Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrucken 1973.

ZIELSETZUNGEN DER PHYSIOLOGISCHEN ÖKOLOGIE

D. NEUMANN

Abstract

Proceeding from a discussion of the diverging concepts of ecology, the special areas of physiological ecology (synonymous with autoecology and environmental ecology), of population ecology and of ecosystem biology are compared on the basis of the different levels of biological organisation. In the area of physiological ecology, the relationship between the environment and the capabilities of single organisms have to be analysed, as far as possible by physiological methods, to gain insight into the physiological and genetic mechanisms of ecological adaptations. The question arises whether general principles of adaptation to environmental conditions may be stated. In view of the fluctuating conditions occurring in the field in space and time, 8 different modes of adaptation found in organisms are presented: change of direct response of a rate function, compensatory acclimation, ethological compensation, temporal programming in time of day, seasonal programming, formation of geographical races, phenotype modification, and polymorphism.

Die Fragestellungen der Physiologischen Ökologie rücken nicht das Ökosystem, auch nicht das Populationsgefüge einer Spezies, sondern den einzelnen Organismus in den Mittelpunkt der ökologischen Untersuchungen. Es gilt hierbei die Beziehungen zwischen den Leistungen des Organismus und seinem Lebensraum aufzudecken. Die Physiologische Ökologie bemüht sich damit um einen wichtigen Teilbereich ökologischer Grundlagenforschung. Darüber hinaus kann die Kenntnis der Leistungsgrenzen einer Spezies im Freiland dazu beitragen, dass wir mit Hilfe von geeigneten Testorganismen, den "Bioindikatoren", lernen, unsere heute vielfach gefährdete Umwelt besser zu beurteilen. Bevor wir uns in der heutigen Sitzung einer Vielzahl von Einzelproblemen zuwenden, möchte ich versuchen, den Standort der Physiologischen Ökologie genauer zu umschreiben, und zwar anhand der beiden folgenden Hauptfragen: 1.) Was kennzeichnet die Physiologische Ökologie heute? und 2.) Welche allgemeineren Gesetzmässigkeiten können in ihrem Rahmen erarbeitet werden? Dabei bitte ich freundlich darüber hinwegzusehen, wenn ich als Zoologe meine Beispiele vornehmlich aus dem Bereich der Tierwelt wähle und darauf verzichte, jeweils ein entsprechendes Beispiel aus dem Pflanzenreich daneben zu stellen.

I. Physiologische Ökologie

Wissenschaftliche Begriffe sind aus der Geschichte eines Wissenschaftsgebietes erwachsen. Ihre Bedeutung erschliesst sich daher in der Regel nicht aus der wortgetreuen Übersetzung des Fremdwortes. Würden wir hier so vorgehen, so hätten wir Ökologie beispielsweise mit "Haushaltslehre" und Physiologie mit "Naturlehre" wiederzugeben. Derartige allgemeinen Wortverbindungen werden durch die Entfaltung eines Wissensgebietes präzisiert und in ihrer wörtlichen Bedeutung eingeengt. Wenn wir auf die Geschichte der Ökologie und die Beiträge von HAECKEL, THIENEMANN, ELTON, ALLEE, ODUM und vielen anderen zurückblicken, so erfasst die Mehrzahl der Biologen mit dem Begriff Ökologie "die Wissenschaft von den Beziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt". Unabhängig hiervon wird heute in nichtbiologischen Wissenschaftsgebieten, aber auch in der aufgewachten

politischen Öffentlichkeit, auf die wörtlichere Bedeutung des Ökologie-Begriffs zurückgegriffen und Ökologie als "Naturhaushaltslehre" oder "Umweltforschung" verstanden, in deren Mittelpunkt die Landschaft steht, und zwar ganz besonders die durch das starke Wirtschaftswachstum gefährdete Landschaft der industrialisierten Nationen. In dieser auf die unmittelbaren Belange unserer Gesellschaft ausgerichteten Umweltforschung nehmen auch die Organismen eine wichtige Stellung ein, hat doch gerade die Gefährdung oder Ausrottung einzelner Arten oft genug den Anlass gegeben, dass Biologen die bedrohlichen Konsequenzen von unbedachten Eingriffen in den Naturhaushalt voraussahen. Dennoch sollte bei allem ehrlichen Eifer über die Aktualität von Fragen der Umweltforschung nicht übersehen werden, dass der Stellenwert der Organismen in der Umweltforschung ein anderer ist als in einer biologisch ausgerichteten Ökologie, und dass eine biologisch-ökologische Grundlagenforschung nur einen Teilaspekt für eine erfolgreiche Erforschung der menschlichen Umwelt liefert. Wenn wir diese Akzentverschiebung zwischen verschiedenen ökologischen Wissenschaftsgebieten sehen und sogar in einer wissenschaftlichen Gesellschaft vereinen können, so werden sich zwar Missverständnisse über das, was wichtige Zielsetzungen sind, nicht immer vermeiden lassen; am konkreten Problem dürften sich aber, so hoffe ich, keine ernsthaften Meinungsverschiedenheiten darüber ergeben, welche Methoden von Fall zu Fall einzusetzen sind und welche Grundlagen für die biologische Ökologie oder aber für die angewandte Umweltforschung zu erarbeiten sind. Im folgenden werde ich den Ökologie-Begriff allein in dem biologisch definierten Sinne ("Beziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt") benutzen.

Einem Vorschlag von SCHRÖTER (vgl. SCHWERDTFEGER 1963) folgend, wurde in der Biologie um die Jahrhundertwende die Vielfalt der ökologischen Phänomene zunächst nach den Teilgebieten Autökologie und Synökologie geordnet, indem man in der Autökologie den einzelnen Organismus als Vertreter einer Spezies in den Mittelpunkt der Fragestellungen rückte und in der Synökologie die Zusammensetzung und Eigenschaften der Lebensgemeinschaften (einschliesslich der Parasit-Wirt-Systeme) untersuchte. Wenn diese Zweiteilung auch heute noch in einigen Lehrbüchern beibehalten wird, so ist jedoch festzustellen, dass sie vom internationalen Schrifttum nicht übernommen wurde und inhaltlich längst überholt ist, indem sie einer Vielzahl von Teilgebieten Platz machte (Ökosystemforschung, Produktionsbiologie, Demographie, Populationsdynamik, Physiologische Ökologie, Ökoethologie, Parasitologie, Epidemienforschung, ganz abgesehen von den auf bestimmte Lebensräume ausgerichteten Disziplinen, wie z.B. Limnologie und Meeresbiologie). Die Physiologische Ökologie ist aus der Autökologie hervorgegangen; wir müssen uns daher hier mit ihrem Ansatzpunkt näher beschäftigen.

Eine autökologische Analyse zielt darauf ab, die Abhängigkeit des einzelnen Organismus von den Bedingungen der Aussenwelt zu erfassen und aufgrunddessen die Habitatbindung einer Spezies kausal zu erklären. Mit Hilfe von Fundortvergleichen und Resistenzversuchen liessen sich Toleranzgrenzen gegenüber den abiotischen Umweltfaktoren ermitteln (Abb. 1) und damit wichtige Potenzen der Spezies erkennen. Ein Nachteil der kurzfristigen Experimente war, dass langfristig wirksam werdende Faktoren nicht bemerkt werden konnten. Am Beispiel der hochgiftigen Schwermetallionen, die sich in marinen Organismen entweder direkt oder aber über die Nahrungskette akkumulieren, lässt sich dies besonders eindrucksvoll belegen: schädliche Überdosen von 0.5 mg Pb im Liter Meerwasser bewirkten bei der Mies-

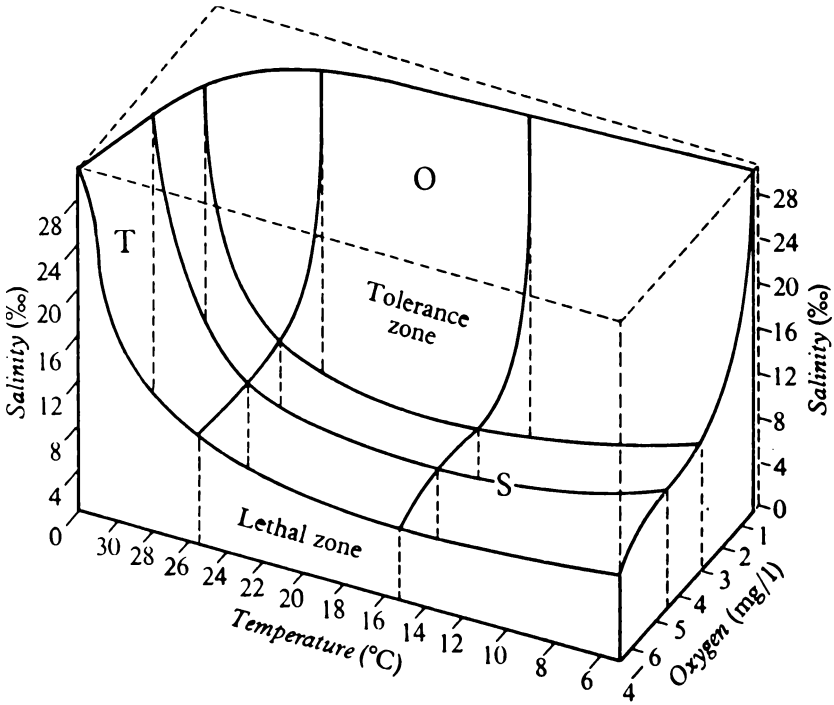

Abb. 1: Die Toleranzzone des amerikanischen Hummers gegenüber Temperatur, Salinität und Sauerstoffgehalt des Meerwassers (n. McLEESE 1956).

muschel erst nach 40 Tagen die ersten Leistungsstörungen (SCHULZE-BALDES 1972). Der Forderung nach langfristigen Resistenzversuchen werden Zuchtversuche unter kontrollierten Bedingungen am besten gerecht, da hier der gesamte Individualzyklus, einschliesslich der Fortpflanzung, berücksichtigt werden kann; diese Forderung lässt sich jedoch bisher nur bei relativ wenigen Arten erfüllen. Mit all diesen grundsätzlichen Schwierigkeiten der autökologischen Analysen hat sich STRENZKE (1964) in seiner Abhandlung über die ökologische Umwelt auseinandergesetzt. Drei Punkte erscheinen mir dabei wesentlich für unsere Betrachtung: 1.) Eine auf Toleranzgrenzen von Arten ausgerichtete Analyse tut sich schwer, allgemeinere Gesetzmässigkeiten zu liefern; die Autökologie kann sich daher nicht wie die Genetik oder die Entwicklungsphysiologie auf die Untersuchung weniger Modellbeispiele beschränken. 2.) Es ergaben sich bei der Analyse immer wieder Diskrepanzen zwischen den Existenzgrenzen im Freiland und den im Experiment ermittelten Toleranzgrenzen, wobei es offenbleiben musste, ob es sich hierbei um den Einfluss von interspezifischer Konkurrenz oder unbekannten abiotischen Faktoren handelte (z.B. KINNE 1956). 3.) Es fehlte der Zusammenhang zwischen den ermittelten Toleranzgrenzen und den physiologischen oder ethologischen Mechanismen einer Spezies, die letzten Endes für die Leistungsfähigkeit des Organismus, und damit auch für seine Verbreitung im Freiland, verantwortlich sind.

Autökologische Analysen erfordern daher einen veränderten Ansatzpunkt und biologisch relevante Messgrössen, um zu erkennen, was ein Organismus in seiner nor-

malen Umweltsituation leisten kann und muss, in welchem Umfang seine Leistungen durch Umweltfaktoren kontrolliert werden und wo seine Leistungsgrenzen liegen. So ergab es sich zwangsläufig, dass der Anschluss an die Fragestellungen und Ergebnisse der Physiologie gesucht wurde, um mit physiologischen Methoden die ökologisch interessanten Stoffwechsel-, Wachstums- und Verhaltensleistungen zu bestimmen und gleichzeitig die korrespondierenden physiologischen Mechanismen zu umschreiben. Neue "Moden" – neue Namen, statt Autökologie hat sich vielerorts der Name "Physiologische Ökologie" (synonym mit Physiological Ecology und Environmental Physiology) durchgesetzt. Auch wenn sich das Ziel der Autökologie damit nicht im Grundsätzlichen änderte, sondern nur erweiterte, so bietet der Begriff "Physiologische Ökologie" den entscheidenden Vorteil, von allen Biologen unmittelbar verstanden zu werden. Auch "experimentelle Ökologie" wird da und dort in gleichem Sinne verwendet. Da jedoch über kurz oder lang jeder ökologische Teilbereich von der deskriptiven Analyse zur experimentellen übergehen wird, hat der letztere Ausdruck wenig Sinn.

Welche Stellung nimmt die "Physiologische Ökologie" im Gesamtbereich der Ökologie ein? Diese Frage lässt sich anhand eines biologischen Spektrums erläutern, welches die einzelnen biologischen Organisationsstufen vom Protoplasma über die Zellen, Gewebe, Organe und Organsysteme bis hin zum Organismus aneinanderreiht, und dann weiter über die Population und die Lebensgemeinschaft bis hin zum Ökosystem führt (ODUM 1959). Die Umweltabhängigkeit der intraorganismischen Bereiche wird in Zusammenhang mit den Leistungen des Organismus erfasst, dieses liegt im Arbeitsgebiet der Physiologischen Ökologie. Die Umweltbeziehungen im Bereich der Population betreffen andere ökologische Probleme: das Populationswachstum und Phänomene wie Konkurrenz, Dispersion, genetische Plastizität und Rassenbildung. Die Ökosystemforschung, von vielen gern als das Kerngebiet der Ökologie bewertet, kann mit den Phänomenen Energiefluss, Nahrungskette, Stoffkreislauf, Räuber-Beute-Beziehungen sowie der Sukzession von Lebensgemeinschaften charakterisiert werden. Obwohl diese drei Hauptgebiete der Ökologie (Physiologische Ökologie, Populationsökologie, Ökosystemforschung) in ihren Zielsetzungen divergieren, so bauen sie doch aufeinander auf und regen sich in ihren Fragestellungen gegenseitig an. Das Populationswachstum fusst beispielsweise auf den Wachstumsleistungen der Individuen sowie auf all den Prozessen, die die Fertilität sowie das Verhalten gegenüber dem Sexualpartner kontrollieren. Im Ökosystem beruht der Energiefluss auf den Assimilations- und Dissimilationsleistungen der einzelnen Arten; oder die Anreicherung pathogener Stoffe über die Nahrungskette (chlorierte Kohlenwasserstoffe, Schwermetallionen) basiert auf den stoffwechselphysiologischen Leistungen, der Lebensdauer und der Körpergrösse der beteiligten Arten. Folglich sind die ökologischen Teilgebiete in ihren Zielsetzungen immer wieder auf die Methoden und Ergebnisse der Nachbargebiete angewiesen. In je stärkerem Umfang die Ökologie von der deskriptiven Analyse zur quantitativ messenden und experimentierenden Arbeitsweise übergeht, umso stärker werden die Wechselbeziehungen zwischen den ökologischen und anderen biologischen Teildisziplinen spürbar werden.

II. Allgemeine Gesetzmässigkeiten

Die ökologische Umwelt einer Spezies ist durch eine Vielzahl von abiotischen und

biotischen Faktoren gekennzeichnet. Ein Organismus kann sich aufgrund seiner besonderen Leistungsfähigkeiten und einer entsprechenden genetischen Konstitution in dieser Umwelt behaupten. Die Zahl der Beziehungen zwischen Umwelt und Leistungen ist gross. Wo kann man mit der Analyse anfangen, wie weit soll man sie im Rahmen einer Physiologischen Ökologie führen? Bei einer Literaturdurchsicht wird man wenigstens auf vier verschiedene Ansatzpunkte stossen.

An erster Stelle möchte ich die **Problemstellungen der angewandten Biologie** in Züchtungsforschung, Schädlingsbekämpfung und Parasitologie nennen. Die Aufgaben von Land- und Forstwirtschaft, von Hygiene und Epidemienforschung zwingen dazu, die ökologischen Beziehungen von vielen Arten eingehend zu prüfen. Auf diese Weise sind reichhaltige und wichtige ökologische Ergebnisse und Einsichten gewonnen worden. Das Ziel dieser Untersuchungen ist jedoch erreicht, wenn die jeweiligen Arten durch künstliche oder "natürliche" Methoden in der gewünschten Weise manipuliert werden können.

Zweitens kann man die **Habitatbindung einer Art oder einer engen Verwandtschaftsgruppe** möglichst vollständig aufzuklären versuchen. Voraussetzung für diesen Ansatz ist die Züchtbarkeit der betreffenden Art, damit durch eine Kombination von Freiland- und Laboratoriumsuntersuchungen möglichst viele limitierende Umweltbedingungen und die damit korrespondierenden Leistungen ermittelt werden können. Eine derartige Analyse will als ein Modellfall verstanden sein. Ihre Ergebnisse lassen sich ebenso wie in der speziellen Physiologie nicht ohne weiteres auf andere Organismengruppen verallgemeinern.

Einen dritten Ansatzpunkt bieten die Fragen nach den **typischen Anpassungen an einen Lebensraum**, wie man sie bei zahlreichen Arten einer Lebensgemeinschaft beobachten kann. Zum Beispiel sind hier die Anpassungen an das Leben im Pelagial eines Süsswassersees zu nennen, oder die Anpassungen an die Strahlungs- und Niederschlagsverhältnisse in einem Wüstenbiotop. Die ökologische Analyse wird sich dabei auf einzelne, besonders wichtige physiologische Leistungen konzentrieren. Bei dieser Zielsetzung tritt eine vergleichend-physiologische Betrachtungsweise hervor, ebenso wie bei dem vierten und letzten Punkt.

Hier stehen von vornherein **einzelne physiologische Leistungen und ihre Abhängigkeit von der Umwelt** im Blickpunkt des Interesses, z.B. die Temperaturanpassungen poikilothermer Tiere, die Syndrome soziallebender Tiere (sozialer Stress), die tageszeitlichen Leistungsanpassungen mit Hilfe von Zeitmessmechanismen, die Aufnahme und Akkumulation von im Meerwasser gelösten Stoffen entgegen einem Konzentrationsgefälle. Hierbei werden Vergleiche zwischen Vertretern aus verschiedenen Biotopen und verschiedenen Verwandtschaftsgruppen angestrebt. Eine detailliertere Übersicht dürfte in eine langatmige Aufzählung ausarten und kann nicht Aufgabe dieses Vortrags sein.

Ich möchte daher zum Abschluss die Frage aufwerfen, ob sich über die eben genannten Gesichtspunkte hinaus noch allgemeinere Gesetzmässigkeiten finden lassen, nach denen man die Beziehungen zwischen Leistungen des einzelnen Organismus und seiner Umwelt ordnen und analysieren kann. Betrachten wir zunächst die Umweltbedingungen, so weiss jeder Ökologe, in welchem starken Ausmass sie schwanken können, und zwar sowohl zeitlich als auch räumlich. Mit Ausnahme der Tiefsee und weniger Karsthöhlen gibt es wohl kaum einen Biotop, in dem ein Organismus konstante Bedingungen vorfindet. Schwankende Bedingungen kennzeichnen das Normalbild von der Umwelt einer Spezies: tagesperiodische Fluktuationen von

Licht und Temperatur sowie vielen anderen abiotischen und biotischen Faktoren, ebenso jahreszeitliche Schwankungen oder witterungsbedingte, weiterhin mikroklimatische Unterschiede auf engstem Raum sowie makroklimatische zwischen benachbarten geographischen Regionen. Die Leistungen eines Organismus müssen nicht notwendigerweise parallel zu den schwankenden Umweltbedingungen variieren. Im

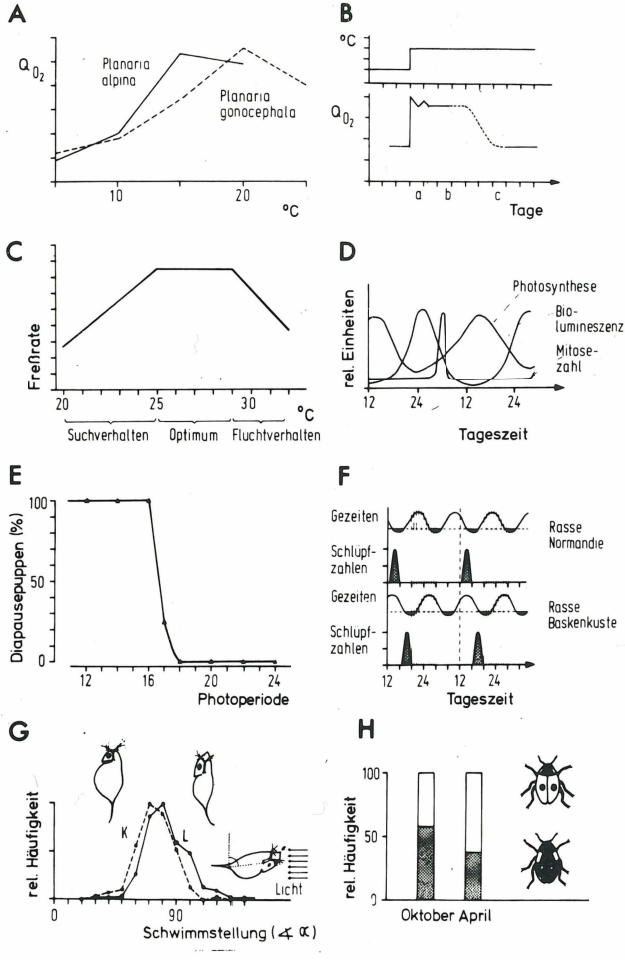

Abb. 2: Beispiele für 8 verschiedene Mechanismen, durch welche die Umweltabhängigkeit einer Leistung vermindert werden kann. Erläuterungen im Text.
A. Veränderung der direkten Abhängigkeit von einem Umweltfaktor (n. SCHLIEPER 1952), B. Stoffwechselphysiologische Kompensation (n. WIESER 1964), C. Ethologische Kompensation (temperaturabhängiges Verhalten der *Colias*-Raupe, n. SHERMAN & WATT 1973), D. Tageszeitliche Programmierung (*Gonyaulax polyedra*, n. HASTINGS & KEYNAN 1965), E. Jahreszeitliche Programmierung (*Acronycta rumicis*, n. DANILEVSKII 1960), F. Geographische Rassenbildung (Abstimmung der täglichen Schlüpfzeit auf die örtliche Springniedrigwasserzeit bei *Clunio marinus*, n. NEUMANN 1966, 1973), G. Modifikation (Cyclomorphose bei *Daphnia galeata mendotae*, n. JACOBS 1964), H. Polymorphismus (rote und schwarze Form von *Adalia bipunctata*, n. TIMOFÉEFF-RESSOVSKI 1940).

Verlauf der Evolution sind zahlreiche **Mechanismen** herausselektioniert worden, **welche die Umweltabhängigkeit der Aktivitäten eines Organismus einschränken können.** In zwei Fällen wurde dabei sogar eine nahezu ideale Homöostasis gegenüber der Umwelt erreicht, bei der Thermoregulation und bei der Osmoregulation. Es gibt weitere Anpassungsmodalitäten, die eine extreme Belastung des Organismus in schwankenden Umweltbedingungen verhindern und dem Individuum eine bessere Überlebenschance, der zugehörigen Spezies eine grössere und stabilere Verbreitung gewährleisten. Zu diesen Leistungsadaptationen zählen sowohl nichtgenetische als auch genetische Mechanismen. Acht verschiedene Möglichkeiten seien im Folgenden an je einem Beispiel kurz erläutert (Abb. 2).

a.) **Veränderung der direkten Abhängigkeit von einem Umweltfaktor.** Die Amplitude, mit der die Intensität eines Umweltfaktors an einem Standort schwanken kann, ist verschieden. Zum Beispiel sind die Temperaturschwankungen eines Bergbachs geringer und durchschnittlich niedriger als die eines Niederungsflusses. Der Temperaturkoeffizient für die Atmung ist bei dem im Bergbach beheimateten kaltstenothermen Strudelwurm *Planaria alpina* auffällig grösser als bei der eurythermen *Planaria gonocephala.* Eine derartig sinnvolle Anpassung der Leistungsrate an die Temperaturamplitude (Abb. 2A) kann wie im vorliegenden Beispiel genetisch bedingt sein; sie kann bei anderen Arten auch als Folge einer Akklimatisation des einzelnen Tiers auftreten ("Rotation" der Leistungskurve, vgl. PROSSER 1969).

b.) **Stoffwechselphysiologische Kompensation.** Hier handelt es sich um einen Regulationsvorgang, der bei einer mehrtägigen Temperaturerhöhung einsetzen kann und die Leistungsrate (die Atmung) nach einer vorübergehenden Steigerung auf den annäherenden Ausgangswert zurückführt (a: "Overshoot" bei der ersten Gleichgewichtsänderung, b: Steuerungsphase mit Einstellung auf das neue Gleichgewicht, c: Regelungsphase mit Rückkehr auf das alte Gleichgewicht; Abb. 2B). Diese Kompensation der Temperaturabhängigkeit ist bei zahlreichen poikilothermen Tieren (Wirbellosen, Fischen und Amphibien) insbesondere durch PRECHT und PROSSER sowie deren Mitarbeitern nachgewiesen worden (vgl. PROSSER 1969).

c.) **Ethologische Kompensation.** Verhaltensreaktionen auf bestimmte Aussenreize können einen Organismus an einen Ort mit den für ihn optimalen Umweltbedingungen führen und auf diese Weise optimale Leistungen gewährleisten. Im Beispiel der Abb. 2C handelt es sich um eine nordamerikanische Schmetterlingsart, deren Raupen ihre Körpertemperatur auf den für ihre Fress- und Wachstumleistungen optimalen Temperaturbereich von 25–29° C dadurch einregulieren, dass sie bei kühleren Lufttemperaturen besonnte Plätze suchen und sich durch die Sonnenstrahlung aufheizen lassen. Bei zu hohen Körpertemperaturen verbergen sich die Raupen an schattigen Plätzen. Es liegt damit ein Regulationsmechanismus vor, wie er vermutlich dem Präferenzverhalten von zahlreichen Tierarten entspricht.

d.) **Tageszeitliche Programmierung.** Tagesrhythmische Leistungsänderungen sind in grosser Zahl bei Ein- und Vielzellern beschrieben worden. Wie das Beispiel des marinen Dinoflagellaten *Gonyaulax* erläutert (Abb. 2D), können die einzelnen Leistungen auf ganz verschiedene Tageszeiten fallen. Es ist nachgewiesen worden, dass diese tageszeitlichen Leistungsschwankungen nicht direkt von den Umweltfaktoren abhängen, sondern dass sie von einem endogenen Mechanismus, der sogenannten physiologischen Uhr, programmiert werden. Der Licht-Dunkel-Zyklus wirkt nur als äusserer Zeitgeber, welcher die Uhr mit den Tag-Nacht-Bedingungen synchronisiert. Die jeweilige Phasenbeziehung zwischen Leistungen und Tageszeit ist als ein Ergebnis der Selektion zu werten. Mit Hilfe dieser Programmierung kann der Organismus einzelne Leistungen jeweils auf Tageszeiten mit gleichartigen und optimalen Umweltbedingungen legen.

e.) **Jahreszeitliche Programmierung.** Wachstums-, Fortpflanzungs- und Ruhezeiten sind in den gemässigten und arktischen Breiten an den strengen Jahresgang der Umweltbedingungen angepasst, indem Stoffwechsel und Verhalten zu bestimmten Zeiten hormonal umgestellt werden. Ein typisches Beispiel ist die Diapause der Insekten. Bei der Ampfereule *Acronycta* (Abb. 2E) und sehr vielen anderen Organismengruppen ist die Photoperiode der Aussenfaktor, welcher im Freiland die rechtzeitige Umschaltung auf das Ruhestadium auslöst.

f.) **Geographische Rassenbildung.** In einem grossen Gebiet können sich einzelne Umweltfaktoren in einem Gradienten über relativ geringe Entfernungen ändern. Wenn eine wirksame Isolation der Lokalpopulationen gewährleistet ist, können sich geographische Rassen ausbilden, bei denen bestimmte physiologische Leistungen optimal auf die lokalen Bedingungen im Gradienten abgestimmt sind. Auf diese Weise erschliesst sich der Art ein grösserer geographischer Raum. Als Beispiel sei auf die Schlüpf- und Fortpflanzungszeiten der Mücke *Clunio marinus* verwiesen, die längs der europäischen Meeresküsten in der Gezeitenzone beheimatet ist. Zwischen verschiedenen Küstenpopulationen kann man bei dieser Mücke genkontrollierte Unterschiede in der täglichen Schlüpfzeit nachweisen (Abb. 2F). Diese Schlüpfzeiten sind mit der örtlichen Springniedrigwasserzeit korreliert, da sich die Art in diesem Lebensraum nur behaupten kann, wenn ihr Habitat zur Schlüpfzeit durch extreme Niedrigwasserstände trockengelegt wird. Diese regelmässig wiederkehrende Gezeitensituation fällt längs einer Küste auf verschiedene Tageszeiten, beispielsweise an der Normandieküste auf die frühen Nachmittagsstunden und an der südlicheren Baskenküste auf die Abendstunden (aufgrund des 12.5stündigen Gezeitenzyklus treten diese Wasserstände täglich noch ein zweites Mal auf; Abb. 2F). Diese tageszeitliche Programmierung des Schlüpfens wird in der gleichen Weise wie bei dem Beispiel von Abb. 2D gesteuert, also mit einer physiologischen Uhr (sie ist bei den geographischen Rassen auf eine verschiedene Tageszeit eingestellt) und dem Tag-Nacht-Zyklus als äusserem Zeitgeber.

g.) **Modifikationen.** Die während der Entwicklung eines Organismus herrschenden Umweltbedingungen können den Phänotyp beeinflussen. Das Ausmass der Modifikabilität ist durch die genotypische Reaktionsnorm festgelegt. Bekannte Beispiele sind die Morphosen, bei denen infolge von Umweltreizen die Körpergestalt verändert wird. Cyclomorphosen nennt man die jahrezeitlich korrelierten Änderungen, wie man sie bei niederen Krebsen beobachten kann. Bei *Daphnia galeata mendotae* treten bei den Frühjahrsgenerationen kurzhelmige Formen (K) auf, bei den Sommergenerationen dominieren dagegen langhelmige Formen (H). Die wirksamen Umweltreize sind Temperatur und Turbulenz des Wassers. Die Helmform beeinflusst die Schwimmstellung (Abb. 2G) und damit die Schlagwirksamkeit eines Antennenschlags. Je grösser der Helm ist, umso länger ist ein Hopser der Tiere und umso grösser ist die Entkommenschance vor einem Fischräuber. Kurzhelmige Individuen besitzen dagegen eine höhere Reproduktionsrate als die langhelmigen, was im Frühjahr für den schnellen Aufbau von grossen Populationen vorteilhaft erscheint. Es liegen gute Belege für die Theorie vor, dass die cyclomorphe *Daphnia* mit ihren zwei verschiedenen Phänotypen (einen für hohe Reproduktionskapazität im Frühjahr, einen zweiten für hohe Entkommenschance gegenüber den im Sommer aktiveren und zahlreicheren Räubern) besser an den Jahresgang angepasst ist, als Arten, die nur auf eine der jahreszeitlich wechselnden Umweltsituationen eingestellt sind (JACOBS 1964, 1967).

h.) **Polymorphismus.** Ein ähnliches Prinzip, nämlich die Spezialisierung auf zwei (oder mehrere) Leistungstypen innerhalb der gleichen Population dürfte auch dem Polymorphismus zugrunde liegen. Hier treten genotypisch verschiedene Morphen nebeneinander auf. Bei dem Käfer *Adalia bipunctata* ist der adaptive Wert, ebenso wie im vorhergehenden Beispiel, in einer Anpassung an den jahreszeitlichen Wechsel der Umweltbedingungen zu suchen. An Überwinterungsstellen kann man auszählen, dass sich die relative Häufigkeit in jedem Winter drastisch zugunsten der roten Form ändert, ohne dass die schwarze Form dadurch von Jahr zu Jahr seltener wird (Abb. 2H). Die rote Variante besitzt die höhere Überwinterungsresistenz, die schwarze die höhere Reproduktionskapazität. Dieses Prinzip von mehreren Leistungstypen für verschiedene in einem Habitat auftretende Umweltsituationen gewährleistet der Spezies gleichfalls eine bessere Überlebenschance.

Mit dieser Übersicht möchte ich die Frage nach allgemeinen Gesetzmässigkeiten im Rahmen einer Physiologischen Ökologie beschliessen. Die weiteren Zielsetzungen ökologisch-physiologischer Forschungen werden sich vor allem nach den unterschiedlichen Ansatzpunkten von angewandter Forschung, Limnologie, Meeresbiologie, Terrestrischer Biologie und Physiologie richten. Eine beschränkte Zahl von besonders weitreichenden und wichtigen Generalthemen, wie sie sich derzeit in der Ökosystemforschung und seit eh und je in der allgemeinen Physiologie oder in der Genetik stellen, lassen sich für die Physiologische Ökologie nicht nennen, da die

Mannigfaltigkeit der Anpassungserscheinungen auf der Organisationsstufe der Spezies gewaltig gross ist. Die oben genannten Anpassungsmodalitäten an die räumlich und zeitlich fluktuierenden Umweltbedingungen müssen jedoch an geeigneten Beispielen vertiefter analysiert werden, und zwar sowohl in Richtung auf Physiologie und Molekularbiologie als auch in Richtung auf Populationsbiologie und Evolutionsforschung. Dieses dürfte der Weg sein, auf dem eines Tages allgemeine Gesetzmässigkeiten über wichtige Beziehungen zwischen dem einzelnen Organismus und seiner Umwelt formuliert werden können.

LITERATUR

DANILEVSKII, A.S. (1960): Photoperiodism and seasonal development of insects. Edinburgh and London.

HASTINGS, J.W. & KEYNAN, A. (1965): in "Circadian Clocks", J. ASCHOFF (Hrsgb.), North-Holland Publ.Co. Amsterdam.

JACOBS, J. (1964): Hat der hohe Sommerhelm zyklomorpher Daphnien einen Anpassungswert? *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 15: 676–683.

JACOBS, J. (1967): Jährliche Zyklen des Adaptivwertes und ökologische Einnischung bei Daphnien. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.* 1966: 290–296.

KINNE, O. (1956): Über den Wert kombinierter Untersuchungen (im Biotop und im Zuchtversuch) für die ökologische Analyse. *Naturwissenschaften* 43: 8–9.

McLEESE, D.W. (1956): Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American Lobster. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 13: 247–272.

NEUMANN, D. (1966): Die lunare und tägliche Schlüpfperiodik der Mücke *Clunio.* Steuerung und Abstimmung auf die Gezeitenperiodik. *Z.vergl.Physiol.* 53: 1–61.

NEUMANN, D. (1973): Lunar and tidal rhythms in the development and reproduction of an intertidal organism. 24th Annual AIBS Meeting of Biological Societies (im Druck).

ODUM, E.P. (1959): Fundamentals of Ecology. Philadelphia and London.

PROSSER, C.L. (1969): Principals and general concepts of adaptation. *Environmental Research* 2: 404–416.

SCHLIEPER, C. (1952): Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschaften einiger eurythermer Wassertiere. *Biol.Zbl.* 71: 449–461.

SCHULZE-BALDES, M. (1972): Toxität und Anreicherung von Blei bei der Miesmuschel *Mytilus edulis* im Laborexperiment. *Mar.Biol.* 16: 226–229.

SCHWERDTFEGER, F. (1963): Autökologie. Hamburg und Berlin.

SHERMAN, P.W. & W.B. WATT (1973): The thermal ecology of some Colias butterfly larvae. *J.comp.Physiol.* 83: 25–40.

STRENZKE, K. (1964): Die ökologische Umwelt. *Ergebnisse der Biologie* 27: 79–97.

TIMOFÉEFF-RESSOVSKI, N.W. (1940): Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. *Biol.Zbl.* 60: 130–137.

WIESER, W. (1964): Die ökologischen Beziehungen stoffwechselnder Systeme vom Standpunkt der Regelungstheorie. *Helgoländer Wiss.Meeresuntersuch.* 9: 356–370.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. DIETRICH NEUMANN, Zoologisches Institut der Universität, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie, 5 Köln-Lindenthal, Weyertal 119.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 3_1974

Autor(en)/Author(s): Neumann Dietrich

Artikel/Article: Zielsetzungen der physiologischen Ökologie 1-9