Formen, die den ganzen Lebenszyklus innerhalb unserer Biocoenose ausüben können.* Hieher gehören u. a. Protozoen, *Vermes,* Myriapoden, Apterygoten, Rhynchoten, besonders Aphidoiden, die meisten Koleopteren, unter den Lepidopteren besonders viele kleine Motten; Dipteren, besonders die bereits genannten *Mycetophilidae,* fast alle Arachnoiden, alle Mollusken.

b) *Formen, die mehr als die Hälfte ihrer Lebensfunktionen in der Biocoenose ausüben.* Zu ihrer Gruppe rechnen wir viele Arten, die für die Biocoenose sehr charakteristisch sind, aber z. B. für Eiablage oder Hochzeitsflug die Biocoenose vorübergehend verlassen, wie unter den Hymenopteren die Formiciden, unter den Amphibien *Bufo vulgaris.* Auch die Zugvögel zählen in dieser Gruppe mit, sofern sie im Walde fressen und brüten, wie der Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix;* ausserdem diejenigen Säugetiere, die im Wald ihr Nest und ihre Hauptnahrung haben.

c) *Formen, die normalerweise weniger als die Hälfte ihrer Funktionen in der Biocoenose ausüben.* Die Tiere dieser Gruppe verdienen nur dann eine spezielle Beachtung, wenn sie sich an Korrelationen beteiligen, die für die Struktur der Biocoenose wesentlich sind. Z. B. ist *Gonepteryx rhamni* einer der wenigen Bestäuber von *Daphne Mezereum* (Pollen mikroskopisch am Rüssel

nachgewiesen). Er ist also strukturell wichtig, trotzdem er im Frühjahr sonst überall anzutreffen ist und seine Entwicklung ausserhalb des Waldes durchläuft.

Säuger: Unser Faunengebiet ist relativ arm an Säugetieren, und auch der Buchenwald macht darin keine Ausnahme. Er besitzt aber doch eine mehr oder weniger vollständige Garnitur von Lokalisationstypen, indem neben vorwiegend unterirdisch lebenden Tieren (Muridae) und zahlreichen Formen über der Erdoberfläche (*Capreolus, Vulpes, Lepus*) kletternde Formen (*Mustela, Sciurus*) und sehr regelmässig auch fliegende Formen (*Chiroptera*) vorkommen, so dass doch alle Schichten der Biocoenose ausgenützt sind. In bezug auf den zeitlichen Rhythmus fällt auf, dass im Innern der Biocoenose relativ zahlreiche Formen einen mehr oder weniger deutlichen Winterschlaf halten (*Sciurus, Meles, Muscardinidae*). Standortschaffend wirken eine ganze Reihe von ihnen (*Muridae, Meles, Vulpes, Sciurus* usf.) durch Anlage bestimmter Wechsel oder eigener Bauten, sowie Abgabe von Kot. Alle, besonders die kleinen Säuger ernähren auch eine grosse Zahl von Ento- und Ektoparasiten. Nach der Nahrung gehören die Säuger entweder zu den reinen Herbivoren, oder sie ergänzen eine vorwiegend aus Pflanzen bestehende Kost durch Käfer, Schnecken, Würmer, grössere auch durch Eier oder Frösche. Die eigentlichen Fleischfresser sind im Wald durch Fuchs und vor allem Wiesel und Fledermäuse vertreten.

Vögel: Bei den Vögeln ist zufolge der raschen Ortsveränderung die Aufstellung eigentlicher Lokalisationstypen schwierig. Wohl die meisten verlassen den Wald mindestens zeitweise, angefangen bei den *Strigidae* und andern Raubvögeln, welche stets täglich einen Teil ihrer Nahrung ausserhalb holen, über die *Picidae,* welche im Frühjahr regelmässig Baumgärten aufsuchen, bis zu den Zugvögeln, welche oft sehr spät zurückkommen, wie der Wespenbussard *Pernis apivorus.* Die meisten Formen, die regelmässig im Walde angetroffen werden, brüten auch dort, sei es in Höhlen, wie die Spechte, oder in kunstvoll gebauten Nestern, wie der Waldlaubsänger, wodurch sie auch einer reichen Fauna von Milben und Insekten Wohnung bieten. Auch durch ihren Dünger wirken sie standortschaffend für nitrophile Pflanzenspezialisten. Die Vögel der Buchenbiocoenose fressen grösstenteils Insekten, Spinnen, Würmer usw., oft untermischt mit Sämereien. Es fällt auf, dass ausgesprochene Körnerfresser zurücktreten, was mit der relativen Armut der Krautschicht zusammenhängt. Zu gewissen Zeiten ist im Buchenwald reichere Beeren- oder Nussnahrung vorhanden, was zu vorübergehender Ernährungsumstellung oder sogar zu zeitweisem Einwandern besonderer Spezialisten führt (*Nucifraga caryocatactes*).

Reptilien und Amphibien: Beide Gruppen sind ganz spärlich vertreten, die Reptilien, weil es im Buchenwald zu kühl und feucht ist, die

Amphibien, weil diese mindestens zeitweise auf eigentliche Wasseransammlungen angewiesen sind; trotzdem verbringt z. B. die schon genannte Erdkröte den grössten Teil ihres Lebens im Buchenwald und übt zusammen mit Carabiden durch Vertilgen von Schnecken, Würmern, Insektenlarven einen massgebenden Einfluss aus auf den Massenwechsel dieser Formen und damit auf das Gleichgewicht der Biocoenose.

Schnecken: In bezug auf ihre Lokalisation kann unterschieden werden zwischen Formen, welche sich ausschliesslich in der Laubstreu aufhalten, wie *Hyalina spec.,* und solchen, die nachts oder bei feuchtem Wetter an Pflanzen aufsteigen auf der Nahrungssuche. Dem feuchten Lokalklima entsprechend dominieren zahlenmässig die Nacktschnecken gegenüber der Gehäuseschnecken, welche einen besseren Trockenschutz aufweisen. Bei einzelnen Formen ist Omnivorie nachgewiesen worden (über *Arion empiricorum,* vgl. Frömming 1940). Die grosse Mehrzahl ist phytophag und nährt sich besonders in den Jugendstadien von Algen- und Flechtenrasen an den Baumstämmen, doch fehlen auch nicht eigentliche karnivore Formen, wie die Raubschnecken *Daudebardia* usf.

Spinnen: Die Hauptmasse der Spinnentiere im Buchenwald stellen die *Acari,* während die *Aranea* und *Opiliones* wie alle Großspinnen zurücktreten. Diese Tatsache spiegelt sich auch in der Besetzung der einzelnen Lokalitäten; unterirdisch kommen zahlreiche freilebende, moderfressende Milben vor (z. B. *Amblygamasus spec.),* deren Bedeutung noch verstärkt wird durch die grossen Individuenzahlen. Nach den in Friedrichs (1930) zitierten Beobachtungen sind rein zahlenmässig die Milben die am stärken vertretene Tiergruppe des Edaphons und trotz ihrer Kleinheit die wichtigsten Moderfresser. Unter dem Boden finden sich auch die Wohngänge der *Agelenidae* und anderer Spinnen, die Deckennetze anfertigen, ferner Bewohner von Bauten der kleinen Säuger und Insekten wie *Ichoronyssus, Ceratonyssus* und andere Gattungen der *Laelapidae.* Ueber der Erde sind in der Laubstreu neben vielen kleinen Milben vor allem die Wolfspinnen der Gattung *Lycosa* sehr bemerkenswert. Ebenso beherbergen die Moospolster eine ungeheure Arten- und Individuenzahl von Milben. Die höheren Pflanzen werden oft von Gallmilben befallen und auch viele Tiere tragen regelmässig Zecken und Milben mit sich herum. Im Einzelfall muss untersucht werden, ob es sich dabei um blossen Transport handelt (Phoresie) oder um eigentlichen Parasitismus. Die vorkommenden Frasstypen sind damit auch schon genannt: Moderfresser, Parasiten auf Pflanzen und Tieren und Räuber.

Tausendfüssler: Sie verteilen sich zur Hauptsache auf drei wichtige Lokalitäten. Im Boden befinden sie sich besonders unter Steinen, unter Holz, sowie in Spezialbiotopen wie Ameisen- und Maulwurfsnestern.

In den bodennahen Schichten und der Laubstreu sind sie besonders unter Rosettenpflanzen wie Farnwedeln, *Verbascum*-Rosetten sowie Holzstückchen häufig. An Baumstämmen lassen sie sich besonders zahlreich unter der Borke oder im Mulm nachweisen. Ihr zeitliches Auftreten zeigt ein Frühjahrs- und Herbstmaximum. Nach ihren Frassbeziehungen gehören sie vorwiegend zu den Phytophagen; besonders Pilzhyphen und Schleimpilze werden regelmässig befallen. Daneben gibt es auch räuberische Formen wie die *Chilopoda.*

Insekten. In dieser summarischen Besprechung ist es unmöglich, auch nur einen annähernden Ueberblick über die möglichen Lokalisations- und Korrelationstypen zu geben. Sie besiedeln in ihrer Gesamtheit schlechthin jeden möglichen Lebensraum innerhalb der Biocoenose, und unter ihnen kommen Spezialisten für jede zur Verfügung stehende Nahrung vor. Auch in bezug auf ihre Abhängigkeiten von der unbelebten Umwelt zeigen sie eine so grosse Variabilität, dass gerade die Insekten bei einer vergleichenden Bearbeitung verschiedener Biocoenosen sehr aufschlussreiche Resultate liefern werden. Nachfolgend seien einige Andeutungen gemacht über die hauptsächlichsten Typen der wichtigeren Ordnungen.

Urinsekten. Die meisten Arten sind nicht streng lokalisiert, wenn sie auch ihren Lebensort (Boden, Laubstreu, Moosrasen, Baumstämme, faulendes Holz) gewöhnlich nicht verlassen. Nahrungsspezialisten sind uns keine bekannt; doch beobachtet man häufig Urinsekten an Pilzen oder tierischen Abfällen fressend.

Schnabelkerfe: Sie werden vorwiegend angetroffen in den oberirdischen Schichten, wo sie bis in die Baumkronen hinauf reichen *(Tettigometra obliqua).* Neben Phytophagen *(Cicadina,* die meisten *Heteroptera, Aphidoidea, Psyllidae, Coccoidea)* kommen auch einige Zoophagen vor, wie die *Reduviidae,* welche mit ihrem Rüssel andere Insekten anstechen und aussaugen.

Käfer: Von allen Tiergruppen sind die Käfer am stärksten vertreten. Sie gliedern sich in folgende Lokalisationstypen:

im Boden: Engerlinge *(Melolonthinae)* und Drahtwürmer *(Athous spec.), Lampyris* und andere Larven;

in der Laubstreu: *Abax ater, Carabus* und andere Laufkäfer, viele Staphyliniden;

in Ameisennestern und andern tierischen Bauten: viele Staphyliniden, z. B. *Zyras, Lomechusa, Thiasophila* u. a.;

im Holz: Larven und Imagines von Buprestiden, Lucamiden usf.;

ferner Arten auf Pflanzen der Kraut-, Strauch- und Baumschicht, besonders aus den Familien der *Nitidulidae, Chrysomelidae* und *Curculionidae,* in Pilzen besonders *Erotylidae, Mycetophagidae, Colydidae* usf.

Zeitliche Typen kommen bei den Käfern in grosser Zahl vor, z. B. Ueberwinterung als Ei, als Larve, als Puppe, als Imago, Arten mit ein- und mehrjähriger Generationsdauer usf. Auch gegenüber der Nahrung ist die zeitliche Abhängigkeit oft sehr ausgeprägt, besonders bei den *Curculionidae* und *Chrysomelidae*. Auch alle Korrelationstypen der Ernährung sind vertreten, von den Phytophagen z. B. spezialisierte Parasiten wie die minierende Larve von *Orchestes fagi*, dessen Imago Blattfrass betreibt, ebenso die meisten *Curculionidae*. Es hätte keinen Sinn, im Rahmen dieser Arbeit Beispiele für sämtliche Frasstypen aufzuzählen wie Stengelfrass und Holzfrass *(Buprestidae)*, Pollenfrass *(Meligethes)*, Samenfrass *(Laria)* usf. Unter den Zoophagen sind besonders die zahlreichen *Carabidae*, ferner die blattlausvertilgenden *Coccinellidae* bemerkenswert. Unter den Nekrophagen sind alle Uebergänge von ausschliesslich an Aas fressenden Formen *(Silphidae)* zu beobachten bis zu solchen, die Aas, Kot oder faulende Pilze verzehren wie *Geotrupes*, *Oeceoptoma* u. a. Die Koprophagen sind im Buchenwald vor allem durch *Aphodius* und andere *Coprophaginae* vertreten.

Hautflügler: Die vorwiegend xerothermen Hymenopteren sind im Buchenwald relativ selten, trotzdem sie im untersuchten Faunengebiet die artenreichste Gruppe darstellen. Die Lokalisationstypen für Ameisen, Wespen, Bienen, Hummeln sind im allgemeinen bekannt, ebenso die Tatsache, dass ihre Bauten und sie selbst zahlreichen Formen (Einmietern und Parasiten) Lebensraum und Nahrung bieten. Eigene Spezialbiotope bewohnen Schlupf-, Blatt- und Gallwespen, die zufolge ihrer parasitischen Lebensweise in allen Korrelationen stark von den andern Formen abweichen. Im übrigen ist die Nahrung der Hymenopteren sehr verschieden; einige fressen hauptsächlich Pollen und Nektar, andere gemischte Kost (Wespen, Ameisen). Die Hautflügler spielen eine wichtige Rolle als Bestäuber der Blütepflanzen, die Ameisen auch als Samenverbreiter. (Vgl. Sernander 1906.) Viele Formen haben auch einen deutlichen Einfluss auf den Massenwechsel anderer Arten zufolge ihrer räuberischen oder parasitischen Lebensweise (Mordwespen, Schlupfwespen usf.).

Schmetterlinge: Zufolge der meist grossen Beweglichkeit ist es bei den ausgewachsenen Schmetterlingen schwer, besondere Lokalisationstypen aufzustellen, trotzdem viele bevorzugte Ruheplätze aufweisen, z. B. an Borke. Viele Falter besuchen auch bestimmte Blüten; so fängt man in den Waldlichtungen auf Disteln oder *Eupatorium cannabinum* regelmässig *Pyrameis atalanta*, *Argynnis aglaja* usf. Viel enger begrenzt sind die Lebensräume der Raupen. Unterirdisch oder in den bodennahen Schichten leben z. B. Erdeulenraupen *(Agrotis)*. Viele Pflanzen der Kraut- und Strauchschicht weisen eigene Raupen auf (vgl. im Korrelationskatalog das Beispiel von *Daphne Mezereum)*. Auch minierende Motten kommen sehr zahlreich vor, wie z. B. *Coleophora lineola* in *Sta-*

chys, ferner Arten der Gattungen *Lithocolletis, Chimabacche* u. a. Auf der Buche selbst leben bis in die höchsten Kronen hinauf *Aglia tau, Hylophila prasinana, Stauropus fagi.* Damit sind auch schon die wichtigsten Frasstypen genannt. Hinzu kommen noch Spezialisten für Früchte (in Bucheckern z. B. drei Arten von *Carpocapsa);* pilzfressende Motten *(Scardia, Tinea)* oder Mordraupen wie viele Eulenraupen, so dass als ganzes eine sehr reiche Vertretung der Schmetterlinge resultiert, die vor allem kleine Formen umfasst.

Dipteren: Bevorzugte Plätze der Dipteren sind Blüten, faulende Pilze, Aas, Kot, blutende Bäume und Baumstümpfe, ferner Lücken in der Strauchschicht, wo sie während der Paarungsspiele beobachtet werden können. Ueberhaupt werden besonders die zarten Dipteren durch das windstille Binnenklima der Biocoenose begünstigt. Die Larven verteilen sich auf die verschiedensten Spezialbiotope. So finden sich im Buchenwald z. B. sehr häufig *Empididae* in der Laubstreu, *Mycetophilidae* in Pilzen, *Tachinidae* in Insekten, *Agromycinae* als Minierer in Blättern, *Cecidomyiinae* als Gallenerreger. Auch ephemere Wasseransammlungen, z. B. zwischen Moosen, werden sofort von Dipterenlarven bevölkert.

Ausser den Frasstypen, die sich aus den genannten Lokalisationsformen ergeben, seien noch die *Syrphinae* genannt, deren Larven räuberisch von Blattläusen leben, oder die *Asilidae,* welche als Episiten andere Insekten im Fluge erhaschen, oder *Bombyliidae,* welche mit langem Rüssel vor Blüten schwebend als Sekretophagen den Nektar z. B. aus *Viola* heraussaugen.

Uebrige Insekten: Von den übrigen Insektenordnungen seien die epizoischen Vertreter der *Mallophaga, Anoplura* und *Aphaniptera* besonders hervorgehoben, da fast jede grössere Tierform, besonders die Säuger und Vögei, wieder ihre eigenen Schmarotzer oder Kommensalen haben.

Asseln: Diese Tiergruppe bewohnt ähnliche Biotope wie die Tausendfüssler und weist auch ähnliche Ernährungsverhältnisse auf, spielt also eine wichtige Rolle für den Abbau organischer Substanzen. Im Buchenwald besonders häufig ist *Glomeris marginata,* der wesentlich zur Laubzersetzung beiträgt.

Würmer: Lokalisationstypen: Boden bis Laubstreu, viele auch in faulendes Holz eindringend, Moosrasen (hier speziell viele kleine *Nematodes),* Pflanzenorgane (ebenfalls *Nematodes),* Organe von Tieren *(Trematodes, Cestodes, Nematodes).* Die grosse standortschaffende Wirkung der bodenbewohnenden Würmer muss hier nicht mehr hervorgehoben werden; es hat im Gegenteil den Anschein, als ob sie in der Literatur überbetont worden wäre bei gleichzeitiger Unterschätzung der Abbauarbeit der Milben, Tausendfüssler, Asseln und Urinsekten.

Protozoen: Weil wir bisher noch keine eigenen Bestimmungen von Urtieren aus unseren untersuchten Wäldern vorgenommen haben, verweisen wir auf die Arbeiten von Crump (1920) und Fehér und Varga (1930) über bodenbewohnende Protozoen, welche sich mindestens teilweise auf Buchenwälder und andere Laubwälder beziehen. Nach Friedrichs l. c. scheint sich ein deutlicher Einfluss der Bodenprotozoen auf den Massenwechsel der Bodenbakterien abzuzeichnen.

VII. Versuch eines Ueberblickes über die diagnostische Bedeutung der einzelnen systematischen Gruppen.

Der ganze Korrelationskatalog und die struktuelle Wertung der einzelnen Gruppen nimmt keine Rücksicht auf deren diagnostische Bedeutung, ausgehend von der Grundtatsache, dass eine Art in einer Biocoenose eine wichtige strukturelle Funktion übernehmen kann, ohne deswegen für das Erkennen der Biocoenose von Wichtigkeit zu sein, z. B. die Bodenbakterien, Lumbricusarten usf. Um die diagnostische Bedeutung einer Art kennen zu lernen, müssen ausser den bereits studierten Korrelationen weitere Kriterien berücksichtigt werden wie horizontales und vertikales Areal und Floren- resp. Faunengeschichte. Bei jeder Art ist ferner zu prüfen, ob sie imstande ist, ihren Lebenszyklus auch in anderen Biocoenosen abzuwickeln, und ob sie dort gleich gut, besser oder schlechter gedeiht.[1] Bei Arten, die auf einen bestimmten Spezialbiotop lokalisiert sind, kann die gleiche Frage in bezug auf den Spezialbiotop gestellt werden, und bei Arten, die innerhalb der gegebenen Biocoenose nur einen Teil ihrer Lebensfunktionen ausüben, bezieht sie sich sinngemäss nur auf die Abwicklung eben dieser Lebensfunktionen.

Eine Art ist dann als diagnostisch wichtig zu bezeichnen, wenn sie ihren gesamten Lebenszyklus resp. einzelne Lebensfunktionen nur innerhalb der Biocoenose oder doch optimal nur darin ausüben kann. Entscheidend für die diagnostische Bedeutung ist also die Spezialisierung auf die betreffende Lebensgemeinschaft, welche ihren Ausdruck findet im Grad der funktionellen Eingliederung in die Struktur der Biocoenose. Ein hoher Grad der Einpassung schliesst natürlich den Fall nicht aus, dass solche Arten ausnahmsweise auch in andern biocoenosefernen Spezialbiotopen vorgefunden werden können, die ihren Ansprüchen genügen; doch sind diese Lebensräume in der Regel viel zu wenig umfangreich, als dass sich in ihnen die phylogenetische Entwicklung der Art hätte abspielen können.

Ausser dieser Kategorie von diagnostisch wichtigen, hauptsächlich zur gegenseitigen Abgrenzung der Biocoenosen verwendeten Arten, die sich decken mit den « treuen » Arten der meisten Autoren (vgl. Braun

[1] Der Einfachheit halber werden in der Praxis auch diese Fragen im Korrelationskatalog angefügt.

1925), haben aber zahlreiche andere Arten besonders für das Erkennen einer Biocoenose vermöge ihrer hohen Stetigkeit oder ihrer strukturbestimmenden Eigenschaften ebenfalls diagnostischen Wert. Dies gilt vor allem für die dominanten Pflanzen der verschiedenen Schichten und für die stark standortschaffenden Tiere. Dagegen sind die direkt von einer treuen Form abhängigen Spezialisten (meist Parasiten) nur dann für diagnostische Zwecke geeignet, wenn sie zu ihrem Gedeihen nicht den Wirt allein brauchen, sondern auch auf die besonderen Lebensbedingungen in der Biocoenose angewiesen sind. Man vergleiche den Entwicklungszyklus der Gallmücke *Mikiola fagi*, welche zu ihrer Ueberwinterung auf die ständig feucht bleibende Laubstreu am Boden des Buchenwaldes angewiesen ist und im Experiment nur überwintert, wenn ihr ähnliche Bedingungen geboten werden. Die Art könnte sich also auf Einzelbuchen ausserhalb der Biocoenose auf die Dauer nicht durch eigene Fortpflanzung erhalten. In diesem Sinne ist die Art trotz ihres Parasitismus auch für sich allein diagnostisch interessant, während die ihrem Wirt überallhin folgenden Arten (viele tierische Entoparasiten, viele Schmarotzerpilze) als sekundär treue Formen schon berücksichtigt werden bei der Form, zu deren Konnex sie gehören.

Von dieser Seite gesehen hat die übliche floristisch-statistische Methode, eine Biocoenose resp. eine Pflanzengesellschaft mit Hilfe weniger Pflanzen, zur Hauptsache Phanerogamen, zu erkennen und abzugrenzen, eine gewisse Berechtigung. In der nachfolgenden Besprechung der einzelnen Pflanzen- und Tiergruppen soll gezeigt werden, inwiefern sich diagnostisch brauchbare Arten auch in andern Gruppen nachweisen lassen.

Pflanzenwelt :

Blütepflanzen : Von den Samenpflanzen werden etwa 50 Arten, gestützt auf Arealuntersuchungen oder strukturelle Beobachtungen, von den verschiedenen Forschern als charakteristisch für die aufgestellten Buchenwaldassoziationen angesehen. Vom biocoenologischen Standpunkt aus bemerkenswert sind die Versuche einer Differenzierung des Treuebegriffes, indem gewisse Synusien herangezogen werden zur engeren Charakterisierung verschiedener Standorte innerhalb der Biocoenose. (Vgl. Meusel, 1939, der der Ansicht ist, dass alle diese Varianten erst zusammen ein Bild der ganzen Gemeinschaft geben.) Wenn die gleiche Synusie auch in einem andern laubwechselnden Gehölz vorkommt, so deutet das auf ähnliche Lebensbedingungen des betreffenden Lokalstandortes innerhalb der andern Biocoenose. Einer Loslösung der ähnlichen Synusien aus ihren Biocoenosen stehen aber die schon mehrfach erwähnten Korrelationen innerhalb jeder einzelnen Biocoenose entgegen.

Farne : Zur Charakterisierung der ganzen Biocoenose sind die Farne wenig geeignet, hingegen sind sie sehr gute Zeiger für lokale

Bedingungen, vgl. z. B. den Farnbuchenwald von Markgraf in Rübel, 1932, S. 52, den Schluchtwald von Meusel l. c., S. 80, und anderer Autoren. Alle diese Wälder haben ein gleichartiges Binnenklima mit hoher Luftfeuchtigkeit.

Moose: Aehnliches wie für die Farne gilt auch für die Moose. Sie liefern fast keine treuen Arten, dagegen zahlreiche Charakterarten für Spezialbiotope am Boden oder epiphytisch an den Stämmen. (Listen z. B. bei Ochsner l. c.).

Flechten: Die Flechten an den Buchenstämmen sind sehr gute Zeiger für die binnenklimatischen Verhältnisse der Biocoenose und werden von forstlicher Seite[1] oft herangezogen zur Beurteilung der Bestandesgüte. Bei entsprechender Einarbeitung könnten somit unbedingt gewisse Arten z. B. aus den Gattungen *Parmelia, Lecanora* usf. diagnostisch verwendet werden.

Pilze: Bei den Pilzen ist die Zahl der diagnostisch brauchbaren Arten am grössten. Sie verteilen sich auf direkt abhängige Parasiten, Mykorrhizenpilze und völlig spezialisierte Saprophyten, wie viele Holzbewohner und laubbewohnende Arten, die erst in der Biocoenose die weiteren Lebensbedingungen mehr oder weniger optimal verwirklicht finden. Bei vielen von Haas l. c. als treu erkannten Arten ist der Grund für die Spezialisierung auf bestimmte Wälder noch nicht erforscht. Interessant ist, dass die Pilze nach den zitierten Untersuchungen, die durch eigene Beobachtungen bestätigt und vervollständigt werden, auch deutliche Abhängigkeiten von der Bodenunterlage aufweisen, dass sie also auch in dieser Beziehung diagnostisch ausgewertet werden können (Artnamen vgl. bei Haas l. c.).

Tierwelt:

Säuger: Die für den Buchenwald charakteristischen Kleinsäuger führen eine so versteckte Lebensweise, dass sie aus diesem Grunde für das Erkennen der Biocoenose wenig Bedeutung haben, wohl aber als Bestandteil der charakteristischen Artenkombination für die Abgrenzung.

Vögel: Aehnliches gilt für die Vögel, wo z. B. der bereits erwähnte Waldlaubsänger als charakteristisch zu bezeichnen ist, wenn er auch für gewöhnlich nicht gesehen, sondern nur gehört wird.

Amphibien: Unter den Amphibien ist speziell *Bufo vulgaris* zu nennen, die ein typisches Beispiel für den eingangs genannten Fall darstellt, wo ein Tier ausgesprochen stenoecisch ist, aber nur für einen Teil seiner Lebensfunktionen, während das Laichgeschäft und das Larvenleben sich in Gewässern abspielen.

---

[1] Nach freundlicher Mitteilung von Herrn C. A. Meyer, von der Zentralstelle für wissenschaftliches Forstwesen in Zürich.

Spinnen: Ausser den konstanten Wolfspinnen wie *Lycosa*-Arten haben die übrigen Großspinnen im Buchenwald geringe diagnostische Bedeutung. Unter den Kleinspinnen sind eine grössere Zahl parasitischer Milben und Zecken als sekundär treue Formen (vgl. oben) zu nennen. Bei den humusfressenden Milben dürften ebenfalls viele Formen diagnostische Wichtigkeit erlangen, doch sind diese Gruppen noch zu wenig durchgearbeitet, als dass es bereits möglich wäre, den Treuegrad genau zu bestimmen.

Insekten: Entsprechend der grossen Artenzahl der Insekten und der teilweise sehr weit gediehenen Spezialisierung in ihren Korrelationen ist die Zahl der Buchenwald-Charaktertiere unter ihnen sehr hoch. Ansehnliche Kontingente stellen die *Käfer,* besonders die Laubholzborkenkäfer und übrigen phytophagen Formen. Unter den *Schmetterlingen* sind ausser vielen Eulen besonders Kleinschmetterlinge charakteristisch, unter den *Rhynchoten* besonders die Gall- und Pflanzenläuse.

Die *Urinsekten* zeigen wegen dem fehlenden Flugvermögen Neigung zur Endemismenbildung und können daher diagnostisch wichtig sein für geographische Segmente der Biocoenose.

Tausendfüssler und Asseln: Für diese gilt das gleiche wie für die Urinsekten; auch sie sind zum Teil sowohl in bezug auf die Biocoenose als auf das Areal streng lokalisiert (Endemismen).

Würmer: Ueber die Zugehörigkeit der spezialisierten Parasiten zur charakteristischen Artenkombination ist bereits indirekt entschieden worden bei der Würdigung ihrer Wirte, und in bezug auf die freilebenden Wurmarten finden sich in der Literatur z. B. bei Micoletzky (1922) deutliche Anhaltspunkte, die voraussehen lassen, dass es auch bei den Würmern möglich sein wird, Charaktertiere für bestimmte Biotope aufzustellen.

Gegenseitige Abgrenzung der Buchenbiocoenosen.

Aus den bereits bei der Definition der Biocoenose erwähnten Gründen muss für die Abgrenzung der Biocoenosen untereinander in erster Linie auf die Struktur abgestellt werden. Diese braucht sich nicht zu ändern, wenn eine Art fehlt, denn sie kann in ihren sämtlichen Eigenschaften durch einen gleichen Lokalisationstypus und in ihrer Bedeutung für den Stoffwechsel der Biocoenose durch entsprechende Korrelationstypen ersetzt sein. (Beispiele bei Dahl, 1921). Massgebend ist daher allein das gegenseitige Verhältnis der Garniturtypen in der Biocoenose, wie es seinen Ausdruck findet im synthetischen Schema des nächsten Kapitels. Dagegen können die obenerwähnten diagnostisch wichtigen Arten aller Gruppen sowie die lokalen floristischen und faunistischen Abweichungen wie angedeutet Verwendung finden zur Charakterisierung von geographischen Segmenten, zur Unterscheidung von Höhenvarianten und zur Aufstellung eigener edaphischer Typen.

VIII. Das synthetische Schema der Biocoenose.

Schon während einer solchen monographischen Untersuchung der Biocoenose, deren Gesamtdarstellung bei eingehender Würdigung aller Formen einen breiten Raum einnehmen wird, drängt sich die Frage auf, ob es nicht möglich wäre, die Ergebnisse zusammenzufassen zu einer möglichst kurzen Darstellung. Dass dazu nicht eine Aufzählung der beteiligten Arten im Sinne einer Aufnahmetabelle verwendet werden kann, liegt bei den grossen Artenzahlen auf der Hand. Auch eine Beschränkung auf die charakteristische Artenkombination wäre noch viel zu umfangreich und könnte demjenigen, der nicht den ganzen Lebenszyklus und die Spezialbiotope der betreffenden Arten kennt, nur einen sehr mangelhaften Begriff der Biocoenose geben. Eine viel klarere Vorstellung von der Biocoenose gewinnen wir, wenn wir, von den Arten abstrahierend, die Struktur schildern, d. h. sowohl die räumliche und zeitliche Gliederung, als auch die wichtigsten vorkommenden Korrelationen. Wohl kommen die gleichen Lokalisations- und Korrelationstypen in den verschiedensten Waldbiocoenosen wieder vor, aber in stets wechselnder Besetzung durch andere systematische Gruppen und in anderem gegenseitigen Verhältnis. Durch Bestimmung des wechselnden Anteils der Gruppen am Aufbau der Struktur können daher Unterschiede zweier Biocoenosen am schärfsten herausgearbeitet werden, was allerdings erst nach vollständig durchgeführter monographischer Untersuchung möglich ist.

Für den praktischen Zweck einer Vegetationsgliederung, die der schwerfälligen monographischen Untersuchung vorauseilt, lässt sich das synthetische Schema ersetzen durch ein Modell der Biocoenose, wie es von Schmid in dieser Zeitschrift S. 461 umschrieben wird. Entsprechend dem andern Zweck wird man für ein solches Modell wenige Arten als Exponenten auswählen, die eine möglichst grosse Zahl von wichtigen Struktureigenschaften typenhaft repräsentieren.

Für ein synthetisches Schema nach durchgeführter Untersuchung ist eine solche Vereinfachung nicht mehr zulässig, da jede Art eine Kombination anderer Lokalisations- und Korrelationseigenschaften darstellt, also immer nur in bezug auf einzelne strukturelle Funktionen durch eine andere ersetzt oder charakterisiert werden kann. Das synthetische Schema muss also von den beobachteten Struktureigentümlichkeiten der Biocoenose ausgehen und in kurzen Listen angeben, welche systematischen Vertreter die betreffenden Rollen besetzen und in welchem gegenseitigen Mengenverhältnis.

Literaturverzeichnis.

Alverdes, F., Tiersoziologie. Leipzig, 1925.

D'Ancona, U., Der Kampf ums Dasein. (Uebersetzt von L. Holzer.) In Abhandlungen zur exakten Biologie. Leipzig, 1939.

Arndt, W., Wie viele Tiere gibt es in Deutschland? Zool. Anzeiger **128,** 1939. (S. 113—123.)

Beklemischew, W., Der Organismus und die Biocoenose. Trav. Institut Rech. biol. Perm **1,** 1928. (S. 127—199.)

Bornebusch, The fauna of forest soil. Det forstlige Forsögswesen i Danmark **11,** 1930.

Braun-Blanquet, J., Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich **70,** 1925.

Bühler, A., Der Waldbau. Stuttgart, 1918.

Carpenter, J. R., The Biome. The American Midland Naturalist **21,** 1939. (S. 75—91.)

Chapman, R. N. The quantitative analysis of environmental factors. Ecology **9,** 1928.

Crump, L. M., Number of Protozoa in certain Rothamstead soils. Journ. agric. Sci. **10,** 1920.

Däniker, A. U., Ein ökologisches Prinzip zur Einteilung der Pflanzengesellschaften. Beibl. z. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. (Festschrift Hans Schinz.) 1928. (S.405—423.)

— Die Grundlagen zur ökologischen Untersuchung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich **73,** 1928.

— Die Struktur der Pflanzengesellschaft. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **46** (Festband Rübel), 1936. (S. 576—593.)

Dahl, F., Grundsätze und Grundbegriffe der biocoenotischen Forschung. Zool. Anz. **33,** 1908. (S. 349—353.)

— Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Jena, 1921.

Dengler, A., Waldbau auf ökologischer Grundlage. Berlin, 1930.

Diemont, N. H. Zur Soziologie und Synökologie der Buchen- und Buchenmischwälder der nordwestdeutschen Mittelgebirge. Mitt. der florist.-soziol. Arbeitsgemeinsch. in Niedersachsen **4,** 1938.

Elton, C. S., Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. Brit. journ. exper. Biology **2,** 1924/1925. (S. 119—163.)

Fehér, D., und Varga, L., Untersuchungen über die Protozoenfauna des Waldbodens. Centralbl. Bakt. Parasitenkunde, 2. Abt. **77,** 1930. (S. 524—542.)

Frei, M., Der Anteil der einzelnen Tier- und Pflanzengruppen am Aufbau der Buchen-Biocoenosen in Mitteleuropa. Bericht über d. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich **1940,** 1941.

Friedrichs, K., Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Die Naturwissenschaften **15,** 1927. (S. 153—157 u. 182—186.)

— Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. Bd. I. 1930.

Frömming E., Ueber die Nahrungsstoffe der grossen Wegschnecke. Freude am Leben **17,** 6, 1940. (S. 97—98.)

Gams, H., Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich **63,** 1918.

Gross-Camerer, H., Arealmässige und ökologische Beziehungen verschiedener Waldpflanzen zur Formation des Rotbuchenwaldes. Rep. spec. nov. Beih. **64,** 1931.

Haas, H., Pilze der Wälder von Württemberg. Die bodenbewohnenden Grosspilze in den Waldformationen einiger Gebiete von Württemberg. Beih. Bot. Centralbl. **50,** 1933.

Heikertinger, F., Standpflanzenforschungen. Wiener Ent. Zeitg. **34,** 1915.

Hoeck, F., Begleitpflanzen der Buche. Bot. Centralbl. **52,** 1892.

Kashkarow, D. N. Principles of Animal Ecology. Medgiz Moscow and Leningrad. 1938.

— Environment and Community (Principles of Synecology). Biomedgiz Moscow and Leningrad, 1933.

Kirchner, O., Löw, E., und Schröter, C., Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1906 (soweit erschienen).

Lettau, G., Beiträge zur Lichenographie von Thüringen. Hedwigia **51,** 1912. (S. 202.)

Lippmaa, Th., Areal und Altersbestimmung einer Union (Galeobdolon-Asperula-Asarum-U.) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuensis **6,** 2, 1938. (S. 1—152.)

— The unistratal Concept of Plant Communities (the Unions). The American Midland Naturalist **21,** 1939. (S. 111—145.)

Markgraf, F., siehe Rübel 1932.

Meister, U., die Stadtwaldungen von Zürich. 2. Aufl. Zürich 1903.

Meusel, H., Die Vegetationsverhältnisse der Gipsberge im Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. Hercynia **2,** 4, 1939.

Micoletzky, H., Die freilebenden Erd-Nematoden. Arch. f. Naturgesch., **87 A.** 8 u. 9, 1922.

Möbius, K., Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin, 1877.

Moor, M., Zur Systematik der Fagetalia. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **48,** 1938. (S. 417—469.)

— Pflanzensoziologische Beobachtungen in den Wäldern des Chasseralgebietes. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **50,** 1940. (S. 545—566.)

Nuttal, G. H. F., A review of the relationships between plants and animals. American Nat. **77,** 1923. (S. 449—475.)

Ochsner, F., Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jahrbuch d. St. Gall. Naturw. Gesellsch. **63,** 1927. St. Gallen, 1928.

Palmgren, P., Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. Acta Zool. Fennica **6,** 1928. (S. 1—51.)

Pfeiffer, H., Von der Kleinlebewelt der Venuswaschbecken (Dipsacus). Mikrokosmos 33, 5 (1939/1940), 1940. (S. 80 ff.)

Rabeler, W., Die planmässige Untersuchung der Soziologie, Oekologie und Geographie der heimischen Tiere, besonders der land- und forstwirtschaftlich wichtigen Arten. Mitt. d. florist.-soziol. Arbeitsgem. in Niedersachsen **3,** 1937.

Ramann, E., Regenwürmer und Kleintiere im deutschen Waldboden. Internat. Mitteilgn. f. Bodenkunde **1,** 1911. (S. 138—164.)

Raunkiaer, C., Types biologiques pour la géographie botanique. Bull. Acad. r. sc. Danemark, 1905.

Resvoy, P. D., Zur Definition des Biocoenosebegriffes. Russ. Hydrobiol. Zeitschr. **3,** 1924.

Ross, H., und Hedicke, H., Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas. 2. Aufl. 1927.

Rubner, K., Die pflanzengeographisch-ökologischen Grundlagen des Waldbaues. Neudamm, 3. Aufl. 1934.

Rübel, E., Die Buchenwälder Europas. Red. v. E. R. Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **8,** 1932.

Schmid, E., Biocoenologie und Soziologie. Naturw. Wochenschr. N. F. **21,** 1922.
— Vegetationsstudien in den Urner Reusstälern. Diss. Univ. Zürich, 1923.
— Was ist eine Planzengesellschaft? Ber. Schweiz. Bot. Ges. **46** (Festband Rübel), 1936. (S. 565—575.)
— Die natürliche Vegetationsgliederung des Kantons Zürich. Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch. **49,** 1939.
— Die Vegetationskartierung der Schweiz im Maßstab 1 : 200,000. Bericht über d. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich **1939,** 1940. (S. 76—85.)
Sedlaczek, W., Die Ethologie der Tierwelt des Buchenwaldes. Centralbl. f. d. gesamte Forstwesen, **1915.** (S. 24—37, 102—130 193—214.)
Sernander, R. Entwurf einer Monographie der europ. Myrmekochoren. Kungl. Svenska Vetenskap-akademiens. Handlingar **41,** 7, Upsala 1906.
Shelford, V., Animal Communities of Temperate America. Geogr. Soc. Chicago Bull. **5,** 1913.
Spinner, H., Le Haut-Jura neuchâtelois nord-occidental. Matér. pour le levé géobot. Suisse, **17,** 1932.
Tansley, A. G., The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology **16,** 1915. (S. 284—307.)
Taylor, W. P., Significance of the biotic community in ecological studies. Quart. Rev. Biol. **10,** 1935. (S. 291—307.)
Thienemann, A., Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Principien. Festschrift für Zschokke. Basel, 1920.
Tschermak, L., Die Verbreitung der Rotbuche in Oesterreich und die waldbaulichen Folgerungen daraus. Silva **17,** 1929.
— Einiges über die für die Verbreitung der Rotbuche massgebenden Standortsfaktoren. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen **1930.**
Tüxen, R., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mittl. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **3,** 1937.
Uexküll, J. v., Handbuch der normal. u. pathol. Physiologie. 1927.
Volterra, V., Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. R. Comitato Talassographico Ital. mem. **131,** 1927.
Watt, A. S., On the ecology of British beechwoods, with special reference to their regeneration. Journ. Ecol. **11,** 1923. (S. 1—48.)
— Development and structure of beech communities. Journ. Ecol. **13,** 1925. (S. 27—73.)
— The vegetation of the Chiltren Hills with special reference to the beechwoods and their seral relationships. Journ. Ecol. **22,** 1934. (S. 445—507.)

(Die hier nicht mehr genannte Literatur, die für die Aufstellung der Tabellen 1 und 2 konsultiert wurde, vgl. bei M. Frei, 1941.)