

Zur Analyse der Lebensformen

Von

HANS-WILHELM KOEPCKE, Lima

(Aus dem Museo de Historia Natural "Javier Prado"
de la Universidad Nacional Mayor "San Marcos" Lima, Peru.)

Mit 5 Abbildungen von Maria Koepcke

Eingegangen am 5. 3. 1955

INHALT

- I. Einleitung.
- II. Die Begriffe Lebensformtyp und Lebensform (autökologischer Komplex).
- III. Selbsterhaltung und Arterhaltung.
- IV. Über die Systematisierbarkeit der Lebensformen.
- V. Versuch einer Analyse der biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung.
- VI. Die autökologischen Formeln.
- VII. Über einige Anwendungsmöglichkeiten der autökologischen Formeln.
Verzeichnis der angeführten Literatur.

I. Einleitung.

Das Aufsuchen und Auswerten von Homologien spielt in der modernen Biologie eine bedeutende Rolle. Der Grund dafür ist darin zu suchen, daß eine Bauplananalyse der Organismen, wie sie für die historische, d. h. evolutionstheoretisch, orientierten Disziplinen der Biologie grundlegend ist, nur durch Aufsuchen von Homologien erreicht werden kann. Die Analogien werden dagegen meistens wenig beachtet oder als ein zwar interessantes aber wissenschaftlich nicht weiter verwertbares Beiwerk empfunden. Die heutige Biologie kann deshalb als eine Homologienbiologie bezeichnet werden.

Bisher wurden nur recht wenige Versuche unternommen, auch die Analogien wissenschaftlich auszuwerten, oder dem Analogiebegriff wenigstens in einem beschränkten Teilgebiet der Biologie eine ähnliche Initialstellung zu geben, wie sie der Homologiebegriff im Gesamtrahmen der Biologie besitzt. O. Abel (1922 und 1929) versuchte als erster wirklichkeitsnahe Lebensbilder ausgestorbener Tiere dadurch zu erhalten, daß er rezente Tiere als Vorlage wählte, die mit den zu rekonstruierenden fossilen in funktionsgleichen, d. h. also analog gebildeten Organen übereinstimmen und deshalb auch in Lebensweise und äußerem Erscheinungsbild grundsätzliche Gemeinsamkeiten erwarten lassen. Nowikoff (1930) erkannte die Bedeutung der Analogien für die Vergleichende Anatomie und versuchte eine Analogienbiologie zu begründen, aber erst Böker (1935 und 1937) schuf auf diesem Gebiet Grundlegendes. Die „Vergleichende Biologische Anatomie“ Bökers zeigt klar die Notwendigkeit der Verbindung von Stammesgeschichts- mit Homologienforschung einerseits und ökologischer Lebensweisen- und Umweltforschung mit Analogienforschung andererseits.

Der Ökologe wird der Eigenart seines Faches als Wissenschaft von den Beziehungen der Organismen zu ihrer belebten und unbelebten Umwelt gemäß hauptsächlich Kenntnisse über diejenigen Strukturen und Verhaltensweisen zu erlangen suchen, durch die die Organismen mit ihrer natürlichen

Umwelt normalerweise in Verbindung stehen. Demnach sind für die Ökologie die Leistungspläne der Organismen besonders wichtig. Als Leistungsplan kann die Gesamtheit der Grundprinzipien bezeichnet werden, nach denen die äußeren Lebensvorgänge ablaufen.¹⁾ Der Leistungsplan (auch Wirkplan oder Epharmonie) kann aber nicht wie der Bauplan (auch Organisationsplan oder Entharmonie) durch das Studium der Homologie von Organen, sondern allein durch das Studium der Analogien erschlossen werden. Wir haben damit, wie ich schon 1952 näher ausführte, in der Ökologie eine Disziplin der Biologie vor uns, in der das Prinzip der Analogie eine ähnliche zentral beherrschende Initialstellung einnimmt, oder doch ihrem Wesen nach einnehmen sollte, wie das Prinzip der Homologie in den mehr historisch orientierten Teilgebieten der Biologie. Im gleichen Sinne äußert sich auch Hesse (1943), wenn er schreibt: „Solche Konvergenzen, zu denen auch die Analogien der vergleichenden Anatomie gehören, begegnen uns bei der ökologischen Betrachtung des Tierreiches auf Schritt und Tritt; sie sind hier so wichtig wie die Homologien bei der vergleichend-anatomischen Betrachtungsweise, geben eine Unterlage für einheitliche Blickrichtung und gehören zu den Hauptproblemen der Ökologie.“ Und an einer anderen Stelle: „Durch die ganze Ökologie zieht sich diese Erscheinung“ (der Konvergenz, Verf.) „wie ein roter Faden und bildet eine verbindende Kette.“

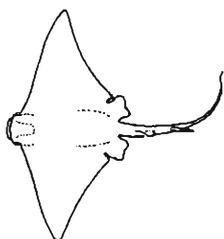
Das Bedürfnis, das autökologische Tatsachenmaterial auf Grund der Analogien zusammenzufassen und zu ordnen, macht sich schon seit langem in der Ökologie bemerkbar. So findet man in den zusammenfassenden neueren Darstellungen der Ökologie oder ihrer Teilgebiete, wie z. B. bei Tischler (1949) oder Franz (1949), meist umfangreiche Kapitel über dieses *unter dem Titel „Lebensformen“ zusammengefaßte Material. Es muß jedoch betont werden, daß bisher nicht auf einem zielstrebigem Studium von Leistungsplänen und deren Analyse nach dem Analogienprinzip aufgebaut werden konnte, sondern daß die Auswahl und Ordnung des Stoffes meistens weitgehend den Bedürfnissen der Biozönotik angepaßt wurde, die ja die hauptsächliche Nutznießerin der Autökologie ist. Ich glaube aber, daß es wegen der großen theoretischen und praktischen Bedeutung des hier behandelten Gegenstandes durchaus gerechtfertigt ist, diese Probleme ohne Rücksicht auf ihre Anwendbarkeit zunächst nur um ihrer selbst willen zu behandeln. Am Schluß der Arbeit soll aber doch noch kurz auf einige Anwendungsmöglichkeiten eingegangen werden.*

II. Die Begriffe Lebensformtyp und Lebensform (autökologischer Komplex).

Nach den in der Einleitung gemachten Ausführungen stimmen z. B. ein Hai und ein Delphin trotz aller inneren Bauplanverschiedenheiten weitgehend im Leistungsplan überein, während der Delphin und eine Fledermaus trotz aller äußeren Leistungsplanunterschiede einen gemeinsamen

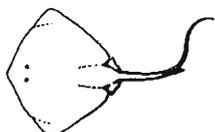
¹⁾ Leistungsplan ist weder identisch mit der Korrelation bei Frei-Sulzer (1941) (zitiert bei Schwenke, 1953), die „die Beziehung eines Wesens zu allen anderen oder zur abiotischen Umwelt“ bezeichnet, noch mit der ökologischen Valenz Hesses (1924), bei der es sich um den Spielraum der Lebensbedingungen handelt, innerhalb derer eine Tierart zu gedeihen vermag.

Abb. 1: Liegeformen bei Elasmobranchiern der peruanischen Küste (verändert nach Koepcke, 1952). Von den autökologischen Formeln, die den Namen beigefügt wurden, gilt die erste für den am Meeresboden ruhenden und die zweite für den dicht über den Grund schwimmenden Fisch.



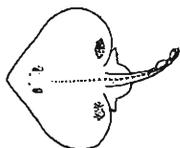
Aetobatus peruvianus Garman — Aetobatidae .

oJ(KrKkGi) ⇌ cN(KkGiFu).



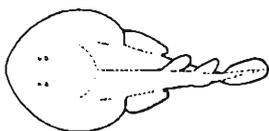
Dasyatis brevis Garman — Dasyatidae . .

oJ(KrKkPk?) ⇌ cN(KkPkFu)



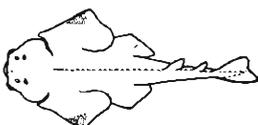
Psammobatis sp. — Rajidae . . .

oJ(KrPkPi) ⇌ cN(PiFuPk)



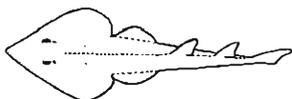
Discopyge tschudii Heckel — Torpedinidae .

(j?)J(KrElPk) ⇌ cN(ElPkFu)



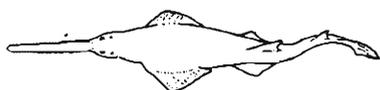
Squalina armata Philippi — Squatinidae .

jJ(KrFoGiPk) ⇌ (c?o)N(FoGiFu)



Rhinobatos planiceps Garman — Rhinobatidae .

oJ(KrPk) ⇌ cNFu



Pristis sp. — Pristidae . . .

oJ(KrGiPk) ⇌ cN(PiGiFu)

Die Lebensformen dieser Arten unterscheiden sich hauptsächlich in den Methoden, sich gegen den unmittelbaren Angriff eines Feindes (Jägers) zu verteidigen.

Grundbauplan erkennen lassen. Solche Doppelgänger im Leistungsplan bezeichnet man nach Remane (1943) als Formen mit gleichem oder doch ähnlichem Lebensformtyp. Nach Remane gehören zum gleichen Lebensformtyp solche Arten, die infolge ähnlicher Lebensweise im gleichen Lebensraum einen Komplex gleichartiger Strukturen aufweisen, der Rückschlüsse auf die Lebensweise ermöglicht. Treffende Beispiele für Formen mit gleichem Lebensformtyp bringt Remane (1951) für die Fauna des marinen Sandgrundes. Häufig beobachtet man, daß Organismen, die man bei flüchtiger Betrachtung wegen ihrer großen Ähnlichkeit in der Gesamterscheinung demselben Lebensformtyp zuordnen würde, bei näherer Untersuchung dennoch grundsätzliche Unterschiede im Leistungsplan erkennen lassen. Diese Erscheinung, die man die Unabhängigkeit der Leistungsplankomponenten nennen kann, erläutert Abb. 1 am Beispiel einiger Elasmobranchier der peruanischen Küste. Die Lebensformtypen geben uns ein Mittel in die Hand, aus der Struktur eines Organismus, dessen Biologie unbekannt ist (z. B. bei einem konservierten Sammlungsstück), Voraussagen über dessen Lebensweise zu machen. Voraussetzung ist natürlich Vergleichsmaterial, dessen Lebensweise bekannt ist, oder ein gutes Werk zur Bestimmung von Lebensformtypen. Ein Bestimmungsschlüssel auf Grund der mechanischen Eigenschaften des Aufenthaltsortes, der, in geeigneter Weise weiterentwickelt, diesem Zwecke entsprechen dürfte, wurde von Kühnelt (1953) entworfen.

Lebensformtyp ist eine Gruppenbezeichnung, und es gehört zum Wesen dieses Begriffs, daß die betreffende Merkmalskombination mehrmals im Tierreich verwirklicht ist. So betrachtet, wird ein Organismus für uns erst dann beachtenswert, wenn wir in bezug auf seinen Leistungsplan einen Doppelgänger zu ihm kennen. Alle diejenigen Anpassungsformen und Kombinationen von Anpassungen, die nur einmal vorkommen, oder nicht als typisch zu bezeichnen sind, werden also nicht unmittelbar erfaßt. Dennoch müssen sich natürlich an jedem beliebigen Organismus ganz dieselben Gesetzmäßigkeiten aufzeigen lassen wie an denjenigen, die als typisch bezeichnet werden oder deren Leistungsplan ganz oder teilweise mehrmals verwirklicht ist. Es liegt deshalb nahe, dem Gruppenbegriff Lebensformtyp den Begriff „Lebensform“ gegenüberzustellen, der für jeden beliebigen Einzelfall verwendbar ist. Während unter Leistungsplan (Epharmonie) ein dem Bauplan (Entharmonie) vergleichbares Äquivalent verstanden werden soll, das sich auf alle Erscheinungsformen der betreffenden Art (Entwicklungsstadien, Generationsunterschiede, Arbeitsteilung usw.) bezieht, sollte man als Lebensform nur den „Leistungsplansektor“ einer dieser oft recht zahlreichen Erscheinungsformen der Art auffassen. Als Lebensform ist also der gesamte Komplex der Strukturen und Verhaltensweisen einer Erscheinungsform einer Organismenart zu bezeichnen, der sich aus den Anpassungen an (bzw. Einpassungen in) eine natürliche Umwelt zusammensetzt. (vgl. Koepcke, 1952).

Leider wird das Wort Lebensform von den verschiedenen Autoren in sehr unterschiedlicher Bedeutung gebraucht. Die in der vorliegenden Arbeit vertretene Auffassung findet man schon bei Gams (1918), der zur gleichen

Lebensform alle Wesen rechnet, die in ähnlichen Habitaten in ähnlicher Weise leben. Der Lebensformbegriff Warmings (1908) ist allgemeiner gehalten, indem Lebensform und Epharmonie gleichgesetzt werden. Kühnelt (1953) scheint unter Lebensform mehr den Anpassungskomplex einer Erscheinungsform eines Organismus in bezug auf einen bestimmten Umweltfaktor zu verstehen. Da das Wort Lebensform übrigens auch noch in ganz anderem Sinne, nämlich als allgemeine Bezeichnung für Lebewesen, gebraucht wird, ist es zweckmäßig, für den hier als Lebensform diskutierten ökologischen Begriff den Terminus „autökologischer Komplex“ einzuführen²⁾.

Die Erforschung der Lebensformen wurde zu Beginn unseres Jahrhunderts von den Botanikern Raunkiaer (1905 und 1907) und Warming (1908) begonnen, nachdem schon A. von Humboldt (1859) sowie Hult (1881) und Schimper (1898) (die beiden letzten zitiert bei Schwenke, 1953), wesentliche Teile dieses Themas behandelt hatten. Grundlegende Studien auf zoologischem Gebiet verdanken wir Remane (1943 und 1951), der ebenso wie Kühnelt (1940, 1948 und 1953) die hohe Bedeutung der Lebensformtypen bzw. der Lebensformen für die Ökologie schon früh erkannte. Ein reichhaltiges und vielseitiges Tatsachenmaterial findet man bei Hesse (1943); allerdings geht er nur wenig auf die Probleme der Lebensformen ein. Schwenke (1953) betrachtet die Lehre von den Lebensformen nur vom biözönotischen Standpunkt aus und stellt sie als Garniturforschung der Inventarforschung (Bestandsaufnahme der Arten) gegenüber.

III. Selbsterhaltung und Arterhaltung.

Jedes Lebewesen besitzt Einrichtungen, die seiner eigenen Erhaltung dienen. Diese, die Selbsterhaltung sichernden Funktionen lassen sich zwanglos zu drei Gruppen zusammenfassen, denn sie sind entweder auf Substanzerwerb, Lokomotion oder auf Resistenz gerichtet (Koepcke, 1952 und 1953). Wegen ihrer grundlegenden Bedeutung für die Analyse der Leistungspläne (und damit natürlich auch der autökologischen Komplexe) sollen diese drei jedem Organismus zukommenden Funktionsgruppen als die „biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung“ besonders herausgestellt werden. Eine ausführliche Begründung dafür, daß gerade diese Funktionen und keine anderen zum Ausgangspunkt einer Analyse der Lebensformen gewählt werden müssen, würde den Rahmen dieser knapp gefaßten Darstellung überschreiten und soll deshalb an anderer Stelle gebracht werden. Manche Autoren, wie z. B. Tischler (1949), verwenden zur Einteilung der Lebensformen an Stelle der Resistenz den Aufenthalt; dieser Auffassung können wir hier nicht folgen, weil der Aufenthaltsort etwas außerhalb des Organismus Liegendes ist, die Umwelt aber vielmehr so berücksichtigt werden muß, wie auf Seite 170 ff. näher ausgeführt ist. Jede biologische Grundfunktion kann nach sehr verschiedenartigen Methoden durchgeführt werden, wie es im V. Kapitel dieser Arbeit erläutert wird.

²⁾ Als Komplex sollte man nur ein Gebilde bezeichnen, dessen Teile, obwohl deutlich erkennbar, dennoch besonders eng miteinander verbunden sind, während bei lockerer Verbindung der Teile das Wort Konnex zu verwenden ist, wie in „biözönotischer Konnex“.

Die Lebewesen sind in der Natur aber nicht nur als Individuen vorhanden, sondern stets auch als Arten. Die Art (bzw. der Formenkreis) stellt eine natürliche Einheit dar, die im Gegensatz zu den meisten anderen Gruppenbegriffen der Systematik wie Gattung, Familie usw. unabhängig vom menschlichen Ordnungswillen in der Natur vorhanden ist. Das zeigt sich besonders darin, daß die Arten Eigenschaften einer Individualität höherer Ordnung erkennen lassen wie vor allem den Besitz aller jener Einrichtungen, die der Erhaltung der Art förderlich sind. Diese Einrichtungen, deren Träger natürlich die Individuen sind, können zu den drei biologischen Grundfunktionen der Arterhaltung: Soziabilität, Sexualität und Brutpflege zusammengefaßt werden. Es ist dabei aber bemerkenswert, daß die biologischen Grundfunktionen der Arterhaltung denen der Selbsterhaltung entgegenwirken können, indem sie der Selbsterhaltung oft hinderlich sind.

Wie man sieht, werden in diesem Zusammenhang also nicht alle Funktionen der Fortpflanzung und vor allem auch nicht des Formwechsels berücksichtigt. Die der Fortpflanzung dienenden Strukturen und Verhaltensweisen sind nämlich, soweit sie nicht zur Brutpflege oder zur Sexualität gehören, als „innere Angelegenheiten“ mehr dem Bauplan als dem Leistungsplan zuzurechnen. Auf den äußerst wichtigen Formwechsel, der ja ein Grundbestandteil der Leistungspläne ist, und der als Umwandlung der Lebensformen in Erscheinung tritt, wird im VI. Kapitel nochmals eingegangen.

Die Selbsterhaltung ist für die Ökologie von besonderer Bedeutung, weil die Organismen gerade durch die ihr dienenden Konstruktionen in besonders innige Wechselbeziehung zur Umwelt treten, was für die Arterhaltung nur abgeschwächt gilt. Es werden deshalb in dieser Arbeit die biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung, also Substanzerwerb, Lokomotion und Resistenz, eingehender analysiert.

IV. Über die Systematisierbarkeit der Lebensformen.

Die Frage nach der Möglichkeit, die Lebensformen zu einem System zusammenzufassen, wird eingehend von Remane (1943) und Kühnelt (1953) behandelt. Von den älteren Entwürfen zu einem derartigen System hebt Remane fünf hervor, nämlich die Einteilungen von v. Humboldt, Haeckel, Gislén, Raunkiaer und Gams.

A. v. Humboldts (1859) physiognomische Pflanzenformen kommen den Lebensformen der späteren Autoren schon recht nahe, sind aber hauptsächlich auf das äußere Erscheinungsbild, den Habitus, gegründet, ohne daß die Einzelheiten der Funktion ausführlich behandelt werden. In ähnlicher Weise, nämlich nach den Wuchsformen, wird die Einteilung der koloniebildenden Protisten von E. Haeckel (1894) durchgeführt. Auch Gisléns (1930) Klassifikation der Tier- und Pflanzenwelt des Meeresbenthals ist eine ähnlich geartete, wenn auch mehr ins Einzelne gehende Einteilung nach vorwiegend habituellen Wuchsformen. Raunkiaer (1907), dessen System wohl am bekanntesten geworden ist, teilt die Pflanzenwelt in zehn große Gruppen nach dem Medium des Habitats und nach den Wuchsformen ein. Außerdem mißt er aber noch der Lage der Überwinterungsorgane eine sehr große Rolle bei. Das System von Gams (1918) endlich umfaßt sowohl Pflanzen als auch Tiere und zeichnet sich vor allem dadurch aus, daß es eine Einteilung nach sehr verschiedenartigen Gesichtspunkten ist, in dem auch Ernährungs- und Bewegungs-

weisen Berücksichtigung finden, so daß es synökologisch besser auswertbar ist als die vorhergenannten. Sein Aufbau ist jedoch ganz dem des Natürlichen Systems der Organismen entlehnt, was ebenso auch für die zuvor genannten Systeme gilt.

Kühnelt (1940) und Remane (1943) erkannten als erste unabhängig voneinander, daß der Stoff der Lebensformenkunde keinesfalls nach der Methode geordnet werden darf, die im Natürlichen System der Organismen angewandt wird, also nicht nach dem Einschachtelungsprinzip, weil durch das Natürliche System ganz andersartige Gesetzmäßigkeiten zum Ausdruck gebracht werden als sie die Lebensformen beherrschen. Wie Remane betont, muß man ja „... die Lebensformerteilung das System der Organismen aufgebaut auf analogen Ähnlichkeiten nennen, im Gegensatz zum Natürlichen System, das auf homologen Ähnlichkeiten beruht.“ Um den Verhältnissen gerecht zu werden, müssen vielmehr, wie Remane weiter ausführt, nebeneinanderstehende Klassifikationen nach Ernährung, Bewegung usw. geschaffen werden. „Eine einzelne Tierart hat dann nicht *einen* Platz in *einem* System, sondern verschiedene Plätze in mehreren kombinierten Systemen. Wollen wir dann den Lebensformtyp einer Art ausdrücken, so ist dies nur in einer Formel möglich.“ Mit dieser Schlußfolgerung Remanes ist bereits die weitere Entwicklung der Systematik der Lebensformen vorgezeichnet.

Kühnelt (1948 und 1953) entwirft ein System derjenigen Lebensformen, die zu den mechanischen Eigenschaften des Aufenthaltsortes in Beziehung stehen. Es werden also vorwiegend die Formen der Lokomotion bzw. die Methoden zur Verhinderung passiver Ortsbewegung behandelt. Die Einteilung Kühnelts zeichnet sich vor allem dadurch aus, daß sie vom Medium des Habitats ausgeht und zwar in fast derselben Weise, wie sie auch im V. Kapitel der vorliegenden Arbeit ohne Kenntnis der Veröffentlichung Kühnelts zur Einteilung der Formen der Lokomotion entwickelt wurde. Das Ergebnis ist, von unwesentlichen Einzelheiten abgesehen, nahezu dasselbe. Kühnelt entwickelt jedoch kein Formelsystem, sondern kommt zu einem Bestimmungsschlüssel, der es ermöglicht, den Bewegungstypus eines jeden Organismus zu ermitteln.

Offenbar unabhängig von den hier diskutierten Arbeiten hat Corti (1954) ein Formelsystem zur Bezeichnung der „Ökotypen“ der Vögel entwickelt. Corti unterscheidet die folgenden 14 Formelsymbole:

- H Wasser als Nahrungsfeld
- G Erdboden als Nahrungsfeld
- P oberirdische Pflanzenwelt als Nahrungsfeld
- A freier Luftraum (Atmosphäre) als Nahrungsfeld
- N die Nahrungsobjekte werden vom schwimmenden Vogel erbeutet
- C die Nahrungsobjekte werden vom laufenden Vogel erbeutet
- V die Nahrungsobjekte werden vom Vogel im Fluge geschnappt
- D Dauerflugjäger
- s Schnappjäger („Schnabelbeuter“)
- r Greifjäger („Fußbeuter“)
- n Necton als Nahrung
- p Plankton als Nahrung
- a animalische Nahrungsobjekte
- v vegetabilische Nahrungsobjekte
- () partim.

Diese Formelsymbole lassen sich in vier Gruppen gliedern: 1. Nahrungsfeld, 2. Bewegungsweise, in der der Vogel die Nahrungsobjekte erbeutet, 3. Art des Nahrungserwerbs und 4. Qualität der Nahrung. Für Pinguine

bildet Corti z. B. die Formel $H \begin{bmatrix} N-s \\ n(p) \end{bmatrix}$ oder für Segler und Nachtschwalben $A \begin{bmatrix} D-s \\ a \end{bmatrix}$.

Was die Formeln Cortis vor allem charakterisiert, ist, daß sie Teile der Lebensweise in schematischer Form wiedergeben und zwar mit entschiedener Betonung des Nahrungserwerbs, während die Resistenz und die Arterhaltung nicht berücksichtigt werden. Cortis System steht damit in gewissem Gegensatz zu den Bestrebungen Remanes, dem ein System der strukturell erkennbaren Lebensformen und nicht der mehr abstrakten Lebensweisen vorschwebt. Während bei Corti die Strukturen fast gar nicht in Erscheinung treten, liegt es im Sinne Remanes, seiner Definition des Begriffes Lebensformtyp gemäß, gerade von den Strukturen auszugehen. Nach den in vorliegender Arbeit gemachten Ausführungen bedeutet Lebensform im Sinne von „autökologischer Komplex“ das harmonische Gefüge der Strukturkomplexe und Verhaltensweisen, die die Durchführung der biologischen Grundfunktionen ermöglichen. Es wird hier also nicht nur von den Strukturen ausgegangen, ebensowenig aber auch nicht ausschließlich von der Lebensweise; vielmehr sollen beide die ihnen zukommende Berücksichtigung finden. Die zu einem andersartigen Gebrauch von Corti entworfenen Formeln genügen dieser Forderung also nicht. Eine Analyse der autökologischen Komplexe ist außerdem eine Analyse wesentlicher Teile des Leistungsplanes. Das bedeutet, daß alle den Leistungsplan bestimmenden biologischen Grundfunktionen eine gleichmäßige Berücksichtigung finden müssen. Um das zu erreichen, muß von anderen Ansatzpunkten ausgegangen werden, als es Corti tut.

Da die biologischen Grundfunktionen schon weiter oben behandelt wurden, bleibt hier nur noch die Frage nach ihren Bausteinen zu klären. Die Forderung, möglichst alle Umweltbeziehungen zu erfassen oder doch prinzipiell erfassen zu können, zwingt dazu, sowohl die Lebensformtypen als auch die Lebensweistypen zu behandeln. Die Herstellung eines brauchbaren Formelsystems wird aber zunächst erschwert durch die in der Natur gegebene außerordentlich große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, die sich mit der beschränkten Leistungsfähigkeit des menschlichen Gehirnes, das ja sämtliche Formelsymbole im Gedächtnis behalten soll, nur schwer vereinbaren läßt. Das bedeutet, daß man aus praktischen Erwägungen heraus bestrebt sein muß, so wenig Formelsymbole wie nur irgend möglich zu schaffen. Das bedingt aber, daß dann die Bausteine der biologischen Grundfunktionen größtenteils noch keine Lebensformtypen im Sinne Remanes (1943 und 1951) sind. Zu diesen gelangt man vielfach erst durch weitere Analyse, worauf in den beiden folgenden Kapiteln nochmals eingegangen wird.

Die Unterteilung der biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung wird nun dadurch sehr wesentlich erleichtert, daß Substanzerwerb, Lokomotion und Resistenz zwar in sehr verschiedenartiger aber für gewöhnlich leicht abgrenzbarer Weise geleistet werden. Solche Durchführungsmethoden sind allgemein bekannt und tragen volkstümliche Bezeichnungen wie: sammeln, jagen, weiden, graben, fliegen, klettern, beißen, flüchten, giftigsein usw. Geht man von solchen Leistungsformen aus, so erhält man Einheiten, die zwar zum großen Teil, wie gesagt, noch keine Lebensformtypen repräsentieren, andererseits aber, wie gefordert, wenig zahlreich sind. Vor allem aber kommt man auf diesem Wege zu einer weitgehend schon in der Natur vorgebildeten Einteilung.

Es bleibt nun weiterhin zu entscheiden, nach welchem Prinzip der Stoff geordnet werden soll, d. h. in welche Reihenfolge die Leistungsformen am zweckmäßigsten gebracht werden. Diese Reihenfolge wird, ebenso wie es ja auch die lineare Anordnung der Arten im Natürlichen System der Organismen ist, eine weitgehend künstliche sein müssen, weil in allen diesen Fällen in der Natur keine linearen Beziehungen bestehen. Es erscheint jedoch praktisch, das Ordnen nach den Eigenheiten der Umwelt vorzunehmen.

Von der gesamten Umwelt ist für einen Organismus meist nur der engere Wohnort, dieser aber mit allen seinen speziellen Gegebenheiten, von Wichtigkeit. Häufig ist also nicht etwa der Biotop, an dem der Organismus auftritt, für ihn das Wesentliche, sondern ausschlaggebend ist die Summe der Faktoren, die an der tatsächlichen Lebensstätte wirksam sind. Diese engeren speziellen Lebensstätten der einzelnen Erscheinungsformen der Organismen mit den darin vorkommenden Dingen und Eigenschaften soll mit Tischler (1949) als Habitat bezeichnet werden. Der Habitat (auch Kleinstlebensraum, oder „niche“ nach E'ton, 1947) einer Lebensform ist also die in feststehender Kombination gegebene Gesamtheit der natürlichen Umweltfaktoren, mit denen diese Lebensform an diesem Orte normalerweise in Beziehung steht oder treten kann. Umfang und Struktur der Habitate sind je nach der dazugehörigen Lebensform sehr verschieden. Habitate können z. B. Teile von Organismen, Strukturteile, Strata, Biotope oder auch noch größere Einheiten sein.

Jeder Habitat besitzt ein oder mehrere Medien, sowie materielle Teilmglieder und Eigenschaften. Benutzt man diese Tatsache als Einteilungsprinzip, so erhält man die in der Tabelle auf S. 168—169 gebrachten Listen, die auch als System der Leistungsformen der Selbsterhaltung bezeichnet werden können. Da die drei Listen als gleichwertige Systeme ohne nahe Beziehung nebeneinander stehen, kann ein einheitliches System zur Erfassung der autökologischen Komplexe also nur erhalten werden, wenn man ein mehrdimensionales Kombinationsschema aus diesen Listen aufbaut.

V. Versuch einer Analyse der biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung.

Im Folgenden werden die wichtigsten der in der Natur zu beobachtenden Durchführungsmöglichkeiten der biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung in Kurzform behandelt. Die sich hieraus ergebende Einteilung bildet die Grundlage zu der im nächsten Kapitel entwickelten Formelsprache. Jede Leistungsform kann weiter in Grundeinheiten zerlegt werden, die zum großen Teil den Lebensformtypen Remanes (1943) entsprechen. Zur Kennzeichnung der Grundeinheiten wurden besonders typische und möglichst allgemein bekannte Arten bzw. Gattungen ausgewählt. Die drei ersten Buchstaben dieser Gattungsnamen können als Indizes an die Symbole der Leistungsformen gehängt werden (vergl. Seite 170) und dienen somit zur Bezeichnung der Grundeinheiten. Eine solche Bezeichnung der Lebensformen nach typischen Arten schlägt auch Kühnelt (1953) vor, weil dadurch die Zahl der neu zu bildenden Benennungen erheblich vermindert wird. Es muß hervorgehoben werden, daß mit einer solchen Art der Benennung nicht etwa der floristisch-faunistische Boden betreten wird, sondern daß die herausgehobenen Gattungen und Arten gewissermaßen als „Typen der Lebensformtypen“ betrachtet werden. Die in den einzelnen Abschnitten sonst noch angeführten Tiere und Pflanzen sollen nur als Beispiele dienen, um Mißverständnisse auszuschließen. Vollständigkeit wurde bei solchen Beispielen nirgends angestrebt, ebensowenig wie es beabsichtigt wurde, die Grundeinheiten jeder Leistungsform vollzählig zu bringen oder auch nur endgültig festzulegen. Weitere Einzelheiten zu der hier versuchten Einteilung bringt eine umfangreichere, noch im Manuskript vorliegende Abhandlung des Verfassers in spanischer Sprache. Zahlreiche weitere Beispiele, wenn auch zum Teil nach anderen Gesichtspunkten geordnet, findet man besonders bei Hesse und Doflein (1910 und 1914) und bei Hesse (1935 und 1943).

A. Substanzerwerb.

Atmung (Respiration). Die Atmung wird bei der Behandlung der Lebensformen oft übergangen, weil die Atmungsorgane meistens im Körperinneren liegen und dann zum Bauplan gehören. Außerdem findet man eine große Einförmigkeit in der Durchführungsmethode der Atmung, und zwar sowohl innerhalb vieler großer systematischer Gruppen als auch bei den Organismen, die denselben Lebensraum bewohnen. — Diffuse Hautatmung: **Hirudo**; Atmung durch äußere Kiemen: **Proteus**; innere Luftatmung (Lungen, Tracheen): **Lacerta**; innere Wasseratmung (innere Kiemen, Wasserlungen): **Raja**; Veratmung zuvor aufgenommenen Reservesauerstoffes: **Delphinus**; ohne Sauerstoffaufnahme (intramolekulare Atmung): **Ascaris**.

Autotrophie. — Photosynthese: **Elodea**; Chemosynthese: **Beggiatoa**; Stickstoffassimilation: **Azotobacter**.

Oberflächenaufnahme (Absorption). Aufnahme von Teilen der flüssigen oder breiartigen Substanz, aus der der Habitat besteht, durch die Körperoberfläche. — Nahrungsaufnahme mit der gesamten Körperoberfläche: **Taenia**; Wasser-aufnahme mit der gesamten Körperoberfläche: **Rana**.

Mediumfressen (ökophage Ernährungsweise). Aufnahme des Habitatmediums durch eine besondere Körperöffnung (Mund). — Fressen eines breiartigen Mediums (viele Endoparasiten, Schlamm-, Kot- und Aasbewohner): **Ascaris**; Fressen eines festen Mediums (Erd-, Mulm- und Holzfresser, minierende Tiere): **Lumbricus**.

Weiden (epiphage Ernährungsweise oder Epistratfressen). Verzehren der Oberflächenschicht eines Habitatmediums. — Abtupfen und Absaugen des Epistrats: **Yoldia**; Sandlecken (Abweiden einzelner Sandkörner oder Schillteile): **Cumopsis**; Abschaben lose aufliegender Oberflächenschichten: **Ocypode gaudichaudii**; Weiden durch Raspeln und Schaben (die Nährschicht haftet an einer festen Unterlage): **Planorbis**; Weiden durch Abrupfen (die rasenartige Nährschicht haftet an der Unterlage oder wurzelt in ihr): **Bos**.

Filtern. Suspensionsfressen durch Abfangen der im flüssigen oder gasförmigen Medium des Habitats fein verteilten Nahrungspartikel mit Hilfe eines engmaschigen Siebapparates. — Strömungsfilterer (Organismus ruhend, Medium in Bewegung): **Emerita**; Filterfallen-Bauer: **Hydropsyche**; Schwimmfilterer (Organismus mit Eigenbewegung, Medium in Ruhe): **Clupea**; Schlammfilterer: **Phenicopterus**.

Strudeln (zirkumvolvieren). Suspensionsfressen durch aktive Erzeugung eines Wasserstromes, der die Nahrungspartikel einer Abfangvorrichtung zuleitet. (Strudler, Filterer und Tentakelfänger sind durch viele Übergangsformen verbunden). — Äußere Strudler: **Monobryozoon**; innere Strudler: **Branchiostoma**.

Tentakelfangen (tentakulieren). Fang von suspendierten oder größeren Nahrungsobjekten mit Hilfe eines meist weit ausladenden Fangapparates (Tentakelkrone) unter Ausnutzung der Eigenbewegung der Beute. — Die Nahrung wird von den Tentakeln zum Munde geführt: **Actinia**; die Nahrung wird mit den durch Klebwirkung passiv fangenden Tentakeln in den Körper eingezogen: **Pleurobrachia**.

Sammeln (colligieren). Nahrungserwerb durch Aufnehmen von praktisch unbeweglichen und inaktiven Objekten, die ihrem Verwerter gegenüber als Einzel-exemplare in Erscheinung treten und wegen ihrer ungleichmäßigen Verteilung oder geringen Anzahl im Habitat besonders gesucht werden müssen. Die wichtigsten Sammelobjekte sind: Samen, Früchte, Pollen, Honig, Eier und viele verborgene lebende oder getarnte Tiere, die wenig beweglich und in bezug auf den Sammler harmlos sind. Sammler findet man hauptsächlich unter den Wirbeltieren, besonders bei Vögeln und Säugetieren, und außerdem noch in größerer Anzahl unter den Insekten. — Suchen harter, aber erweichbarer Objekte (Körnerfresser): **Columba**; Suchen aufknackbarer Objekte (Nuß- und Muschelfresser): **Calamus**; Eierfressen: **Dasypeltis**; Fruchtfressen: **Treron**; Blütenbesuchen (Pollen-, Honig- und Blüteninsekten-Sammler): **Apis**; Suchen verborgener Nahrung (viele Kerbtierfresser): **Parus**; Pipettieren: **Amphisyle**; Pflügen weicher Oberflächen (Wasser, Schlamm): **Rynchops** (nach Goodall, Johnson, Philippi, 1951, vielleicht den Fallstellern zuzurechnen).

Fallenstellen (pagetherische Ernährungsweise). Nahrungserwerb mit Hilfe von körpereigenen oder künstlich hergestellten Einrichtungen, die geeignet sind, die Beute entweder anzulocken oder sie bei ihrem gelegentlichen Vorbeikommen festzuhalten, so daß sie dann leicht überwältigt werden kann. Von den Filterern, Strudlern und von den meisten Tentakelfängern unterscheiden sich die Fallsteller dadurch, daß sie keine Suspensionen fressen, sondern größere Einzel-exemplare erbeuten. Im Unterschied zu den zu den Jägern zu rechnenden Wegelagerern wird die Beute vom Fallsteller nicht durch einen plötzlichen Überfall überrascht, sondern sie fängt sich durch ihre eigene Unachtsamkeit selbst. — Netzfänger: **Aranea**; Leimfänger: **Drosera**; Fallgrubenfänger: **Myrmeleon** (Larve); Klappfallensteller: **Utricularia**; wegelagernde Köderer: **Lophius**.

Jagen (eutherische Ernährungsweise). Erbeuten von Organismen, die zu schneller Ortsbewegung befähigt sind und die als Einzelstücke ohne Anwendung ortsfester Fangeinrichtungen erbeutet werden. Das Ergreifen der Beute kann bei jeder der folgenden Jagdmethoden in verschiedener Weise erfolgen, z. B. durch Schnappen (mit dem Mund) oder durch Greifen (mit den Füßen). — Jagd durch Verfolgen der Beute: **Thunnus**; Jagd durch Beschleichen der Beute: **Felis**; Wegelagerer: **Ardea**; Stoßtauchen: **Sula**; Rauben: **Stercorarius**; Jagd mit Fernwaffen: **Toxotes**; Jagd durch Elektrisieren: **Electrophorus**.

Suchen großer Nahrungsquellen (megatrophophile Ernährungsweise). Aufsuchen von Objekten oder Örtlichkeiten, die meist räumlich weit voneinander getrennt sind und an denen die Nahrung im Überfluß vorhanden ist. Wegen der

relativen Größe der Nahrungsquelle kann von einem Erbeuten ebensowenig wie von einem Aufzehren der Nahrung durch ein einzelnes Exemplar die Rede sein. Große Nahrungsquellen in diesem Sinne sind: große Organismen, Aas, Exkreme, Insektenester, Brutkolonien, Pflanzengesellschaften, Wasserstellen. Die hierher zu stellenden Lebensformen unterscheiden sich in der Art der Nahrungsaufnahme in sehr auffälliger Weise: — Saugen und Schlürfen: **Papillo**; Stechsaugen: **Cimex**; Lecken (von Säften, Blut, Insekten): **Myrmecophaga**; Fressen fester Teile: **Vultur**; Trinken (besonders bei großen Steppentieren): **Equus**.

Ohne Nahrungsaufnahme (aphage Lebensweise). Die Betriebsenergie stammt aus Reservestoffen (Samen, Sporen, Pollen, Eier, Puppen, Zwiebeln, Knollen, sonstige Ruhe- und Ausbreitungsformen, Dauerformen zum Überwintern bzw. Übersommern, Imagines mancher Insekten, z. B. Ephemeriden).

B. Lokomotion.

Die große biologische Bedeutung der Lokomotion zeigt sich besonders darin, daß es keine Organismenart zu geben scheint, die nicht wenigstens in einer ihrer Erscheinungsformen aktiv oder passiv beweglich wäre. Häufig wird aber die Ortsbewegung nur von besonderen Bewegungsformen geleistet, während die übrigen Lebensformen derselben Arten sessil sind und dann für gewöhnlich Einrichtungen zur Verhinderung der Lokomotion besitzen, die im Folgenden ebenfalls behandelt werden.

Innensitzer (Endök). Organismen, die sich, ohne Eigenbewegung zu besitzen, in einem festen oder mehr oder weniger homogenen Medium befinden (Beispiele: Zwiebeln, Knollen usw. der Blütenpflanzen, viele Innenparasiten, manche Bodenbewohner). — Medium ruhend: **Crocus** (Zwiebel); Medium mit Ortsbewegung: **Sambucus** (Samen im Verdauungskanal eines Fruchtfressers).

Bohrer (Terebrator). Fortbewegung in einem festen und weitgehend homogenen Medium. Da wohl in keinem Falle von einer richtigen Fortbewegung im festen Medium gesprochen werden kann, ist es zweifelhaft, ob Bohren als besondere Fortbewegungsweise bewertet werden darf, oder ob die in Frage kommenden Formen besser zu den Innensitzern und Mikrohabitat-Herstellern zu rechnen sind. — Mechanisches Bohren: **Limnoria**; chemisches Bohren: **Vioa**.

Gräber (Fossor). Fortbewegung in einem halbfesten, d. h. aus gegeneinander verschiebbaren Teilen bestehenden Medium. Scharrgraben (*Riparia*) und Mundgraben (*Ammophila*) sind keine Fortbewegungsweisen, sondern dienen der Mikrohabitat-Herstellung. — Bohrgraben: **Lumbricus**; Schaufelgraben: **Talpa**.

Schwimmer (Nektont). Schwimmen ist die aktive Fortbewegung in einem flüssigen Medium. — Zilienschwimmen: **Paramecium**; Geißelschwimmen: **Euglena**; Schwimmen mit Seitenrudern: **Caretta**; Schwimmen mit kaudalen Schaufelrudern: **Phalacrocorax**; Laufschwimmen: **Hippopotamus**; Schlängelschwimmen: **Anguilla**; Wrickschwimmen: **Thunnus**; Rückstoßschwimmen (eine recht uneinheitliche Gruppe, zu der Medusen, Salpen, Cephalopoden, Muscheln wie *Pecten* u. a. gehören): **soma**; Schwimmen durch undulierende Flossensäume: **Syngnathus**.

Schwaber (Planktont). Schweben kann auch als ein Innensitzen in einem flüssigen oder gasförmigen Medium bezeichnet werden. Durch die Bewegung des Mediums (Strömungen) wird häufig ein passiver Transport besorgt. Die folgende in Anlehnung an Remane (1951) vorgenommene Einteilung gilt hauptsächlich für das Hydroplankton, doch können fast allen diesen Formen Parallellformen des Aroplanktons gegenübergestellt werden. Letzteres schwebt aber nur bei aufwärts gerichteten Luftströmungen längere Zeit. — Schweben durch Fortsatzbildung (Chaetoplankton): **Ceratium**; Schweben durch scheibenförmige Abplattung (Discoplankton): **Cyclotella**; Schweben infolge stabförmiger Streckung (Rhabdoplankton): **Synedra**; Schweben durch blasenartige Auftriebung (Physoplankton): **Holopedium**; Schweben durch Öl-, Gas- u. a. Einschlüsse, die das spezifische Gewicht beeinflussen: **Physophora**; Schweben infolge sehr geringer Größe (viele Nannoplanktonten): **Coccolithus**; Verhindern des Absinkens durch aktive Bewegung: **Daphnia**.

Flieger (Volator). Fliegen ist die selbständige Fortbewegung durch die Luft. — Gleitspringen. (Den Gleitspringern können alle übrigen Flugtiere als aktive Flieger gegenübergestellt werden. Kühnelt, 1953, unterscheidet Drachenflieger wie *Exocoetus* von Fallschirmspringern wie *Draco*): **Racophorus**; Flatterflug: **Fringilla**; Ruderflug: **Corvus**; Segelflug: **Diomedea**; Schwirrflyug: **Syrphus**; Schmetterlingsflug: **Morpho**.

Lieger (Jazent). Organismen, die sich ohne wesentliche Ortsbewegung an der Grenze zweier Medien aufhalten, wobei sie sich nicht im Grenzgebiet der Medien verankern. Der passive Transport kann aber durch Verankerung an, oder in einem dritten Medium verhindert werden. — Grundlieger: **Pleuronectes**; nicht verankerte Lieger auf der Wasseroberfläche: **Larus**; verankerte Lieger auf der Wasseroberfläche: **Nymphaea** (Blätter und Blüten).

Hafter und Sitzer (Adhaerent). Organismen, die sich zur Verhinderung des passiven Transportes an der Oberfläche eines festen Mediums festhalten, ohne jedoch in dieses einzudringen. — Kleben und Festgekittetsein: **Balanus**; zeitweiliges Haften: **Fissurella**; Sitzen: **Alcedo**; Hängen: **Vespertilio**; Haften an beweglichen Objekten (Epözie): **Remora**.

Wurzler (Rhizont). Sessile Organismen, die eine passive Ortsbewegung dadurch verhindern, daß sie sich in einem festen Medium durch Fortsätze verankern. — Büschelwurzeln: **Poa**; Pfahlwurzeln: **Taraxacum**; Wurzeln mit Senkern: **Viscum**.

Segler (Makropleustont). Ohne nennenswerte Eigenbewegung an der Wasseroberfläche treibende Organismen, die vom Wind passiv bewegt werden: **Veleva**.

Ruderer (Remex). Organismen, die sich auf der Wasseroberfläche liegend aktiv mit Hilfe von Extremitäten fortbewegen: **Cygnus**.

Läufer (Cursor). Laufen ist jede gleichmäßige schrittweise Fortbewegung auf einer horizontalen Grenzfläche zweier Medien, wobei die Hauptmasse des Körpers auf den Fortbewegungsorganen ruht. Nach der Bewegungsgeschwindigkeit unterscheidet man: Gehen, Laufen, Rennen und nach Bewegungsweise der Extremitäten und nach Bewegungsrhythmus: Schritt, Paß, Trab, Galopp. — Spannen: **Abraxas** (Raupe); Hüpfen (Serien kleiner Sprünge): **Passer**; bipedes Laufen: **Struthio**; quadrupedes Laufen: **Equus**; vielbeiniges Laufen: **Scutigera**.

Springer (Saltator). Während sich das Laufen durch die gleichmäßige Wiederholung desselben Bewegungsvorganges auszeichnet, findet beim Sprung eine bedeutende Ortsveränderung durch einen einmaligen Bewegungsablauf statt. — Echtes Springen: **Pulex**; Springen mit Anlauf und Mediumwechsel: **Salmo**.

Kriecher (Reptator). Kriechen ist eine gleichmäßige, meist wenig fördernde Fortbewegungsweise ohne ausgesprochenen Schrittcharakter auf der Grenzfläche zweier Medien. Charakteristisch für das Kriechen ist, daß der Körper in seiner ganzen Länge dem Substrat aufliegt und daß weder die Körperlängsachse rhythmisch verbogen noch Fortbewegungswerkzeuge in das dichtere Medium eingeführt werden. — Gleiten: **Gregarina**; Sohlenkriechen durch Kontraktionswellen: **Helix**; Kriechen mit Hilfe zahlreicher Extremitäten: **Julus**; Ausläuferkriechen durch Wachstum (ist begrifflich schwer von Laufen und Rudern zu trennen, aber dem Kriechen durch die geringe Geschwindigkeit der Bewegung ähnlich): **Carex arenaria**.

Schlängler (Serpent). Organismen, die sich durch rhythmisches Verbiegen der Körperlängsachse fortbewegen. Schlängler findet man besonders in Mediengemischen und in dichteren Medien. Eine klare Abgrenzung von den mit Flossensämen ausgestatteten Schlangelschwimmern ist unmöglich: **Vipera**.

Kletterer (Nitent). Als Klettern bezeichnet man zwei recht verschiedene Fortbewegungsweisen: 1. das Ersteigen vertikaler Objekte (Wände, Stangen, seilartige Gebilde und Röhren) und 2. eine dem Laufen verwandte Fortbewegung in einem Mediengemisch. — Haftklettern: **Gekko**; Krallenklettern: **Sciurus**; Zangenklettern: **Chamaeleon**; Stemmklettern: **Picus**; Hangeln: **Bradypus**; Springklettern: **Hylobates**.

C. Resistenz.

Gravitations-Resistenz. Wohl jeder Organismus reagiert auf die Wirkung der Schwerkraft (Geotaxis, Geotropismus, Orientierung im Raum, Stabilitätsverhältnisse), aber erst beim Überschreiten einer gewissen Körpergröße wird die

Schwerkraft zu einem entscheidenden, ja lebenbegrenzenden Faktor. Es wird hier deshalb die Gravitations-Resistenz nur dann berücksichtigt, wenn sie die Gestalt eines Organismus in besonders auffälliger Weise bestimmt, oder wenn sie in ungewöhnlicher Weise geleistet wird. Das trifft zu für die Wuchsform vieler Pflanzen, besonders der Bäume, Kletterpflanzen und großen Wasserpflanzen, sowie für manche Tiere mit Riesenwuchs. Die Wuchsformen sessiler Organismen demonstrieren die verschiedenen Möglichkeiten, Stabilitätsverhältnisse, Strömungs- und Raumgegebenheiten, und bei assimilierenden Pflanzen auch noch maximale Oberfläche miteinander zu vereinbaren. — Aufrichten durch Auftriebsorgane: **Fucus**; Winden: **Lonicera periclymenum**; Wickelranken: **Vicia**; Wurzel- und Haftklettern: **Hedera**; Herabhängen: **Usnea**; Farnwuchs: **Aspidium**; Strauchwuchs: **Calluna**; Kugelbuschwuchs: **Sambucus**; Wacholderwuchs: **Juniperus**; Tannenwuchs: **Picea**; Graswuchs: **Phragmites**; Säulenwuchs: **Neoraimondia**; Polsterwuchs: **Pycnophyllum molle**; Hutpilzwuchs: **Boletus**; Lebermooswuchs: **Marchantia**; Brettwurzler: **Ficus elastica**; Stelzwurzler: **Rhizophora**; Känguruhtyp: **Iguanodon**; Giraffentyp: **Giraffa**; Elefantentyp: **Elephas**.

Kälteschutz (Psychroalexesis). — Physiologische Kälteresistenz: **Chionea**; Verminderung der Wärmeabgabe durch Kleinhalten der Körperoberfläche (nach der Allenschen und der Bergmannschen Regel): **Vulpes lagopus**; Verminderung der Wärmeabgabe durch lufthaltige Körperbedeckung: **Anas**; Verminderung der Wärmeabgabe durch Fettpanzerung: **Balaena**.

Wärmeschutz (Thermoalexesis). — Physiologische Wärmeresistenz: **Thermozodium**; Herabsetzen der Körpertemperatur durch Verdunsten an der gesamten Körperoberfläche: **Equus**; Wärmeregulation an begrenzten Körperstellen: **Canis** oder im Körperinneren: **Columba**.

Trockenwüchsigkeit (Xeromorphie). Häufige Wuchsform bei Wüsten-, Steppen- und Moorpflanzen: **Erica**.

Speicherung (Akkumulation) — Anhäufen von Fett, Kohlehydraten, Wasser, Honig oder anderen Nährsubstanzen, so daß nahrungsarme oder trockene Zeiten überdauert werden können. — Sukkulenz (bei Pflanzen in Wüsten, auf salzhaltigen Böden und bei Epiphyten): **Salicornia**; Mästen: **Meles taxus**; Besitz von Speicheranhängen (Fetthöcker, Fettsteiß, Fettschwanz, Zwiebel, Knollen): **Camelus**; Aufblasen des Körpers durch Trinken: **Chiroleptes**; Speicherung fester Nahrung in Körpertaschen (Backentaschen, Kröpfe, Pansen): **Leptoptilus**; Verstecken von Nahrung: **Garrulus**; Anlegen von Nahrungsspeichern: **Apis mellifica**.

Strömungsform (Rheomorphie). — Flutende Formen: **Zostera**; elastische Panzerung: **Heliaster**; harte Helmpanzerung: **Fissurella**; Strömungs-Schwimmform: **Trutta**.

Dauerformbildung (Permanismus). Lebensformen mit latentem Leben oder erheblich herabgesetztem Stoffwechsel, die geeignet sind, lebensfeindliche Wandlungen des Habitats zu überdauern. (Beispiele: Samen, Puppen, Winterknospen, winterschlafende und kältestarre Tiere, zeitweilig eintrocknende Flechten und Moose): **Macrobiotus**.

Wanderung (Migration). Weiträumige Ortsveränderungen, während derer für gewöhnlich weitgehend gleichartige Habitate aufgesucht werden. — Zug (gerichtete bis zielstrebig weite Wanderung, oft bis in eine andere biogeographische Region): **Ciconia**; Streichen (ungerichtete Wanderung in einem relativ kleinen Gebiet): **Sitta europaea**; Invasion (unregelmäßig erfolgende Massen-Wanderung): **Bombycilla garrula**.

Habitatwechsel (Poikilotopie). Flucht aus dem Habitat in einen anderen, wobei meistens ein Wechsel der Lebensform stattfindet. — Habitatwechsel zur Durchführung der einzelnen biologischen Grundfunktionen in verschiedenen Habitaten (z. B. „Wanderung“ vom Nahrungs- zum Ruhehabitat): **Phalacrocorax bougainvillii**; Flucht vor Feinden in einen anderen Habitat (ist nur wirksam, wenn der Verfolger den Habitatwechsel nicht auch durchführen kann. Beispiele: vom Land ins Wasser springender Frosch, fliegende Fische, wegfliegender Vogel): **Exocoetus**.

Flucht im Habitat (Fugitivismus). (Beispiele: Fische des freien Wassers, größere Steppentiere wie Strauße, Antilopen, Wildpferde): **Equus**.

Gebrauch von Schlagwaffen (Plegie). Eine Form der Verteidigung, die nur bei größeren Tieren wirksam zu sein pflegt. — Schlagkeulenprinzip: **Equus**; Stachelkeulenprinzip: **Doedicurus**; Stoßen: **Capra**; Schwertprinzip: **Xiphias**.

Gebrauch von Zangenwaffen (Forcipismus). — Kneifzangenprinzip: **Astacus**; Scheren- und Sägescherenprinzip: **Carcharodon**; Stichzangenprinzip: **Falco** (Fuß).

Gebrauch von Stichwaffen (Katakentrismus). Hierher gehören alle aktiv stechenden Arten. — Lanzenprinzip: **Makaira**; Dolchprinzip: **Ardea**; Schnepferprinzip: **Anomalon**.

Gebrauch von Sägewaffen (Prionie): **Pristis**.

Bestachelung (Akanthophorie). Zu dieser Gruppe sind alle passiv stechenden Formen zu rechnen, die ihre Stechorgane nicht bewegen, an denen sich der Gegner vielmehr durch seine eigene Aktivität verletzt. (Beispiele: Kakteen, bestachelte Schalen unreifer Früchte, Seeigel, Igelfische, Flossenstacheln vieler Fische, igelartige Säugetiere): **Erinaceus**.

Panzerung (Thoracophorie). — Unveränderlich Gepanzerte: **Ostrea**; in den Panzer Flüchtende: **Helix**; Hartkugler: **Tolypeutes**; Gummikugler: **Sphoeroides**.

Riesenzwuchs (Gigantomorphismus): **Balaena**.

Zwergzwuchs (Pygmorphismus). Ungewöhnlich geringe Körpergröße im Vergleich mit anderen Arten derselben Gruppe ist insofern als eine Resistenzform zu betrachten, als solche Zwergformen von den natürlichen Feinden ihrer Gruppe leicht übersehen oder als unzureichend verschmäht werden. In den Tier- und Pflanzenstämmen pflegt der zunehmenden Komplikation des Bauplanes eine allgemeine Größenzunahme und Leistungssteigerung parallel zu laufen. Zwergformen leben deshalb in ihrer natürlichen Umwelt mit verhältnismäßig vielen einfacher organisierten Organismen zusammen, die für sie nur zu geringem Teil Feinde oder Konkurrenten sein können: **Myrmia**.

Überwiegen unverdaulicher Substanzen (Oligotrophismus). — Reichtum an Hartsubstanzen (Kalk, Holz): **Encope**; hoher Wassergehalt: **Cestus**; Schaumabscheidung: **Philaenus spumarius**.

Unbekömmliche Körpersubstanz: (Kryptotoxie). Der gesamte Körper oder bestimmte innere Organe sind giftig oder schlecht schmeckend (passiv giftige Organismen). — Die Körperoberfläche ist unbekömmlich: **Bombinator**; das Körperinnere oder Teile davon sind unbekömmlich: **Euphorbia**; Austretenlassen widriger Substanzen (ohne Fernwirkung): **Zygaena**.

Gebrauch chemischer Fernwaffen (Bromophorie): Verbreiten starken Geruches: **Cimex**; Einnebeln: **Sepia**; ungezieltes Ausspritzen von Abwehrstoffen: **Formica rufa**; gezieltes Schießen mit Abwehrstoffen: **Conepatus**.

Giftinjektion (Toxikokentrismus). — Nesseln: **Urtica**; passiv wirksame Giftstacheln: **Asthenosoma urens**; aktives Stechen mit Giftdolchen (Schwanzstachel von *Potamotrygon*, Zähne der Giftschlangen): **Lachesis**; Giftstechen nach dem Schnepferprinzip: **Vespa**; Gebrauch giftiger Zangenwaffen: **Latrodictes**.

Austeilen elektrischer Schläge (Elektrophorie): **Electrophorus**. Tarnung (Kryptik). Tarnung kann nach so vielen verschiedenen Methoden durchgeführt werden, daß hier nur einige besonders häufige oder auffällige Formen genannt werden können. — 1. Ähnlichkeit mit der allgemeinen Grundfarbe des Habitats: Transparenz: **Beroë**; Wasserfärbung: **Clupea**; Schneefärbung: **Lepus timidus**; Wüstenfärbung: **Geositta paytensis**; dunkle Färbung bei Waldbodenbewohnern: **Scytalopus**; rotbraune Färbung bei Unterholz- und Buschbewohnern: **Automolus**; Grünfärbung bei Bewohnern der Oberzone der Pflanzenschicht: **Aratinga**. — 2. Ähnlichkeit in Musterung und Färbung mit dem Habitat: Steppen- und Graslandfärbung: **Perdix**; Färbung sandiger Ufer mit Anwurf: **Arenaria**; Flech-

tenähnlichkeit: **Lithinus nigricristatus**; Rindenähnlichkeit: **Cossus**. — 3. Ähnlichkeit in Farbe, Zeichenmuster und Form mit leblosen Gegenständen des Habitats: Ähnlichkeit mit Erdklumpen: **Thinocorus orbignyianus**; Ähnlichkeit mit Steinen: **Eremocharis insignis**; Ähnlichkeit mit Wassertropfen: **Ceratinia antea** (Puppe). — 4. Ähnlichkeit wie bei 3, aber mit Pflanzenteilen: Blattähnlichkeit: **Callima**; Zweigähnlichkeit: **Dixippus**; Dornähnlichkeit: **Umbolia**. — 5. Ähnlichkeit wie bei 3, aber mit Tieren (Pseudaposematismus, Batesche Mimikry): Wespenähnlichkeit: **Chrysotoxum**.

Warn- und Schrecktrachten (Aposematismus). Da es für den Ökologen nicht immer wichtig ist, zu wissen, ob ein Organismus von seinen gelegentlichen Feinden deshalb nicht vernichtet wird, weil er ungenießbar ist oder weil er nur für ungenießbar gehalten wird, bleibt es zweifelhaft, ob die Mimikristen zu dieser oder zur vorigen Gruppe zu rechnen sind. — Ständig gezeigte Warnfärbung: **Zygaena**; bei unmittelbarer Bedrohung gezeigte Schreckfärbung eines sonst getarnten: **Vanessa io**; Pseudaposematismus (Batesche Mimikri): **Chrysotoxum** (vgl. oben!).

Drohstellung (Apeilestasis). (Beispiele: Zähnefleetschen bei Säugetieren, Bedecken der Scheren bei vielen Krebsen, Aufblähen des Körpers oder der Körperbedeckung bei manchen Vögeln.); **Asio otus** (Junge im Nest).

Hervorbringen von Schreckgeräuschen (Phobophonie). — Warnlaute eines Bewaffneten: **Crotalus**; Drohlaute eines Unbewaffneten: **Parus major** (Altvogel in der Bruthöhle); Hilferuf eines Sozialen: **Ara**.

Selbstverstümmelung (Autotomie): **Lacerta**.

Massenproduktion von Körpersubstanz (Polyhyllie). Fortgesetzte Produktion von soviel Körpersubstanz, daß der Substanzverlust durch den Feindfaktor stets durch Regeneration ausgeglichen wird. (Höhere Landpflanzen, vor allem solche wasserreicher Lebensstätten).

Stielbildung (Stylie). Eine besonders bei sessilen Organismen weitverbreitete Resistenzform, durch die ein Abheben von der an feindlichen Organismen und sonstigen schädlichen Einflüssen reichen Substratoberfläche bewirkt wird. (Beispiele: **Carchesium**, **Clathrulina**, **Laomedea**, **Pedicellina**, **Lepas**, **Metacrinus**, **Ardea**, **Helianthus**, **Pinus**): **Cocos**.

Bewohnen extremer Lebensräume (Idiotopie). Organismen, die z. B. in Wasserfällen, auf Gletschern, in Thermen, Salinen, Höhlen, in sauerstoffreicher Umwelt oder in Wüsten wohnen: **Phalacrocorax bougainvillii** (Ruhehabitat auf den wüstenhaften und schwer zugänglichen Guanoinseln).

Herstellen von Kleinsthabitaten (Mikrotopogenese). Bau von Nestern, Graben von Bauen, Herrichten von Schlupfwinkeln durch Weben, Flechten, Bohren, Schaufel- und Mundgraben usw.): **Uca**.

Fremdverteidigung (Komprotektionismus). — Mutualismus oder echte Symbiose: **Melia fesselata**; Tarnung mit sessilen Organismen: **Drömia**; Vergesellschaftung: **Struthio** und **Equus zebra**; Pflanzenzucht und Haustierhaltung: **Rhizites** bei **Atta**; Epözie: **Remora**; Parasitismus: **Xenos**; Einmietung: **Fierasfer**. (Die bei Brutpflege und bei sozialen Arten auftretende Verteidigung von Artgenossen mit anderer Lebensform gehört zur Arterhaltung.)

Putzen (Katharismus). — Putzstellungen: **Formica**; Besitz von Putzorganen: **Pedrocticus**; Baden (Wasser-, Schlamm-, Sand-, Staubbäder): **Sus**; Reinhalten des Nestes: **Troglodytes**.

Physiologische Resistenz (Immunität). Widerstandsfähigkeit gegen besondere lebensbedrohende chemische Eigenschaften des Habitats, die nicht durch äußerlich erkennbare Strukturen, sondern durch den Chemismus der Körpersubstanz zustandekommt. — Resistenz gegen die Stoffwechselprodukte von Parasiten und Kommensalen: wohl bei jedem Organismus vorhanden; Resistenz der Parasiten gegen die Abwehr des Wirtes: **Trypanosoma**; Resistenz gegen Gifteinjektion: **Conepatus**; Resistenz gegen Giftigkeit der Nahrung: **Deilephila euphorbiae** (Raupe); Resistenz gegen erhebliche pH-Schwankungen: **Colpidium colpoda**; Resistenz gegen hohe Salzkonzentrationen: **Artemia**.

Fernwahrnehmung (Telerezeption). Der Fernwahrnehmung dienen die Sinnesorgane, vor allem Augen, Ohren, Nase und zum Teil auch die Tastorgane (Fledermäuse, überlange Tentakeln bei Höhlen- und Tiefseebodentieren). Bei einer Analyse der Lebensformen sind hauptsächlich die Fälle ungewöhnlicher Ausbildung der Sinnesorgane zu berücksichtigen, z. B. die Beschaffenheit der Augen und Tastsinnesorgane bei Tiefsee-, Höhlen- und Nachttieren.

Vorbeugendes Handeln (Präventivismus). — Autonome Instinkthandlungen: *Fumea crassiorella*³⁾; von äußeren Reizen ausgelöste Instinkthandlungen: *Alauda arvensis* (Auslösung des Wegzuges); zielstrebiges Handeln auf Grund gemachter Erfahrungen: *Canis*; zweckmäßiges Handeln auf Grund der Erkenntnis innerer Zusammenhänge (Naturgesetze): *Homo sapiens*.

VI. Die autökologischen Formeln.

Die im vorhergehenden Kapitel als Entwurf gegebene Einteilung des Systems der Lebensformen ist nebenstehend nochmals in Tabellenform zusammengefaßt worden. Es muß betont werden, daß diese Listen der Leistungsformen noch nichts Endgültiges sein können, sondern daß sie nur ein erster Entwurf sind. Ich glaube aber, die Darstellungsweise und die Symbol- und Formelbildung so gewählt zu haben, daß die später notwendigen Verbesserungen durch Einfügen weiterer Bausteine und durch Aufspalten komplexer Gruppen bzw. durch deren Umbau ohne Schaden für den Bestand des Ganzen jederzeit durchgeführt werden können.

Wie oben bereits näher begründet, kann der Aufbau eines Systems der Lebensformen keine Ähnlichkeit mit dem des natürlichen Systems der Organismen haben. Die drei Listen der Leistungsformen der biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung stehen ganz unabhängig nebeneinander, und jede Lebensform hat in jeder dieser Listen ihren Platz bzw. ihre Plätze. Stellt man nun den Platz einer Lebensform in jeder der drei Listen fest, so kann man die Selbsterhaltungsformeln dieser Lebensform (autökologischer Komplex) durch einfaches Aneinanderreihen der betreffenden Formelsymbole eindeutig festlegen. Man erhält also:

fNFu für *Engraulis ringens* Jenyns [Engraulidae] (ein im freien Wasser des Humboldtstromes häufiger Fisch),

aWAc für *Sesuvium portulacastrum* Linnaeus [Aizoaceae] (eine Charakterpflanze der peruanischen Meeresdünen),

oEAc für die Knollen von *Solanum sp.* (z. B. im Boden eines lichten Bergwaldes während der Trockenzeit).

Führt ein Organismus im gleichen Habitat ohne die Lebensform zu wechseln dieselbe biologische Grundfunktion in verschiedenartiger Weise durch, so ist das Zusammengehörige in runde Klammern () einzuschließen, wie z. B. aW(GiAeAh) für *Neoraimondia macrostibas* (K. Schum.) Berg. [Cactaceae] (ein für die halbwüstenartigen Lebensstätten am westlichen Andenabhang Perus charakteristischer Kaktus), oder e(AR) (RhToKr) für die Schnecke *Acmaea viridula* Lamarck [Acmaeidae] (in der Brandungszone des Felsufers des Meeres im Bereich des Humboldtstromes).

³⁾ Nach Matthes (1953).

Substanzerwerb von:	Substanzerwerb	wiss. Terminus: (adjektiv. Bezeichnung)	Sym- bol:
I. einem der Medien des Habitats	Atmung	respirierend	r
	Autotrophie	autotroph	a
	Oberflächenaufnahme	absorbierend	b
	Mediumfressen	ökophag	ö
	Weiden (Oberflächenfressen)	epiphag	e
	Filtrieren	filtrierend	f
	Strudeln	zirkumvolvierend	z
II. Teilgliedern des Habitats	Tentakelfangen	tentakulierend	t
	Sammeln	colligierend	c
	Fallenstellen	pagetherisch	p
	Jagen	eutherisch	j
III. Reserve- stoffen	Suchen großer Nahrungsquellen	megatrophophil	m
	ohne Substanzerwerb	aphag	o

Lokomotion im:	Lokomotion	wiss. Terminus: (konkretes Substantiv)	Sym- bol:
I. homogenen Medium	Innensitzen	Endök	E
	Bohren	Terebrator	T
	Graben	Fossor	F
	Schweben	Planktont	P
	Schwimmen	Nektont	N
	Fliegen	Volator	V
II. Grenzgebiet zweier Medien	Liegen	Jacent	J
	Haften und Sitzen	Adhaerent	A
	Wurzeln	Rhizont	W
	Segeln	Makropleustont	M
	Rudern	Remex	X
	Laufen	Cursor	C
III. Medien- gemisch	Springen	Saltator	L
	Kriechen	Reptator	R
	Schlängeln	Serpent	S
	Klettern	Nitent	K

Die Leistungsformen der biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung und die für die autökologischen Formeln vorgeschlagenen Symbole.

Resistenz

Resistenz gegen:	Resistenz durch:	wiss. Terminus (abstrakte Subst.)	Symbol:
I. existenzerschwerende Eigenschaften des Habitats	Schwerkraft	Gravitationsresistenz	Gr
	Temperatur- extreme	{ Kälteschutz	Psychroalexesis Ps
		{ Wärmeschutz	Thermoalexesis Th
	Wasser- und Nahrungsmangel	{ Trockenwüchsigkeit	Xeromorphie Xe
		{ Speicherung	Akkumulation Ac
	Bewegungen d. Habitats	Strömungsform	Rheomorphie Rh
	Verschwin- den des Habitats	{ Dauerformbildung	Permanismus Pe
		{ Wanderung	Migration Mi
	lokomo- torisch	{ Habitatwechsel	Poikilotopie Pk
		{ Flucht im Habitat	Fugitivismus Fu
aktiv mechanisch	{ Gebrauch v. Schlagwaffen	Plegie Pl	
	{ Gebrauch v. Zangenwaffen	Forcipismus Fo	
	{ Gebrauch v. Stichwaffen	Katakentrismus Kk	
	{ Gebrauch v. Sägewaffen	Prionie Pi	
II. existenzerschwerende Teiglieder des Habitats	passiv mechanisch	{ Bestachelung	Akanthophorie Ak
		{ Panzerung	Thoracophorie To
	passiv mechanisch	{ Riesenwuchs	Gigantomorphismus Gi
		{ Zwergwuchs	Pygmomorphismus Py
		{ Überwiegen unverdaulicher Substanzen	Oligotrophismus Ol
	chemisch	{ Unbekömmliche Körper- substanz	Kryptotoxie Kt
		{ Gebrauch chemischer Fernwaffen	Bromophorie Br
		{ Gifteinjektion	Toxikokentrismus Tk
	elektrisch	Austeilen elektrischer Schläge	Elektrophorie El
	optisch	{ Tarnung	Kryptik Kr
{ Warn- u. Schrecktrachten Drohstellung		Aposematismus Ap Apeilestasis As	
akustisch	Hervorbringen von Schreckgeräuschen	Phobophonie Pp	
gebend	{ Selbstverstümmelung	Autotomie Au	
	{ Massenproduktion von Körpersubstanz	Polyhylie Po	
III. existenzerschwerende Eigenschaften und existenzerschwerende Teiglieder des Habitats	{ Stielbildung	Stylie St	
	{ Bewohnen extremer Lebensräume	Idiotopie Id	
	{ Herstellen von Kleinsthabitaten	Mikrotopogenese Mg	
	{ Fremdverteidigung	Komprotektionismus Co	
	{ Putzen	Katharismus Ka	
	{ Physiologische Resistenz	Immunität Im	
	{ Fernwahrnehmung	Telerezeption Te	
	{ Vorbeugendes Handeln	Präventivismus Pr	

Um die Formeln nicht allzu umfangreich und dadurch unübersichtlich zu machen, empfiehlt es sich, selbstverständliche oder wenig interessierende Symbole fortzulassen. Dieses Fortlassen wird besonders häufig möglich sein für: r (atmend), Ps (Kälteresistenz), Th (Wärmeresistenz), Im (physiologische Resistenz), Gr (Gravitations-Resistenz), Po (Massenproduktion von Körpersubstanz), Ka (Putzen), Te (Fernwahrnehmung), Pr (vorbeugendes Handeln).

Die Formeln sind noch weiterhin dadurch ausbaufähig, daß man durch Anhängen von Indizes an die Symbole eine weitere Unterteilung vornehmen kann, die sich bis zu beliebigen Feinheitsgraden weiterführen läßt. Da das Anhängen solcher Indizes in manchen Fällen sehr wichtig sein kann, weiß die indexlosen „Grobformeln“ natürlich nur eine recht allgemeine Charakterisierung der betreffenden Lebensform abgeben können, müssen hier die verschiedenen Möglichkeiten der Indexbildung kurz diskutiert werden. Verwendet man Ziffern als Indizes, so wird man die Formeln wohl niemals ohne fortgesetztes Nachschlagen in einem Heft von Entschlüsselungstabellen lesen können. Eine Bilderschrift etwa nach der Art wie man sie auf den Landkarten zur Bezeichnung von Ortschaften, Bahnhöfen, Kirchen, trigonometrischen Punkten u. a. anwendet, würde diesen Mangel weitgehend beseitigen können und wäre auch wohl zum Gebrauch im Gelände sehr praktisch, aber leider treten dann erhebliche Schwierigkeiten bei der Drucklegung von Veröffentlichungen auf. Legt man, wie es in dieser Arbeit versucht wird, zur Bezeichnung der Elemente der Leistungsformen konkrete Beispiele (Arten, die für die gemeinten Lebensformen als Musterbeispiele gelten können) zugrunde und nicht abstrakte Begriffe (Gruppenbegriffe wie Schaufelgräber, Mundgräber, Phytoplankton u. a., die von den einzelnen Bearbeitern verschieden verstanden und verschieden begrenzt werden und die wegen großer Zahl zu Synonymieschwierigkeiten führen müssen), so erhält man zwar eine große Anzahl von Untergruppen, dafür aber solche, die allgemein bekannte und treffende Namen tragen. Wählt man die drei ersten Buchstaben dieser Namen — es werden zunächst die im V. Kapitel fett gedruckten vorgeschlagen — als Indizes, so erhält man wohl lange, dafür aber bei einiger Übung auch ohne Entschlüsselungstabelle leicht lesbare Spezialformeln. Die Formeln für *Engraulis ringens*, *Sesuvium portulacastrum* und für die Kartoffelknolle würden also folgendermaßen als Spezialformeln zu schreiben sein:

$$f_{\text{Clu}} N_{\text{Thu}} F_{\text{u}} \quad a_{\text{Elo}} W_{\text{Tar}} A_{\text{k}} S_{\text{al}} \quad oE_{\text{Pic}} A_{\text{k}} C_{\text{ro}}$$

Es ist für den Eingearbeiteten nicht schwer, aus diesen Indizes die Gattungsnamen *Clupea*, *Thunnus*, *Elodea*, *Taraxacum* usw. wiederzuerkennen.

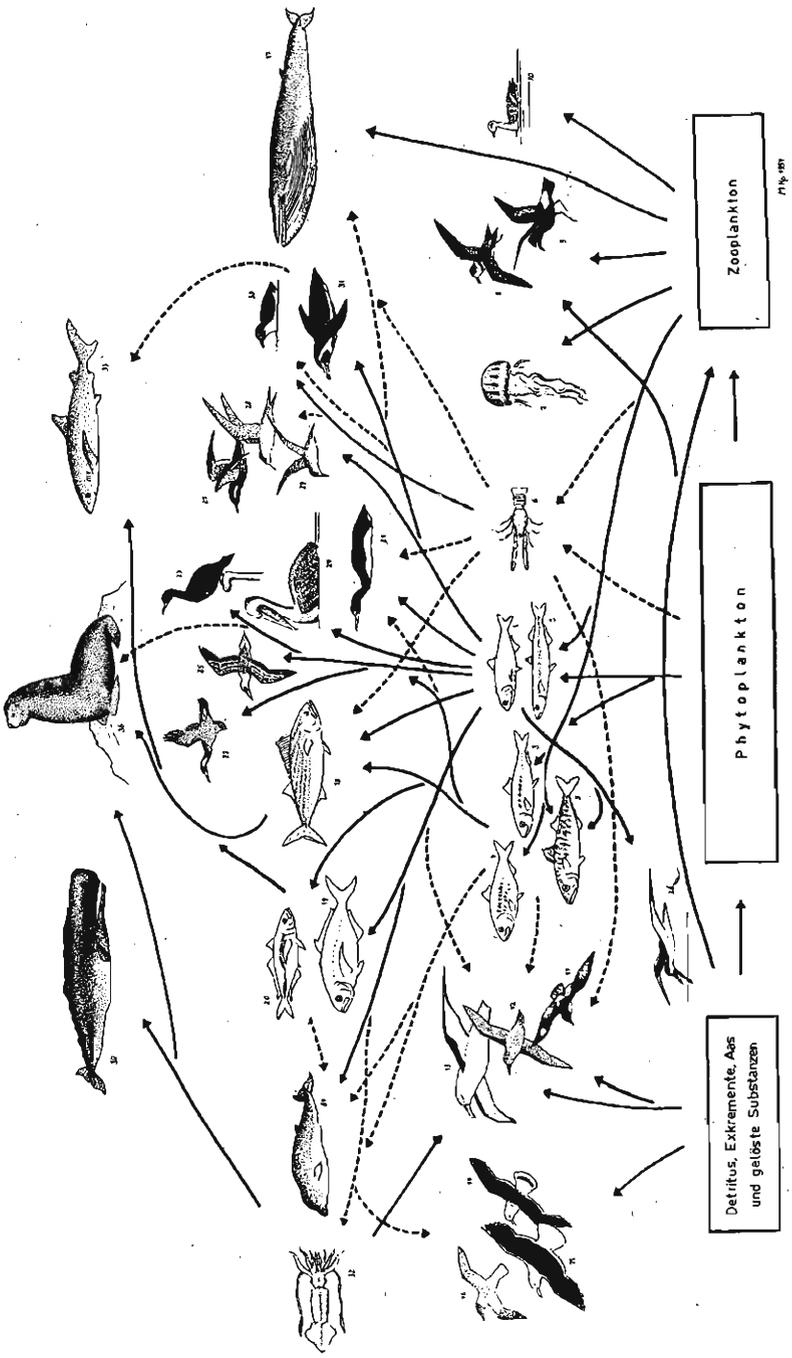
Bei der Bildung der Formeln muß sehr sorgfältig darauf geachtet werden, daß immer nur solche Symbole zu einer Formel zusammengeslossen werden, die den betreffenden Organismus in demselben Habitat kennzeichnen. In den meisten Fällen erübrigt es sich, den Aufenthalt in der Formel besonders anzugeben, weil es für ökologische Belange oft nur

sinnvoll ist, Organismen des gleichen Aufenthaltsortes miteinander zu vergleichen, also die Organismen einer Wiese, der Baumrinde, des Endopsummons usw. Wer trotzdem den Aufenthaltsort durch die Formeln ausdrücken will, muß zunächst ein für seine Zwecke geeignetes spezielles System der Aufenthaltsorte aufstellen und kann dann die Symbole für den Aufenthalt in besonderer Schrift (kursiv, Fettdruck, griechisch u. a.) vor die Formeln stellen.

Will man die Organismen der verschiedenen Strata eines Biotops oder die teilweise gemeinsame Bewohnerschaft mehrerer ähnlicher Lebensstätten durch Formeln erfassen, so erhält jeder Organismus für jedes dieser biozönotischen Teilglieder eine besondere Formel, wie es Abb. 2 am Beispiel der Makrofauna des freien Wassers des Meeres im Bereich des Humboldtstromes näher erläutert. In dieser Abbildung wurden die Tiere des freien Wassers, der Wasseroberfläche und des Luftraumes über dem Wasser zu einem biozönotischen Konnex zusammengefaßt. Die Reihenfolge der Formeln muß dabei festgelegt werden; sie ist in diesem Falle: 1. im Wasser, 2. an der Wasseroberfläche, 3. in der Luft. Solche Arten, die nur in einem oder zwei dieser Lebensstätten auftreten, erhalten statt jeder fehlenden Formel eine waagerechte Linie —, z. B. $jNFu$ — — für *Sarda* in Abb. 5. Tritt eine Art an einer Lebensstätte zwar regelmäßig auf, aber ohne eine besondere Lebensform dafür zu besitzen, so daß es nicht lohnt, eine Formel dafür aufzustellen, so ist an Stelle der fehlenden Formel ein senkrecht Kreuz + zu setzen, z. B. $fN(GiPl)$ + — für den an der Wasseroberfläche atmenden *Sibbaldus*.

Es gibt nur verhältnismäßig wenige Arten, die in nur einer einzigen nur einen Habitat bewohnenden Lebensform in Erscheinung treten, wie z. B. der Potwal (*Physeter macrocephalus*), bei dem für alle frei lebenden Altersstadien die Formel $jN(GiPl)$ gelten dürfte. Solchen uniformen Arten stehen die pluriformen gegenüber, die mehrere Lebensformen besitzen, worauf auch Kühnelt (1953) hinweist.

Pluriformie kann in verschiedener Weise ausgebildet sein. Kann dasselbe Individuum seine Lebensform beliebig ändern, wobei meist auch ein Habitatwechsel stattfindet, so kann man von Polyözie sprechen. Polyök ist z. B. *Phalacrocorax bugainvillii* Lesson, der wichtigste Guanovogel Perus, der, wie Abb. 3 zeigt, als erwachsener Vogel vier verschiedene Habitate bewohnt und dementsprechend vier verschiedene Lebensformen einzunehmen vermag. Jede dieser Lebensformen zeichnet sich durch eine andere Fortbewegungsweise aus, was durch besondere Konstruktionen ermöglicht wird. Die Körperhaltung ist jedesmal anders und Organe wie Flügel und Beine zeigen einen Funktionswechsel oder werden praktisch zum Verschwinden gebracht (z. B. die Flügel beim Schwimmen). Verbindet



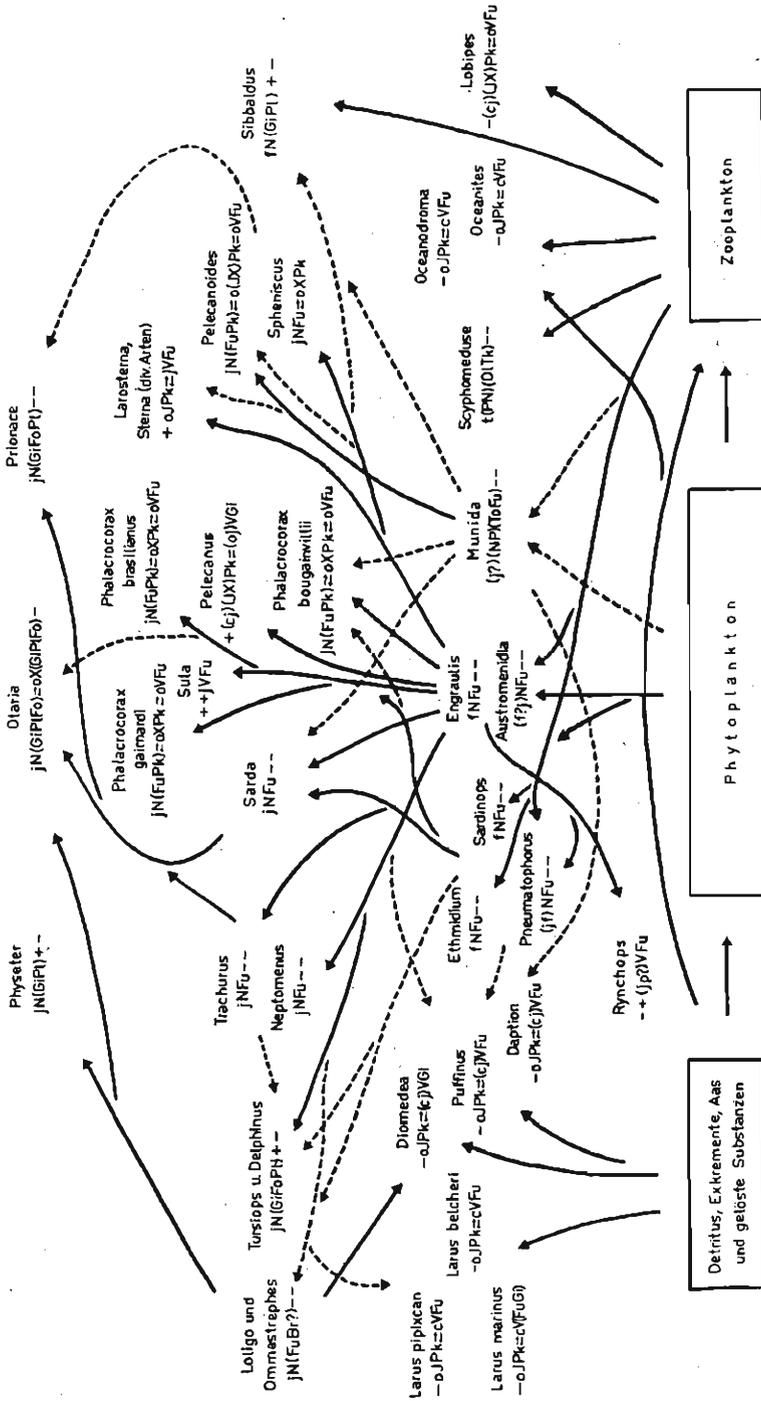


Abb. 2: Entwurf zu einem Schema des biozönotischen Connexes der Makrofauna des freien Wassers des Meeres im Bereich des Humboldtstromes. — Oben Bildschema durch Namenliste erläutert; unten Namensschema durch autökologische Formeln erläutert. \rightarrow Beziehung nachgewiesen; \dashrightarrow Beziehung vermutet.

man in solchen Fällen von Polyözie die Formeln durch Doppelpfeile \rightleftharpoons , so würde die Gesamtformel für den adulten *Phalacrocorax bougainvillii* folgendermaßen zu schreiben sein:

$$jN(\text{FuPk}) \rightleftharpoons o\text{XPk} \rightleftharpoons o\text{VFu} \rightleftharpoons o(\text{JAC}) (\text{IdKaFoPkGi})$$

Pluriformie kann aber auch dadurch zustande kommen, daß dasselbe Individuum während des Ablaufes seines Lebens die einzelnen Lebensformen nacheinander durchentwickelt, d. h. eine irreversible Pluriformie durchmacht, ein Vorgang, der als Metamorphose allgemein bekannt ist. Es mag dem Leser überlassen bleiben, die autökologischen Formeln z. B. einer Insektenart, von der ihm Ei, Larve, Puppe und Imago genau bekannt sind, selbst aufzustellen. Die verschiedenen Formeln werden in diesem Falle durch einfache Pfeile \rightarrow miteinander verbunden.

Schließlich kann Pluriformie noch darin bestehen, daß die einzelnen Lebensformen auf verschiedene Individuen verteilt sind. Ist dabei die eine Lebensform stets Nachkomme einer anderen, stehen beide also im Kind-Eltern-Verhältnis, so liegt Generationswechsel vor, der wiederum eine Heterogonie (Daphnien) oder eine Metagenesis (Scyphozoen) sein kann. Handelt es sich um ein Geschwisterverhältnis, so spricht man von Polymorphismus, der als Geschlechtsdimorphismus, als sozialer Polymorphismus

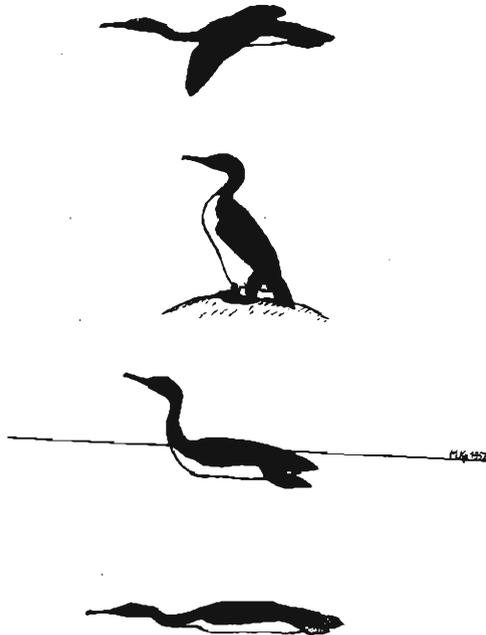


Abb. 3: Die Lebensformen des erwachsenen *Phalacrocorax bougainvillii* als Beispiel für Polyözie. Von unten nach oben: Schwimmform: $jN(\text{FuPk})$, Ruderform: $o\text{XPk}$, Sitz- und Laufform: $o(\text{JAC}) (\text{IdPkFoGi})$, Flugform: $o\text{VFU}$. (nach Koepcke, 1952).

(Kasten sozialer Insekten, Arbeitsteilung bei Siphonophoren) oder als Polychromatismus (*Pecten purpuratus*, *Idotea*⁴) in Erscheinung treten kann. Die Formeln polymorpher Lebensformen verbindet man am besten durch ein schräges Kreuz X, während man bei Generationswechsel zwischen die Formeln der verschiedenen Individuen zwei senkrechte Parallelstriche || setzt.

Es kann vorkommen, daß ein Organismus gleichzeitig mehrere Lebensräume bewohnt, wie z. B. *Nymphaea* (Wurzelwerk im Boden, Stengel im freien Wasser und Blätter an der Oberfläche des Gewässers), *Sagittaria* (mit gleichzeitig je einer Blattform für drei verschiedene Lebensräume) oder wie viele Bäume, die in den verschiedenen Strata des Waldes ganz verschiedene Erscheinungsformen besitzen (Wurzelwerk, Stamm, Krone). Will man diese Erscheinung besonders betonen, so kann man die betreffenden Formeln durch einen Schrägstrich / trennen.

Die Symbole für die Leistungsformen der biologischen Grundfunktionen der Arterhaltung werden in eckige Klammern [] eingeschlossen und ohne Zwischenraum oder besonderes Verbindungszeichen an die Formel der Selbsterhaltung angehängt.

Häufig ist der Ausprägungsgrad eines Merkmals bei den einzelnen Lebensformen sehr verschieden, so ist z. B. die Schwimmfähigkeit einer Mückenlarve, einer Kaulquappe und einer Forelle nicht gleichartig zu bewerten. Wie Koenig (1952) und Maria Koepcke (1954) betonen und durch Beispiele belegen, hat man ganz allgemein die durch spezialisierte Einseitigkeit angepaßten Arten von den durch wenig spezialisierte Viel-

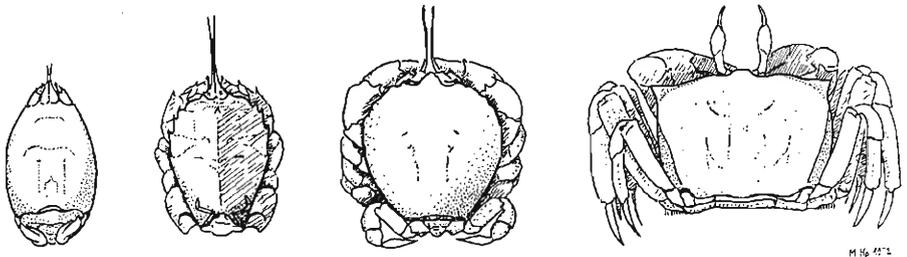


Abb. 4: Krebse der Brandungszone der marinen Sandstrände im Bereich des Humboldtstroms als Beispiel für ähnlich angepaßte Formen des gleichen Habitats, die sich in eine biologische Reihe vom einseitig Spezialisierten zum Vielseitigen, wenig Spezialisierten anordnen lassen. (Nach Koepcke, 1952)

Von links nach rechts:

- Emerita analoga* Stimpson — Hippidae f(EF) (Id³To¹Kr¹)
Blepharopoda occidentalis Randall — Albuneidae . f(EF) (Id²To¹Kr¹Ak¹)
Pseudocorystes sicarius Poepfig — Euryalidae . (??) (EFC) (Id¹To²Kr¹Ak¹Fo²)
Ocypode gaudichaudii Milne Edwards et Lucas — Ocypodidae
(co) (EFC) Id¹To¹Kr¹Fo²Im²Pk¹) >

⁴) Einzelheiten bei Koepcke (1948).

seitigkeit angepaßten zu unterscheiden. Abb. 4 erläutert diese weit verbreitete Erscheinung. Da man für gewöhnlich kein exaktes Maß für den Intensitätsgrad der Merkmalsausprägung hat, ist man fast immer auf grobe Schätzung angewiesen. Aus diesem Grunde ist es wohl zweckmäßig, nur drei Intensitätsgrade zu unterscheiden, die, durch die Ziffern 1 bis 3 markiert, als Exponenten den Formelsymbolen angehängt werden können. Eine andere Möglichkeit, die in dieser Arbeit durchgehend angewandt wird, besteht darin, die Formelsymbole innerhalb der Klammern dem Intensitätsgrad nach zu ordnen.

Die bei der Bildung der autökologischen Formeln zu beachtenden Regeln können in den folgenden Sätzen zusammengefaßt werden:

1. Die Reihenfolge der Symbole für die Leistungsformen der biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung hat innerhalb der autökologischen Formeln stets Substanzerwerb (Kleinbuchstabe), Lokomotion (Großbuchstabe), Resistenz (ein Groß- und ein Kleinbuchstabe) zu sein.
2. Wird eine biologische Grundfunktion von derselben Lebensform im selben Habitat in verschiedener Weise durchgeführt, so ist das Zusammengehörige in runde Klammern () einzuschließen,
3. Die Symbole der biologischen Grundfunktionen der Arterhaltung werden in eckige Klammern [] eingeschlossen und an die der Selbsterhaltung ohne Zwischenraum angehängt.
4. Jede Lebensform (autökologischer Komplex) eines Organismus muß durch eine besondere autökologische Formel dargestellt werden.
5. Die verschiedenen autökologischen Formeln der Lebensformen derselben Organismenart werden bei Polyözie durch Doppelpfeile \rightleftharpoons , bei Metamorphose durch einen einfachen Pfeil \rightarrow , bei Polymorphismus durch ein schräges Kreuz \times , bei Generationswechsel durch zwei senkrechte Parallelstriche \parallel und bei gleichzeitiger Ausbildung mehrerer Lebensformen durch dasselbe Individuum durch eine schräge Linie / miteinander verbunden.
6. Die Bausteine der Leistungsformen werden durch Indizes bezeichnet, die an die Hauptsymbole angehängt werden und jeweils aus den ersten drei Buchstaben des Gattungsnamens einer als typisch für die betreffende Gruppe anzusehenden Art bestehen.
7. Der Ausprägungsgrad (Intensität) der Leistungsformen kann durch die Ziffern 1 bis 3 zum Ausdruck gebracht werden, die den Hauptsymbolen als Exponenten anzufügen sind. Es bedeuten dabei: 1 unklare bis schwache, 2 mittelstarke und 3 extreme Intensität der Merkmalsausprägung. Außerdem kann der Ausprägungsgrad dadurch angedeutet werden, daß die Symbole innerhalb der runden Klammern der Intensität nach geordnet werden.
8. Die Lebensstätten bzw. die Aufenthaltsorte werden für gewöhnlich in den Formeln nicht angegeben. In Sonderfällen können sie jedoch durch vor die Formeln zu stellende Spezialbuchstaben (kursiv, Fettdruck, griechisch u. a.) bezeichnet werden.
9. Will man die Bevölkerungen mehrerer biozönotisch verschränkter Lebensstätten durch autökologische Formeln erfassen, so sind die verschiedenen Formeln bei jeder Art in einer jeweils festzusetzenden Reihenfolge aneinanderzureihen. Das Fehlen der Lebensform einer Art an einer der in Betracht gezogenen Lebensstätten und damit das Fehlen der betreffenden Formel wird durch eine waagerechte Linie: — bezeichnet. Tritt eine Art an einer der Lebensstätten zwar regelmäßig auf, jedoch ohne dort eine markante Lebensform zu besitzen, so daß es sich erübrigt, dafür eine besondere Formel aufzustellen, so wird diese Formel durch ein senkrecht Kreuz \perp ersetzt.

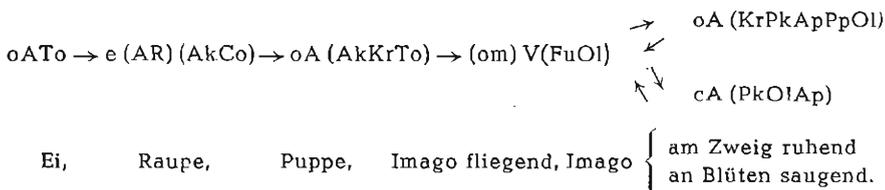
VII. Über einige Anwendungsmöglichkeiten der autökologischen Formeln.

C. v. Linné beabsichtigte ursprünglich, in den wissenschaftlichen Namen die kürzestmögliche Beschreibung der betreffenden Art oder Form zu geben. Praktisch sind jedoch heute die wissenschaftlichen Tier- und Pflanzennamen weit davon entfernt, eine Kurzbeschreibung oder auch nur eine zur Erkennung der Arten brauchbare Charakteristik zu sein. Beim Lesen des Namens *Caracara plancus cheriway* (Jacquin) z. B. kann sich niemand, der über die Bedeutung dieses Namens nicht schon bereits unterrichtet ist, etwas Konkretes vorstellen. Aus diesem Grunde sind ökologische Arbeiten, in denen alle oder zahlreiche systematische Gruppen der Organismen behandelt werden, allen denjenigen Ökologen nur teilweise verständlich, die in einer anderen biogeographischen Region arbeiten, mögen sie sich auch mit ganz ähnlichen Problemen beschäftigen. Auch der Chemiker kann sich ja unter dem Gebrauchsnamen eines Stoffes wie „Fixiersalz“ nicht viel vorstellen. Erst wenn er erfährt, daß Natriumthiosulfat gemeint ist, weiß er das Wesentliche, nämlich aus welchen Elementen bzw. Radikalen sich die betreffende Substanz aufbaut. Viel kürzer und außerdem klarer und in jeder Sprache völlig unmißverständlich ist aber die Formel $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, die auch noch die Struktur der Moleküle andeutet. In durchaus vergleichbarer Weise geben auch die autökologischen Formeln über ökologisch bedeutsame Eigenschaften der Organismen in schematischer Weise Auskunft, die in den wissenschaftlichen Namen nicht enthalten sind. An Stelle der Formeln kann man natürlich auch Benennungen aus ganzen Worten zusammensetzen. Den Blauwal würde man also als einen „filtrierenden Schwimmer mit Riesenwuchs und Schlagwaffen“ bezeichnen, was der Formel $\text{fN}(\text{GiPl})$ entspricht.

Die hier diskutierte Formelsprache hat, wie man sieht, viel Ähnlichkeit mit der Formelsprache der Chemie. Der Nachteil, daß solche Formeln nicht von jedermann ohne weiteres gelesen werden können, trifft ja nur den, der nicht mit solchen Formeln arbeitet, und ist im Vergleich zu der Ausdruckslosigkeit der Tier- und Pflanzennamen nur klein. Jeder Chemiker hat ja die Namen und Symbole für rund 100 chemische Elemente ständig im Kopf und sieht niemals in der Liste nach, was C, Ca, Ce, Cs usw. bedeuten. Auch das hier behandelte Formelsystem würde wohl selbst nach erheblicher Vervollständigung und Weiterentwicklung kaum mehr als 100 Hauptsymbole umfassen. Die autökologischen Formeln haben dazu den Vorteil, daß sie im Gelände an Ort und Stelle direkt feststellbar bzw. dort nachprüfbar sind, was ja für die wissenschaftlichen Namen durchaus nicht zutrifft. Diese können vielmehr oft erst nach langwierigem Befragen von Spezialisten oder nach mühevoller Studium der Originalbeschreibungen, bzw. durch Vergleichen mit dem oftmals in anderen Kontinenten befindlichen Typenmaterial mit der erforderlichen Genauigkeit erhalten werden. Nach der in der Ökologie für gewöhnlich angewandten Methode, den wissenschaftlichen Namen durch Hinzufügen des Namens der Familie oder der Ordnung zu erläutern, gelingt es zwar dem Leser oft, sich eine ungefähre Vorstellung von dem in Rede stehenden Organismus zu machen. Er kann sich dann mit Hilfe der ihm aus der betreffenden systematischen Einheit schon bekannten Arten (auf dem Umwege über die Lebensformen) eine mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zutreffende Hypothese über das Aussehen und die ökologische Wirksamkeit dieses Organismus bilden. Aber schon bei dem oben genannten *Caracara plancus cheriway* wird man leicht irreführt, denn wenn man erfährt, daß es sich um einen Raubvogel aus der Familie Falconidae handelt, wird man einen geschickt und wendig fliegenden Jäger vermuten. In Wirklichkeit tritt aber *Caracara* an nordperuanischen marinen Sandstränden ganz wie ein Geier als Strandanwurf- und Aasfresser auf. Durch Hinzufügen der Formel $(\text{mc}) (\text{AC}) (\text{PkFo})$ zum Namen des Vogels wäre aber jedes Mißverständnis von vornherein ausgeschlossen. Für den fliegenden Vogel, also bei Behandlung des Luftraumes über dem Biotop, wäre natürlich die Formel $(\text{om})\text{V}(\text{FuGi})$ anzuwenden.

Es braucht wohl kaum besonders darauf hingewiesen zu werden, daß durch die Einführung der autökologischen Formeln die wissenschaftlichen Tier- und Pflanzennamen nicht etwa überflüssig gemacht werden; die Formeln sollen und können ja auch nur eine für den Ökologen wichtige Erläuterung des Namens sein. Die Bedeutung der wissenschaftlichen Namen bleibt also durch die Formeln unberührt.

Will man biologische Einzelheiten über eine Tier- oder Pflanzenart zur Kenntnis bringen, so ist dies bisher nur durch eine meistens recht umfangreiche Beschreibung aller als wesentlich erkannten oder für bezeichnend gehaltenen Lebensäußerungen der betreffenden Form möglich. Die autökologischen Formeln erlauben es aber, die wichtigsten Einzelheiten in Kurzform niederzuschreiben. Dabei zeigt es sich übrigens häufig, daß viele Arten kompliziertere Umweltbeziehungen besitzen, als man zunächst zu vermuten geneigt ist. Versucht man die Formeln für häufige und, wie man deshalb meinen sollte, ökologisch schon gut durchgearbeitete Arten aufzustellen, so wird man oft genug auf Schwierigkeiten stoßen, die häufig erst nach langwierigen eigenen Untersuchungen behoben werden können. Ein Versuch, die Lebensformen des allbekanntesten europäischen Tagpfauenauges, *Vanessa io*, formelmäßig zu erfassen, führt zu etwa der folgenden provisorischen Formel, die noch eine ganze Reihe von Unklarheiten enthält:



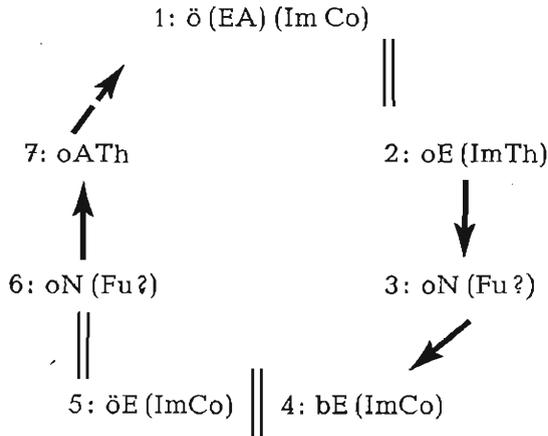
Es dürfte z. B. noch nicht geklärt sein, in welchem Umfange das knackende Flügelgeräusch und das Augmuster in der freien Natur bei der Abwehr gelegentlicher Feinde wirksam ist, wenn auch die Wirksamkeit dieser Einrichtungen nach den Experimenten Steinigers (1939) erwiesen sein dürfte. Ebenso bleibt es noch zweifelhaft, ob das Überwiegen unverwertbarer Hartteile in diesem Falle als ein Schutz vor der Verfolgung durch Insektenfresser bewertet werden kann. Die Formeln sind also geeignet, die Lücken unsres Wissens fühlbar zu machen, wodurch sie zu neuen und gründlichen Beobachtungen anregen.

Als ein weiteres aufschlußreiches Beispiel kann die an peruanischen marinen Sandstränden als häufige Charakterart auftretende Strandkrabbe *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas angeführt werden, die zur Aufklärung ihres autökologischen Komplexes von H.-W. und M. Koepcke (1953) untersucht wurde. Diese Art wurde zum genaueren Studium ausgewählt, weil sie durch ihre ungewöhnlich zahlreichen ökologischen Beziehungen sehr interessant ist und weil sie eine Schlüsselstellung in der Strandbiozönose einnimmt. Die kürzestmögliche Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse war eine fast zwei Druckseiten füllende Liste der der Selbsterhaltung dienenden Lebensäußerungen dieses Strandkrebsses. Aus dieser Liste kann die folgende Grobformel abgeleitet werden:



Sieht man von den Larvenstadien ab, so bewohnt *Ocypode gaudichaudii* drei Lebensstätten: die Oberfläche des Sandstrandes, und zwar der Gezeitenzone und des Trockenstrandes (die beiden linken Formeln), die Spülzone (obere Formel rechts) und den Sandboden unter dem Strand (untere Formel rechts). Obwohl diese Formel sehr lang ist und dem Ungeübten als ein Gewirr nebeneinandergestellter Buchstaben erscheint, kann sie doch dem in die Formelsprache Eingearbeiteten ein eindrucksvolles Bild der ökologischen Beziehungen der Art übermitteln. Die Formel hat einer umfangreichen Liste gegenüber den Vorteil, daß sie kürzer ist und sofort als Ganzes erfaßt werden kann. Wendet man solche Formeln in einer speziellen biozönotischen Arbeit, z. B. über die marinen Sandstrände der peruanischen Küste an, so ist es im allgemeinen natürlich nicht nötig, bei jeder Formel anzugeben, auf welche Lebensstätte sie sich bezieht, weil dann ja nur ganz wenige Lebensstätten behandelt werden, die dem Leser aus dem vorhergehenden Text bekannt sind. Durch das Anfügen von Indizes und Exponenten wäre übrigens noch eine viel exaktere Wiedergabe der beobachteten Verhältnisse möglich, als es durch die oben gebrachte Grobformel geschieht. Dann würde u. a. auch *r* (atmen) berücksichtigt werden können, so daß die Formel dann auch darüber Auskunft gibt, welche der Lebensformen sich durch Luft- und welche sich durch Wasseratmung auszeichnen. Das Beispiel *Ocypode gaudichaudii* zeigt, daß mit den Formeln auch recht kompliziert gebaute autökologische Komplexe erfaßt werden können.

Umfangreiche Formeln findet man besonders bei Arten mit komplizierten Entwicklungszyklen. Der nebenstehende Entwurf eines Formelschemas für die Lebensform des großen Leberegels, *Fasciola hepatica*, bringt eine Reihe von Einzelheiten zum Ausdruck, die sonst nur durch aus-



Entwurf einer autökologischen Grobformel des Entwicklungszyklus von *Fasciola hepatica*.

- | | | | |
|----------------|-------------|---------------------------|---------------|
| 1. reifer Wurm | 2. Ei | 3. Miracidium | 4. Sporozyste |
| 5. Redie | 6. Cercarie | 7. eingekapselte Cercarie | |

fürliche Beschreibungen oder durch Zuhilfenahme von Abbildungen übermittelt werden können. Durch Hinzufügen von Indizes und Exponenten und nicht zuletzt auch durch Einbeziehen der biologischen Grundfunktionen der Artenhaltung würden noch weitere wesentliche Einzelheiten ausgedrückt werden können. Die formelmäßige Erfassung von Entwicklungszyklen und das Vergleichen durch Gegenüberstellen der verschiedenen Formelschemata ließe sich wohl in Botanik wie Zoologie zu einer instruktiven Darstellungsmethode dieser oftmals recht unübersichtlichen Verhältnisse weiterentwickeln.

Das Vergleichen von Isobiozönosen, d. h. von Lebensstätten, die in verschiedenen biogeographischen Regionen einander entsprechen, kann oft sehr aufschlußreich sein. Stellt man z. B. die im Bereich des Humboldtstromes auftretenden Tauchvögel zusammen, so erhält man eine Liste von fünf Arten: *Spheniscus humboldti*, *Pelecanoides garnotti*, *Phalacrocorax bougainvillii*, *Phalacrocorax gaimardi* und *Phalacrocorax b. brasilianus*. Bei Skagen (Dänemark), wo der Verfasser in den Jahren 1942 bis 1945 Gelegenheit zu ausgedehnten ornithologischen Beobachtungen hatte, wurden im küstennahen Meere elf Arten von Tauchvögeln beobachtet, und zwar: *Gavia arctica*, *Gavia stellata*, *Alca torda*, *Uria aalge*, *Uria grylle*, *Fratercula arctica*, *Mergus merganser*, *Somateria mollissima*, *Oidemia nigra*, *Oidemia fusca* und *Clangula hyemalis*. Fast allen diesen Arten kommt für die Schwimmform im Wasser dieselbe Grobformel: $jN(FuPk)$ zu, nur den Pinguin muß man mit $jNFu$ und die Tauchenten, die ihre Nahrung am Meeresboden suchen, mit $oN(FuPk)$ bezeichnen. Die Lebensform der Tauchenten scheint im gesamten Bereich des Humboldtstromes zu fehlen, was darauf zurückzuführen ist, daß der Nahrungshabitat für solche Tiere an großen Teilen der peruanischen und nordchilenischen Küste wegen der starken Brandung und wegen des schon in Strandnähe steil abfallenden Ufers nur in beschränktem Umfange zugänglich ist. Es fehlt in diesem Falle also nicht nur eine systematische Gruppe im Humboldtstrom, sondern eine Lebensform, deren Existenzbedingungen hier nicht ganz erfüllt sind, was auch an der abweichenden Formel erkannt werden kann. Würde man sich nicht nur auf die wenigen Tauchvögel beschränken, sondern alle Arten von Organismen des freien Wassers sowohl im Humboldtstrom als auch in den küstennahen europäischen Meeren mit Formeln belegen und diese dann statistisch auswerten, so würde man wohl recht interessante Ergebnisse erhalten. Auch die Frage, inwieweit sich die einzelnen Arten geographisch weit getrennter Gebiete ökologisch entsprechen, inwieweit also z. B. die Tauchersturmvögel und die Pinguine den Alken und Lummen in Parallele gesetzt werden dürfen, müßte sich durch Ermitteln genauerer Formeln entscheiden lassen. Tischler (1951) bezeichnet das Vorhandensein von ähnlichen Lebensplätzen in Biozönosen mit ähnlichem biozönotischen Strukturgefüge, jedoch in verschiedenen biogeographischen Regionen, als Stellenäquivalenz. Den oben gemachten Ausführungen zufolge sind die autökologischen Formeln also ein Hilfsmittel zur Erforschung der Stellenäquivalenz und der mit ihr verknüpften Probleme.

Für das Höhengrasland (oder Puna) Mittelperus, das in einer Höhe um 4000 m auf weite Strecken der vorherrschende natürliche Lebensraum des Andenhochlandes ist, nennt Maria Koepcke (1954) die folgenden 22 Vogelarten (die Namen der geographischen Rassen wurden fortgelassen) als typisch oder dort mit einer gewissen Regelmäßigkeit vorkommend:

Nothoprocta ornata, *Metriopelia melanoptera*, *Thinocorus orbignyianus*, *Ptiloscelys resplendens*, *Falco fusco-caerulescens*, *Falco sparverius*, *Phalcoboenus albigularis*, *Buteo poecilochrous*, *Cathartes aura*, *Speotyto cunicularia*, *Soroplex puna*, *Geositta cunicularia*, *Geositta saxicolina*, *Asthenes wyatti*, *Asthenes humilis*, *Upucerthia validirostris*, *Cinclodes fuscus*, *Agriornis montana*, *Muscisaxicola flavinucha*, *Muscisaxicola maculirostris*, *Anthus bogotensis*, *Sicalis uropygialis*.

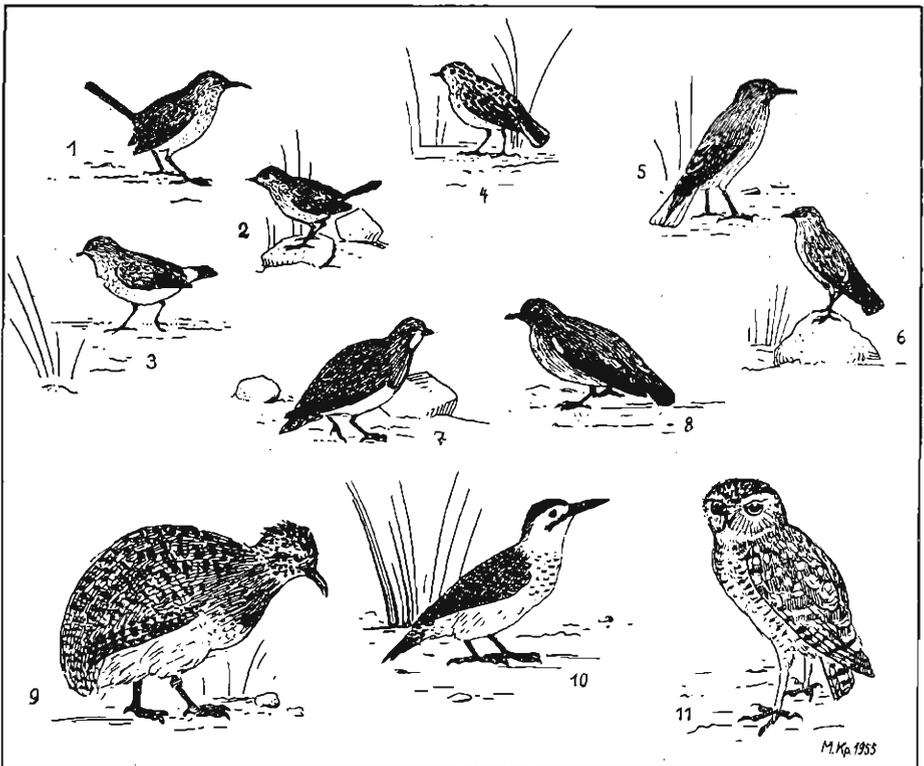


Abb. 5: Beispiele aus der Vogelwelt des Höhengraslandes (Puna) der Anden Mittelperus. 1. *Upucerthia validirostris jelskii* — Furnariidae, 2. *Asthenes h. humilis* — Furnariidae, 3. *Geositta cunicularia juninensis* — Furnariidae, 4. *Anthus bogotensis immaculatus* — Motacillidae, 5. *Agriornis montana insolens* — Tyrannidae, 6. *Muscisaxicola m. maculirostris* — Tyrannidae, 7. *Thinocorus orbignyianus ingae* — Thinocoridae, 8. *Metriopelia m. melanoptera* — Columbidae, 9. *Nothoprocta ornata branickii* — Tinamidae, 10. *Soroplex puna* — Picidae, 11. *Speotyto cunicularia juninensis* — Bubonidae; alle Tiere in $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

In den Meeresdünen und den landwärts angrenzenden steppenartigen Gebieten bei Skagen (Dänemark) findet man nach den Beobachtungen des Verfassers eine den Arten nach ganz andersartige Vogelfauna. Obwohl

das Höhen Grasland der Anden durch seine Höhenlage über dem Meere, durch das Fehlen ausgeprägter Jahreszeiten, durch nur stellenweise sandigen Untergrund und durch seine gewaltige Flächenausdehnung wesentlich von den Meeresdünen und den steppenartigen Lebensräumen Mitteleuropas abweicht, hat es doch in Feuchtigkeitsverhältnissen, extremen täglichen Temperaturschwankungen und vor allem in der Pflanzendecke mit diesem manche Gemeinsamkeit. Läßt man die Ausnahmeerscheinungen wie Rotfußfalk u. a. fort, so können die folgenden 27 Vogelarten als ziemlich regelmäßig in den bezeichneten Lebensräumen bei Skagen vorkommend aufgeführt werden:

Perdix perdix, *Vanellus vanellus*, *Capella gallinago*, *Larus canus*, *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Buteo buteo*, *Circus sp.*, *Corvus corone*, *Pica pica*, *Sturnus vulgaris*, *Turdus pilaris*, *Erithacus rubecula*, *Oenanthe oenanthe*, *Galerida cristata*, *Alauda arvensis*, *Anthus campestris*, *Anthus pratensis*, *Motacilla alba*, *Motacilla flava*, *Emberiza calandra*, *Emberiza citrinella*, *Plectrophenax nivalis*, *Fringilla coelebs*, *Carduelis flavirostris*, *Carduelis cannabina*, *Chloris chloris*.

Stellt man nun für jede Art der beiden Vogellisten die autökologische Formel auf, so kann man für jede der beiden Lebensstätten durch Addieren der Symbole (bzw. der Symbolgruppen) eine Summenformel erhalten. Diese Summenformeln werden allerdings erst vergleichbar, wenn man die Zahlen durch Prozentwerte ersetzt und diese auf glatte Zehner abrundet. Man erhält dann die folgende Gegenüberstellung:

Puna: (6c 2j 1cj 1m 0cm) (1V 7CV 2AV 1AVC) (10Pk 7Kr 6Fu 2Fo 2Mg 1Gi 1Kk 1Pp)
Skagen: (5c 1j 3cj 0m 1cm) (1V 7CV 1AV 1AVC) (9Pk 6Kr 4Fu 1Fo 0Mg 1Gi 1Kk 1Pp)

Werte unter 10% wurden auf 1 aufgerundet. Die Ähnlichkeit zwischen den beiden Formeln ist recht groß, so daß man aus ihr wohl auf eine gewisse ökologische Verwandtschaft der beiden Lebensräume schließen kann. Jedenfalls kommen auf dem Wege über solche Summenformeln die ökologischen Verschiedenheiten und Ähnlichkeiten weit besser zum Ausdruck als durch ein Artenspektrum. In unserem Beispiel stehen sich die beiden Vogelfaunen sehr fern, denn keine Art kommt sowohl in der Puna als auch bei Skagen vor, nur die drei Gattungen *Anthus*, *Falco* und *Buteo* sind gemeinsam, und auch von den Familien sind nur die Falconidae, Accipitridae, Charadriidae, Motacillidae und Fringillidae an beiden Orten vertreten, während die meisten Arten in der Familie ja zum Teil sogar in der Ordnung verschieden sind. Die Ähnlichkeit der Vögel beruht also in diesem Falle nicht auf stammesgeschichtlicher Verwandtschaft, sondern auf gleichartigem Angepaßtsein an ähnliche Umweltbedingungen. Auch in diesem Falle würde eine Untersuchung sämtlicher Organismen, dabei nicht zuletzt der Flora, wohl weitere aufschlußreiche Ergebnisse liefern.

Vergleicht man in derselben Weise die an den marinen Sandstränden Mittelperus bei Lima auftretenden Vögel mit denen, die an den Sandstränden bei Skagen vorkommen, so findet man ebenfalls eine gute Übereinstimmung in der Summenformel. In diesem Falle beruht die Ähnlichkeit aber zu einem beträchtlichen Teil auf einer tatsächlichen nahen Verwandtschaft der Tiere. Von den 22 bei Lima und den 28 bei Skagen an vergleichbaren Strandtypen ziemlich regelmäßig zu beobachtenden Vogelarten

stimmen nämlich 9 (*Squatarola squatarola*, *Crocethia alba*, *Charadrius hiaticula*, *Charadrius alexandrinus*, *Arenaria interpres*, *Numenius phaeopus*, *Haematopus ostralegus*, *Sterna paradisaea* und *Larus marinus*) in der Art überein, während die meisten anderen typischen Strandvögel den gleichen oder nahe verwandten Gattungen angehören. Wirklich verschieden in systematischer Hinsicht sind fast nur die Besucher, nämlich bei Lima: *Rynchops*, *Pelecanus*, *Coragyps*, *Cathartes*, *Vultur* und bei Skagen: *Oidemia*, *Plectrophenax*, *Anthus spinoletta*, *Motacilla* und *Corvus*. Dabei zeigen *Coragyps* und *Cathartes* eine auffallende Ähnlichkeit in der Lebensform mit *Corvus*, was auch in ihren gleichen autökologischen Grobformeln zum Ausdruck kommt. Es ergibt sich also, daß es sehr verschiedenartige Isobiozönosen gibt: solche, in denen gleichartige Lebensplätze vorwiegend von Organismen mit naher Stammesverwandtschaft ausgefüllt werden und solche, in denen zwar ähnliche Lebensformen vorherrschen, aber die Organismen ganz verschiedenen systematischen Kategorien angehören. Dabei ist zu berücksichtigen, daß sich die einzelnen systematischen Gruppen ganz verschieden verhalten können. Warum sie sich verschieden verhalten, ist dabei aus den ökologischen Formeln vielfach ablesbar, wie ein Versuch, auch für andere Strandorganismen Formeln aufzustellen und in entsprechender Weise zu vergleichen, ergeben hat.

Remane (1943) weist darauf hin, daß ein grundlegender Unterschied zwischen dem Stoffkreislauf im Meere und dem der stehenden Süßgewässer besteht, der darin liegt, daß im Meere ein intensiver Stofftransport vom Meeresgrund ins Pelagial stattfindet, weil viele Bodentiere ihre planktonisch lebenden Larven ins Wasser entsenden, eine Erscheinung, die den Süßgewässern fast ganz fehlt. Bei letzteren findet aber durch die zahlreichen Wasserinsekten statt dessen ein starker Stofftransport über die Luft aufs Land statt. Remane schließt daraus, daß die verschiedenen Lebensformen der Meeres- und Süßwassertiere mit dieser Erscheinung in ursächlichem Zusammenhang stehen müssen. Durch eine formelmäßige Erfassung der Faunen und durch statistische Auswertung der Formeln könnte man vielleicht das zur Klärung erforderliche Tatsachenmaterial erhalten. Mit diesem Problem ist aber bereits die Frage nach dem Zusammenwirken der einzelnen Teilglieder der Biozönosen angeschnitten. Grundlegend für die Biozönologie ist es, eine möglichst eingehende Kenntnis der biozönologischen Konnexen zu erhalten, d. h. das innere Beziehungsgefüge, und zwar insbesondere die Nahrungsketten, zu erforschen. Man pflegt die biozönologischen Konnexen als Flächenschemata darzustellen (Tischler 1951 a), indem man die Namen (wegen Raummangels meist nur die Gattungsnamen) der Organismen durch Pfeile verbindet. Durch Hinzufügen der autökologischen Formeln zum Gattungsnamen würde ein solches Schema wesentlich an Inhalt gewinnen. Wie Abb. 2 zeigt, sind dann nämlich solche Namen, die der Betrachter nicht kennt, durch ökologisch wichtige Daten erläutert. Durch Einbeziehung der autökologischen Formeln verliert auch das Schema des biozönologischen Konnexes seine Einseitigkeit, indem es dann nicht mehr ein reines „Nahrungsketten-Schema“ ist. Eine andere Möglichkeit, einen bio-

zönotischen Konnex instruktiv darzustellen, zeigt das Bildschema in Abb. 2. doch muß der Betrachter die Beziehungen der Organismen weitgehend durch eigene Gedankenarbeit selbst zu rekonstruieren versuchen.

Die Brauchbarkeit der in dieser Arbeit aufgezeigten Methode einer Analyse der Lebensformen mit Hilfe einer Formelsprache muß durch weitere intensive Spezialarbeit erprobt und weiter ausgebaut werden. Ich glaube, daß solche Arbeiten in einem Lande mit einer so reichhaltigen Flora und Fauna und mit einer so ungewöhnlich großen Mannigfaltigkeit der natürlichen Lebensstätten, wie Peru es ist, besonders gut durchgeführt werden können.

Verzeichnis der angeführten Literatur.

- A bel, Othenio, 1922: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit.
— 1929: Palaeobiologie und Stammesgeschichte. Jena, 423 pp.
- B ö k e r, Hans, 1935 und 1937: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, Band I, 228 pp. und Band II, 258 pp., Jena.
- C o r t i, U. A., 1954: Notizen zur Biotopologie und Systematik der Vögel. Anz. Orn. Ges. Bayern, IV, 3, p. 183—188.
- E l t o n, Ch., 1947: Animal ecology. 3. Auflage, London, 207 pp.
- F r a n z, Herbert, 1949: Bodenleben und Bodenfruchtbarkeit. Slg. „Biologie“, Bd. 8, 95 pp., Wien.
- G a m s, H., 1918: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vjschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 63.
- G i s l e n, T., 1930: Epibioses of the Gullmar Fjord. Kristinebergs Zool. Stat., Uppsala.
- G o o d a l l, J. D., J o h n s o n, A. W., und P h i l i p p i, R. A., 1951: Las aves de Chile. Buenos Aires, Band II, 445 pp.
- H a e c k e l, Ernst, 1894: Systematische Phylogenie I.
- H e s s e, Richard, 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
— 1935 und 1943: Tierbau und Tierleben, in ihrem Zusammenhang betrachtet; 2. Auflage, 2 Bde.; Jena.
- H e s s e, Richard, und D o f l e i n, Franz, 1910 und 1914: Tierbau und Tierleben, in ihrem Zusammenhang betrachtet; 1. Auflage, 2 Bde.; Jena.
- H u m b o l d t, Alexander von, 1859: Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse.
— In: Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen.; Bd. 2, p. 1—248. Stuttgart — Augsburg.
- K ö e n i g, Otto 1953: Individualität und Persönlichkeitsbildung bei Reihern. Journ. Orn., Vol 94, 3/4, p. 315—341.
- K o e p c k e, Hans-Wilhelm, 1948: Über das Zeichnungsmuster einiger Idotea-Arten (Isopoda). Zool. Jb. (Physiologie) Bd. 61, 4, p. 413—450.
— 1952: Formas de vida y comunidad vital en la naturaleza. Mar del Sur (Lima, Peru), 24, p. 39—66.
— Manuskript: Introducción en la Ecología y Biogeografía con referencia especial al Perú; 1º parte: Las formas de vida. Ser. Divulg. Cient. (Minist. Agricultura, Dir. "Pesquería y Caza".)
- K o e p c k e: Hans-Wilhelm und Maria, 1953: Contribución al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas (Decapoda, Crust.). Publ. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado" (Lima, Perú), Ser. A, 13, p. 1—46.
— 1953 a: Die warmen Feuchtluftwüsten Perus (Eine Einteilung in Lebensstätten unter besonderer Berücksichtigung der Vögel). Bonn. zool. Beitr., 4, Heft 1—2, p. 79—146.

- Koepcke, Maria, 1954: Corte ecológico transversal en los Andes del Peru central con especial consideración de las aves; parte I: Costa, Vertientes occidentales y Región altoandina. Memorias del Mus. Hist. Nat. "Javier Prado", No. 3, p. 1—122.
- Kühnelt, Wilhelm, 1940: Aufgaben und Arbeitsweise der Ökologie der Landtiere. Der Biologe, IX, p. 108—117.
- 1948: Moderne Gesichtspunkte in der Ökologie der Landtiere. Wissenschaft und Weltbild. Verlag Herold, Wien, I, 2, p. 189—194.
- 1953: Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen (Lebensformen in Beziehung zur mechanischen Beschaffenheit des Aufenthaltsortes). Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. 93, p. 57—71.
- Matthes, Ernst, 1953: Die bei *Fumea crassiorella* (Lepid., Psychidae) vor der Metarmorphose stattfindende Drehung als Beispiel einer autonomen Instinkthandlung. Zeitschr. f. Tierpsychologie, Bd. 10, 1, p. 12—24.
- Nowikoff, M., 1930: Das Prinzip der Analogie in der Vergleichenden Anatomie. Jena.
- Raunkiaer, C., 1905: Types biologiques pour la géographie botanique. Acad. royale de science et de lettres. Danemark, Nr. 5.
- 1907: Planterigets Livsformet og derets Betydning for Geografien. Kopenhagen.
- Remane, Adolf, 1943: Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biologia Generalis XVII, 1/2, p. 164—182.
- 1951: Die Besiedlung des Sandgrundes im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Verhandl. Deut. Zool. Ges. in Wilhelmshaven 1951, p. 328—359.
- Steiniger, F., 1939: Die ökologische Bedeutung der Augenflecke bei Insekten. VII. Intern. Kongreß f. Entomologie, Berlin, 15.—20. August. Weimar.
- Schwenke, Wolfgang, 1953: Biozönotik und angewandte Entomologie (Ein Beitrag zur Klärung der Situation der Biozönotik und zur Schaffung einer biozönotischen Entomologie). Beitr. zur Entomologie, Bd. 3, Sonderheft, p. 86—162.
- Tischler, Wolfgang, 1949: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig, 220 pp.
- 1951: Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta Biotheoretica, Vol. IX, Pars IV, p. 135—162, Leiden.
- 1951 a: Der biozönotische Konnex. Biol. Zbl. 70, p. 517—523.
- Warming, E., 1908: Om Planterigets Livsformet. Festkr. udg. af Universitetet Kjöbenhavn.
- Anschrift des Verfassers: Dr. H.-W. Koepcke, Museo de Historia Natural „Javier Prado“, casilla 1109, Lima/Peru.