

## ÜBER DIE BEDEUTUNG VON TIEREN IN ÖKOSYSTEMEN

Hermann Remmert

### Einleitung

Sehr viele Blütenpflanzen brauchen Tiere zum Übertragen des Pollens; zur Blütenbestäubung. Hier haben sich sehr enge Beziehungen herausgebildet – manche Blüten werden nur von ganz bestimmten Tieren gesucht und bestäubt. Wir kennen Vogelblumen (die in Afrika überwiegend durch Nektarvögel, in Amerika überwiegend durch Kolibris bestäubt werden) mit meist leuchtend roter Farbe; blasse, aber stark duftende Fledermausblumen und Insektenblumen der verschiedensten Form und Farbe. Hier hat eine Koevolution zwischen Pflanzen und Tieren stattgefunden, die eine gerichtete Bestäubung über große Entfernungen ermöglicht und damit letzten Endes die Basis für Ökosysteme mit sehr vielen mehr oder weniger zufällig verteilten Individuen sehr vieler Arten darstellt. Eine weitere Koevolution "hängt" an diesem System: die Verbreitung der Samen dieser Blütenpflanzen. Auch diese Samen müssen transportiert werden. Am Ort ihrer Reifung haben sie kaum eine Chance, später einmal zu einem großen Baum heranzuwachsen (REGAL 1977).

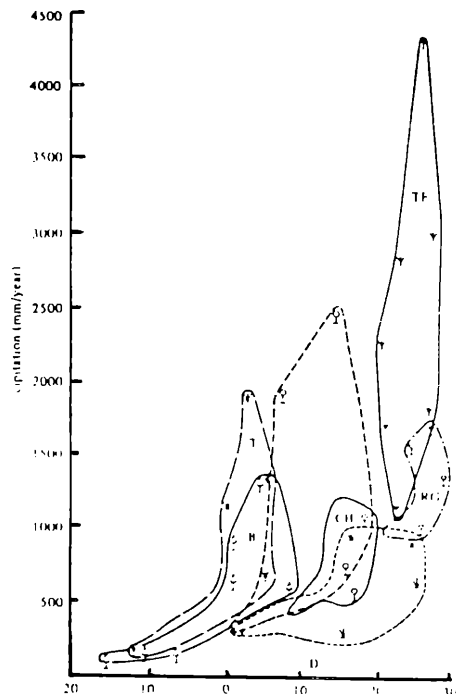
Diese große und großartige Koevolution von Organismen der verschiedensten Art stellt letzten Endes die Basis für den Beginn der Ökosystemforschung wie für unsere moderne Ökosystemtheorie dar (REMMERT 1980). Schon die ursprüngliche Definition einer Biozönose durch MÖBIUS geht in diese Richtung: Organismen, "die einander bedingen", sind Mitglieder einer Biozönose. Das Bild von Paul EHRLICH vom Bolzenlöser an einem Flugzeug (EHRlich/EHRLICH 1981) zeigt ähnliches. Extrem überspitzt bedeutet diese These

1. daß jeder Organismus einen bestimmten Platz und eine wichtige Funktion im Ökosystem hat und dieses beim Ausfall dieses Organismus zusammenbricht und
2. daß für neue Organismen im Ökosystem kein Platz ist.

Wir alle wissen, daß in dieser überspitzten Formulierung die eindeutig belegte und unzweifelhaft richtige Grundtatsache nicht mehr zutrifft. Wie kommt das?

### Anorganische Faktoren als begrenzende Faktoren für Ökosysteme

Ökosysteme werden auch heute noch zunächst ganz einfach aufgrund des optischen Eindruckes festgelegt – und diese Festlegung trifft zunächst auch durchweg zu. Wasser und Land, Meer und Süßwasser, Wald und Steppe, Nadelwald und Laubwald, Bach und Weiher, Fluß und See werden naiv auf den ersten Augenschein als verschiedene Ökosysteme angesehen und sehr intensive Forschung erweist dann auch, daß diese naive Annahme richtig ist. Mit zwei ganz einfachen Parametern – Jahresmitteltemperatur und Jahressumme des Niederschlags – lassen sich die großen terrestrischen Biome unserer Erde recht klar voneinander abgrenzen (Abb. 1).



**Abb. 1:** Land-Biome in Beziehung zu mittlerem Jahresniederschlag (Ordinate) und Jahresmitteltemperatur (Abszisse)  
 T=Tundra; B=borealer Nadelwald;  
 SG=sommergrüner Laubwald; CH=Chaparral; G=Grasländer; RG=regengrüner Wald; TF=tropischer Regenwald.  
 Nach LIETH u. WHITTAKER.

Wir haben hier also anorganische Umweltbedingungen, die auf die Physiologie der einzelnen Organismen wirken und dieses einfache Gefüge determiniert weltweit die Grenzen von Ökosystemen. Die naiv häufig angenommene Möglichkeit von Organismen, sich an nahezu beliebige Bedingungen im Laufe der Evolution anzupassen, scheint damit kaum gegeben zu sein. Anders wäre es nicht zu erklären, daß die Grenzen zwischen Wald und Tundra bzw. zwischen Wald und Steppe und Steppe und Wüste in allen Regionen der Erde gleichermaßen durch die gleichen einfachen Umweltparameter in Kombination mit physiologischer Leistung unabhängig vom Alter der jeweiligen Systeme und unabhängig von der systematischen Stellung ihrer Glieder gekennzeichnet werden können. Das gleiche Phänomen liegt auch im Meer vor, wo das Vorkommen bestimmter Zonen – Mangrove, Korallenriff, vorherrschende Kieselalgen oder vorherrschende Grünalgen im Plankton – durch einfache Temperaturangaben gekennzeichnet werden können.

Grenzen zwischen verschiedenen Systemen, so wie wir sie heute akzeptieren, werden also durch abiotische Parameter vornehmlich beeinflußt. Damit ist nicht gesagt, daß abiotische Faktoren diese Grenzen *alleine* bestimmen – lediglich wird der *größere* Einfluß abiotischen Parametern zugerechnet.

Grenzen zwischen Systemen – etwa zwischen Wald und Steppe – sind dadurch gekennzeichnet, daß alle Baumarten ziemlich gleichzeitig in ihrer Anzahl sehr stark reduziert werden. Letzten Endes ist damit die Frage nach der Begrenzung von Ökosystemen und die Frage nach der artlichen Zusammensetzung von Ökosystemen eine Frage der Populationsökologie. Und: letzten Endes haben wir damit behauptet, daß der determinierende Faktor bei der Populationsökologie zunächst ein abiotischer Faktor ist.

#### Abiotische Faktoren in der Populationsökologie

Die Populationsökologie befaßt sich heute zu einem erheblichen Teil mit Interaktionen zwischen verschiedenen Organismen (Räuber-Beute-Systeme, Wirt-Parasit-Systeme, Nahrungspflanze, Pflanzenfressersysteme) oder Interaktionen zwischen Angehörigen der gleichen Art (Territorialität, intraspezifische Konkurrenz usw.). Die neuerdings sehr stark in den Vordergrund tretende Verhaltensökologie gehört in diesen Zusammenhang. Demgegenüber werden abiotische

Faktoren bei der Steuerung von Populationen kaum diskutiert. So ist vielfach der (falsche) Eindruck entstanden, daß biotische Faktoren die Hauptfaktoren bei der Steuerung von Populationen seien. Dieser Eindruck ist falsch.

LACK hat viele überzeugende Beispiele dafür beigebracht, daß auf den Britischen Inseln Vögel in ihrem Bestand überwiegend durch abiotische Faktoren gesteuert werden. Vor allen Dingen sind es strenge Winter, die beispielsweise den Bestand von Fischreihern immer wieder stark herunterdrücken; nach einer Reihe von warmen Wintern ist dann der Fischreihbestand wieder stark angestiegen. Bei vielen Insekten ist Entsprechendes nachgewiesen: bei Feldgrillen und Feldheuschrecken in Mitteleuropa erfolgt die Populationsregulierung offenbar fast ausschließlich über Sommer- und Wintertemperaturen (REMMERT 1980). Ein günstiger Sommer – wie etwa der von 1976 – läßt den Bestand von Grillen u.U. von 600 auf 60.000 emporschnellen. In den folgenden Jahren kann nun der Bestand bei schlechten Sommern trotz sehr geringer Fortpflanzungsrate überleben; er sinkt einigermaßen gleichmäßig ab, bis wieder einmal ein guter Sommer eine explosionsartige Vermehrung erlaubt. Diese guten Sommer (mit starker Sonneneinstrahlung) sind für viele Insekten absolut notwendig; eine biologische Regulierung des Bestandes tritt erst ein, wenn mehrere warme Sommer aufeinanderfolgen (das ganze System funktioniert natürlich nur, solange für 60.000 Grillen auch Platz ist: ist dies infolge von Biotopzerstörungen nicht der Fall, sterben die Grillen aus). Bei Schmetterlingen gilt offenbar vielfach das gleiche Prinzip: die dunklen Raupen vom Kleinen Fuchs und vom Tagpfauenauge gedeihen in Sommern mit hoher Sonneneinstrahlung sehr viel besser als in den normalen mitteleuropäischen Sommern und die Fortpflanzungsrate liegt damit in sonnenreichen Sommern sehr viel höher als in sonnenarmen. Auch hier erfolgt eine biotische Regulierung erst in nennenswertem Maße, wenn mehrere gute Sommer aufeinanderfolgen. (REMMERT 1981 konnte wahrscheinlich machen, daß kleine parasitische Schlupfwespen und ihre Wirte auf Trockenrasen nicht im Sinne der von der Populationsökologie vielfach geforderten, um etwa 90° gegeneinander verschobenen Sinuskurven oszillieren, sondern daß die kleinen Schlupfwespen aufgrund ihrer höheren Austrocknungsgefährdung in warmen sonnenreichen Sommern stark dezimiert werden, während sie in feuchten Sommern gegenüber ihren relativ großen Wirten bevorzugt werden. Die Populationsschwankungen von

Wirt und Parasit würden dann vorzugsweise aufgrund des abiotischen Faktors Luftfeuchtigkeit erfolgen, aber kaum Beziehungen zueinander erkennen lassen).

Wir haben also festzuhalten: zunächst entscheidender Faktor für die Populationsentwicklung von Pflanzen und Tieren sind abiotische Faktoren. Biotische treten nur modulierend als sekundäre Faktoren auf. Je stärker die Abhängigkeit von abiotischen Faktoren und je stärker die abiotischen Faktoren in ihrer Wirkung sind, um so schwieriger ist der Nachweis einer biotischen Wirkung zu führen und um so geringer ist der Effekt einer biotischen Wirkung.

### Größenordnung biotischer Wirkung

Wir haben in der Einleitung auf die Bedeutung der Bestäuber für die Blütenpflanzen und damit für die Entstehung und Aufrechterhaltung vielartiger Systeme hingewiesen. Hier haben wir offenbar eine ungeheure Wirkung auf biotischer Basis vor uns. Aber: vielleicht wird das ungeheuer überschätzt. Vielleicht – wahrscheinlich – gibt es keine einzige Blütenpflanze, die wirklich auf Bestäubung angewiesen ist. Wahrscheinlich haben alle Blütenpflanzen irgendwelche andere Tricks zur Fortpflanzung entwickelt. Selbstbestäubung, Parthenogenese oder Ausläufer seien hier genannt. Die für die Population notwendige genetische Variabilität wird dabei durchaus aufrechterhalten. Erstaunlicherweise sind verschiedene Pflanzen, die durch Ausläufer aus einer einzigen entstanden sind, genetisch deutlich verschieden. Möglicherweise beruht dies auf den bekanntlich sehr häufigen "Fehlern" bei den Zellteilungen im Wurzelbereich und in Ausläufern bei höheren Pflanzen. Wenn dies der Fall ist, müssen wir die Bedeutung der Bestäuber ganz wesentlich niedriger ansetzen.

Deutlich biotische Effekte ergeben sich durch die Tätigkeit von Säugetieren. Biberseen sind eine altbekannte Sache: Im Urwald schaffen sie flache Seen, durch die Dammbäche entstehen im Urwald Wiesengelände, die erst langsam wieder zuwachsen und die sehr starke Humusbildungen besitzen, wie sie sonst in den meisten Wäldern nicht vorkommen. Damit können jetzt hier andere Pflanzen Fuß fassen als zuvor. Auch die bereits besprochene Grenze zwischen Wald und Steppe ist sicher z.T. auf die Tätigkeit von Säugetieren zurückzuführen: Wenn aufgrund der abiotischen Bedingungen und der physiologischen Leistungsfähigkeit der Bäume die

Grenze des Waldes erreicht ist, erfolgt mehrfaches: der Boden wird nicht mehr beschattet, eine Wurzelkonkurrenz durch Bäume fällt aus. Damit werden schlagartig die Bedingungen für eine Bodenvegetation besser. Pflanzenfressende Säugetiere sind fast durchweg (die wenigen Ausnahmen unter den Affen und das Faultier brauchen uns hier nicht zu interessieren) auf die am Boden wachsende Vegetation angewiesen. Schlagartig verschwinden also nicht nur die Bäume, sondern schlagartig wird ein Lebensraum für pflanzenfressende Säugetiere interessant. Ihre mögliche Dichte springt – etwa beim Rothirsch – von ca. 0,5 pro km<sup>2</sup> auf 30 oder mehr pro km<sup>2</sup> (wobei diese Angaben nicht zu genau zu nehmen sind; sie schwanken von Ort zu Ort sehr). Damit entsteht ein sehr starker Weidedruck aus dem Raum der Steppe auf den Waldrand. Die Steppe kann auf diese Weise den Waldrand stärker zurückdrängen als dies allein aufgrund der abiotischen Bedingungen zu erwarten wäre. In ariden Gebieten können Mistkäfer das System beherrschen – wie das etwa durch die Zerstörung der Savanne in Australien aufgrund der Exkremente der Kühe und der nachfolgenden Einführung von Mistkäfern, die diese Exkremente beseitigten, gezeigt werden konnte.

### Konsequenz aus diesen Überlegungen

Gut belegte Beispiele für eine determinierende Wirkung biotischer Faktoren, die für die Ausgestaltung eines Ökosystems entscheidend sind, lassen sich kaum beibringen. Fast immer kommt man darauf, daß allein abiotische Faktoren und ihre Wirkung auf die physiologische Leistungsfähigkeit des Einzelorganismus entscheidend sind. Zusammensetzung und Struktur von Ökosystemen werden daher durchweg auf diese Weise determiniert. Die andere große Determinante dabei ist die Geschichte: in Mitteleuropa, welches aufgrund der Eiszeit relativ artenarm ist, muß die Struktur einer Tiergemeinschaft notwendigerweise anders sein als in einem alten tropischen Regenwald. Der oft durchgeführte Vergleich zwischen Mitteleuropa und Nordamerika dagegen ist falsch: das kontinentale Klima Nordamerikas mit sehr warmen Sommern und sehr kalten Wintern ist biologisch günstiger als das europäische, atlantisch gefärbte Klima. Inzwischen ist vielfach gezeigt worden, daß hierin die Unterschiede zwischen Amerika und Europa zu suchen sind, daß hierin der geringe Erfolg amerikanischer Arten auf europäischem Boden zu suchen ist und daß die Eiszeitauslöschung dabei eine relativ geringe Rolle spielt.

Die nacheiszeitliche Entwicklung der Ostsee

Name der Periode	Datierung	Salzgehalt	Leitfossil
Baltischer Eissee	180000 bis etwa 8500 v. u. Z.	süß	
Yoldiameer	8500 – 8000 v. u. Z.	salzig	<i>Portlandia arctica</i>
Ancylussee	8000 – 5000 v. u. Z.	süß	<i>Ancylus fluviatilis</i>
Litorinameer	5000 – 2000 v. u. Z.	salzig bis brackig	<i>Litorina litorca</i>
Limnaeameer	2000 – 500 v. u. Z.	brackig	<i>Limnaea ovata f. ballica</i>
Myameer	500 v. u. Z. bis heute	brackig	<i>Mya arenaria</i>

Tab. 1: Die nacheiszeitliche Geschichte der Ostsee. Nach GESSNER.

### Eine Fallstudie: die Ostsee

Die nacheiszeitliche Geschichte der Ostsee ist gut dokumentiert (Tab. 1). Als mit dem Zurückweichen des Eises die kälteliebenden Tierarten nach Norden wanderten, gelangten einige auch in den baltischen Meerbusen und wurden hier "gefangen". Der größte Teil von ihnen starb aus, einige wenige Arten ertrugen die Bedingungen der Ostsee und überlebten. Es sind hier vor allem zu nennen: die Ringelrobbe und einige Krebstiere – *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Mesidothea entomon* – sowie die Muschel *Astarte borealis*. Diese Tiere, die in arktischen Meeren vor allen Dingen in der Umgebung von Flußmündungen existieren, überdauerten nun die folgende komplette Abschließung der Ostsee und ihre Aussüßung (Ancylus-See). Diese Aussüßung brachte Süßwassertiere in die Ostsee hinein. Diese Süßwassertiere verschwanden überwiegend wieder in den folgenden salzigeren Stadien. Dennoch: wir haben heute also in der Ostsee arktische Elemente, limnische Elemente und Elemente des Meeres, die seit max. 5.000 Jahren in die Ostsee aus der Nordsee eingewandert sind.

Die Einwanderung aus der Nordsee stellt ein besonders schwieriges Problem dar: Da die Ostsee sehr plötzlich brackig wird, konnten hier nur Arten einwandern, die Brackwasser ertragen. Es war also, als ob die Nordseetiere durch ein zufälliges physiologisches Filter hindurchgegeben wurden und nur diejenigen unter ihnen, die zufällig eine gewisse Aussüßung ertragen, konnten in die Ostsee einwandern. Nichts war hier mit Koevolution zu machen – allein eine zufällige physiologische Fähigkeit entschied über die Möglichkeit, in ein wenig besiedeltes Gebiet vorzudringen. Nun ist salziges Wasser schwerer als Süßwasser. Die Tiefe der Ostsee ist damit salziger als die Oberfläche; außerdem sind die Salzgehaltsschwankungen in der Tiefe

geringer. Die Tiefe ist daher leichter zu besiedeln als die Oberfläche. So kommt nun ein weiteres merkwürdiges Phänomen: da der Anteil aussüßungstoleranter Tiere im Gezeitenbereich der Nordsee naturgemäß höher liegt als in der Tiefe, wanderten besonders viele Tiere aus dem Gezeitenbereich der Nordsee in die Ostsee ein. Aber diese Tiere blieben nicht im Litoral, sondern eroberten zusätzlich die Tiefe der Ostsee – z.T. leben sie heute ausschließlich in den Tiefenzonen der Ostsee. Lediglich die Arten, die aus anderen Gründen an die Oberfläche gebunden sind (weil sie auf frische Algen als Futter angewiesen sind oder dergleichen), konnten an der Oberfläche verbleiben.

Analysieren wir jetzt also die Fauna der Ostsee, so haben wir nebeneinander in der *Tiefe*

1. Meerestiefenformen
2. Meerestiere der Gezeitenzone
3. Arktische Tiere
4. Süßwassertiere.

Genauso sieht die Sache im Plankton aus und genauso im Uferbereich. Die alte Forderung von MÖBIUS, daß Tiere einander bedingen müssen, wenn sie eine Biozönose bilden sollen, würde bedeuten, daß wir in der Ostsee überhaupt keine Biozönose haben. Es sind allein die zufälligen physiologischen Fähigkeiten der Tiere, die ihre Zusammensetzung und ihre Häufigkeit in der Ostsee bedingen.

In jüngster Zeit hat REISE (1981) mit ausgedehnten Untersuchungen im Wattenmeer bei Sylt das gleiche Ergebnis erzielt. An der Stelle und in dem Bereich, wo MÖBIUS sein Modell der Biozönose entwickelte, konnte er zeigen, daß dieses Modell dort nicht zutrifft. Es sind hier allein die physiologischen Fähigkeiten der Organismen, die über ihr Vorkommen entscheiden, zusammen mit einigen Zufällen. Im Augenblick mehren sich auch die

Befunde, nach denen Stabilität und Regenerationsfähigkeit von Ökosystemen nicht auf biotische Faktoren zurückgeführt werden können, wie die Diversität, Produktivität oder dergleichen, sondern allein auf abiotische: ein tropischer Regenwald auf dem extrem armen Boden des Amazonasbeckens vermag nach einer großflächigen Zerstörung nicht zu regenerieren, während dies auf reichen vulkanischen Böden (solange diese nicht erodiert sind) rasch erfolgt; Meerestiergemeinschaften scheinen gegenüber Umweltgiften weit toleranter zu sein als die (energetisch wesentlich ungünstiger dastehenden) Gemeinschaften des Süßwassers und des Landes.

### Zusammenfassung

Die Populationsdynamik von Tieren und Pflanzen wird ganz überwiegend durch abiotische Faktoren determiniert. Biotische werden in meist kaum erkennbarem Maße auf diese abiotischen Faktoren aufmoduliert. Ein sehr großer Teil der Arbeiten zur Populationsdynamik von Tieren befaßt sich also ausschließlich mit diesen Modulationen.

Bei der Wiedereinbürgerung von Tieren bzw. bei der Einbürgerung von Tieren sind daher zunächst und vor allem rein abiotische Dinge zu analysieren. Zum zweiten ist die Größe des zur Verfügung gestellten Lebensraumes zu analysieren – diese wird fast immer viel zu klein eingeschätzt.

### Literatur

EHRlich, P. u. A. EHRlich (1981):  
The Causes and Consequences of the disappearance of species. – Random House, New York, 305 pp.

GESSNER, F. (1957):  
Meer und Strand. – Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 426 pp.

LIETH, H. u. R.H. WHITTAKER (1975):  
Primary Productivity of the Biosphere.– Ecol. Studies 14,339 pp. Springer Heidelberg–Berlin–New York

REGAL, Ph.(1977):  
Ecology and evolution of flowering plant dominance.– Science 196:622–629

REISE, K. (1981):  
Ökologische Experimente zur Dynamik und Vielfalt der Bodenfauna in den Nordseewätern. – Verh.dtsch.Zool.Ges. 1981, 1–15, Fischer, Stuttgart

REMMERT, H. (1980):  
Ökologie. 2. Auflage– Springer, Heidelberg–Berlin–New York 304 pp.

REMMERT, H. (1981):  
Body Size of terrestrial Arthropods and Biomass of their Populations in Relation to the Abiotic Parameters of their Milieu. – Oecologia 50, 12–13

### Anschrift des Verfassers:

Prof. Hermann Remmert  
Philipps–Universität  
Fachbereich Biologie  
Biegenstr. 10  
3550 Marburg

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [12\\_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Remmert Hermann

Artikel/Article: [Über die Bedeutung von tieren in Ökosystemen 14-18](#)