

RÜDIGER WITTIG | BRUNO STREIT

Ökologie



UTB basics
ULMER



Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Beltz Verlag Weinheim · Basel
Böhlau Verlag Köln · Weimar · Wien
Wilhelm Fink Verlag München
A. Francke Verlag Tübingen und Basel
Haupt Verlag Bern · Stuttgart · Wien
Verlag Leske + Budrich Opladen
Lucius & Lucius Verlagsgesellschaft Stuttgart
Mohr Siebeck Tübingen
C. F. Müller Verlag Heidelberg
Ernst Reinhardt Verlag München und Basel
Ferdinand Schöningh Verlag Paderborn · München · Wien · Zürich
Eugen Ulmer Verlag Stuttgart
UVK Verlagsgesellschaft Konstanz
Vandenhoeck & Ruprecht Göttingen
Verlag Recht und Wirtschaft Heidelberg
WUV Facultas Wien

RÜDIGER WITTIG | BRUNO STREIT

Ökologie

103 Abbildungen
52 Tabellen

UTB | basics

Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	8
1 Was ist Ökologie?	10
1.1 Teilgebiete der Ökologie	10
1.2 Geschichte und Methoden	12
1.3 Was tun Ökologen?	13
1.4 Berufsfelder und -aussichten	15
1.5 Die Stellung der Ökologie innerhalb der Wissenschaften	16
1.6 Der Ökologie-Begriff in Politik und Verwaltung	17
1.7 Was müssen Ökologen können?	17
1.8 Gesellschaften, Tagungen, Zeitschriften, Bücher	18
2 Organismus und Umwelt (Autökologie)	21
2.1 Abiotische Standortfaktoren	22
2.2 Anpassung an abiotische Standortfaktoren	25
2.3 Umweltfaktoren und Ressourcen	28
2.4 Der Lebensraum einer Art	29
3 Populationsökologie	32
3.1 Populationen und Wachstum	32
3.2 Wachstumskurven und r-K-Konzept	35
3.3 Life-history-Parameter und Demographie	39
3.4 Konkurrenz- und Räuber-Beute-Systeme	42
3.5 Menschliches Bevölkerungswachstum	47
4 Evolutionsökologie	51
4.1 Grundlagen zur Populationsbiologie	51
4.2 Genetische Variation, Fitness und Reaktionsnorm	53
4.3 Genetische Merkmale und Evolutionsprozesse	57
4.4 Evolutionsökologie der Pferdeartigen	61

5	Bi-Systeme	64
5.1	Para- und Metabiose	65
5.2	Symbiose	66
5.3	Prädation und Weidegang	71
5.4	Parasitismus	76
5.5	Konkurrenz	83
6	Biozönosen	86
6.1	Untergliederung der Biozönose	86
6.2	Artenzusammensetzung und Diversität	87
6.3	Konkurrenz	89
6.4	Ökologische Nische	91
6.5	Die Rolle der Lebensstrategie	94
6.6	Pflanzen- und Tiergesellschaften	96
7	Ökosysteme	103
7.1	Stabilität	103
7.2	Funktionelle Organismengruppen	105
7.3	Stoff- und Energieflüsse	106
7.4	Zeitliche Variabilität von Ökosystemen	108
8	Der See als Ökosystem	112
8.1	Seen und Seenkunde	112
8.2	Gliederung und Lebensgemeinschaften eines Sees	114
8.3	Physikalische und chemische Umweltfaktoren	116
8.4	Stoffhaushalt und biologische Wechselwirkungen	119
8.5	Limnologisch-methodische Untersuchungsansätze	122
9	Weitere Binnengewässer (Weiher, Flüsse, Grundwässer)	128
9.1	Vielfältige Binnengewässer	128
9.2	Stoffhaushalt und Ökologie der Fließgewässer	129
9.3	Grundwasser und Quellen	135
9.4	Längsgliederung der Fließgewässer	136
10	Marine Ökosysteme	139
10.1	Die abiotischen Lebensbedingungen im Meer	139
10.2	Marine Lebensräume	142
10.3	Tropische Litoralregionen: Mangrove und Riffe	145
10.4	Europäische Meere: Nordsee, Ostsee, Mittelmeer	147
10.5	Nährstoffe, Produktion und Nutzung	156

11	Klima und ökologische Gliederung der Erde	160
11.1	Begriffsabgrenzungen	160
11.2	Klimazonen und Biome	161
11.3	Gliederung der Biome	163
11.4	Nord-Süd-Abfolge und Höhenstufen der Biome	163
12	Bedeutung der einzelnen Klimafaktoren	166
12.1	Niederschläge	166
12.2	Strahlung	171
12.3	Temperatur	172
12.4	Wind	178
13	Anthropogene Veränderungen des Klimas	181
13.1	Von der Emission zur Deposition	181
13.2	Wirkungen auf Organismen und Ökosysteme	183
14	Boden	190
14.1	Der Boden als Drei-Phasen-System	191
14.2	Der pH-Wert der Bodenlösung als Standortfaktor	195
14.3	Pufferung von Böden	196
14.4	Bodenprofile und Bodentypen	198
14.5	Humus	199
14.6	Bodenlebewesen (Edaphon)	200
15	Der Mensch als dominierender Faktor in der Kulturlandschaft	203
15.1	Entstehung der Kulturlandschaft	203
15.2	Anthropogene Veränderungen von Fauna und Flora	209
15.3	Aspekte der Ökologie des Menschen	214
16	Wälder	218
16.1	Struktur und Dynamik	218
16.2	Mitteleuropäische Laubwälder	220
17	Ökosysteme der historischen und der heutigen Agrarlandschaft	228
17.1	Atlantische Heide	228
17.2	Magerrasen	231
17.3	Intensiv-Grünland	234
17.4	Äcker	237
18	Lebensraum Stadt	240
18.1	Stadtökologie	240
18.2	Stadtklima	242

18.3	Stadtböden	243
18.4	Wasser	244
18.5	Nutzung und ökologische Gliederung	245
18.6	Städtische Biozöosen	247
18.7	Stoff- und Energieflüsse	251
18.8	Verstädterung	253
19	 Bioindikation/Biomonitoring	257
19.1	Zeigerwerte von Pflanzen	258
19.2	Bioindikation von Umweltbelastungen	261
19.3	Störungsindikatoren	264
20	 Umweltschutz, Ökotoxikologie, nachhaltige Entwicklung	267
20.1	Charakteristika der Technosphäre	267
20.2	Umweltschutz	268
20.3	Mensch und Wasser	270
20.4	Ökotoxikologie	273
20.5	Lichtverschmutzung	276
20.6	Nachhaltige Entwicklung	277
20.7	Ökobilanz und Umweltverträglichkeitsprüfung	280
21	 Arten- und Biotopschutz	284
21.1	Verbreitung und Häufigkeit der Arten	286
21.2	Abschätzung des Gefährdungsgrades von Arten	287
21.3	Suche nach den Ursachen für die Gefährdung der Arten	288
21.4	Entwicklung, Erprobung und Durchführung von Maßnahmen des Artenschutzes	289
21.5	Schutz und Pflege von Biotopen	289
21.6	Neuschaffung von Biotopen	291
21.7	Vernetzung von Biotopen	291
21.8	Kontrolle der Effizienz von Schutz-, Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen	294
	Bildquellen	296
	Sachregister	296

Vorwort

Das Buch basiert auf einer inzwischen langjährig von uns gemeinsam im Grundstudium durchgeführten zweistündigen Ökologievorlesung. Diese vermittelt einerseits das Ökologiewissen für die Biologiestudenten sämtlicher Fachrichtungen, andererseits ist sie gleichzeitig Grundlage für Exkursionen zu in Mitteleuropa weit verbreiteten Ökosystemen und für ein Grundpraktikum Ökologie. Der Inhalt umfasst all das, was wir von Studierenden der Biologie am Ende ihres Grundstudiums oder von Studierenden, die Ökologie im Nebenfach belegen, bei der Abschlussprüfung erwarten.

Daher wird im Buch kein ökologisches Spezialwissen vermittelt, sondern das für sämtliche Biologen und für Wissenschaftler aus Nachbardisziplinen relevante Grundwissen. Großer Wert wird auf Beispiele gelegt, die in unmittelbarer Umgebung nachvollziehbar sind. Neben der durch die Hinweise auf konkrete Ökosysteme der Umgebung gegebenen Möglichkeit, das Erlernte sowohl in Praktika als auch durch eigene Erfahrungen zu verifizieren, wird dem Anwendungsbezug sowie den über den naturwissenschaftlichen Bereich hinausgehenden Verflechtungen der Ökologie große Bedeutung beigemessen. Eine Fragensammlung ermöglicht eine Selbstüberprüfung und erleichtert die Prüfungsvorbereitung.

Für hilfreiche Auskünfte, die Bereitstellung von Unterlagen oder die kritische Durchsicht von Manuskriptteilen danken wir den Kollegen Dr. K.-H. Christmann (Essen), Prof. Dr. T. Eikmann (Gießen), Prof. Dr. G. Eisenbeis (Mainz), Prof. Dr. U. Maschwitz (Frankfurt), Prof. Dr. H. Mehlhorn (Düsseldorf), Prof. Dr. J. Oehlmann (Frankfurt), Prof. Dr. C. Schönwiese (Frankfurt) und Herrn A. Kretzschmar vom Statistischen Bundesamt. Dank sagen wir außerdem Frau C. Anken für das sorgfältige Tippen des Manuskriptes, Frau C. Wicker für die Erstellung der Tabellen und Herrn C. Helmreich, der den Großteil der Abbildungen nach unseren Vorlagen anfertigte.

Dankbar sind wir auch dem Verlag Eugen Ulmer für die Aufnahme dieses Buches in die neue Reihe UTB basics und Frau Dr. N. Kneissler und Frau A. Springorum vom Lektorat des Verlages für ihr Engagement und die angenehme Zusammenarbeit.

Frankfurt, im Januar 2004

Rüdiger Wittig und Bruno Streit

Anmerkung zum Literaturverzeichnis: Originalarbeiten sind nur dann aufgeführt, wenn sie Quellen für Abbildungen, Tabellen oder wörtliche Zitate stellen oder wenn es sich um historische bzw. grundlegende Arbeiten handelt. Die Mehrzahl der im Literaturverzeichnis aufgeführten Werke stellt weiterführende Zusammenstellungen, Lehrbücher oder Lexika etc dar.

1 | Was ist Ökologie?

Inhalt

ÖKOLOGIE ist die Wissenschaft von den Wechselwirkungen der Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt.

Das von den beiden griechischen Worten *oikos* (Haus) und *logos* (Lehre) abgeleitete Wort **ÖKOLOGIE** bezeichnet im ursprünglichen, engen Sinn die Lehre vom Haushalt der belebten Natur. Um diesen analysieren und verstehen zu können, müssen die Beziehungen und Abhängigkeiten der Organismen untereinander und zu ihrer unbelebten Umwelt bekannt sein. Die **ÖKOLOGIE** wird daher häufig auch als die **Wissenschaft von den Wechselwirkungen der Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt** bezeichnet. Zentrales Thema der Ökologie sind also die Lebewesen in ihrer Umwelt.

Geprägt wurde der Begriff **ÖKOLOGIE** von HAECKEL (1866: 286) als »**die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt**«. Einige Jahre später modifizierte er (HAECKEL 1870: 49) den Begriff zur »**Lehre von der Ökonomie, von dem Haushalt der tierischen Organismen**«, wodurch Fragen der Stoff- und Energietransporte und -umwandlungen (**Stoffkreislauf; Energiefluss**) in den Lebensgemeinschaften (Biozöosen) mit eingeschlossen wurden.

1.1 | Teilgebiete der Ökologie

HAECKELS Definition bezog sich primär auf **Tierökologie**. Es ist daher nicht verwunderlich, dass parallel dazu die **Pflanzenökologie** und später auch eine **Ökologie der Mikroorganismen** (Mikrobenökologie) nahezu unabhängig entstanden. Wie im Folgenden erläutert wird, gibt es neben dieser Dreiteilung der Ökologie zahlreiche weitere Möglichkeiten einer Untergliederung (Tab. 1.1).

Objekte der ökologischen Forschung können Individuen oder Arten (**Autökologie**: s. Kapitel 2; **Populationsökologie**: Kapitel 3), Lebensgemeinschaften verschiedener Arten (**Synökologie**: Kapitel 5 und 6) und Ökosysteme (**Ökosystemforschung**) sein. Steht bei Letzterem der landschaftli-

Untergliederung der Wissenschaft Ökologie

Tab. 1.1

Gliederungsprinzip	Teilgebiete
Untersuchte Organismengruppen	Tierökologie Pflanzenökologie Mikrobenökologie
Untersuchte Ebene	Autökologie Populationsökologie Synökologie (Biozönologie) Ökosystemforschung Landschaftsökologie
Ort der Untersuchung	Freilandökologie Laborökologie
Untersuchter Lebensraum	Gewässerökologie - Süßwasserökologie (Limnologie) - Meeresökologie (Marine Ökologie) Terrestrische Ökologie (Beispiele) - Tropenökologie - Hochgebirgsökologie - Stadtökologie
Methode	deskriptive Ökologie experimentelle Ökologie theoretische Ökologie
Untersuchter Zeitraum	Neoökologie Paläoökologie
Anwendungsbereich (Beispiele)	Agrarökologie Restorationsökologie

che Aspekt im Vordergrund, spricht man von **Landschaftsökologie**. Diese wird in der Regel als eigene Wissenschaft angesehen und ist häufig nicht in der Biologie, sondern in der Geographie angesiedelt. Grundlage jeder ökologischen Forschung ist die Beobachtung und Beschreibung der Forschungsobjekte (**Deskriptive Ökologie**) im natürlichen Lebensraum, also im Freiland (**Freilandökologie**). Die Ergebnisse der Beobachtungen sollten, falls möglich, experimentell überprüft werden (**Experimentelle Ökologie**), was häufig im Labor geschieht (**Laborökologie**).

Sowohl in den Beobachtungsmethoden als auch im experimentellen Ansatz bestehen deutliche Unterschiede im terrestrischen und aquatischen Bereich, so dass zwischen **Terrestrischer** und **Aquatischer Ökologie** (Kapitel 8 bis 10) unterschieden wird. Letztere wird in **Limnische** und **Marine Ökologie** gegliedert. Auch eine Aufgliederung des terrestrischen Zweiges ist möglich (zum Beispiel **Tropenökologie**, **Hochgebirgsökologie**, **Polarökologie**).

Über Beobachtung und Experiment kann man schließlich zur Verallgemeinerung der Erkenntnisse und Modellbildung kommen (**Allgemeine Ökologie**, **Theoretische Ökologie**). Mit den **Modellen** lässt sich in so genannten **Szenarien** Aufschluss über die zukünftige Entwicklung von Ökosystemen

Aus historischen Gründen und aus Gründen der Überschaubarkeit wird die **Ökologie** in zahlreiche Teilgebiete gegliedert. Diese Untergliederung beruht auf unterschiedlichen Kriterien wie Untersuchungsebene, Untersuchungsobjekt, Untersuchungsmethode.

erhalten. Der überwiegende Teil der ökologischen Forschung beschäftigt sich mit dem aktuellen Zustand der Umwelt. Dieser **Neoökologie** steht die **Paläoökologie** gegenüber, deren Ziel es ist, die Ökosysteme der Vergangenheit zu erforschen.

Ökologische Kenntnisse kann man vielfältig nutzbringend anwenden (**Angewandte Ökologie**), zum Beispiel in der Landwirtschaft (**Agrarökologie**), bei der Wiederherstellung zerstörter Landschaften (**Restorationsökologie**) und im Natur- und Umweltschutz.

Weite Bereiche der ÖKOLOGIE, insbesondere der Pflanzen- und Landschaftsökologie, werden von der **Geobotanik** abgedeckt. Diese untersucht die aktuelle Verbreitung der Pflanzen auf der Erde (**Arealkunde = floristische Geobotanik**), die historische Entwicklung des heutigen Verbreitungsbildes (**historische Geobotanik**), die Vergesellschaftung der Pflanzen (**Pflanzensoziologie = zönologische Geobotanik**) bzw. die Zusammensetzung der Vegetation (Vegetationskunde) und die aktuellen Ursachen für die Verbreitung und Vergesellschaftung der Pflanzen (**Standortslehre = ökologische Geobotanik**). Zönologische und ökologische Geobotanik bilden zusammen die **Vegetationsökologie**. Manche Autoren (WALTER 1986, EHRENDORFER 1998) benutzen die Begriffe Geobotanik und Pflanzenökologie synonym. Nimmt man die Bezeichnungen der an deutschsprachigen Universitäten etablierten Professuren als Maßstab, so wird unter Geobotanik eine stärker geländeorientierte, unter Pflanzenökologie eine stärker laborbezogene Disziplin verstanden. Experimente sind in beiden Fällen ein wichtiger Bestandteil der Forschung.

1.2

Geschichte und Methoden

Ökologische Kenntnisse und ökologisches Verständnis sind älter als die Wissenschaft **Ökologie**.

Lange bevor der Begriff **ÖKOLOGIE** von HAECKEL (siehe oben) geprägt wurde, haben Menschen ökologische Kenntnisse nutzbringend angewandt: Sammler und Jäger wussten, an welchen Standorten essbare Knollen und Zwiebeln zu finden sind, in welchen Bäumen essbare Insektenlarven leben und wann jagdbare Tierarten wo anzutreffen sind; und bereits die Bauern der Jungsteinzeit konnten den Boden bezüglich seiner Eignung für den Anbau bestimmter Pflanzenarten einschätzen. Auch die heute noch existierenden Sammler und Jäger (Buschmänner in den Halbwüsten des südlichen Afrika, Pygmäen im zentralafrikanischen und bestimmte Indiogruppen im südamerikanischen Regenwald) besitzen ein großes ökologisches Wissen, das essentiell für ein Überleben in diesen extremen Lebensräumen ist.

Die wissenschaftliche **ÖKOLOGIE** wurde zunächst vorwiegend beschreibend betrieben. Schriftstücke mit ökologischen Inhalten findet man bereits in der Antike. Experimentelle Untersuchungen (Variation

von Umweltfaktoren und Beobachtung der Reaktion der Organismen) wurden zunächst in der Zoologie durchgeführt. Die Ergebnisse fanden schnell Eingang in den Bereich der Anwendung (Schädlingsbekämpfung, Fischerei, Land- und Forstwirtschaft). Die zunächst starre Trennung in Tier- und Pflanzenökologie erschwerte die Erkenntnis von Zusammenhängen, die erst in der Synökologie sichtbar werden. Maßgebliche Impulse für synökologisches Arbeiten kamen gegen Ende des 19. Jahrhunderts aus der Hydrobiologie beziehungsweise Limnologie. Mitte des 20. Jahrhunderts sind erste Ansätze zur Ökosystemforschung erkennbar. Bald zeigte sich, dass komplexe Gebilde wie Ökosysteme nur unter einer bewussten Vereinfachung der natürlichen Bedingungen wissenschaftlich zugänglich sind. Der Weg zur mathematischen Modellbildung und zur Simulation von Ökosystemen im Computer war im Verlaufe des 20. Jahrhunderts eine logische Folge dieser Erkenntnis.

Was tun Ökologen?

Die Vielzahl der Teilgebiete und die Komplexität der Fragestellungen führen dazu, dass Ökologen in vielen Bereichen der Grundlagenforschung, der angewandten Forschung sowie der Umweltvorsorge, der Planung und des Naturschutzes arbeiten. Einige Beispiele sollen dies verdeutlichen:

Zahlreiche Organismen-Arten sind vom Aussterben bedroht. Ökologen suchen nach den Ursachen der Gefährdung und nach Möglichkeiten, die Arten in ihrem natürlichen Lebensraum zu erhalten.

Viele Arten sind in ihrem Bestand deshalb stark gefährdet, weil der Mensch sie stark genutzt hat (Jagd, Fischfang, Holzeinschlag und andere). Ökologen suchen nach Möglichkeiten, die Arten zu nutzen, ohne ihren Bestand zu gefährden (nachhaltige Nutzung).

Im Zuge von Handel und Verkehr haben sich fast überall auf der Welt fremdländische Arten einbürgern können. Manche von ihnen breiten sich in den neuen Gebieten (aufgrund des Fehlens von Konkurrenz und von Feinden) weit stärker aus, als sie dies in ihrer alten Heimat konnten. Nicht selten werden dabei ganze Lebensgemeinschaften so verändert, dass es zu wirtschaftlichen Schäden kommen kann. Ökologen erforschen die Ursachen des Invasionserfolges dieser Arten und suchen nach Möglichkeiten, sie ohne Gifteinsatz zurückzudrängen.

Viele Insekten, parasitische Pilze, Nematoden etc. verursachen jährlich große Ernteeinbußen und damit hohe wirtschaftliche Verluste sowie in Entwicklungsländern sogar Hungersnöte. Ökologen erforschen die Lebensweise, insbesondere die die Ausbreitung begünstigenden und einschränkenden Bedingungen, um die betreffenden Arten ohne Gift-

| 1.3

Ökologen arbeiten in vielen Bereichen der Grundlagenforschung, der angewandten Forschung sowie der Umweltvorsorge, der Planung und des Naturschutzes.

einsatz bekämpfen zu können (zum Beispiel durch biologische Schädlingsbekämpfung).

Die reichhaltige, von der Mehrzahl der Menschen als schön empfundene Kulturlandschaft (Bedeutung für Wochenenderholung und Tourismus!) ist überwiegend durch heute nicht mehr gebräuchliche Formen der Bewirtschaftung entstanden. Ökologen suchen nach Methoden, wie man die Vielfalt der Landschaft kostengünstig erhalten und sie gleichzeitig land- und forstwirtschaftlich nutzen kann.

Stellenweise hat der Abbau von Bodenschätzen zu großräumigen Landschaftszerstörungen geführt. Die Wiederherstellung (Restaurierung, Renaturierung) solcher zerstörten Landschaften ist Ziel ökologischer Projekte.

Ökologen beschäftigen sich mit den Ursachen voranschreitender Wüstenbildung und entwickeln Methoden, die Ausbreitung der Wüsten zu stoppen.

Gewässer und Böden werden vom Menschen vielfältig mit seinen Abfällen belastet. Ökologen untersuchen die Auswirkungen dieser Belastung und erarbeiten Verfahren zu ihrer Verringerung oder zum Ausgleich der Belastungswirkungen. Biologische Abwasserklärung und biologische Bodenaufbereitung (Bioremediation) sind Ergebnisse ökologischer Forschung.

In die Luft werden zahlreiche Schadstoffe abgegeben oder entstehen in der Atmosphäre aus vom Menschen freigesetzten Vorläufersubstanzen. Ökologen untersuchen die Auswirkungen der Luftverunreinigungen und geben entsprechende Hinweise an Politik, Gesellschaft, Wirtschaft und Industrie. Wenn Luft und Gewässer (siehe oben) heute deutlich weniger belastet sind, als noch vor einigen Jahrzehnten, so ist dies ein direkter oder indirekter Erfolg der Ökologen.

Alle großen Bauvorhaben und Eingriffe in die Landschaft sind per Gesetz auf ihre Umweltverträglichkeit hin zu prüfen. Ökologen spielen im Rahmen dieser Umweltverträglichkeitsprüfung eine zentrale Rolle. Ständig werden vom Menschen neue Substanzen geschaffen und in die Umwelt direkt oder nach Gebrauch entlassen (Pharmaka, Kosmetika, Kunststoffe und andere). Ökologen versuchen, die Auswirkungen der Freisetzung dieser Stoffe auf Ökosysteme rechtzeitig zu erforschen, damit Politiker und Juristen gegebenenfalls korrigierend eingreifen können.

Die ökologischen Auswirkungen der Freisetzung gentechnisch veränderter Organismen müssen beobachtet und untersucht werden. Dies können nur Ökologen kompetent durchführen.

Berufsfelder und -aussichten

| 1.4

Aus der oben erwähnten Vielfalt der Tätigkeitsbereiche von Ökologen ergeben sich zahlreiche konkrete Berufsaussichten. Prinzipiell wurde die Wichtigkeit der Ökologie von Staat und Verwaltung seit langem erkannt. Dementsprechend gibt es auf Bundes- und Landesebene zahlreiche Behörden, Ämter und Forschungseinrichtungen, in denen Ökologen beschäftigt sind. In Ministerien, bei den Regierungspräsidenten, den Kreisen und vielen Städten sind ebenfalls Stellen für Ökologen vorhanden. Auch die Industrie beschäftigt Ökologen zur Ökologisierung ihrer Herstellungsprozesse, für ein »nachhaltiges Produktdesign« sowie zur ökologischen Überprüfung der produzierten Stoffe. Ein weites Betätigungsfeld für Ökologen ist der Naturschutz. Manche Bundesländer haben biologische Stationen zur Betreuung von Naturschutzgebieten eingerichtet. Andere vergeben die Betreuung sowie die Erarbeitung von Managementplänen, die Durchführung von Effizienzuntersuchungen oder die Bewertung von Flächen zur Ausweisung neuer Gebiete an private Büros, in denen zahlreiche Ökologen eine Erwerbsmöglichkeit gefunden haben. Auch im Medienbereich ist ökologischer Sachverstand gefragt, so dass Ökologen dort Arbeit finden können. Mit steigender Technisierung und fortschreitendem Wachstum der Erdbevölkerung sowie der daraus resultierenden Verknappung der Umweltgüter werden ökologische Probleme in Zukunft mit Sicherheit nicht geringer werden. Ökologische Forschung ist daher dringender erforderlich denn je. Universitäten und andere Forschungsinstitutionen (Großforschungseinrichtungen, Institute der Max-Planck- und Fraunhofergesellschaft, Museen, zoologische und botanische Gärten) sind gefordert, entsprechende Gelder zu akquirieren und Forschungsprojekte durchzuführen. Neben den genannten Beispielen gibt es in Abhängigkeit von Fähigkeiten, Kenntnissen und Flexibilität des jeweiligen Ökologen weitere Arbeitsmöglichkeiten.

Wie oben erwähnt, ist die Bedeutung der Ökologie im Prinzip »erkannt«. Wie viele Ökologen jedoch eine ihrer Ausbildung entsprechende Betätigung finden, hängt vom Stellenwert ab, den die Gesellschaft ihrer Umwelt und der Natur zumisst. Nach einem »Ökologie-Boom« in den 1980er-Jahren ist das Interesse an »Ökologie« momentan in Politik und Gesellschaft erheblich abgeflaut. Die Erhaltung einer lebenswerten Umwelt für unsere Nachkommen ist jedoch mit Sicherheit nur dann möglich, wenn ökologischen Kenntnissen und damit der ökologischen Forschung höchste Priorität eingeräumt wird. Die von hochrangigen Expertengremien aufgezeigte Notwendigkeit einer »nachhaltigen Entwicklung« (sustainable development) sowie der Erforschung und Erhaltung

der biologischen Vielfalt (Biodiversität) und die Anerkennung dieser Forderungen durch internationale Konventionen (Agenda 2000, Biodiversitätskonvention), bezeugt einen (zumindest auf dem Papier) hohen Stellenwert der Ökologie. Falls es sich bei diesen Konventionen nicht nur um Lippenbekenntnisse und Papierverschwendung handelt, müssten zukünftig gute Berufsaussichten für Ökologen bestehen.

1.5

Die Stellung der Ökologie innerhalb der Wissenschaften

Ökologie ist zwar ursprünglich eine biologische Wissenschaft, inzwischen jedoch eine »Brückenwissenschaft«, die in vielen Bereichen weit über die Biologie hinaus geht.

Hinsichtlich ihrer Entstehungsgeschichte, ihrer Methoden und ihrer Objekte ist die **ÖKOLOGIE** ursprünglich eine **biologische Wissenschaft**. Zum Verständnis der Wechselwirkungen der Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt sind Kenntnisse aus vielen biologischen Teildisziplinen (zum Beispiel Physiologie, Morphologie, Genetik), aber auch aus anderen Naturwissenschaften (Chemie, Physik, Bodenkunde, Klimatologie) unerlässlich. Daher spricht WEBER (1941) von der Ökologie als einer »**Dachwissenschaft**« und THIENEMANN (1956) von »**Brückenwissenschaft**«. Umgekehrt haben sich in jüngerer Zeit auch innerhalb der erwähnten Teildisziplinen beziehungsweise nichtbiologischen Naturwissenschaften ökologische Fragestellungen ergeben. In der Wissenschaftsterminologie wird dies durch die Vorsilbe »**Öko**« oder durch das Adjektiv »**ökologisch**« zum Ausdruck gebracht, zum Beispiel ökologische Morphologie = Ökomorphologie, ökologische Physiologie = Ökophysiologie, ökologische Chemie = Ökochemie.

Die **Ökosystemforschung** geht weit über den Bereich der Biologie hinaus und muss daher als ein interdisziplinäres Wissenschaftsgebiet bezeichnet werden, an dem neben Biologen auch Klimatologen und Bodenkundler sowie ggf. Hydrologen beteiligt sind. In noch stärkerem Maße gilt dies für die Untersuchung von Ökosystemkomplexen oder Landschaften (**Landschaftsökologie**). Das Verständnis der Funktionen des Ökosystemkomplexes »Stadt« ist allein aus der Sicht naturwissenschaftlicher Disziplinen nicht möglich. Die **Stadtökologie** (siehe Kapitel 18) nimmt daher innerhalb der ökologischen Wissenschaften genauso eine Sonderstellung ein wie die stark medizinisch, ökonomisch und soziologisch geprägte **Humanökologie**.

Manche Autoren bedauern die Entwicklung der Ökologie zu einer »etwas verschwommenen, schwer definierbaren Überwissenschaft, die nicht mehr der Biologie zugerechnet werden kann« (STUGREN 1986: 15). Auch die Gesellschaft für Ökologie (1986: 6) sieht die Ökologie nicht mehr als Teilgebiet der Biologie an, »denn die Fragestellungen können von Biologen allein nicht gelöst werden, sondern erfordern die gleich-

rangige Mitarbeit auch von nicht-biologischen Umweltdisziplinen von der Physik bis zur Soziologie«.

Der Ökologie-Begriff in Politik und Verwaltung

| 1.6

Neben dem wissenschaftlichen Ökologie-Begriff gibt es die Termini »Ökologie« und »ökologisch« auch im politisch-administrativen Bereich. Der Begriffsinhalt ist auf dieser Ebene aber anders als auf der wissenschaftlichen. Wenn ein Politiker, Journalist oder Verwaltungsbeamter von »Ökologie« spricht, sind in der Regel praktische Gesichtspunkte gemeint. Unter »Ökologie« werden Handlungsprogramme, Wertungen und Normen zusammengefasst, die zur Lösung dieser Probleme geeignet sind. Zum Finden von Lösungswegen kann der Einsatz von Ergebnissen der Wissenschaft Ökologie beitragen und erforderlich sein.

Außer in den Naturwissenschaften gibt es die Begriffe »Ökologie« und »ökologisch« auch im politisch-administrativen Bereich. Die Begriffsinhalte sind auf den beiden Ebenen jedoch deutlich verschieden.

Was müssen Ökologen können?

| 1.7

ÖKOLOGIE ist die komplexeste aller Biowissenschaften. Auch ist das Forschungsgebiet keiner naturwissenschaftlichen Disziplin so eng mit gesellschaftlichen, wirtschaftlichen und politischen Aspekten verflochten. Aufgabe der ökologischen Forschung ist es, auf den ersten Blick scheinbar unüberschaubare Systeme wie einen tropischen Regenwald oder eine Stadt systematisch zu erforschen, Funktionsprinzipien zu erkennen und auf diese Weise »Ordnung in das Chaos« zu bringen. Darüber hinaus sollen die Forschungsergebnisse dazu beitragen, das Überleben auch zukünftiger Generationen in allen Erdteilen unter menschenwürdigen Bedingungen zu sichern. All diese Aufgaben sind nicht von Einzelkämpfern, sondern nur im Team erfolgreich zu bewältigen. Zur Erfüllung seiner Aufgaben muss der Ökologe sein Institut beziehungsweise Büro relativ bis sehr häufig mit dem Gelände vertauschen. Geländearbeit aber ist erheblich unvorhersehbarer und erfordert daher weit mehr Improvisationsvermögen als Labor- oder Büroarbeit. Von Ökologen sind daher in besonderem Maße zu fordern:

- ▶ ausgezeichnete Arten- und Biotoptypen-Kenntnisse;
- ▶ Kenntnisse nicht nur in einem Spezialgebiet und auf biologischem Gebiet allgemein, sondern auch aus dem Bereich der Nachbarwissenschaften (Chemie, Klimatologie, Bodenkunde, Geographie etc.);
- ▶ hohes Verantwortungsbewusstsein und Konfliktbereitschaft (Mahnerfunktion!);
- ▶ kritische Einstellung gegenüber Modeströmungen in der Forschung und gegenüber einer Bemessung der Ergebnisse lediglich am unmittelbar zu erzielenden monetären Erfolg;

Exkursionen sind ein sehr wichtiger Bestandteil der ökologischen Ausbildung. Studierende der Ökologie sollten daher an einer Vielzahl von Exkursionen teilnehmen.

- ▶ Fähigkeit und Bereitschaft zu einer allgemeinverständlichen Veröffentlichung der Ergebnisse;
- ▶ Teamfähigkeit;
- ▶ Geländeerfahrung, »Geländegängigkeit« und Belastbarkeit;
- ▶ Improvisationsvermögen und Fähigkeit zum Ertragen unvorhergesehener Ereignisse.

Im Unterricht lassen sich viele der oben genannten Voraussetzungen besonders gut auf Exkursionen und im Rahmen von Geländepraktika erwerben (Abb. 1.1). Diese sind daher das Rückgrat der ökologischen Ausbildung. Wenn an der Mehrzahl der Universitäten im Studiengang Biologie nur noch eine einzige Pflichtexkursion (falls überhaupt) vorgesehen ist, so ist das für die Ausbildung der Ökologen erheblich zu wenig. Studierende, die sich auf Ökologie spezialisieren wollen, sollten daher auf freiwilliger Basis an soviel wie möglich weiteren Exkursionen teilnehmen.

Abb. 1.1

Exkursionen und Geländepraktika sind ein unverzichtbarer Grundpfeiler der ökologischen Ausbildung.



1.8

Gesellschaften, Tagungen, Zeitschriften, Bücher

Zur Förderung der **ÖKOLOGIE** im deutschsprachigen Raum wurde im Jahre 1971 die **Gesellschaft für Ökologie** gegründet. In den jährlich erscheinenden *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* werden die Zusammenfassungen der Referate und Poster der jeweiligen Jahrestagung veröffentlicht. Bedeutende wissenschaftliche Zeitschriften sind im europäischen Raum unter anderem *Oecologia* (Springer-Verlag), *Acta Oecologica* (Gauthier-Villars), *Journal of Ecology* und *Journal of Applied Ecology* (beide Blackwell Scientific Publishers), *Basic and Applied Ecology* (Urban & Fischer) sowie *Oikos* (Munksgard International Booksellers and Publishers). Spezielle Themen und Fallstudien werden in der Buchreihe *Ecological Studies* (Springer-Verlag) publiziert. Deutschsprachige Lehrbücher der Ökologie wurden in jüngerer Zeit von BICK (1999), KALUSCHE (1999), NENTWIG et al. (2003), REMMERT (1992), SCHUBERT (1991), SCHULZE et al. (2002)

und TISCHLER (1993) verfasst oder aus dem Englischen übersetzt (BEGON et al. 1998, ODUM 1998, TOWNSEND et al. 2003). Von SCHAEFER (2003) wurde ein Wörterbuch, von LESER et al. (1993) ein Lexikon (Ökologie und Umwelt) zusammengestellt und von KUTTLER (1995) ein Handbuch herausgegeben. Ein neues Lehrbuch der Pflanzenökologie ist das von LARCHER (2001), ein Klassiker der Tierökologie ist das dreibändige Werk von SCHWERDTFEGER (1963–1975). Grundlegendes zur Humanökologie findet sich bei BICK et al. (1991/1992) sowie NENTWIG (1995), zur Landschaftsökologie bei BASTIAN & SCHREIBER (1999), FINKE (1996) und LESER (1997). Die Ökologie der Lebensgemeinschaften (Biozönologie) wird umfassend von KRATOCHWIL & SCHWABE (2001) dargestellt. TREPL (1987) gibt einen Überblick über die Geschichte der Ökologie der Neuzeit.

(Seitenverweise zur Beantwortung)

- Was versteht man unter der Wissenschaft Ökologie? (s. Seite 10)
- Wer prägte den Begriff Ökologie? (s. Seite 10)
- Nennen Sie Beispiele für Untergliederungen des weiten Bereiches der Ökologie! Welches Gliederungsprinzip liegt den jeweiligen Gliederungen zugrunde? (s. Seite 11)
- Womit beschäftigt sich die Geobotanik? (s. Seite 12)
- Nennen Sie konkrete Beispiele für Forschungs- und Arbeitsgebiete von Ökologen! (s. Seite 13 f.)
- Welche Stellung hat die Ökologie innerhalb der Wissenschaften? (s. Seite 16)
- Welche Teilgebiete der Ökologie gehen besonders weit über den Bereich der Naturwissenschaften hinaus? (s. Seite 16)
- Erläutern Sie die Aussage, dass es zwei Ökologie-Begriffe gibt und zeigen sie die Unterschiede zwischen diesen Begriffen auf! (s. Seite 17)

Fragen

- 1
- 2
- 3
- 4
- 5
- 6
- 7
- 8

Literatur

* Die so markierten Lehrbücher enthalten nicht nur zu diesem, sondern auch zu mehreren anderen Kapiteln weiterführende Angaben. Sie sind jedoch für die folgenden Kapitel nur dann nochmals genannt, wenn sie als Grundlage oder Quelle einer der dort aufgeführten Abbildungen oder Tabellen verwendet wurden.

*BASTIAN, O., SCHREIBER, K.-F. (1999): Analyse und ökologische Bewertung der Landschaft. 2. Aufl., Spektrum, Heidelberg, 564 S.

*BEGON, M., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R. (1998): Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Spektrum, Heidelberg, 750 S.

*BICK, H. (1999): Ökologie. 3. überarb. u. erg. Aufl., G. Fischer, Stuttgart/New York, 368 S.

*BICK, H., BIRG, H., SCHUG, W. (1991/1992): Funkkolleg Humanökologie. Weltbevölkerung, Ernährung, Umwelt. Studienbriefe, Deutsches Institut für Fernstudien Tübingen (Hrsg.). Beltz, Weinheim.

Literatur

- EHRENDORFER, F. (1998): Geobotanik. In SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F., BRESINSKY, A. (1998): Straburger Lehrbuch der Botanik, 34. Aufl., G. Fischer, Stuttgart/Jena/New York, 821–951.
- *FINKE, L. (1996): Landschaftsökologie. Das Geographische Seminar. 3. Aufl., Braunschweig, 245 S.
- Gesellschaft für Ökologie (Hrsg.) (1986): Studienführer Ökologie (GfÖ). 3. Aufl., Freising-Weihenstephan, 49 S.
- HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II. Reprint 1906, Reimer, Berlin, 447 S.
- HAECKEL, E. (1870): Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Facultät zu Jena am 12. Januar 1869. In HAECKEL, E. (1870): Studien über Moneren und andere Protisten. Verl. W. Engelmann, Leipzig, 3–20.
- *KALUSCHE, D. (1999): Ökologie. Ein Lernbuch. Quelle & Meyer, Wiesbaden, 234 S.
- *KÜTTLER, W. (Hrsg.) (1995): Handbuch zur Ökologie, 2. rev. Aufl., Analytica Verlagsgesellschaft, Berlin, 525 S.
- *KRATOCHWIL, A., SCHWABE, A. (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften: Biozöologie. Ulmer, Stuttgart, 756 S.
- *LARCHER, W. (2001): Ökophysiologie der Pflanzen. 6. Aufl., Ulmer, Stuttgart, 644 S.
- *LESER, H. (1997): Landschaftsökologie. Ansatz, Modelle, Methodik, Anwendung. Mit einem Beitrag zum Prozeß-Korrelations-Systemmodell von T. MOSIMANN. UTB 521, 4. Aufl., Ulmer, Stuttgart, 644 S.
- *LESER, H., STREIT, B., HAAS, H.-J., HUBER-FRÖHLI, J., MOSIMANN, T., PAESLER, R. (1993): Diercke Wörterbuch Ökologie und Umwelt. Zwei Bände, dtv, München, 241 bzw. 233 S.
- *NENTWIG, W. (1995): Humanökologie. Fakten, Argumente, Ausblicke. Springer, Berlin/ Heidelberg/New York, 588 S.
- *NENTWIG, W., BACHER, S., BEIERKUHNEIN, C., BRANDL, R., GRABHERR, G. (2003): Ökologie. Spektrum, Heidelberg/Berlin, 500 S.
- *ODUM, E.P. (1998): Ökologie. 3. völlig neubearbeitete Aufl., übersetzt und bearbeitet von Jürgen Overbeck, Thieme, Stuttgart, 471 S.
- *REMMERT, H. (1992): Ökologie. Ein Lehrbuch. 5. neubearb. u. erw. Aufl., Springer, Berlin/Heidelberg/New York, 363 S.
- *RICKLEFS, R.E. (1997): The Economy of Nature: a textbook in basic ecology. 4th ed., Freeman, New York, 678 pp.
- *SCHAEFER, M. (2003): Ökologie. 4. Überarb. und erw. Aufl., Wörterbücher der Biologie, Spektrum, Heidelberg/Berlin, 416 S.
- *SCHUBERT, R. (1991): Lehrbuch der Ökologie. 3. Aufl., G. Fischer, Jena, 657 S.
- *SCHULZE, E.-D., BECK, E., MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (2002): Pflanzenökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, ca. 850 S.
- *SCHWERTFEGGER, F. (1963–1975): Ökologie der Tiere. Bd. 1 (1963) Autökologie (2. Aufl. 1977, 460 S.), Bd. 2 (1968) Demökologie (1968) Demökologie (2. Aufl. 1979, 450 S.), Bd. 3 (1975) Synökologie, 451 S. Parey, Hamburg, Berlin.
- *STREIT, B., KENTNER, E. (1992): Umweltlexikon. Herder, Freiburg i.Br., 384 S.
- STUGEN, B. (1986): Grundlagen der Allgemeinen Ökologie. 4., erw. u. neugestaltete Aufl., G. Fischer, Jena, 356 S.
- THIENEMANN, A. (1956): Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. Parey, Hamburg, 153 S.
- *TISCHLER, W. (1993): Einführung in die Ökologie. 4. Aufl., G. Fischer, Stuttgart, 528 S.
- TOWNSEND, C.R., HARPER, J.L., BEGON, M.E. (2003): Ökologie. Springer, Berlin/Heidelberg, 647 S.
- TREPL, L. (1987): Geschichte der Ökologie: vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart, 280 S. Athenäum, Frankfurt/Main.
- WALTER, H. (1986): Allgemeine Geobotanik. UTB 284. 3. Aufl., Ulmer, Stuttgart, 279 S.
- WEBER, H. (1941): Zum gegenwärtigen Stand der allgemeinen Ökologie. Die Naturwiss. 29, 756–763.
- *WILLERT, D.J.V., MATYSSEK, R., HERPPICH, W. (1995): Experimentelle Pflanzenökologie: Grundlagen und Anwendungen. Georg Thieme, Stuttgart/New York, 344 S.

Organismus und Umwelt (Autökologie)

2

Inhalt

Unter **AUTÖKOLOGIE** versteht man ursprünglich die Ökologie des Einzelorganismus. Die genaue Betrachtung zweier Individuen einer Art zeigt jedoch, dass die Untersuchung eines Einzelorganismus kaum allgemein gültige Aussagen liefert. Die meisten Autoren sehen **AUTÖKOLOGIE** daher als die Wissenschaft von der Ökologie einer Art an. Im Mittelpunkt der Betrachtung steht die einzelne Art in ihrer Beziehung zu den Umweltfaktoren.

Die Autökologie untersucht die Ökologie (des Einzelorganismus) einer Art.

Primäres **Forschungsziel** ist die Aufdeckung der Zusammenhänge zwischen Wachstum, Entwicklung, Fortpflanzungs- und Überlebensrate einer Art und den (abiotischen) Ökofaktoren. In einem zweiten Schritt werden die Reaktionen und Anpassungen der Arten auf beziehungsweise an bestimmte Umweltfaktoren miteinander verglichen. Das Ziel hierbei ist, Gesetzmäßigkeiten zu erkennen, zum Beispiel Anpassungsbeziehungsweise Reaktionstypen. Kernfragen sind:

- ▶ Was befähigt eine Art, unter den gegebenen Umweltverhältnissen zu überleben?
- ▶ Welche Spanne von Umweltbedingungen kann eine Art tolerieren?
- ▶ Wie wird eine Art mit Änderungen der Umweltverhältnisse fertig?

AUTÖKOLOGIE ist somit eine wesentliche **Basiswissenschaft** für weite Bereiche der **Angewandten Biologie**, nämlich für alle Bereiche, in denen mit Organismen gearbeitet wird, also Forstwirtschaft, Landwirtschaft, Gartenbau, Fischerei, Landschaftspflege, Naturschutz.

Voraussetzungen für autökologisches Arbeiten sind **Artenkenntnis** (Systematik) und Kenntnis der geographischen Verbreitung der Arten (**Biogeographie** = Tiergeographie + Pflanzengeographie). Damit Systematik und Biogeographie betrieben werden können, muss feststehen, was unter einer Art zu verstehen ist. Wichtig ist also die Definition des Artbegriffs.

Autökologie ist eine wesentliche Basiswissenschaft für die angewandte Biologie.

Kenntnisse in Systematik und Biogeografie sind unabdingbare Grundvoraussetzungen für autökologisches Arbeiten.

Im konkreten Fall kann man natürlich nicht die gesamte Art, sondern lediglich einzelne Individuen untersuchen. Das Ergebnis sollte aber repräsentativ für die Art sein. Ein Problem dabei ist, dass viele Arten in unterschiedlichen Regionen und unter unterschiedlichen Bedingungen leben. Füchse zum Beispiel kommen in Wäldern aber auch in Städten vor, also in Gebieten mit deutlich verschiedenen Umweltverhältnissen. Entsprechendes gilt für die Wald-Kiefer, die am Rand von Mooren (nasse Standorte), aber auch auf Sanddünen (trockene Standorte) wächst. Im Falle angewandter Fragestellungen muss man allerdings oft gar nicht wissen, wie die Gesamtart reagiert, sondern wie sich der konkrete Teilbestand verhält, der von einem Eingriff betroffen ist. Daher werden in der Autökologie häufig weder Individuen (zu wenig repräsentativ) noch Arten (zu umfangreich) untersucht, sondern Teilmengen von Arten, so genannte **Populationen** (siehe Kapitel 3).

2.1

Abiotische Standortfaktoren

Um in einem Gebiet (an einem Ort) überleben zu können, muss die Art mit den dortigen Umweltfaktoren zurechtkommen. Man unterscheidet biotische und abiotische Faktoren. Biotische Faktoren sind die Wirkungen oder die Bedeutung anderer Arten (zum Beispiel Konkurrenz, Feinddruck, Nahrungsangebot). Ihre Behandlung gehört daher formal nicht zur Autökologie, sondern zur Synökologie. Bei den abiotischen Faktoren

handelt es sich um physiko-chemische Gegebenheiten wie Licht, Temperatur, pH-Wert der Bodenlösung etc.

Die beiden wichtigsten Gruppen abiotischer Faktoren für terrestrische Organismen sind **Klima** (Kapitel 11 bis 13) und **Boden** (Kapitel 14). Wichtige abiotische Faktoren für aquatische

Organismen sind Salzgehalt (Salzwasser, Süßwasser), Temperatur, Nährstoffgehalt und Strömung (siehe Kapitel 8 bis 10).

Manche Arten tolerieren von einem oder mehreren Standortfaktoren einen weiten Bereich, andere nur einen sehr engen. Erstere werden als **euryök**, letztere als **stenök** bezeichnet. Bezieht sich die Eury-ökologie oder Stenökologie auf einen bestimmten Faktor, so nutzt man die Vorsilben **eury-** und **steno-** in Verbindung mit der wissenschaftlichen Bezeichnung dieses Faktors (siehe Tab. 2.1). Die Toleranzbreite eines Organismus gegenüber einem bestimmten Faktor wird als ökologische Potenz bezeichnet. Die so genannte Gedeih-Kurve (Abb. 2.1), die aufgrund experimenteller Untersuchungen und Auswertungen von Freilandbefunden erstellt wird, weist innerhalb des tolerierten Bereichs ein Optimum auf. Hier bewirkt

Merksatz

KLIMA und BODEN sind die wichtigsten ABIOTISCHEN FAKTORENKOMPLEXE für terrestrische Organismen.

der betreffende Faktor die größten positiven Veränderungen von messbaren Funktionen des Organismus, zum Beispiel Vermehrung, Wachstum, Aktivität. Mit steigender und fallender Intensität des Faktors geht seine positive Wirkung zurück und gelangt über einen Zwischenzustand (Pejus) zu einem sehr ungünstigen, gerade noch tolerierbaren Zustand (Pessimum).

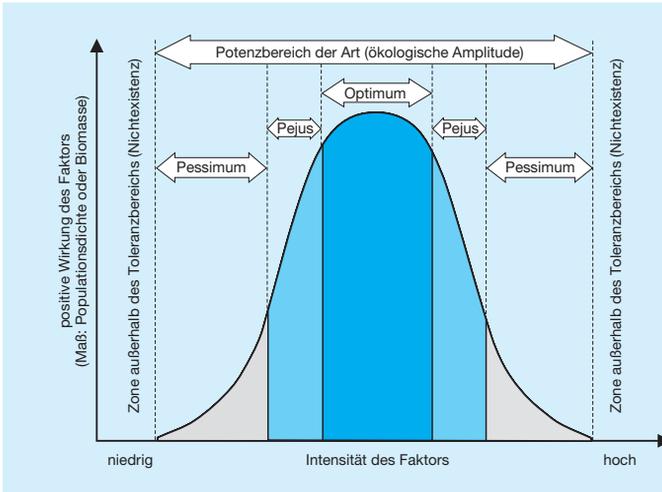


Abb. 2.1

Das Gedeihen eines Organismus in Abhängigkeit von einem Umweltfaktor (idealisierte Gedeihkurve).

Ein Organismus, der beispielsweise hohe Temperaturen und viel Stickstoff benötigt, wird selbst bei optimalem Stickstoffangebot nicht oder allenfalls schlecht gedeihen, wenn die Temperaturen zu niedrig sind. Der gleiche Effekt wird bei hohen Temperaturen aber niedrigem Stickstoffangebot eintreten. Von den auf einen Organismus einwirkenden Faktoren ist also derjenige am bedeutendsten, der außerhalb des Optimums nahe am Grenzbereich der Toleranzbreite, also im Pessimum liegt. Dieses für alle ökologischen Faktoren geltende Gesetz wurde zunächst von LIEBIG (1855) am Beispiel der Nährstoffe formuliert: Der in geringster Menge vorhandene Nährstoff wirkt als Minimumfaktor wachstumsbegrenzend (**Gesetz des Minimums**). Denjenigen Faktor, der die Entwicklung einer Art begrenzt, bezeichnet man als limitierenden Faktor.

Sieht man vom Spezialfall des Minimumfaktors ab, so ist das Überleben und der Erfolg einer Art an einem Standort von der Summe aller biotischen und abiotischen Standortfaktoren abhängig. Dabei wirken die Standortfaktoren nicht nur direkt auf den Organismus ein, sondern auch indirekt, indem sie sich gegenseitig beeinflussen. So kann die an sich positive und regelmäßige Wasserzufuhr an einem Standort eine

Tab. 2.1 | **Wichtige Vor- und Nachsilben zur Bezeichnung der Reaktion von Organismen gegenüber abiotischen Standortfaktoren**

Fachausdruck (Vor- bzw. Nachsilbe)	Bedeutung
Faktorenbezogene Begriffe	
thermo-, -therm	wärme-, Temperatur
kryo-	kälte-
hygro-, -hydr	feuchte-
hydro-, -hydr	wasser-
xero-	trocken
photo-	licht-
halo-, -halin	auf den Salzgehalt bezogen
Organismenbezogene Begriffe	
steno-; sten-	eng
eury-	weit
oligo-	wenig
meso-	mittel
poly-	viel
hyper-	sehr viel, übergroß
homoio-	gleich
poikilo-	wechselnd
-phil	»liebend«, bevorzugend
-phob	meidend
-tolerant	ertragend
-morph	geformt
Systembezogene Begriffe	
-top	biotopbezogen
-ök	ökosystembezogen
Beispiele für Kombination der o.g. Silben	
stenök	nur in einem standörtlich engen Lebensraum vorkommend
euryök	in zahlreichen Ökosystem-Typen vorkommend
stenohalin	enge ökologische Amplitude bezüglich des Salzgehalts
eurytherm	weite ökologische Amplitude bezüglich der Temperatur
homoiotherm	gleichwarm
poikilotherm	wechselwarm
thermophil	Wärme liebend
hydromorph	im Bauplan an das Wasserleben angepasst
halophob	Salz meidend

Auswaschung von Nährstoffen aus dem Boden und damit eine Verschlechterung der Lebensbedingungen bedeuten. Auch die Beobachtung, dass ein Faktor einen anderen bis zu einem gewissen Grade ersetzen kann, ist nur vor dem Hintergrund richtig, dass es sich um eine indirekte Wirkung handelt. Ein gutes Beispiel hierfür ist die alte Bauernregel »Wasser ersetzt Stickstoff«. Die Biochemie zeigt, dass Stickstoff essenziell für den Aufbau von Proteinen und Nukleinsäuren ist, also nicht wirklich durch Wasser ersetzt werden kann. Da aber Höhere Pflanzen ihren Stickstoff in der Regel in wässriger Lösung aus dem Boden beziehen (als NO_3^- - oder NH_4^+ -Ion), stimmt die Regel chemisch gesehen zwar nicht, im Resultat allerdings doch: Ist viel Wasser vorhanden, so können die Pflanzen selbst aus einem stickstoffarmen Boden mehr Stickstoff aufnehmen, als dies bei Wassermangel aus einem stickstoffreichen Boden möglich ist. Dieses Prinzip liegt auch dem häufig zu beobachtenden Vorkommen so genannter Kalk liebender Pflanzen an relativ kalkarmen Fließgewässern zu Grunde.

Viele Arten, die in der Natur eine enge ökologische Amplitude zeigen, sind im Experiment unter Konkurrenzausschluss weit toleranter. Oft liegt das physiologische Optimum sogar in einem anderen Bereich als das ökologische (vergleiche Abb. 6.5). Es gibt nämlich nur wenige Arten, die ungünstige oder extreme Bedingungen (zum Beispiel Trockenheit, Nährstoffarmut, hohe Konzentrationen von Salz oder Schwermetallen) benötigen, die meisten Arten ertragen sie lediglich, kommen aber in der Natur aus Konkurrenzgründen (siehe Abschnitte 6.3 und 6.4) nur an derartigen Extremstandorten vor. Sie sind also bezüglich des Faktors lediglich **tolerant** (zum Beispiel salztolerant), aber sie »lieben« (das heißt bevorzugen) diesen Faktor nicht. Wird der Faktor wirklich bevorzugt oder sogar benötigt, so bezeichnet man die betreffende Art als »-phil« (zum Beispiel thermophil = Wärme liebend; weitere Beispiele in Tab. 2.1). Kann eine Art einen bestimmten Faktor nicht ertragen und findet man sie in der Natur dementsprechend niemals an entsprechenden Standorten, so ist sie in Bezug auf diesen Faktor »-phob« (vergleiche Tab. 2.1.). Arten, die bezüglich eines bestimmten Umweltfaktors stenök sind, kann man als Indikatoren für diesen Faktor benutzen (Kapitel 21).

Anpassung an abiotische Standortfaktoren

| 2.2

Die Anpassung an die jeweilige Ausprägung eines Standortfaktors (beziehungsweise an die Änderung eines Faktors) kann entweder auf der Ebene des Individuums innerhalb der vorgegebenen genetischen Reaktionsnormen erfolgen oder aber auf der Ebene der Population beziehungsweise der Art durch eine Änderung der genetischen Reaktions-

Bei Änderung der Standortbedingungen sind zwei Arten der Reaktion möglich: **Physiologische Adaptation** (auf Ebene des Individuums, schnell bis mittelfristig, aber nur im Rahmen der genetischen Reaktionsnorm: Akkomodation bzw. Akklimatisierung), **Evolutive Adaptation** (auf Ebene der Art oder Population; langsam, durch Änderung der genetischen Reaktionsnorm).

norm. Die erste Reaktionsweise nennt man **physiologische Adaptation**. Diese kann im Extremfall in Sekundenschnelle (**Akkomodation**; zum Beispiel Verkleinerung der Pupille bei plötzlicher Helligkeit), im Laufe von Minuten (Schweißausbruch bei Hitze, Zusammenziehen der Kapillaren von Warmblütern bei Kälte), im Laufe einiger Tage (Ausbildung von Frostresistenz bei Pflanzen) oder im Laufe von Wochen, Monaten bis Jahren während der Lebensphase eines Individuums erfolgen (**Akklimatisierung**). All dies ist schnell im Vergleich zur **evolutiven** (genetischen) **Adaptation**, die in der Regel erst im Laufe einer Vielzahl von Generationen als Folge von **Selektion** möglich ist (siehe Kapitel 4).

Allgemein ist als Regel festzustellen, dass gleiche Lebensweise zu ähnlicher Körperform beziehungsweise Gestalt führt. Die evolutive Entstehung gleicher Anpassungen (Lebensformen, Körperformen, Verhaltensweisen etc.) bei nicht näher miteinander verwandten Organismen wird **Konvergenz** (oder Analogiebildung oder Homoplasie) genannt.

Abb. 2.2

Die torpedoförmige Gestalt der großen marinen Carnivoren ist ein Beispiel für konvergente Anpassungen auf der Ebene von Morphologie und Anatomie.

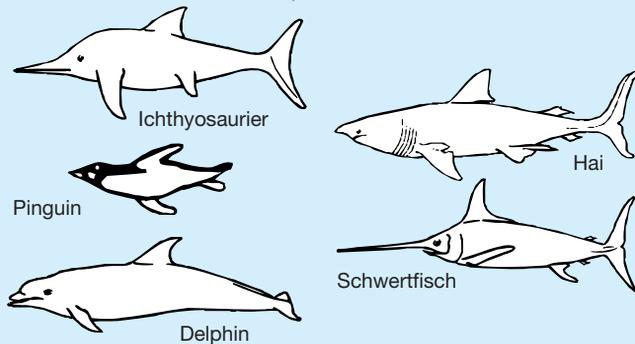
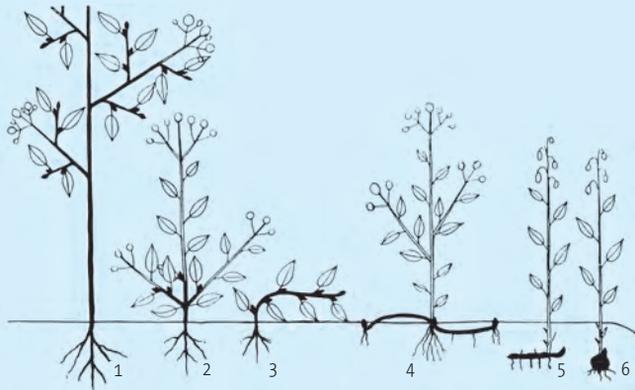


Abb. 2.3

Die Lebensformen nach RAUNKIAER (1934) stellen eine morphologisch-anatomische Anpassung der Pflanzen an die klimatischen Gegebenheiten des Standortes dar.

- 1: Phanerophyten;
- 2, 3: Chamaephyten;
- 4: Hemikryptophyten;
- 5, 6: Geophyten.



Beispiele für derartige konvergente **Anpassungen auf der Ebene von Morphologie und Anatomie** sind die mehr oder weniger torpedoförmige Gestalt der großen marinen Karnivoren (Abb. 2.2), die unabhängige Entwicklung nahezu identischer Formen bei echten Säugern (Mammalia) und Beuteltieren (Marsupialia), die Entwicklung von Kletterorganen bei Pflanzen unterschiedlichster Familien zum Erwerb maximalen Lichtgenusses an von Pflanzen dicht besiedelten Standorten sowie die Ausbildung der Sukkulenz bei Pflanzenarten von Trockenregionen (s. Abb. 12.2).

Auch die Lage der Erneuerungsknospen der Pflanzen und die hierauf basierenden unterschiedlichen **Lebensformen** (Abb. 2.3) stellen eine morphologisch-anatomische Anpassung dar. Je günstiger das Klima ist, desto mehr können es sich die Pflanzen »leisten«, ihre Erneuerungsknospen weit in den Luftraum zu erheben und umso höher ist der Anteil der **Phanerophyten** (Bäume und Sträucher) an der Gefäßpflanzenflora. Die typische Lebensform des tropischen Regenwaldes mit seinem warm-feuchten Klima ist daher der Baum. In ariden Gebieten stellen dagegen Arten, die ihren Lebenszyklus während der kurzen Feuchtperiode abschließen können und den Rest des Jahres als Samen überdauern, also Einjährige (**Therophyten**) den Hauptanteil. In gemäßigten und polaren Regionen dominieren Arten, deren Erneuerungsknospen unmittelbar an der Erdoberfläche liegen (**Hemikryptophyten**). Phanerophyten fehlen im Polargebiet völlig, dafür ist hier der Anteil der **Chamaephyten** (Erneuerungsknospen wenige cm über dem Boden) und der **Kryptophyten** (Überdauerungsorgane im Boden: Geophyten; Sumpf: Helophyten; Wasser: Hydrophyten) relativ hoch (siehe Tab. 2.2). Auf morphologisch-anatomische Anpassungen an Trocken- und Feuchtstandorte wird in den Kapiteln 12 und 17 eingegangen.

Evolutive Anpassung an einen Lebensraum bzw. Lebensraumtyp kann auf verschiedenen Ebenen erfolgen: Morphologie, Anatomie, Physiologie, Verhalten, Lebenszyklus, Lebensstrategie.

Einteilungsprinzip für die **Lebensformen** der Pflanzen nach RAUNKIAER ist die Lage der Erneuerungsknospen. Man unterscheidet Phanerophyten, Chamaephyten, Hemikryptophyten und Kryptophyten (Geophyten, Helophyten, Hydrophyten) sowie Therophyten.

Prozentualer Anteil der Raunkiaerschen Lebensformen an der Flora ausgewählter Klimazonen¹⁾

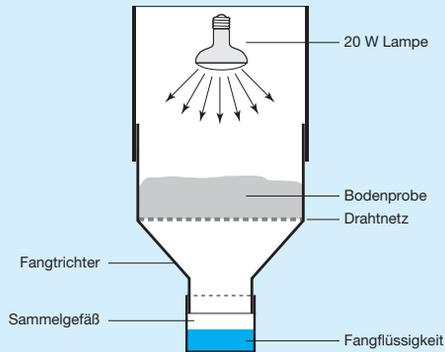
Tab. 2.2

Klimazone	konkretes Beispiel	Ph	Ch	He	Kr	Th
Feuchte Tropen	Seychellen	61	6	12	5	16
Subtrop. Trockenzone	Libysche Wüste	12	21	20	5	42
gemäßigte Zone	Schweizer Mittelland	10	5	50	15	20
polare Zone	Grönland	0	24	52	18	2

¹⁾ Nach WALTER (1960); eckiger Rahmen = höchster Wert der jeweiligen Zone; dunkelblau hinterlegt = Maximum des Vorkommens der jeweiligen Lebensform (bezogen auf die Beispielfälle). Ph = Phanerophyten, Ch = Chamaephyten, He = Hemikryptophyten, Kr = Kryptophyten, Th = Therophyten.

Abb. 2.4

Berlese-Trichter (Fanggerät für die Mesofauna des Bodens). Die Bodentiere »fliehen« vor Licht und Wärme (Trockenheit) und fallen schließlich in das Auffanggefäß.



Ein Beispiel für **Anpassungen auf der Ebene der Physiologie** ist die Entwicklung von Absalzmechanismen (zum Beispiel Salzdrüsen) bei Besiedlern salzhaltiger Standorte. Weitere Beispiele finden sich in Kapitel 12.

Weitverbreitete evolutive **Anpassungen im Verhalten** sind der Vogelzug (Vermeiden ungünstiger Witterungsperioden durch Wegziehen), die von fast allen Tierarten in heißen Gebieten vorgenommene Mittagsruhe (Vermeidung von Überhitzung, unnötigen Wasserverlusten, Strahlungsschäden) sowie das Aufsuchen der günstigsten Standortbedingungen innerhalb eines Faktorengradienten (zum Beispiel Temperatur, Feuchtigkeit, Helligkeit). Letzteres macht man sich bei bodenzoologischen Untersuchungen durch Einsatz des Berlese-Trichters zu Nutze (Abb. 2.4).

Eine **Anpassung im Lebenszyklus** stellt die Überdauerung ungünstiger Zeiten in Form des latenten Lebens (**Anabiose**) dar. Bei Pflanzen geschieht dies als Samen oder Spore, bei Tieren in Form von Dauereiern (zum Beispiel Salinen-Krebschen, *Artemia salina*) oder Sporen. Bei manchen Arten, zum Beispiel den Bärtierchen (Tardigrada) kann der gesamte Organismus in den Zustand der Anabiose übergehen. Hierzu sind Stoffwechselfvorgänge erforderlich, so dass Anabiose auch als Anpassung auf physiologischer Ebene eingestuft werden kann.

Anpassungen in der Lebensstrategie erfolgen sowohl als Reaktion auf abiotische, als auch auf biotische Faktoren. Sie werden daher im Rahmen der Synökologie behandelt (siehe Kapitel 6).

2.3

Umweltfaktoren und Ressourcen

Insbesondere in der englischsprachigen Literatur wird häufig nicht zwischen biotischen und abiotischen Standortfaktoren, sondern zwischen Umweltbedingungen und Ressourcen unterschieden. BEGON et al. (1998:

31) definieren Umweltbedingungen »als einen abiotischen Umweltfaktor, der in Zeit und Raum variiert, und demgegenüber die Organismen unterschiedlich reagieren«. Eine Ressource ist dagegen nach TILMAN (1982: 11) »any substance or factor which can lead to increased growth rates as its availability in the environment is increased, and which is consumed by an organism«, also zum Beispiel Nitrat, Phosphat, Lichtstrahlung, Nektar, andere Organismen, aber auch eine Höhle in einem Baumstamm, die als Schlaf- oder Brutplatz genutzt wird. In diesem Sinne ist beispielsweise Licht (in Abschnitt 2.1 als abiotischer Standortfaktor aufgeführt) kein Umweltfaktor, sondern eine Ressource, denn es wird von Pflanzen »konsumiert«. Nach BEGON et al. (1998: 31) ist weiterhin festzuhalten, dass Umweltfaktoren durch die »Organismen beeinflusst, aber nicht verbraucht werden«. Eine Einschränkung durch andere Organismen ist aber möglich. Beispielsweise wird in einem lichten Pflanzenbestand die Temperatur durch die Bestandestranspiration erheblich herabgesetzt, also für darin lebende anderen Organismen (Tiere) eingeschränkt. Im Rahmen des vorliegenden Buches werden daher Umweltbedingungen und Ressourcen weiterhin unter der Bezeichnung Standortfaktoren (gegebenenfalls unterteilt in biotische und abiotische) aufgeführt.

Der Lebensraum einer Art

Aufgrund ihrer Standortansprüche und Anpassungen ist die Mehrzahl der Organismen an bestimmte Lebensräume gebunden, nämlich an solche, in denen alle für ihre Existenz notwendigen Bedingungen erfüllt sind und die übrigen Bedingungen ertragen werden können. Dieser charakteristische Lebensraum einer Art wird von Ökologen meist als Lebensstätte, Standort oder **Habitat** (lat. *habitare* = wohnen) bezeichnet, während der Lebensraum einer Biozönose **Biotop** (von griech. *bios* = Leben und *topos* = Ort) genannt wird.

Im forstlichen und geobotanischen Bereich werden die Begriffe Biotop und **Standort** synonym benutzt. So spricht man zum Beispiel sowohl vom Standort der Buche (Habitat) als auch vom Standort des Orchideen-Buchenwaldes (Biotop). Dementsprechend benutzen manche Ökologen die Begriffe ebenfalls gleichbedeutend (zum Beispiel OSCHKE 1978, WITTIG 1995). Auf keinen Fall sollte Standort mit Wuchsort oder Fundort verwechselt werden, denn mit diesen Begriffen sind geographische Angaben (konkrete Ortsnamen oder Koordinaten) gemeint.

Manche Arten sind aufgrund spezieller Standortansprüche ausschließlich an einen bestimmten Biotop gebunden (stenöke Arten), andere kommen dagegen in vielen verschiedenen Biototypen vor (euryöke

| 2.4

Habitat: Charakteristischer Lebensraum einer Art (statt Habitat wird heute oft auch der ursprünglich für eine Biozönose reservierte Begriff **Biotop** benutzt).

Gesetz der relativen Standortkonstanz (WALTER & WALTER 1953: 230): »Wenn im Wohnbezirk oder Areal einer Pflanzenart das Klima sich in einer bestimmten Richtung ändert, so tritt ein Wuchsort- oder **Biotopwechsel** ein, durch den die Klimaänderung aufgehoben wird.«

Arten, Ubiquisten). Das Vorkommen einer Art in verschiedenen Biotopen kann durch eine weite Amplitude der Standortansprüche verursacht werden, auf Bildung von Ökotypen beruhen (siehe Abschnitt 4.3) oder aber durch **Biotopwechsel** nach dem von WALTER & WALTER (1953) formulierten **Gesetz der relativen Standortkonstanz** begründet sein. Es besagt, dass diejenigen Arten, die in unterschiedlichen Klimaräumen vorkommen, die großklimatischen Unterschiede ausgleichen, indem sie Standorte mit für sie günstigem Kleinklima oder mit für sie günstigen Bodeneigenschaften besiedeln. Als Beispiel für dieses Phänomen sei die Buche genannt, die im regenreichen atlantischen und subatlantischen Klima auf Böden mittlerer Feuchtigkeit von der Ebene bis in Mittelgebirgsregionen hinein der dominierende Baum ist, im Mittelmeerraum dagegen nur in der Wolkenstufe der Gebirge auftritt. Ein weiteres Beispiel für den Biotopwechsel von Pflanzen sind einige bodenvage Arten der östlichen Waldsteppen, die in Westeuropa nur an trockenen, südexponierten Kalk- und Lössstandorten anzutreffen sind.

Merksatz

Der Begriff BIOTOPWECHSEL hat in Zoologie und Botanik unterschiedliche Bedeutung.

In der Zoologie versteht man unter Biotopwechsel ein ganz anderes Phänomen, nämlich den Wechsel des Lebensraumes innerhalb

eines Jahres- oder Lebenszyklus. Ein Beispiel sind die Wassertreter (*Phalaropus*), die an Tümpeln der Arktis brüten, jedoch auf dem offenen Ozean überwintern.

Fragen

(Seitenverweise zur Beantwortung)

- 1 ● Womit beschäftigt sich die Autökologie? (s. Seite 20)
- 2 ● Welches sind die beiden wichtigsten Komplexe abiotischer Faktoren für terrestrische Organismen? (s. Seite 21)
- 3 ● Nennen und erläutern Sie wichtige Vor- und Nachsilben zur Bezeichnung der Reaktion von Organismen gegenüber abiotischen Standortfaktoren! (s. Seite 22, 24 f.)
- 4 ● Bilden Sie aus diesen Vorsilben exemplarisch einige Fachbegriffe und erläutern sie diese! (s. Seite 24)
- 5 ● Zeichnen und beschriften Sie die idealisierte Gedeihkurve eines Organismus in Abhängigkeit von einem Umweltfaktor! (s. Seite 23)
- 6 ● Welcher der auf einen Organismus einwirkenden Faktoren hat jeweils die stärkste Wirkung? (s. Seite 23)
- 7 ● Diskutieren Sie die alte Bauernregel »Wasser ersetzt Stickstoff«! (s. Seite 25)
- 8 ● Auf welchen Ebenen können sich Organismen an Veränderungen abiotischer Standortfaktoren anpassen? (s. Seite 26 f.)