

Maßstäbe in der Ökologie - ein vernachlässigter Konzeptbereich

Kurt Jax und Gerd-Peter Zauke

Synopsis

The concept of "scale" has been a neglected topic in ecological research as yet. Only during the last two decades, awareness of the importance of spatial and temporal scales for ecological theory and practice has slowly grown. Two main theses are discussed in our paper: (1) The neglect of scaling in ecology has led to many false contradictions and fruitless discussions during the history of ecology and (2) the concept of scale can be an important tool for structuring and reevaluation of ecological theories and concepts. After clarifying the meaning and importance of scale in ecology, the first thesis is illustrated by an example from the history of ecology, namely the discussion on the existence and the "nature" of marine benthos communities as developed by the Danish biologist C. G. J. PETERSEN at the beginning of the century. Subsequently we try to sketch the historical roots of recent scale concepts in ecology and the most important directions we can recognize now for the application of this issue. Finally we point out the importance which the concept of scale can and should have in future developments and in the reevaluation of ecological theories and methods.

scale, history of science, methodology, community, ecological units, theoretical ecology, marine benthos

1. Einleitung

Erwähnungen des Themas "Maßstäbe in der Ökologie" finden sich schon früh in ökologischen Veröffentlichungen, so in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts, z. B. bei Charles ELTON und Evelyn G. HUTCHINSON, aber auch (indirekt) im deutschsprachigen Bereich, bei Jakob von UEXKÜLL. Das Thema ist damit legitimer Gegenstand einer wissenschaftsgeschichtlichen Auseinandersetzung. Ähnlich wie viele andere Anregungen aus der Frühzeit der wissenschaftlichen Ökologie wurde es aber bis Ende der 70iger Jahre kaum explizit aufgenommen. So ist das Thema "scaling", dessen Wichtigkeit heute zunehmend in der Fachliteratur gewürdigt wird, alles in allem doch ein sehr junges, wenig behandeltes und vernachlässigtes Gebiet der ökologischen Theorie.

Wir wollen im folgenden die Bedeutung dieses Themas in Hinsicht auf seine verbindende Stellung zwischen Theorie und Praxis aufzeigen. Zwei einfache Grundthesen stehen dabei im Vordergrund:

- (1) Die fehlende Berücksichtigung der Maßstabsproblematik in der Geschichte der Ökologie hat zu mancherlei Scheinwidersprüchen und fruchtlosen Diskussionen geführt.
- (2) Das Maßstabskonzept kann heute als ein wichtiges Mittel zur Strukturierung und Reevaluation ökologischer Theorien und Konzepte angesehen werden.

Das Konzept der Maßstäbe steht zwischen Praxis einerseits und Theorie im engeren Sinne andererseits. Die Methode einer Probenahme wird durch Maßstäbe, die sich z. T. aus theoretischen Überlegungen ergeben, mitbestimmt. Umgekehrt bestimmen Methoden oftmals die verwendeten Maßstäbe, haben damit wiederum Einfluß auf die Interpretationsmöglichkeiten der erhaltenen Daten ebenso wie auf die Theorieauswahl und Theoriebildung.

2. Bedeutung und Charakterisierung von Maßstäben in der Ökologie

Bevor wir diesen Aspekt anhand einiger Linien aus der Entwicklung der Maßstabskonzepte in der Ökologie erläutern, scheint es nötig, zu konkretisieren, was mit "Maßstäben in der Ökologie" genau gemeint ist und welches prinzipielle Problem zugrunde liegt.

Maßstäbe sind für den Experimentator z. B. die Rastergröße einer Untersuchung auf der Fläche oder die Probenahmeintervalle bei einer Zeitreihenuntersuchung. Es zeigt sich, daß verschiedene Prozesse und die durch sie erzeugten Muster, unter unterschiedlichen Maßstäben betrachtet, sehr unterschiedliche Ausprägungen haben können bzw., daß eine Aussage über ein bestimmtes Phänomen nur innerhalb eines bestimmten Maßstabbereiches überhaupt sinnvoll ist.

Zur Illustration eignet sich ein Beispiel aus dem Wattenmeer, das die Problematik des gemeinsamen Auftretens verschiedener Arten betrifft. In einem fleckenhaft strukturierten Milieu wie dem Watt ist die Antwort auf die Frage: "Kommt Art i zusammen mit Art k vor?" immer maßstabsabhängig. So mag man als Beispiel bei einer Probenahme jeweils unter einem Stein auf dem Wattboden Asseln der Gattung *Sphaeroma*, unter einem anderen Flohkrebse der Gattung *Gammarus* finden, nicht aber beide zusammen (unveröffentlichte Beobachtungen während der Wintermonate im Weser-Ästuar; H.-G. MEURS & G.-P. ZAUKE).

Bei Betrachtung unter einem kleinen Maßstab wird man zu dem Ergebnis kommen: Es kommt immer entweder Art i oder Art k vor. Vergrößert man den Maßstab, so wird das Ergebnis bei einer bestimmten Flächengröße möglicherweise sogar lauten: Art i kommt immer zusammen mit Art k vor. Beide Aussagen sind korrekt, aber die ökologischen Prozesse, die zu den beiden Beobachtungen führen, sind gänzlich verschieden und maßstabsabhängig. Kleinräumig können beispielsweise Konkurrenzmechanismen dazu führen, daß Art i und Art k einander meiden ("resource partitioning"), in größeren räumlichen Dimensionen (größerer Maßstab) hingegen kommt die Ausprägung der abiotischen Umweltfaktoren des Lebensraums in Hinblick auf die lokalen oder regionalen Bedingungen zum Tragen. Die "Wahrheit", eine ausreichende Analyse der Verteilung der betreffenden Arten, ist also weder auf der einen noch auf der anderen Maßstabsebene allein hinreichend zu ermitteln.

Um einen Maßstab zu charakterisieren sind zwei Größen notwendig, und zwar die Körnung (observation grain) und die Ausdehnung (extent) (WIENS 1989, 1990). Aus Gründen der Anschaulichkeit seien diese Begriffe zunächst an zeitlichen Maßstäben erläutert (Abb. 1).

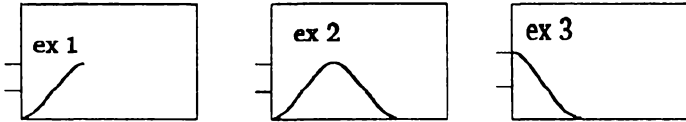
Teil a der Abb. 1 stellt einen idealisierten Verlauf, z. B. einer Populationsentwicklung dar; die Ordinate gibt also Abundanzwerte an. Die **Körnung** (Gr 1-3) ist bei einer Zeitreihe wie dieser durch die Abstände zwischen zwei einzelnen Probenahmen gegeben, oder allgemein durch den zeitlichen Bereich über den die einzelnen Messungen den zeitlichen Verlauf integrieren. Die **Ausdehnung** (ex 1-3) ist der Gesamtzeitraum, über den die Untersuchung durchgeführt wird. Für räumliche Maßstäbe sind die entsprechenden Variablen durch die Größe der einzelnen Stichprobenflächen (Körnung) und die Gesamtfläche, über die die Studie handelt (Ausdehnung) gegeben.

Will man den in Abb. 1a gegebenen, für den Untersucher unbekanntem, Verlauf der Populationsentwicklung empirisch untersuchen, so wird man über einen definierten Zeitraum und in festgelegten Zeitintervallen Proben nehmen. Abb. 1c zeigt, wie das Ergebnis der Untersuchung je nach dem gewählten Probenahmeintervall, also der **Körnung**, variiert. Die in Abb. 1c (Gr 2) verwendete Körnung vermittelt den Eindruck einer über die Zeit konstanten Populationsgröße, die in Gr 3 den einer allmählich zu einem Maximalwert ansteigenden Population, während Gr 1 in etwa den Kurvenlauf von Abb. 1a wiedergibt. Je nach gewähltem Startpunkt erhält man bei der selben (zu großen) Körnung auch noch unterschiedliche Niveaus etwa der "konstanten" Populationsgröße.

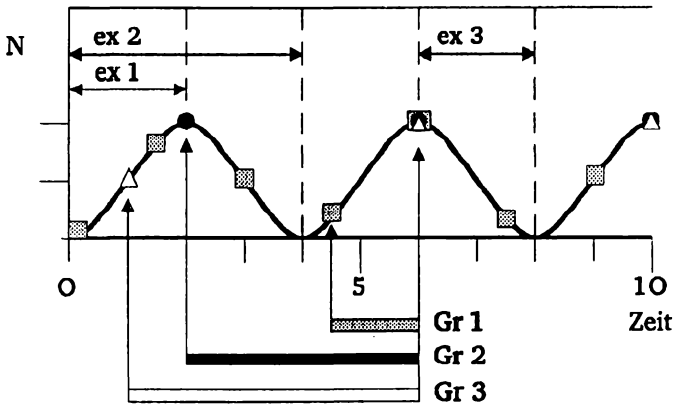
Betrachtet man nun, eine hinreichend genaue Körnung annehmend, die zeitliche Entwicklung des ermittelten Populationsverlaufs bei unterschiedlicher Ausdehnung (**extent**) der Gesamtuntersuchung (Abb. 1b), so resultieren wieder sehr unterschiedliche Aussagen über die Charakteristik der Populationsentwicklung. Die Frage ist natürlich, ob man sich für die hier dargestellte zeitliche Variabilität der Populationsgröße überhaupt interessiert (angenommen es handelt sich um eine jahreszeitliche Periodik) oder ob nicht vielmehr eine unter dieser Ausdehnung gar nicht sichtbare, längerfristige Dynamik im Blickpunkt steht, unter dem die hier gezeigten Oszillationen nur marginale Bedeutung haben.

Die Wahl des Maßstabes ist also nicht allein vom Objekt als solchem, sondern vom Beobachter und seiner spezifischen Fragestellung abhängig. Ein Teil dieser Aussagen mag trivial erscheinen, ist es aber, wie wir im folgenden aufzeigen wollen, weder in der Theorie noch in der Praxis der Ökologie.

b)



a)



c)

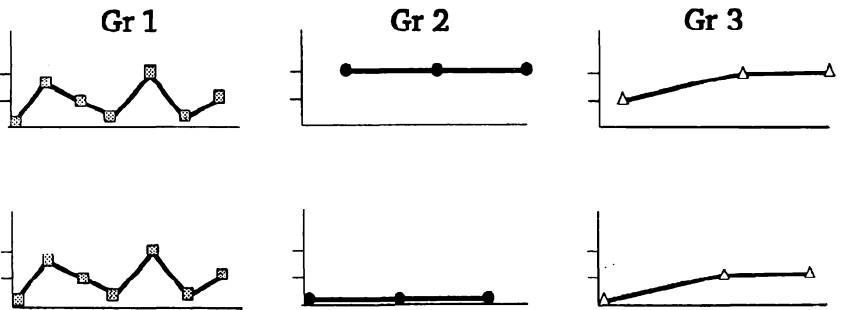


Abb. 1: Ausdehnung (extent) und Körnung (observation grain) bei zeitlichen Maßstäben (Erläuterungen im Text).

3. Das community-Konzept in der marinen Ökologie - ein historisches Beispiel zur Relevanz von Maßstäben

Wir möchten anhand eines historischen Beispiels aus der marinen Ökologie exemplarisch unsere erste Grundthese erläutern, wonach die Vernachlässigung des Themas "Maßstäbe" in der Vergangenheit manche fruchtlose Diskussionen und Scheinwidersprüche in der ökologischen Theorie hervorgerufen hat.

In die Formulierung theoretischer Grundkonzepte der Ökologie geht die Maßstabsfrage über verschiedene **Grundannahmen** dieser Konzepte ein und dies bislang leider meist implizit. Eine Diskussion über Maßstäbe sehen wir daher nicht in erster Linie als ein Problem einer verbesserten mathematisch-statistischen Methodik, sondern als ein Problem der Begriffsklärung und der Methodologie.

Als Beispiel sei das vom Beginn der Ökologie im späten 19. Jahrhundert bis heute umstrittene Begriffsfeld der **ökologischen Einheiten** herausgegriffen, genauer gesagt, die Konzepte der "community" und der "Biozönose". Trotz sehr unterschiedlicher Ansätze in verschiedenen Teilgebieten der Ökologie und innerhalb einzelner Teilgebiete, sind einige Grundannahmen in ihrer frühen Entwicklung all diesen Konzepten gemeinsam:

- (1) Gesucht wurden wiederholt auffindbare Einheiten aus Lebewesen, die in sich eine räumliche Homogenität aufweisen, sich andererseits aber von anderen Organismergemeinschaften deutlich unterscheiden lassen sollten. Dies gilt sowohl für Ansätze in der Botanik wie für solche in der Meeresbiologie.
- (2) Neben der räumlichen Homogenität wurde (wenn auch implizit) eine zeitliche Homogenität gesucht bzw. vorausgesetzt, d. h. eine Stabilität oder (genauer) Konstanz dieser Organismenansammlungen.

Diesen einfachsten Grundannahmen standen, je nach Autor, noch weitere gegenüber; unsere Betrachtung soll sich aber zunächst auf das Homogenitätskriterium konzentrieren.

Die klassischen Arbeiten, die zur Unterscheidung von verschiedenen Typen mariner benthischer Lebensgemeinschaften (communities) führten, wurden durch den Dänen C. G. J. PETERSEN (1913) und seine Mitarbeiter durchgeführt und mit großer Sorgfalt dokumentiert. Im Gegensatz zu früheren Forschern, die das Benthon mit der in mehrfacher Hinsicht unquantitativen Dredge untersuchten, benutzte PETERSEN einen von ihm selbst entwickelten Greifer, mit dem eine genau quantifizierbare Fläche des Meeresbodens ($0,1 \text{ m}^2$) entnommen werden konnte.

PETERSEN's Erkenntnisinteresse war kein rein akademisch-wissenschaftliches, sondern (wie interessanterweise sehr häufig in der Entwicklung wichtiger ökologischer Grundkonzepte) ein angewandtes ökonomisches: es ging um die Ermittlung der in dänischen Gewässern an verschiedenen Stellen für Nutzfische vorhandenen Nahrungsmenge in Form der Bodenfauna. Im Gegensatz zu späteren Autoren stand daher die **Quantität** als Ziel im Vordergrund und nicht die Struktur der im Ergebnis beschriebenen Lebensgemeinschaften (communities).

Hieraus folgt, daß PETERSEN die von ihm aufgestellten Lebensgemeinschaften als "statistische Einheiten" begriff, die eine Beschreibung der Menge an jeweils vorhandenen Fischnährtieren in bestimmten Gebieten aufgrund von **Charakterarten** erlauben sollten (er verglich diese Charakterarten auch selbst mit den Leitfossilien der Paläontologen). Die von PETERSEN so ermittelten 8 Haupttypen von Lebensgemeinschaften im Bereich der dänischen Meeresgebiete wurden von vielen Autoren aufgenommen, von anderen hingegen vehement kritisiert und abgelehnt.

Die am stärksten umstrittenen Punkte waren:

- * Zahl und Größe der abgrenzbaren Lebensgemeinschaften (communities);
- * die Existenz abgrenzbarer Lebensgemeinschaften als solcher und
- * mögliche ökologische Eigenschaften der "PETERSEN-communities".

MOLANDER (1928, zitiert in LINDROTH 1935) kam alleine in einem einzigen Fjord (Gullmjars Fjord, Westschweden) zu 9 communities (hier: Assoziationen), wovon 5 noch in insgesamt 12 Untertypen weiter zerlegt wurden, während LINDROTH (1935), einige Jahre später im selben Gebiet, keinerlei communities für abgrenzbar hielt.

Betrachtet man die Originaldaten, so wird schnell sichtbar, daß fundamentale Probleme einen Vergleich der Daten nahezu unmöglich machen und unterschiedliche Ergebnisse schon vom Ansatz her nahelegen, so daß die von LINDROTH auf dieser Grundlage geübte Kritik an PETERSEN unbegründet wäre. PETERSEN (1913) gab **keinen einheitlichen Maßstab** vor, auch wenn dies durch die einheitliche Greifergröße und den einheitlichen Bezug aller Ergebnisse auf einen m^2 so scheinen mag. Sein Maßstab ergab sich vielmehr aus seiner Suche nach homogenen Flächen unter der Vorgabe bestimmter Artengruppen, die er (mehr oder weniger intuitiv)

tiv) als charakteristisch erachtete; in erster Linie Mollusken und Echinodermen. Und selbst unter dieser Vorauswahl benutzte er unterschiedliche Körnungs-Größen bei der Bestimmung der Gesellschaften.

Wie seinen sorgfältig dokumentierten Daten zu entnehmen ist, schwankten seine Probengrößen, auf deren Basis er die Lebensgemeinschaften (communities) quantitativ charakterisierte, zwischen 10 und 50 Greiferproben. Die Körnung ist gerade durch diese Größe gegeben, die Flächengröße nämlich, über die die Proben gemittelt wurden. Der "grain" liegt also zwischen 1 und 5 m²; alle Muster unterhalb dieser Körnung wurden nicht mehr aufgelöst. Auch kommen einige der (größeren) Charakterarten z. T. nur in sehr geringen Mengen vor (z. B. Probestelle no. 13 im Kattegat: 1 *Brissopsis lyrifera* in 10 Fängen; PETERSEN 1913, Appendix, p.1).

Dies ist an sich nicht problematisch, für PETERSEN's Zweck sind seine Methode und die verwendeten Maßstäbe brauchbar. Die Muster in Form von "statistischen communities" sind für sein Untersuchungsgebiet "real" und keine methodischen Artefakte. Problematisch wird es allerdings, wenn spätere Wissenschaftler, wie LINDROTH, versuchen, die gleichen oder ähnliche Lebensgemeinschaften (communities) nachzuweisen (dies war der Ausgangspunkt LINDROTH's) und dabei schon im Ansatz einen wesentlich kleineren Maßstab benutzen. LINDROTH (1935) etwa nimmt nur je zwei Proben mit dem Petersen-Greifer (MOLANDER immerhin 3), d. h. mit 0,2 m² bleibt seine Körnung im günstigsten Fall um den Faktor 5 unter der ursprünglich von PETERSEN benutzten, im ungünstigsten Fall gar um den Faktor 25. Die implizite Vorannahme einer **maßstabsunabhängigen** Homogenität von communities prägt hier also die Methode. Wir können nicht mit Sicherheit behaupten, daß dies der Hauptpunkt ist, der zur Ablehnung der "PETERSEN-communities" durch LINDROTH führt, aber die Wahrscheinlichkeit, durch den wesentlich kleineren Maßstab die großräumigen Muster nicht mehr zu erfassen, ist beträchtlich, das Ergebnis damit fast vorprogrammiert. Es würde nicht verwundern, wenn bei genauerer Untersuchung auch die sonstigen, z. T. extrem fein verästelten Systeme einer Typisierung von communities und ihrer "homogenen" Untereinheiten auf dieses Problem zurückzuführen wären. Wie das eingangs erläuterte Beispiel aus dem Weserästuar schon andeutet, lassen sich einander überlagernde Muster auf verschiedenen Maßstabsebenen feststellen.

Weitere Probleme ergeben sich, wenn die "PETERSEN-communities" nicht nur als statistische, sondern auch als funktionale Einheiten (d. h. als Biozönose im Sinne von MÖBIUS 1877) verstanden werden, eine Intention, die PETERSEN, wie gesagt, nie hatte (cf. THORSON 1957), die ihm aber von späteren Autoren (z. B. LINDROTH 1935 oder ALLEE 1934) zugeschrieben wurde. Das Problem der "Identität" der "community" ergibt sich hier besonders stark auch im Sinne einer zeitlichen Homogenität **aller funktional**, d. h. aufgrund von Interaktionen, aufeinander bezogenen Arten.

PETERSEN hatte a priori solche Arten ausgeschlossen, die für seine Zwecke zu starke Fluktuationen in der Individuenzahl aufwiesen; das mußte er sogar, wenn es ihm um Charakterarten ging. Ein funktionaler Ansatz kann das nicht mehr. Dessen zeitliche Konstanz verlangt konstante Dominanzmuster, im besten Fall noch jahreszeitlich zyklische oder sukzessionsbedingte Muster. Die Identität der "community" aber wird durch die langfristige Stabilität oder Konstanz der ganzen community gesichert. Was aber "konstant" heißt ist wesentlich maßstabsbestimmt (siehe obige Erläuterungen zu Körnung und Ausdehnung). CONNELL & SOUSA z. B. konnten 1983 in einer Literaturstudie aufzeigen, daß in einer beträchtlichen Zahl neuerer Untersuchungen für den Beleg einer solchen Behauptung inadäquate zeitliche Maßstäbe (extent) angelegt wurden.

Mit dem etwas intensiver behandelten Einzelbeispiel wollten wir exemplarisch aufzeigen, auf welche Weise in der Geschichte der Ökologie das Konzept der Maßstäbe (oder besser seine Vernachlässigung) eine Rolle in der Wechselwirkung zwischen Theorie und Praxis gespielt hat. Die Grundlinien dessen, was heute in den Ideen zu Maßstäben zentral ist, deuten sich jedoch schon an.

4. Historische Wurzeln und aktuelle Ansätze zur Maßstabsfrage in der Ökologie

Die heutigen Ansätze kommen u. E. historisch aus zwei verschiedenen Richtungen, die erst in ihrer Kombination ihre Stärke entwickeln und eine spezifisch ökologische Relevanz haben. Die eine Richtung möchten wir als **methodisch-statistische** bezeichnen, die andere als die **allometrische**.

Die **methodisch-statistische** Richtung ist mit der Problematik der Heterogenität von Mustern und Prozessen in der Natur verbunden. Dabei ergibt sich die Schwierigkeit, unter diesen Bedingungen quantitative Aussagen über Individuenzahlen oder über die Verteilung von Organismen im Raum zu machen. Die Problematik der

Heterogenität von Lebensräumen und Organismengemeinschaften wurde von einigen Autoren bereits früh gesehen, von anderen aber immer wieder übersehen oder gelehnet (siehe Übersichten in MCINTOSH 1991, WIEGLEB 1992). Das gilt für eine große Zahl von populationsökologischen Theorien bis weit in die 70iger Jahre dieses Jahrhunderts, aber auch im Hinblick auf einen der ersten großen Konflikte in der aufkommenden Ökologie des letzten Jahrhunderts zwischen Victor HENSEN und Ernst HAECKEL. Hierbei ging es um die Frage der richtigen Methode der Planktonerfassung, die sich nicht zuletzt auf die Problematik des Maßstabes bezog (siehe hierzu BREIDBACH 1990).

Ein Markstein für die Berücksichtigung dieser Fragen ist sicherlich die Untersuchung von GREIG-SMITH (1952) zur Auswirkung unterschiedlicher Quadratgrößen bei der Untersuchung von Verteilungsmustern von Pflanzen. Ansonsten wurden Maßstabsfragen in den ersten sechs Jahrzehnten des Jahrhunderts nur sehr vereinzelt explizit benannt, etwa im Zusammenhang mit Stichprobenmethodiken und der Bedeutung meteorologischer oder biologischer Zyklen als "Taktgeber" (z. B. ELTON 1927, Kapitel VII).

Der zweite Bereich, in dem das Problem der Maßstäbe schon früh thematisiert wurde, hängt mit der Untersuchung **allometrischer Relationen** zusammen (Übersichten in PETERS 1983, CALDER 1984). Der Grundgedanke war der, daß Lebewesen unterschiedlicher Größen auch entsprechend ihrer Größe sehr unterschiedliche physiologische Eigenschaften besitzen, die sich über das Verhalten auch in ihrer ökologischen "Rolle", etwa ihrem Raumnutzungsverhalten, manifestieren. Diese Gedanken wurden u. a. in den 50iger und 60iger Jahren besonders prägnant von HUTCHINSON (1951, 1965) formuliert, aber leider nicht in der Weise weiterverfolgt, wie es wünschenswert gewesen wäre. Eine noch weiter zurückgehende und wesentlich radikalere Formulierung dieser Grundidee findet sich im "Umwelt-" begriff Jakob von UEXKÜLLS (1920), für den jedes Lebewesen in seiner spezifischen Merk- und Wirkwelt lebt, mit jeweils spezifischen Raum- und Zeitskalen.

Die besondere Stärke der heutigen Überlegungen zu Maßstäben in der Ökologie liegt u. E. gerade in der Kombination beider oben angeführter Ansätze, d. h. einer Verwendung organismenbezogener Maßstäbe im Zusammenhang mit der Analyse räumlicher und zeitlicher Heterogenität. In dieser Weise als eigenes Thema diskutiert werden Maßstabsprobleme erst seit Ende der 70iger Jahre. Als eine Publikation mit besonders weitreichender Wirkung ist hier das Buch von ALLEN & STARR (1982) zu nennen, das, zusammen mit der "Neuentdeckung" von Hierarchiemodellen für die Ökologie, als zweites zentrales Konzept die Beachtung und Benutzung räumlicher und zeitlicher Maßstäbe in den Vordergrund stellt.

Zwei Ansätze zur Maßstabsproblematik lassen sich in den neuerlich erschienen Publikationen theoretischer und praktischer Art herauskristallisieren:

- (1) Es wird gefragt, welche Maßstäbe für eine Untersuchung oder (in der Folge) für Managemententscheidungen adäquat sind;
- (2) es wird versucht, über eine Analyse von Maßstäben Rückschlüsse auf Prozesse zu erhalten, die für die Erzeugung bestimmter Muster verantwortlich sein könnten.

Beim erstgenannten Ansatz stehen die charakteristischen Eigenschaften der jeweils interessierenden Untersuchungsobjekte (d. h. vor allem der Organismen) im Vordergrund. Die Eigenschaften eines Organismus bzw. einer Species in Hinblick auf einen bestimmten Prozeß sind dabei entscheidend für den raumzeitlichen Maßstab, unter dem sein Verhalten sinnvoll beobachtbar ist (HAURY & al. 1978, GOULD & STINNER 1984, ADI-COTT & al. 1987). Die Untersuchungen, die sich unter diesem Gesichtspunkt mit der Maßstabsfrage beschäftigen, sind an der Feststellung eines organismenabhängigen Maßstabes interessiert, weil auf dieser Basis eine möglichst schlüssige Beantwortung von Forschungs- und Managementfragen möglich wird und ebenso ein Vergleich unterschiedlicher ökologischer Systeme erleichtert wird.

Beim zweiten Ansatz wird der umgekehrte Weg eingeschlagen. Hier wird nicht der "adäquate" Maßstab für eine bestimmte Fragestellung gesucht, sondern gewissermaßen die Suche nach Maßstäben als Werkzeug eingesetzt. Diese Suche geschieht rein von einem beobachterdefinierten Maßstabsbegriff aus, wobei z. B. über statistische Analysen (LEGENDRE & DEMERS 1984, STEELE 1989) oder die Anwendung von Fraktalen (PALMER 1988, SUGIHARA & MAY 1990) "Brüche" in den analysierten räumlichen oder zeitlichen Mustern festgestellt werden. Hieraus ergeben sich Maßstabsbereiche ("domains of scale"; DELCOURT & al. 1983, WIENS 1989), innerhalb derer die beobachtbaren Muster für ein bestimmtes Phänomen konstant bleiben oder sich kontinuierlich ändern; gleichzeitig wird nach miteinander in Beziehung zu setzenden, gleich skalierten Pro-

zessen gesucht (Übersicht z. B. in WIEGLEB 1992). Beide Ansätze haben, je nach Fragestellung, ihre spezifische Eignung und ergänzen einander zum Teil.

5. Schlußfolgerungen

Wir messen insbesondere dem erstgenannten Ansatz (Suche nach adäquaten, organismenbezogenen Maßstäben) eine große Bedeutung für die zukünftige Entwicklung von ökologischer Theorie und Praxis bei (vergl. JAX & al. 1991). Hieraus ergibt sich unsere zweite, oben genannte These, wonach das Konzept der Maßstäbe in der Ökologie ein **wesentliches Element** zur Strukturierung und Reevaluation ökologischer Theorien und Konzepte sein kann.

Eine solche Reevaluation halten wir aufgrund der extremen Vielfalt ökologischer Theorien und des damit verbundenen babylonischen Sprachgewirrs für dringend erforderlich. Bei einer Reevaluation theoretischer Konzepte müssen vor allem die Grundannahmen der verschiedenen Ansätze klar herausgearbeitet werden. Im Hinblick auf diese Grundannahmen müssen die unterschiedlichen Theorien und die ihnen zugrundeliegenden empirischen Befunde unter Berücksichtigung adäquater räumlicher und zeitlicher Maßstäbe untersucht werden. Folgende Argumente begründen unserer Ansicht nach die Bedeutung dieses Aspekts:

- * Das Maßstabskonzept steht, wie aufgezeigt, zwischen ökologischer Theorie und Praxis;
- * das Maßstabskonzept geht in die Grundannahmen beinahe aller wichtigen Konzepte der Ökologie ein;
- * durch die Hinwendung zu relativen, organismen- und prozessbezogenen (im Gegensatz zu absoluten, d. h. rein metrischen) Maßstäben wird ein sinnvoller Vergleich von empirischen Ergebnissen zwischen unterschiedlichen ökologischen Systemen möglich;
- * insbesondere im Zusammenhang mit Hierarchiekonzepten ermöglicht das Maßstabskonzept eine Verknüpfung und Systematisierung verschiedener theoretischer Ansätze.

Wir hoffen, daß wir mit unserem Beitrag einen kleinen Anstoß geben können, die mögliche Rolle der Maßstäbe in der Ökologie mehr zu beachten, als dies bisher oft geschehen ist. Es wäre schön, wenn das Potential, das in diesem Konzept für eine Weiterentwicklung ökologischer Theorien liegt, in der Zukunft stärker nutzbar gemacht würde.

Danksagung

Wir danken E. Vareschi und G. Wiegleb (beide Oldenburg) für wertvolle Diskussionen zum Thema "Maßstäbe" und zwei anonymen Gutachtern für ihre nützlichen Anmerkungen zum Manuskript.

Literatur

- ADDICOTT, J. F., AHO, J. M., ANTOLIN, M. F., PADILLA, D. K., RICHARDSON, J. S. & D. K. SOLUK, 1987: Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. - *Oikos* 49: 340-346.
- ALLEE, W. C., 1934: Concerning the organization of marine coastal communities. - *Ecol. Monogr.* 4: 541-554.
- ALLEN, T. H. F. & T. B. STARR, 1982: *Hierarchy - Perspectives for ecological complexity.* - University of Chicago Press, Chicago: 310 S.
- CALDER, W. A., 1984: *Size, funktion and life history.*- Harvard University Press, Cambridge (Mass.): 431 S.
- CONNELL, J. H. & W. P. SOUSA, 1983: On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. - *Am. Nat.* 121: 789-824.
- DELCOURT, H. R., DELCOURT, P. A. & T. WEBB, 1983: Dynamic plant ecology: The spectrum of vegetational change in space and time. - *Quat. Sci. Rev.* 1: 153-175.
- ELTON, C., 1927: *Animal ecology.*- Sidgwick and Jackson, London: 207 S.
- GOULD, F. & R. E. STINNER, 1984: Insects in heterogenous habitats.- In: C. B. HUFFAKER & R. L. RABB (eds.): *Ecological entomology: Wiley, New York: 427-449.*
- GREIG-SMITH, P., 1952: The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. - *Annals Bot. N.S.* 16: 293-316.
- HAURY, L. R., MCGOWAN, J. A. & P. H. WIEBE, 1978: Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions.- In: J. H. STEELE (ed.): *Spatial pattern in plankton communities.* Plenum Press, New York: 277-327.

- HUTCHINSON, G. E., 1951: Copepodology for the Ornithologist. - Ecology 32: 571-577.
- HUTCHINSON, G. E., 1965: The ecological theatre and the evolutionary play. - Yale University Press, New Haven & London: 139 S.
- JAX, K., VARESCHI, E. & G. P. ZAUKE, 1991: Ökosystemforschung Wattenmeer. Teilvorhaben "Niedersächsisches Wattenmeer". Entwicklung eines theoretischen Konzepts zur Ökosystemforschung Wattenmeer. - Forschungsbericht 108 02 085, Umweltbundesamt, Berlin: 138 S.
- LEGENDRE, L. & S. DEMERS, 1984: Towards dynamic biological oceanography and limnology. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 2-19.
- LINDROTH, A., 1935: Die Assoziationen der marinen Weichböden. Eine Kritik auf Grund von Untersuchungen im Gullmars-Fjord, Westschweden. - Zool. Bidrag Uppsala 15: 331-363.
- MCINTOSH, R. P., 1991: Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology.- In: J. KOLASA & S. T. A. PICKETT (eds.): Ecological heterogeneity. Springer, New York: 24-46.
- MÖBIUS, K., 1877: Die Auster und die Austernwirtschaft. - Wiegand, Hempel & Parey, Berlin: 133 S.
- PALMER, M. W., 1988: Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. - Vegetatio 75: 91-102.
- PETERS, R. H., 1983: The ecological implications of body size. - Cambridge University Press, Cambridge: 329 S.
- PETERSEN, C. G. J., 1913: Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. - Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture 21: 1-44.
- STEELE, J. H., 1989: The ocean 'landscape'. - Landscape Ecol. 3: 185-192.
- SUGIHARA, G. & R. M. MAY, 1990: Application of fractals in ecology. - Trends Ecol. Evol. 5: 79-86.
- THORSON, G., 1957: Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). - Geol. Soc. Am. Memoir. 67: 461-534.
- v. UEXKÜLL, J., 1920: Theoretische Biologie. - Springer, Berlin.
- WIEGLEB, G., 1992: Explorative Datenanalyse und räumliche Skalierung - eine kritische Evaluation. - Verh. Ges. Ökol. 21: (dieser Band).
- WIENS, J. A., 1989: Spatial scaling in ecology. - Funct. Ecol. 3: 385-397.
- WIENS, J. A., 1990: On the use of 'grain' and 'grain size' in ecology. - Funct. Ecol. 4: 720.

Adressen

Dr. Kurt Jax
Friedrich-Schiller Universität Jena
Institut für Ökologie, Abteilung Limnologie
Beutenbergstraße 11

D-O-6900 Jena

Dr. Gerd-Peter Zauke
Carl von Ossietzky Universität Oldenburg
ICBM (Inst. f. Chemie u. Biologie des Meeres)
c./o. Fachbereich Biologie
Postfach 2503

D-W-2900 Oldenburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [21_1992](#)

Autor(en)/Author(s): Jax Kurt, Zauke Gerd-Peter

Artikel/Article: [Maßstäbe in der Ökologie - ein vernachlässigter Konzeptbereich 23-30](#)