

Springer Reference Naturwissenschaften

Springer Reference

Rainer Matyssek
Werner B. Herppich

Experimentelle Pflanzenökologie

Grundlagen und Anwendungen

2. Auflage



Springer Spektrum

Springer Reference Naturwissenschaften

Springer Reference Naturwissenschaften bietet Praktikern, Wissenschaftlern und Studierenden zielführendes Fachwissen in aktueller, modularisierter und verständlicher Form. Während traditionelle Handbücher ihre Inhalte bislang lediglich gebündelt und statisch in einer Druckausgabe präsentiert haben, bietet *Springer Reference Naturwissenschaften* eine um dynamische Komponenten erweiterte Online-Präsenz: ständige digitale Verfügbarkeit, frühes Erscheinen neuer Beiträge „online first“ und fortlaufende Erweiterung und Aktualisierung der Inhalte. Die Werke und Beiträge der Reihe repräsentieren den jeweils aktuellen Stand des Wissens des Faches, insbesondere auch in den Anwendungen und in der Verzahnung der verschiedenen Gebiete. Review-Prozesse sichern die Qualität durch die aktive Mitwirkung namhafter Herausgeber(inne)n und ausgesuchter Autor(inn)en. *Springer Reference Naturwissenschaften* wächst kontinuierlich um neue Kapitel und Fachgebiete.

Weitere Bände in der Reihe: <http://www.springer.com/series/15072>

Rainer Matyssek • Werner B. Herppich

Experimentelle Pflanzenökologie

Grundlagen und Anwendungen

2., stark überarbeitete und erweiterte Auflage

mit 208 Abbildungen und 36 Tabellen

 Springer Spektrum

Rainer Matyssek
Wissenschaftszentrum Weihenstephan
Technische Universität München
Freising, Deutschland

Werner B. Herppich
Leibniz-Institut für Agrartechnik
und Bioökonomie e.V.
Potsdam, Deutschland

ISSN 2522-8161 ISSN 2522-817X (electronic)
Springer Reference Naturwissenschaften
ISBN 978-3-662-53463-2 ISBN 978-3-662-53465-6 (eBook)
ISBN 978-3-662-53464-9 (print and electronic bundle)
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-53465-6>

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Springer Spektrum

Verantwortlich im Verlag: Stefanie Wolf

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 1995, 2019

Zahlreiche Abbildungen wurden von der Firma Langenstein & Reichenthaler Werbeagentur gezeichnet. Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von allgemein beschreibenden Bezeichnungen, Marken, Unternehmensnamen etc. in diesem Werk bedeutet nicht, dass diese frei durch jedermann benutzt werden dürfen. Die Berechtigung zur Benutzung unterliegt, auch ohne gesonderten Hinweis hierzu, den Regeln des Markenrechts. Die Rechte des jeweiligen Zeicheninhabers sind zu beachten.

Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag, noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen. Der Verlag bleibt im Hinblick auf geografische Zuordnungen und Gebietsbezeichnungen in veröffentlichten Karten und Institutionsadressen neutral.

Springer Spektrum ist ein Imprint der eingetragenen Gesellschaft Springer-Verlag GmbH, DE und ist ein Teil von Springer Nature.

Die Anschrift der Gesellschaft ist: Heidelberger Platz 3, 14197 Berlin, Germany

Vorwort

Dieses Buch schloss vor Jahren eine bis dahin nicht nur im deutschsprachigen Raum bestehende Lücke für die Vermittlung der experimentellen Pflanzenökologie. In den meisten vorhandenen Lehrbüchern wurde zwar die biologische Basis der Pflanzenökologie behandelt, nicht aber die physikalischen oder physikalisch-chemischen Grundlagen, auf denen die dargestellten Erkenntnisse beruhen. Wissen über diese Grundlagen ist jedoch für ein erfolgreiches Arbeiten auf dem Gebiet der experimentellen Pflanzenökologie unverzichtbar, wie Erfahrungen aus zahlreichen Kursen in diesem Fach gezeigt haben. Ebenso benötigt man eine solide Kenntnis verschiedener wichtiger Methoden, deren Anwendungen und die notwendigen Auswertungen, die bislang in den Lehrwerken keine Erwähnung fanden.

Aufbauend auf den Darstellungen aus der ersten Auflage dieses Buches werden in seiner Neufassung zunächst die wichtigsten relevanten Umweltfaktoren analysiert und in ihrer Bedeutung für die pflanzliche Existenz erläutert. Es wird gezeigt, wie das Wissen über diese Umweltfaktoren in heute weit verbreiteten Messtechniken und Arbeitsmethoden der modernen experimentellen Pflanzenökologie eingegangen ist. In einer Zeit, in der man nicht nur Gaswechsellmessanlagen „von der Stange“ kaufen kann, wird der Bedarf an Information über Einsatz und Anwendung von Messgeräten und -verfahren in der Forschung weiter steigen und damit auch die Notwendigkeit einer kompetenten Ausbildung in entsprechenden Techniken. Komplizierte Messverfahren und Messtechniken sowie die komplexen Zusammenhänge auf Pflanzenebene können leicht zu falschen Anwendungen oder zu Fehlinterpretationen der Ergebnisse führen. Eine ausführliche Darstellung der Grundlagen von Messtechnik und pflanzlichen Reaktionen ist hier eine große Hilfe.

Das Gesamtgebiet der experimentellen Pflanzenökologie kann auf den für ein einziges Buch zur Verfügung stehenden Seiten naturgemäß nur schwerpunktmäßig dargestellt werden. Die Auswahl der Themen für dieses Buch richtet sich dabei in erster Linie nach den Einsatzmöglichkeiten der Messmethoden im Freiland und führt somit zu einer Konzentration auf Fragen des Kohlenstoff- und sowie der abiotischen Umweltfaktoren. Die weiterreichenden Themen Mineralstoffhaushalt und Bodenökologie wurden bewusst ausgeklammert, da für deren Analyse zum Teil andere wissenschaftliche und methodische Anforderungen gelten. Wir fanden es auch zur Unterstützung erfolgreichen wissenschaftlichen Arbeitens wichtiger, bei einzelnen Fragestellungen gezielt in die Tiefe zu gehen als zu viele Aspekte nur oberflächlich

anzusprechen. Allerdings haben wir uns nicht gescheut, elementare Grundlagen der Chemie und Physik einzubeziehen, um sie den Lesenden ins Gedächtnis zurückzurufen. Dies sollte nicht zuletzt den Studierenden zugutekommen.

In dieser neuen Auflage haben wir unser Lehrbuch in vielen Bereichen stark überarbeitet und erweitert und es so (hoffentlich) gut an die neuen Gegebenheiten angepasst. Es wurden die aktuellen pflanzenphysiologischen Erkenntnisse ebenso ausführlich dargestellt wie neue Entwicklungen bei Messtechnik und bei Messgeräten. Da sich an den für ein Verstehen der jeweiligen Experimente und ihrer Ergebnisse unerlässlichen elementaren Grundlagen nichts änderte und wir deshalb in diesem Bereich nicht kürzen konnten und wollten, wurde jetzt der Gesamtumfang des Buches doch deutlich größer.

Vielleicht werden sich einige wundern, dass hier keine Phenotyping- oder Big-Data-Ansätze angesprochen werden, erlauben sie doch das großräumige Erfassen und die umfassende Analyse vieler Einzeldaten. Von den pflanzenökologischen Grundlagen her, bringen sie allerdings nicht wirklich etwas Neues. Vielmehr sind sie für viele Fragestellungen sicherlich eine hilfreiche Umsetzung und Erweiterung der in diesem Buch vorgestellten Methoden und Auswertungen, zu der sich unsere Leserinnen und Leser in entsprechenden anderen Quellen informieren können.

Wir sind uns im Klaren, dass auch mit diesem Buch bei Weitem noch nicht alle relevanten Aspekte der experimentellen Pflanzenökologie abgehandelt werden konnten. Dennoch hoffen wir, mit der getroffenen Auswahl, den Anregungen und Aufmunterungen vieler Kolleginnen und Kollegen sowie Studierender in ausreichendem Maße nachkommen zu sein. Für alle wohlwollenden Kommentare, aber auch für die kritischen sei an dieser Stelle ganz herzlich gedankt.

Dezember 2019
Potsdam und Bayreuth

Werner B. Herppich
Rainer Matyssek

Danksagung

Unser Dank gilt Dr. Madeleine S. Günthardt-Goerg, Dr. Christoph Scheidegger, Dr. Karl-Heinz Häberle, Dr. Thorsten E.E. Grams und Dr. Maik Veste für die Erlaubnis, Fotos, Illustrationen, oder bzw. unveröffentlichte Ergebnisse ihrer Arbeit für dieses Buch verwenden zu dürfen, ebenso allen Firmen, die gerne hervorragendes Fotomaterial zur Verfügung stellten. Frau Beate Spehr (ATB) und Herrn Lars Wilker vom BioSzi Redaktionsbüro danken wir für sein sachkundiges Lektorat, Frau Sabine Wittmann für ihre Hilfe beim Kapitel Chlorophyllfluoreszenz. Ein ganz besonderer Dank geht an den Springer Verlag und hier insbesondere an Frau Stefanie Wolf und Frau Feray Steinhart für die immer freundliche und geduldige Beratung und Hilfe beim Erstellen dieses Buches. Ganz speziell möchten wir uns auch bei Frau Margaretha Herppich für das Korrekturlesen von schier unendlich vielen Seiten bedanken.

Nicht zuletzt möchten wir uns an dieser Stelle auch ganz herzlich bei Dr. Dieter J. von Willert bedanken, der dieses Buch ursprünglich initiiert und mitgetragen hat.

Inhaltsverzeichnis

Teil I Einführung	1
1 Ökologie, Standort, Arbeitsfelder, Konzepte	3
1 Der Begriff Ökologie	4
2 Der Standort als kleinste ökologische Einheit	7
2.1 Die abiotischen Faktoren	10
2.2 Die biotischen Faktoren	11
2.3 Die Pflanze	11
3 Arbeitsfelder und Vorgehen experimenteller Ökologie	14
3.1 Die physiografische und biologische Erfassung des Standortes	15
3.2 Faktorenanalyse	17
3.3 Verifizierung	19
4 „Philosophie“ der experimentellen Pflanzenökologie	21
Literatur	26
Teil II Strahlung und Temperatur	27
2 Qualitäten, Quantitäten und Gesetzmäßigkeiten der Strahlung	29
1 Strahlungsgesetze	30
1.1 Schwarze Körper	31
1.2 Stefan-Boltzmann-Gesetz	33
2 Sonnenstrahlung	36
3 Langwellige thermische Strahlung	41
4 Messprinzipien, Einheiten	44
4.1 Photosynthetisch aktive Strahlung	44
4.2 Globalstrahlung	46
4.3 Gesamtstrahlung	47
Literatur	48
3 Wärme und Temperatur – Messung und Temperierung	49
1 Energie, Temperatur und spezifische Wärme	50
2 Wärmeübertragung	52

3	Methoden der Temperaturmessung	53
3.1	Flüssigkeitsthermometer	54
3.2	Infrarotthermometer	55
3.3	Widerstandsthermometer und Thermoelemente	55
3.3.1	Widerstandsthermometer	55
3.3.2	Thermoelemente	57
4	Beispiele von Thermoelementmessanordnungen	60
4.1	Beispiel 1: Die Thermoelementanordnung im Xylemflussmesser nach Cermak und Kucera	61
4.2	Beispiel 2: Das isopiestiche Psychrometer nach Boyer und Knipling	63
5	Wärmeaustausch mittels Peltier-Elementen	64
	Literatur	66
Teil III	Luft und Wind	67
4	Allgemeine Gasgesetze – Grundlagen ökophysiologischer Messung	69
1	Luft – ganz allgemein betrachtet	70
2	Satz des Avogadro	72
3	Boyle-Mariotte-Gesetz	73
4	Gay-Lussac-Gesetz	74
5	Allgemeines Gasgesetz	74
6	Ideale und reale Gase	76
7	Dalton-Partialdruckgesetz	77
8	Barometrische Höhenformel	77
9	Diffusionsgesetze	79
	Literatur	85
5	Atmosphäre und ihre Gase – Messung in Luft und Wasser	87
1	Gase und Pflanzenphysiologie, eine kurze Einführung	88
2	Löslichkeit von Gasen	89
3	CO ₂ -Messung in Luft	94
4	O ₂ -Messung in Luft	98
	Literatur	99
6	Bewegte Luft – Wind, Grenzschicht, Konvektion und deren Bestimmung	101
1	Wind	102
2	Luftgrenzschicht	102
3	Definition der Konvektion	104
4	Ökologische Bedeutung von Grenzschicht und Konvektion in Blättern	108
5	Methoden der Windmessung	111
	Literatur	113

Teil IV Wasser als physikalisch-chemische Substanz 115

7 Wasser in seinen drei Zustandsformen – Struktur und Chemie 117

1 Einige Bemerkungen zur Molekülstruktur von H₂O 118

2 Wasserstoffbrückenbindung 119

3 Struktur von festem und flüssigem Wasser 122

4 Oberflächenspannung, Kohäsion, Adhäsion und Kapillareffekt 125

5 Wasser als Lösungsmittel 129

Literatur 134

8 Energetik des Wassers – chemisches Potenzial und Wasserpotenzial mit seinen Teil-Komponenten 135

1 Wasserpotenzial – eine kurze Einleitung 135

2 Gibbssche freie Enthalpie 136

3 Chemisches Potenzial 138

4 Definition des Wasserpotenzials 140

5 Druckpotenzial 143

6 Osmotisches Potenzial 146

Literatur 157

9 Physik des Wasserdampfes – Luftfeuchte und Wasserdampfgradienten 159

1 Phasendiagramm des Wassers 160

2 Sättigungsdampfdruck von Wasser im ökologischen Temperaturbereich 166

3 Definitionen der Luftfeuchte 169

4 Angabe der Luftfeuchte bei unterschiedlichem Luftdruck 173

5 Definitionen des Luftfeuchtedefizits und des Wasserdampfgradienten 174

6 Luftfeuchte als thermodynamische Größe 177

7 Methoden der Luftfeuchtemessung 180

7.1 Messmethoden der relativen Luftfeuchte 181

7.2 Messmethoden der absoluten Luftfeuchte 181

7.3 Messmethoden zur qualitativen Schätzung des Luftfeuchtedefizits 186

Literatur 188

Teil V Gaswechsel der Blattorgane 189

10 Physikalische Grundlagen von Transpiration, CO₂-Aufnahme, Gasleitfähigkeiten und deren Bestimmungen 191

1 Gaswechsel – ein kurze Einführung 192

2 Transpirationsrate und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf 196

3	Stomatäre, kutikuläre und Grenzschichtleitfähigkeit für Wasserdampf	198
4	Transpirationsrate und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf in den neuen Einheiten	201
5	Netto-CO ₂ -Austauschrate und Blattleitfähigkeit für CO ₂	204
6	Abgeleitete Parameter aus Gaswechsellmessungen	205
7	Widerstand und Leitfähigkeit des Mesophylls während des Blattgaswechsels	210
	7.1 Mesophyllleitfähigkeit für CO ₂ (^{Mes} g _{CO₂)}	211
	7.2 Implikationen für die Interpretation der Photosynthese ...	212
	7.3 Die ökophysiologische Dimension von ^{Mes} g _{CO₂}	214
	7.4 Mechanistische Grundlagen von ^{Mes} g _{CO₂}	216
	7.5 Bestimmungsverfahren von ^{Mes} g _{CO₂}	216
	7.6 Praktische Relevanz	217
8	Bezugsgrößen für Gaswechsellmessungen	217
9	Zahlenbeispiel	219
	Literatur	220
11	Methoden der Gaswechsellmessung – historische und aktuelle	221
1	Momentanmethode nach Stocker	222
2	Offene und geschlossene Gaswechsellmesssysteme	222
	2.1 Porometer zur Wasserdampfdiffusion	223
	2.2 Systeme zur gleichzeitigen Messung der Transpirationsrate und der Netto-CO ₂ -Austauschrate	227
3	Berechnung und Korrektur von Gaswechselldaten	244
	Literatur	251
12	Ergebnisbeispiele aus Gaswechselluntersuchungen	253
1	Abhängigkeit des Gaswechsels von den Klimafaktoren	254
2	CO ₂ -Abhängigkeit des Gaswechsels	262
	Literatur	270
13	Chlorophyllfluoreszenzanalyse	271
1	Chlorophyll-Lichtabsorption, Absorptionsspektren und konjugierte Systeme	272
2	Lichtabsorptions- und Energiedissipationsvorgänge im Chlorophyllmolekül	278
3	Struktur und Funktion des Photosyntheseapparates	282
4	Schnelle und langsame Fluoreszenzinduktionskinetik – Kautsky-Effekt	288
	4.1 Analyse der Fluoreszenzkinetik	289
	4.2 Fluoreszenzlöschung und Elektronentransport	290
5	Chlorophyllfluoreszenzmesssysteme	296
	5.1 Systeme mit kontinuierlich eingestrahltm Anregungslicht	296
	5.2 Modulierte Fluorometer	297
	5.3 Chlorophyllfluoreszenzbildanalysesysteme	300

6	Analyse von Fluoreszenzmessungen	302
6.1	Analyse der schnellen Kinetik	303
6.1.1	$F_0, F_V/F_M$	303
6.1.2	OJIP-Test	306
6.2	Analyse der langsamen Kinetik	309
6.2.1	Rfd -Wert	309
6.2.2	Fluoreszenzlöschungs(Quenching)-Analyse	309
6.2.3	Photosynthetische Elektronentransportrate	315
7	Anwendungsbeispiele für Chlorophyllfluoreszenzanalysen	317
7.1	Herbizidresistenz	317
7.2	Hitzestress	318
7.3	Trockenstress	321
	Literatur	324
14	Sauerstoffmessung und Analyse stabiler Isotope	327
1	Messung des Sauerstoffgaswechsels von Blattstücken	328
1.1	Polarografische Sauerstoffmessung in der Gasphase	328
1.2	Verfahren	330
1.3	Einsatzmöglichkeiten	331
2	Analyse stabiler Isotope	332
2.1	Stabile Isotope – Definition und Eigenschaften	332
2.2	Erfassung und Analytik mit Massenspektrometrie	334
2.3	Bezüge zum Gasaustausch der Blattoorgane	338
2.4	Stabile Isotope als Tracer	347
2.5	Stabile Isotope – Bedeutung in der experimentellen Pflanzenökologie	354
	Literatur	354
Teil VI	Wasser in der Pflanze	357
15	Wasserzustand der Pflanze	359
1	Wasserbilanz	360
2	Wasseraufnahme	362
2.1	Indirekte Messmethoden	362
2.2	Direkte Messmethode	364
3	Wasserzustand	366
4	Wassergehalt und daraus abgeleitete Größen	367
5	Wasserzustandsgleichung	372
5.1	Definition am Beispiel einer Einzelzelle	372
5.2	Alternative Ansätze zur Beschreibung des Wasserzustandes	374
5.3	Elastizitätsmodul und Wasserspeicherkapazität	377
5.4	Erweiterung des Modells auf Gewebe und Organe	381
6	Matrixpotenzial	382
7	Gravitationspotenzial und das Gesamtwasserpotenzial	385
	Literatur	387

16 Methoden der Wasserzustandsmessung – Kompensationsmethoden, Psychrometrie und Zelldrucksonde	389
1 Kompensationsmethode und Grenzplasmolyse	390
2 Psychrometrie	393
2.1 Psychrometer nach Richards und Ogata	395
2.2 Psychrometer nach Spanner	400
2.3 Taupunkthygrometrische Methode	401
2.4 Isopiesticisches Psychrometer nach Boyer und Knipling ...	408
3 Zelldrucksonde nach Zimmermann und Steudle	417
Literatur	424
17 Methoden der Wasserzustandsmessung – Druckkammer und Druck-Volumen-Analyse	425
1 Druckkammermethode nach Scholander	426
1.1 Prinzip	426
1.2 Aufbau der Druckkammer	426
1.3 Theorie der Druckkammermessung	427
1.4 Fehlermöglichkeiten und Probleme bei der Messung mit der Scholander-Druckkammer	431
2 Druck-Volumen-Analyse	437
2.1 Durchführung der Messung	438
2.2 Alternative Methoden der Versuchsdurchführung	439
2.3 Auswertung und Interpretation der Ergebnisse	444
3 Sperry-Apparatur	456
Literatur	460
18 Wasserfernttransport in der Pflanze – Grundlagen und Messverfahren	463
1 Ferntransport des Wassers in der Pflanze	464
2 <i>Heat-pulse</i> -Methode	464
3 Prinzip der Massenflussmessung	466
4 <i>Heat-balance</i> -Methode	467
5 Thermal dissipation probe	470
6 <i>Heat-field-deformation</i> -Methode	474
7 <i>Heat-ratio</i> -Methode	477
8 <i>Thermal dissipation probe</i> mit <i>external heating</i>	480
9 Bestimmung des Xylemmassenstroms – eine physikalisch „absolute“ Methode?	482
10 Welches der dargestellten Verfahren ist zu bevorzugen?	483
11 Ausgewählte Ergebnisse	483
12 Bedeutung in der experimentellen Pflanzenökologie	485
Literatur	489

Teil VII Energieumsatz	491
19 Strahlungs- und Energiebilanz von Blättern – Blatteigenschaften im Zentrum von Strahlungsflüssen	493
1 Optische Eigenschaften der Pflanzen	495
2 Das Blatt im Zentrum von Strahlungsflüssen	499
3 Energiebilanz von Blättern	503
3.1 Wärmeleitung	504
3.2 Wärmespeicherung Q_H	504
3.3 Wärmeaustausch (Konvektion) C	505
3.4 Energieumwandlungen Q_{Ph} , Q_M und Q_{Tr}	507
4 Das Blatt im Zentrum von Energieflüssen	510
5 Modell zur Energiebilanz	513
Literatur	516
Stichwortverzeichnis	517

Teil I

Einführung



Ökologie, Standort, Arbeitsfelder, Konzepte

1

Inhalt

1	Der Begriff Ökologie	4
2	Der Standort als kleinste ökologische Einheit	7
2.1	Die abiotischen Faktoren	10
2.2	Die biotischen Faktoren	11
2.3	Die Pflanze	11
3	Arbeitsfelder und Vorgehen experimenteller Ökologie	14
3.1	Die physiografische und biologische Erfassung des Standortes	15
3.2	Faktorenanalyse	17
3.3	Verifizierung	19
4	„Philosophie“ der experimentellen Pflanzenökologie	21
	Literatur	26

Zusammenfassung

Dieses Kapitel definiert „Ökologie“ als naturwissenschaftlichen Teilbereich der „Biologie“ und fokussiert die Forschung der „Experimentellen Pflanzenökologie“ auf den pflanzlichen „Standort“ im Feld als kleinste ökologische Einheit mit ihren multifaktoriellen Interaktionen. Charakteristische Arbeitsfelder, Konzepte sowie der wissenschaftliche Anspruch der vorgestellten Disziplin werden skizziert.

Schlüsselwörter

Abiotische Faktoren · Biotische Faktoren · Biologische Standorterfassung · Fehler-Fortpflanzungs-Gesetz · Faktorenanalyse · Messfehler · Messmethode · Messwert · Naturwissenschaftliche Definitionen · Ökologische Feld- und Laborforschung · Pflanze · Physiografische Standorterfassung · Validierung (Verifizierung/Falsifizierung)

1 Der Begriff Ökologie

„Ökologie“ ist zu einem viel gebrauchten Wort unserer Gegenwart geworden. Als Begriff steht „Ökologie“ in seiner eigentlichen Bedeutung für eine Teildisziplin der Biologie und damit für einen Bereich der Naturwissenschaften. Leider werden „Ökologie“ und vor allem die Vorsilbe „Öko-“ auch im kommerziellen Kontext oder ideologisierend verwendet, wobei der naturwissenschaftliche Bezug oft verfälscht oder ignoriert wird und die verfolgte Argumentation nicht mehr objektiv gedeckt ist. In solchen Fällen wird der Begriff missbräuchlich verwendet, was zu einem Zerbild führt und in weiten Teilen der Öffentlichkeit durchaus auch als ein solches erkannt wird. Die Folge sind Diskreditierung und schwindende Akzeptanz des Begriffs, was sich bis in die Naturwissenschaften hinein nachteilig auswirken und die ökologische Forschung behindern kann.

Demgegenüber war naturwissenschaftlich fundierte, ökologische Forschung wohl noch nie so wichtig wie heute – sie ist zu einem für die Menschheit zentralen Aspekt geworden, angesichts der fortschreitenden globalen Bevölkerungsexplosion und der Folgeprobleme der Ernährungssicherheit, des Landnutzungs- und Klimawandels, der Umweltzerstörung und Ressourcenübernutzung. Die genannten Probleme erreichen gegenwärtig menscheitsbedrohende Ausmaße. Um die Probleme verlässlich einschätzen zu können und zumindest eine Chance zur Beherrschung zu erhalten – oder wenigstens entgegenwirken zu können – braucht es solide prozess- und Ursache-Wirkungs-bezogene Forschung, und dazu gehört vor allem auch die ökologische. Das vorliegende Buch vertritt daher die naturwissenschaftliche Dimension des Begriffs „Ökologie“ und will diese stärken.

Jede wissenschaftliche Forschung benötigt eine solide methodische Fundierung. Hierin bildet „Ökologie“ als Teildisziplin der Biologie keine Ausnahme. Das Buch will daher in einen wesentlichen methodischen Teilbereich der naturwissenschaftlichen Grundlagenforschung einführen, jenen der experimentellen Pflanzenökologie und Ökophysiologie, und eine Auswahl an physikalisch-chemischen Gesetzmäßigkeiten, deren Anwendungen sowie erzielte Forschungsergebnisse demonstrieren.

Wie ist aber nun „Ökologie“ als Naturwissenschaft definiert?

Hierzu müssen wir in das Jahr 1860 zurückblicken. In jenem Jahr hat der Zoologe und Pflanzenwissenschaftler Ernst Haeckel, zugleich eng verbundener Mitstreiter Darwins, den Begriff Ökologie (abgeleitet vom altgriechischen *oikos*: ein Ort, um darin zu leben) in die Wissenschaft eingeführt und allgemeingültig definiert. Er schrieb:

Unter Oecologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle „Existenzbedingungen“ rechnen können. Diese sind teils organischer, teils anorganischer Natur. . . . Zu den anorganischen Existenzbedingungen, welchen sich jeder Organismus anpassen muss, gehören zunächst die physikalischen und chemischen Eigenschaften seines Wohnorts, das Klima (Licht, Wärme, Feuchtigkeits- . . . verhältnisse der Atmosphäre), die anorganischen Nahrungsmittel, Beschaffenheit des Wassers und des Bodens etc. Als organische Existenzbedingungen betrachten wir sämtliche Verhältnisse des Organismus zu den übrigen Orga-

nismen, mit denen er in Berührung kommt, und von denen die meisten entweder zu seinem Nutzen oder zu seinem Schaden beitragen.

Entscheidend ist hierbei bereits der erste Satz: „Unter Ökologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von der Beziehung des Organismus zur umgebenden Außenwelt.“

Oder im heutigen Sprachduktus auf den Punkt gebracht: Ökologie ist die Wissenschaft von den Umweltbeziehungen der Lebewesen.

Diese gleichermaßen einfache wie umfassende Definition ist von allen Autoren, die nach Haeckel versucht haben, Ökologie zu umschreiben, weder erreicht noch übertroffen worden. Aus ihr leiten sich die Aufgaben der Ökologie als einer mes-senden und exakten Naturwissenschaft ab.

Zu betonen ist hierbei, dass „Umweltbeziehungen“ durchaus Wechselwirkungen zwischen Lebewesen (Organismen) und Umwelt ausdrückt, da Lebewesen nicht nur von der abiotischen und biotischen Umwelt beeinflusst werden, sondern diese auch selbst beeinflussen (z. B. Bodenbildung oder Bestandsinnenklima). Lebewesen verändern durch ihre Existenz daher auch die Umwelt, an die sie sich anpassen.

Trotz der Prägnanz ergänzte Haeckel seine obige Definition 1866 und 1870 noch um die folgenden zwei wesentlichen Aspekte, die kommentierend zur Präzisierung beitragen:

- ▶ „Ökologie soll Bedingungen im Kampf ums Dasein untersuchen.“

und

- ▶ „Ökologie ist die Lehre von der Ökonomie der Organismen.“

Begründet in den 1860er-Jahren wird die Ökologie nicht nur als vergleichsweise junge Disziplin der Biologie erkennbar, sondern es werden in der letzten Ergänzung auch erstmals die beiden Begriffe Ökologie und Ökonomie miteinander in Beziehung gesetzt. Betrachten wir daher nochmals das Wort *oikos*. Mit dem „Ort, um darin zu leben“ meinte man im antiken Griechenland Haus oder Haushalt und die Wirtschaftsgemeinschaft, die beides gestaltete. *Logos* steht für Lehre. Somit ist „Ökologie“ die Wissenschaft über das Haushalten – im gegebenen Fall der natürlichen Ressourcen (Energie, Nährelemente, Wasser) durch die organismischen Lebensgemeinschaften. Die begriffliche Nähe von Ökologie und Ökonomie wird damit unmittelbar deutlich und auch, dass Ökologie die Lehre von der Ökonomie der Organismen ist.

Wie lässt sich aber Ökonomie im Kontext der Ökologie präzisieren?

Ökonomie bedeutet hier: Die Lebensfunktionen eines Organismus sind hinsichtlich einer (d. h. seiner) stofflichen und energetischen Kosten-Nutzen-Bilanz gerade soweit auf die Umwelt abgestimmt, dass seine Existenz (und Persistenz) möglich ist. Bei Pflanzen stehen die Kosten für den Bedarf an Licht, Wasser und Nährelementen (inkl. Kohlenstoff), dessen Ausmaß den marginalen Vorteil (als Nutzen) gegenüber den Konkurrenten im Ökosystem bedingen kann. Somit kann Ökologie als Naturwissenschaft auch unmittelbar die „Bedingungen im Kampf ums

Dasein“ verständlich machen. Ökologie wird damit zum **Schauplatz der Selektion** und infolgedessen der Evolution.

Aus den beiden Ergänzungen Haeckels lässt sich somit erkennen, dass Ökologie untrennbar mit der **Evolution der Organismen** verbunden ist.

Hintergrundinformation

Hutchinson (1956) hat das Zusammenspiel von Ökologie und Evolution in einer sehr anschaulichen Allegorie dargestellt. Er beschreibt Evolution als ein Theaterstück. Die Bühne entspricht dabei dem Ökosystem, das Bühnenbild der abiotischen Umwelt. Die einzelnen Rollen des Theaterstückes entsprechen den verschiedenen Arten. Die Schauspieler verkörpern in diesem Gleichnis die Individuen der einzelnen Arten. Hier wird deutlich, dass die Individuen einer Art (= Schauspieler) bedingt durch ihre begrenzte Lebensspanne austauschbar sind, während die Art selbst (= Rolle) langfristigen Bestand hat. Das Besondere an den Rollen ist nun, dass sie nicht starr festgeschrieben sind, sondern dass sie sich fortlaufend weiterentwickeln. Wie in einem Fortsetzungsroman verschwinden auch manche Rollen und kommen neue dazu. Diese Weiterentwicklung und Veränderung der Rollen sowie Beendigung und Neuentstehung resultieren aus dem Zusammenspiel der Rollen untereinander und der Abstimmung mit dem „abiotischen“ Bühnenbild. Auch das Bühnenbild (= abiotische Umwelt) ist nicht immer gleich, sondern verändert sich infolge von Abnutzung (Erosion) und Neubildung ebenfalls. Dieses Zusammenwirken formt die einzelnen Arten (= Rollen) und stellt den Selektionsdruck dar, der auf die Arten einwirkt. Die Regie in diesem Theaterstück spielt der Zufall. Er bestimmt die Kombination und Intensität der auf die Arten (= Rollen) einwirkenden Faktorenregime.

Man erkennt im Zusammenwirken der einzelnen Faktoren (Arten untereinander [= Rollenbeziehungen] und Arten mit der abiotischen Umwelt [= Rollen und Bühnenbild]) die ökologischen Wechselwirkungen im Gesamtsystem, das dem Ökosystem (= Bühne) entspricht, und dass der Selektionsdruck aus diesen Wechselwirkungen resultiert.

Damit sind **ökologische Beziehungen** (= „die Ökologie“) die **Grundbausteine der Evolution**, und die Evolution ist langfristig die Konsequenz aus der Auseinandersetzung mit vielen kurzfristigen ökologischen Szenarien (= Momentaufnahmen des Theaterstücks, Szenenbilder). Man könnte auch sagen: Evolution ist der Spielfilm, wobei in jedem Einzelbild der Filmrolle die Ökologie verkörpert ist.

Als **Fazit** bleibt festzuhalten: **Evolution und Ökologie sind nicht voneinander trennbar, sie bilden ein Kontinuum**; oder im Sinne von Hutchinson ausgedrückt: **Ökologie untersucht das Schauspiel der Evolution**.

Zusammenfassend lässt sich also Ökologie als die Wissenschaft der **Wechselwirkungen zwischen den Organismen und deren abiotischer Umwelt** definieren. Hierzu ist es nötig, die Umwelt des Organismus und diesen selbst messend zu erfassen und zu analysieren. In den folgenden zwei Abschnitten werden wir dies näher ausführen.

Zuvor wird jedoch noch auf eine begriffliche Vermengung zwischen „Umwelt“ und „Umgebung“ hingewiesen, die zu vermeiden ist, aber häufig als Definitionen gelten:

- **Umwelt** ist bezogen auf den Organismus durch Ursache-Wirkungs-Beziehungen bestimmt und daher für diesen von existenzieller Bedeutung und für dessen Lebensweise relevant.
- **Umgebung** ist nur durch räumliche Nähe zum Organismus bestimmt, die ausschließlich aus der Perspektive des menschlichen Beobachters resultiert.

2 Der Standort als kleinste ökologische Einheit

Ein **Ökosystem** ist definiert als ein Ausschnitt aus der Biosphäre und stellt ein multifaktorielles (und multiorganismisches) Beziehungsgefüge mit in sich teilweise geschlossenen Stoffflüssen dar, die durch einen nicht reversiblen Energiefluss durch das Gefüge angetrieben werden. Nach dieser Definition kann man auch den gesamten Erdball als *ein globales Ökosystem* auffassen. Folgende Feststellungen sind aber noch wichtig:

- Ökosysteme haben immer eine räumliche Verortung, sind jedoch räumlich nicht präzise abgrenzbar.
- Ursache hierfür ist, dass Ökosysteme offene Systeme sind – sie stehen im Stoff- und Energieaustausch mit der Umwelt (anderen Ökosystemen), was bedingt, dass die internen Stoffflüsse nur teilweise in sich zu Kreisläufen geschlossen sind.
- Ökosysteme sind begrenzt zur Selbstregulation befähigt und gehorchen hierbei der Thermodynamik mit ihren drei Hauptsätzen. Wichtig ist, dass die Energieflüsse durch Ökosysteme stets die Entropie „im gesamten Universum“ vergrößern müssen, was durch Wärmefreisetzung erfolgt. Jedoch können nur andere Energieformen als Wärme zur biologischen Arbeitsleistung und lokalen Verringerung der Entropie im Ökosystem genutzt werden. Die Wärmefreisetzung zur Entropievergrößerung insgesamt bedingt somit, dass die Energieflüsse durch das Ökosystem irreversibel sind – und damit im Ökosystem keine geschlossenen Kreisläufe bilden können. Andernfalls läge ein Perpetuum mobile vor.

Die Definition auf den Punkt gebracht:

- ▶ Ökosysteme sind Beziehungsgeflechte zwischen Organismen und ihrer abiotischen und biotischen Umwelt auf begrenztem (aber nicht präzise abgrenzbarem) Raum, die als offene Systeme mit der Außenwelt Stoff- und Energieflüsse austauschen und zur Selbstregulation befähigt sind.

Ökosysteme kann man in funktionelle Untereinheiten aufteilen (*compartments*, z. B. Bodenbereich oder Organismengruppen) und sie lassen sich in Ausprägungen als z. B. Wald, Wiese, Wüste oder Meer voneinander unterscheiden. Solche Einteilungen und Abgrenzungen können je nach Fragestellung von Forschungsprojekten nützlich sein, sind aber willkürlich, da Ökosysteme oft gleitend ineinander übergehen und zudem äußerst vielgestaltig sind. Zum Beispiel können Waldökosysteme als boreale Fichtenwälder oder tropische Regenwälder auftreten.

Vielfach ist es nützlich, den **Lebensraum einer Pflanze**, in dem sie mit anderen Organismen zusammenlebt, zu erfassen und gegen Lebensräume anderer Arten abzugrenzen. Solche Lebensräume sind kleinere und daher überschaubarere Untereinheiten von Ökosystemen. Man bezeichnet den *Lebensraum einer Organismengemeinschaft* als **Biotop**. Ein solcher Biotop kann z. B. eine Hecke, ein Kahlschlag, ein Tümpel oder eine Salzwiese sein. Man sollte einen Biotop allerdings nicht mit einem Standort gleichsetzen (s. u.), wie dies verschiedentlich gemacht wird, denn *ein Biotop besteht in der Regel aus einer Vielzahl von Standorten*.

Dies lässt sich an einigen Beispielen verdeutlichen. Ein Feuchtbiotop ist kein einheitliches Gefüge, sondern umfasst offenes Wasser, Verlandungszonen, staunasse Bereiche, bis hin zu trockenen Zonen. Er ist durch mindestens einen Gradienten geprägt, entlang dem es viele verschiedene Standorte gibt.

Ähnlich ist der Biotop Salzwiese als Teil des Ökosystems Wattenmeer zu beurteilen. Auch auf einer Salzwiese gibt es vom offenen Meer bis zum Deichfuß deutliche Gradienten, deren augenfälligster der abnehmende Salzgehalt im Boden ist. Das bedeutet, dass es im Biotop Salzwiese viele verschiedene Standorte gibt. Betrachten wir *Salicornia europaea*, so steht diese Art als Erstbesiedler des Wattbodens auf regelmäßig überfluteten, offenen Stellen genauso wie in Flächen, auf denen andere Salzwiesenarten dominieren und die nur gelegentlich überflutet werden. Im Biotop Salzwiese kann *Salicornia* also sehr unterschiedliche Standorte besiedeln.

Damit sind wir auf der ökologisch kleinsten Betrachtungsebene, der des **Standorts**, angelangt. Dieser ist ein räumlich eng begrenzter Bereich, in dessen Zentrum – im Kontext dieses Lehrbuchs – die Pflanze steht. Er ist in der Pflanzenökologie aufgrund der pflanzlichen Ortsgebundenheit gut definierbar und als *kleinste ökologische Einheit* erkennbar.

Die Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen der Pflanze und allen abiotischen und biotischen Faktoren des Standortes ist das Hauptanliegen der experimentellen Pflanzenökologie und Ökophysiologie. Wegen der Bedeutung des Standortes für experimentelles ökologisches Arbeiten müssen wir uns näher mit dem Begriff „Standort“ beschäftigen.

Der Standort besitzt als wichtigste Merkmale eine *räumliche und zeitliche Ausdehnung* sowie eine *stoffliche Komponente*. Für die messende Erfassung genügt daher nicht eine Momentaufnahme im Sinne eines Schnappschusses, denn dynamische Abläufe lassen sich nicht mit den Mitteln statischer Betrachtung darstellen. Die richtige Beschreibung eines Standortes ist eher mit einem Film zu vergleichen. Anzahl und Verteilung von Beobachtungszeiträumen im Jahresverlauf und über die Jahre hin entscheiden darüber, wie umfassend unser Wissen über den Standort wird.

Die Schwierigkeit, einen Standort zu beschreiben, liegt in der Tatsache, dass er sich genau wie ein Ökosystem und ein Biotop immer in einem Fließgleichgewicht (Pseudo-Steady-State) der Stoff- und Energieflüsse und nie in einem statischen Gleichgewicht (Steady State) befindet. Die Variabilität langer Beobachtungszeiträume wird einen Standort als zeitlich „instabil“ erscheinen lassen, obwohl er durchaus ökologisch stabil ist. Es kann daher mitunter zweckmäßig sein, „ausreichend kurze“ Beobachtungszeiträume zu wählen, die quasi-stationäre Zustände liefern, die aber trotzdem für ein streng umrissenes Zeitraster standortgültige Aussagen erlauben. Es wird im Wesentlichen von der Fragestellung abhängen, welches Vorgehen das geeignete ist.

Unter Berücksichtigung der zeitlichen, räumlichen und stofflichen Komponente lässt sich der Standort in einem Schaubild darstellen (Abb. 1). Er besteht im Wesentlichen aus drei Teilen:

- der Summe aller abiotischen Faktoren,

- der Pflanze selbst mit ihren Strukturen und Funktionen sowie
- einer Vielzahl biotischer Faktoren.

Zwischen allen aufgeführten Faktoren gibt es mannigfaltige Abhängigkeiten und Wechselwirkungen, die nur begrenzt in einem Schema eingezeichnet werden können. Wir werden uns in diesem Buch ausschließlich mit den auf die Einzelpflanze wirkenden abiotischen Faktoren beschäftigen, dürfen dabei aber nicht vergessen, dass die Pflanze die abiotischen Faktoren ihres Standorts ganz wesentlich mitprägt (in Abb. 1 haben wir dies durch Doppelpfeile zum Ausdruck gebracht). Durch Ausscheidungen der Wurzeln wird die Bodenstruktur verändert, durch Beschattung werden die Strahlungs- und Temperaturverhältnisse beeinflusst, durch Transpiration wird die Wasserverfügbarkeit im Boden vermindert und die Temperatur herabgesetzt, um nur drei Beispiele zu nennen.

Viele Interaktionen, wie sie etwa zwischen Strahlung und Temperatur, Wind und Temperatur oder Temperatur und Transpiration bestehen, werden wir dagegen in den nachfolgenden Kapiteln ausführlich behandeln und so zum mechanistischen Verständnis des Standortes beitragen. Zu den drei Teilbereichen der Abb. 1 soll an dieser Stelle nur eine kurze Erläuterung gegeben werden.

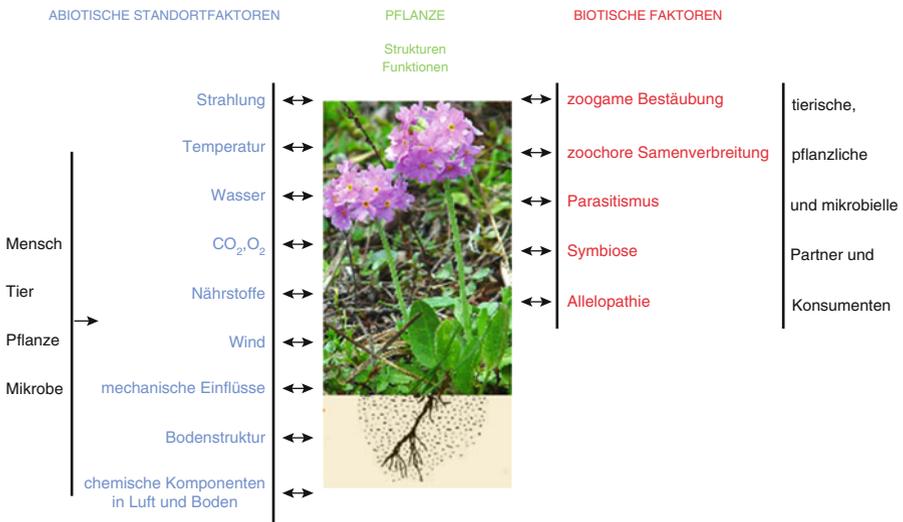


Abb. 1 Der Standort als kleinste ökologische Einheit. Dieses Schema versucht, die zahlreichen Wechselwirkungen zwischen dem Organismus und seiner Umwelt darzustellen. Im Zentrum des Standortes steht die Pflanze mit ihren Strukturen und Funktionen und damit ihrem Potenzial an Antworten (Reaktionen). Auf der linken Seite sind die abiotischen Faktoren des Standortes aufgelistet, die auf die Pflanze wirken, aber auch von ihr mitgeprägt werden. Die abiotischen Faktoren werden in mannigfaltiger Weise aufgrund der Aktivitäten von Mensch, Tier und Mikrobe verändert. Auf der rechten Seite sind die biotischen Faktoren aufgelistet, die die Pflanze am Standort positiv oder negativ beeinflussen können. (Quelle: eigene Darstellung)

2.1 Die abiotischen Faktoren

Die Gesamtheit der abiotischen Faktoren lässt sich in zwei Gruppen, die meteorologischen und die edaphischen (= bodenbezogenen), einteilen.

Als Erstes seien die **meteorologischen Faktoren** Strahlung, Temperatur, Niederschlag, Luftfeuchte und Wind genannt, die in ihrer Gesamtheit über die Zeit betrachtet das Mikroklima des Standortes darstellen.

Es ist nötig, den Unterschied zwischen Großklima (**Makroklima**) und **Mikroklima** aufzuzeigen und beide Begriffe klar zu trennen. Das Klima unserer Erde lässt sich großräumig in Klimazonen einteilen. Dies wird in den Benennungen wie tropisches Sommerregenklima, subtropisches Wüstenklima, Winterregenklima, gemäßigtes Klima mit kurzer kalter Jahreszeit, um nur einige aufzuführen, deutlich. Innerhalb einer solchen Zone, die sich von anderen Zonen aufgrund ihres über einen weiten Zeitraum einheitlichen Makroklimas unterscheidet, ändert sich das Klima erneut deutlich in Anhängigkeit von Relief und Exposition. Dies bedeutet, dass sich Süd- und Nordhang oder Ost- und Westhang eines Berges in klimatischer Hinsicht beträchtlich voneinander unterscheiden. Ein solitärer Felsen eines südexponierten Hanges wird auf seiner Süd- bzw. Nordseite ebenfalls ein unterschiedliches Klima haben, das man wegen seiner kleinräumigen Gültigkeit als Mikroklima bezeichnet. Da es sich bei Nord- und Südseite eines Felsens um zwei voneinander verschiedene Standorte handelt, können wir feststellen:

- ▶ Jeder Standort ist durch ein Mikroklima charakterisiert. Das Mikroklima zweier Standorte kann über kurze Distanzen große Änderungen aufweisen.

Die zweite Gruppe abiotischer Faktoren, die einen Standort prägen, sind die **edaphischen** (= den Boden betreffend). Hierzu gehört nicht nur das Substrat, mit dem die Pflanze interagiert, sondern auch die Bodenstruktur, die Nährstoffe und Schadstoffe des Bodens, sein Wassergehalt oder Bodenbewegungen.

In der schematischen Darstellung der Abb. 1 sind bei den abiotischen Standortfaktoren neben dem Mikroklima und dem Boden noch Konkurrenten am Standort (Mensch, Tier, Pflanze und Mikroorganismus) aufgeführt. Dies mag auf den ersten Blick unverständlich erscheinen, denn Mensch, Tier und Mikroorganismus sind natürlich keine abiotischen Faktoren. Gemeint sind die Auswirkungen der Aktivitäten dieser Gruppen auf die abiotischen Standortfaktoren, die dann erst sekundär die Pflanze erreichen. Ein Viehtritt verdichtet den Boden erheblich und verändert damit die Bodeneigenschaften des Standortes ähnlich stark wie etwa eine Mahd das Strahlungs- und Temperaturklima. Ein Stoffeintrag aus landwirtschaftlichen Aktivitäten hat einschneidende Auswirkungen auf das Nährstoffangebot im Boden. Insbesondere der Mensch greift oft erheblich und dauerhaft in das labile Fließgleichgewicht der abiotischen Faktoren eines Standortes ein. Die Analyse der Auswirkungen dieser Veränderungen auf die Organismen des Standortes ist eine wesentliche Aufgabe der experimentellen Ökologie.

Wir werden uns in diesem Buch vor allem auf die Beschreibung der Reaktionen der oberirdischen Pflanzenorgane konzentrieren und daher die Behandlung des Mikroklimas in den Mittelpunkt stellen, die edaphischen Faktoren des Standortes aber weitgehend ausklammern.

2.2 Die biotischen Faktoren

Tierische, pflanzliche und mikrobielle Partner oder Konsumenten wirken in vielfältiger Weise auf die Pflanze an einem Standort ein. Sie können dabei direkt oder indirekt Strukturen und/oder Funktionen verändern. Diese Einflüsse können die Pflanze in ihrer Lebensfähigkeit am Standort fördern, wie dies bei etlichen Mutualismen (früher Symbiosen genannt, wie z. B. Mykorrhizen, Wurzelknöllchen) der Fall ist, oder sie können die Lebensfähigkeit einschränken, wie etwa Konkurrenz, Allelopathie oder Parasitismus. Um gemeinsame Ressourcen konkurrierende Pflanzen limitieren sich gegenseitig. Manchmal kann die Präsenz einer Nachbarart aber förderlich sein (siehe z. B. „hydraulischer Lift“), man spricht dann von Fazilitation. Das bedeutet, die biotischen Faktoren stellen sehr enge Wechselbeziehungen oder gar Abhängigkeiten zwischen den Organismen des Standortes dar. Die Behandlung biotischer Wechselbeziehungen und Funktionsmechanismen ist ebenfalls nicht Anliegen dieses Buches.

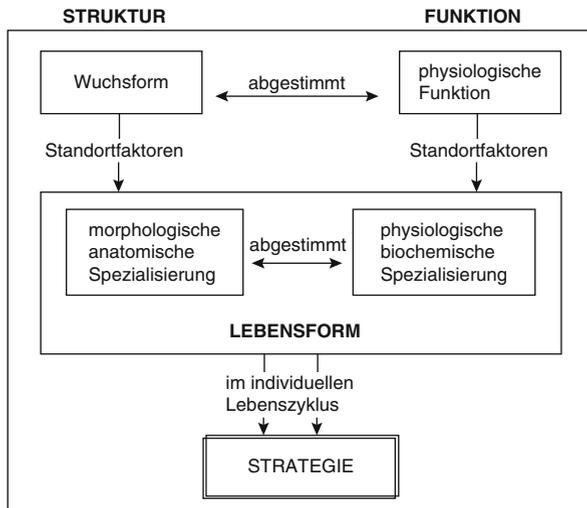
2.3 Die Pflanze

Wir wollen im Folgenden die Pflanze mit ihren aus der Evolution resultierenden Anpassungen als zentralen Bestandteil des Standortes betrachten.

Höhere Pflanzen gehören der kormophytischen Organisationsstufe an, das heißt, sie haben Wurzel, Spross und Blätter und besitzen somit einen gemeinsamen morphologischen Grundbauplan, ihre **Wuchsform**, die wir mit dem Habitus gleichsetzen können. Daneben besitzen sie ein Muster fundamentaler physiologischer Funktionen. Zwischen Wuchsform und Funktion besteht eine enge, genetisch fixierte Bindung und Abstimmung.

Bei der Eroberung immer neuer Lebensräume sind im Rahmen der Evolution als Antwort auf die jeweiligen Herausforderungen des Standorts Abänderungen und Spezialisierungen sowohl der Wuchsform als auch der fundamentalen physiologischen Funktionen aufgetreten und selektioniert worden. In ihrer Gesamtheit und wechselseitigen Abstimmung bilden die veränderten Grundstrukturen und Grundfunktionen die **Lebensform** der Pflanze. Während die Wuchsform die morphologische Kennzeichnung der Pflanze ist, verstehen wir unter der Lebensform die Einheit von Struktur und Funktion als Ergebnis einer unter dem Selektionsdruck der Umwelt abgelaufenen evolutionären Adaptation. Das wohl eindrucksvollste Beispiel dieses Prozesses stellen die C_4 -Pflanzen dar, deren besonderer Weg des CO_2 in der Photosynthese in der Kranzanatomie der Blätter strukturell verankert ist. Abb. 2 versucht, die hier gegebenen Definitionen grafisch darzustellen. Man muss sich vergegenwärt-

Abb. 2 Schema zur Definition von Wuchsform, Lebensform und Lebensstrategie nach von Willert et al. (1992)



tigen, dass Funktionen und Prozesse immer an **Strukturen** gebunden (ohne die sie nicht möglich sind) und Strukturen immer das Ergebnis von **Prozessen** sind.

Wuchsform und Lebensform beschreiben die Struktur und Funktion einer Pflanze zu einem bestimmten Zeitpunkt und sind daher statisch definierte Konzepte. Sie erlauben zwar eine Typologisierung und Klassifizierung und damit auch schon in begrenztem Umfang eine funktionale Beschreibung des Organismus an seinem Standort, zu einer ökophysiologischen Bewertung von Anpassungen fehlt diesen Konzepten aber noch die Einbeziehung der zeitlichen Komponente. Dies wird dadurch erreicht, dass die dynamischen Aspekte der Wechselwirkungen zwischen Standort und Pflanze im Ablauf des gesamten Lebenszyklus der Pflanze zusätzlich berücksichtigt werden. Betrachtet man die Lebensform also vor dem Hintergrund des Lebenszyklus, so führt dies zum Konzept der Strategie oder **Lebensstrategie** (englisch: *life strategy*) der Pflanze (siehe Abb. 2).

Diese Feststellung bedarf noch einiger Erläuterungen zur Vermeidung von Missverständnissen und soll an Beispielen deutlich gemacht werden. Im alltäglichen Sprachgebrauch bedeutet Strategie, mit einem vorgefassten, wohlgedachten Plan ein angestrebtes Ziel zu erreichen. Übertragen auf die Evolution könnte der Eindruck entstehen, Pflanzen hätten sich nach einem vorgezeichneten Plan entwickelt, um schließlich bestimmte optimale Anpassungen an einen Standort zu erreichen (nicht zutreffende teleologische Betrachtung). Verfolgt man von heute aus die Evolution bestimmter Taxa retrospektiv durch die erdgeschichtlichen Epochen, so könnte tatsächlich der Eindruck entstehen, als hätte die Evolution konsequent ein bestimmtes Ziel verfolgt. Eine solche Betrachtung ist teleologisch und steht im Widerspruch zu evolutionären Mechanismen.

Tatsächlich ist der Motor der Evolution aber die **Mutationshäufigkeit** und damit eine Abfolge von Zufallsprozessen. Erst die natürliche Auslese gibt über den Kampf ums Dasein (in der Definition von Darwin) das Ergebnis der **Selektion** aus. Dies

geschieht aber nicht nach einem vorgefassten Plan, sondern zufällig. Die Pflanzen, die wir heute in einem Lebensraum finden, sind diejenigen, die überlebensfähig waren. Wir betrachten also den momentanen Endpunkt einer langen Selektion, der durchaus nicht die bestmögliche Anpassung an einen Lebensraum darstellen muss und schon gar nicht nur eine einzige.

Im Rahmen der Evolution haben sich **Anpassungsmuster** bei Pflanzen als Antwort auf die Anforderungen eines Lebensraumes entwickelt, die im Nachhinein wie eine Strategie erscheinen. Da auch in ein und demselben Lebensraum sehr unterschiedliche Anforderungen bestehen, folgt, dass sich verschiedene Anpassungsmuster oder Strategien nebeneinander herausgebildet haben. Außerdem herrschen in einem Lebensraum weder von Jahr zu Jahr noch in längeren Zeitabschnitten konstante Bedingungen, vielmehr zeigt sich besonders in allen Umweltfaktoren eine starke Variabilität, sodass auch aus diesem Grunde die natürliche Auslese mehrere Strategien für einen Lebensraum selektioniert hat. Wir können dieses Nebeneinander verschiedener Strategien heute sehr deutlich an extremen Standorten erkennen, wo je nach Kombination entscheidender Standortfaktoren Pflanzenarten und Genotypen vorübergehend Vorteile haben und nicht permanent dominieren.

Hintergrundinformation

Eine evolutionäre Strategie besteht aus einer Anzahl von Elementen, die hierarchisch aufgebaut sind. Dabei muss aber ein gleiches Strategieelement in verschiedenen Strategien durchaus nicht immer den gleichen Stellenwert besitzen. Ein eindrucksvolles Beispiel liefert das Strategieelement Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM), das in ariden Gebieten bei einer Vielzahl von Pflanzen mit unterschiedlichen Strategien vorkommt (von Willert et al. 1992). Bei sukkulenten Ephemerer oder Annuellen besitzt der CAM einen hohen Stellenwert in der Strategie. Er ist in der Lage, Kohlenstoff- und Wasserverluste bei ungünstiger Klimaentwicklung zu minimieren und nach einem Regen die Samen- und Fruchtreife dieser Pflanzen gegenüber Ephemerer und Annuellen ohne diesen besonderen Stoffwechselweg entscheidend zu begünstigen oder überhaupt erst zu ermöglichen. Treten solche Klimabedingungen nicht auf, fällt der Vorteil nicht ins Gewicht und andere Strategien können gleich gut oder erfolgreicher sein.

Besitzt eine Pflanze außer den Strategieelementen Sukkulenz und CAM noch die Elemente ausdauernd (statt ephemer oder annuell) und wechselgrün, so tritt die Bedeutung des CAM in der Strategie dieser Pflanze ganz in den Hintergrund. Hier spielt das Element wechselgrün eine dominierende Rolle, denn die Blätter, selbst die mit dem Kohlenstoff und Wasser sparenden CAM, werden bei einsetzender Trockenheit abgeworfen.

Es ist auch möglich, von einer Strategie auf ihre Elemente zu schließen. Wenn ein Baum in einem ariden Gebiet mit saisonalem Niederschlag einen photoperiodisch gesteuerten Laubaustrieb besitzt, das heißt, auch ohne vorherigen Regen Blätter treibt, dann muss dieser Baum über das Strategieelement Sukkulenz für Spross und/oder Wurzel verfügen. Hat er dieses Element nicht, kann er nur die Strategie regengrün innerhalb der Lebensform wechselgrüner Bäume besitzen.

Das hier nur kurz vorgestellte Konzept der Strategie kann im Bereich der experimentellen Ökologie und Ökophysiologie bei der Bewertung von Anpassungsmechanismen überaus hilfreich sein, wie wir im nachfolgenden Kapitel noch sehen werden.

Zum Abschluss der ökologischen Charakterisierung des „Standorts“ sollen auch noch zwei weitere Begriffe genannt werden, mit denen häufig konzeptionelle Vermengungen erfolgen:

- **Habitat** bezeichnet den Lebensraum des Organismus (= „Wohnort“), ohne die faktorielle Beziehungsgefüge zu berücksichtigen.
- **Ökologische Nische** umfasst alle Aspekte der infolge Adaptation entstandenen Lebensweise des Organismus, also die Verortung *und* Funktion im Ökosystem.

3 Arbeitsfelder und Vorgehen experimenteller Ökologie

Blom (1987) hat die Arbeitsfelder der Ökophysiologie und die Vorgehensweise experimentell ökologischer Arbeiten in einem Schaubild dargestellt, das wir leicht modifiziert an dieser Stelle wiedergeben (Abb. 3). Wir können den gesamten Arbeitsablauf in drei Teilbereiche gliedern.

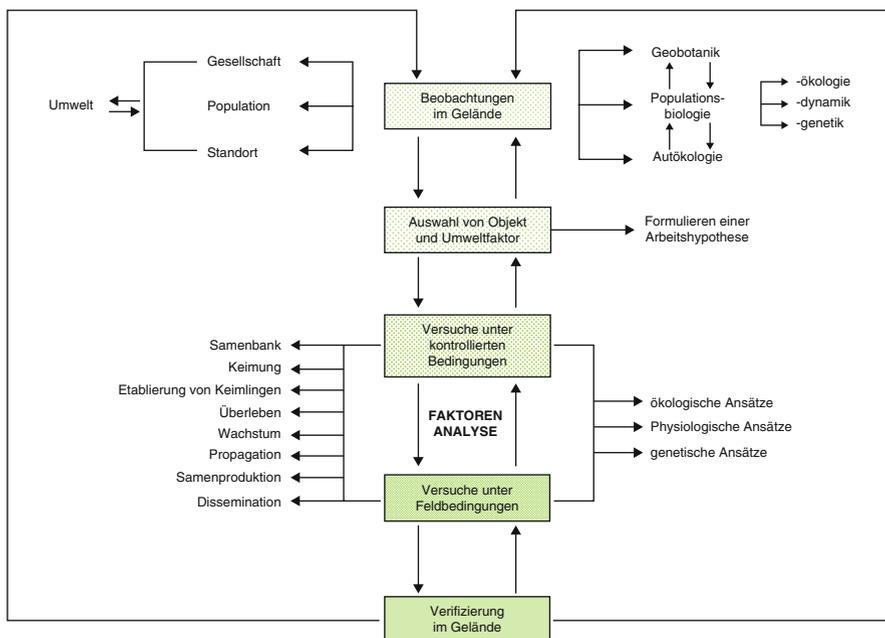


Abb. 3 Schema der Vorgehensweise bei experimentellen ökologischen Arbeiten. Die Darstellung macht die Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen ökologischen Disziplinen und den Methoden experimentell ökologischer Arbeiten deutlich. Die messende Beschreibung im Gelände kann auf der Ebene des Standortes, der Population oder der Gesellschaft erfolgen und bedient sich dann der Methoden der Autökologie, Populationsbiologie oder Geobotanik. Die Faktorenanalyse kann alle Phasen des Lebenszyklus einer Pflanze umfassen und je nach Anliegen und Zielrichtung der Untersuchung ökologische, physiologische oder genetische Aspekte allein oder in verschiedener Kombination behandeln. Die auf- und absteigenden Pfeile in der Mittelreihe sollen verdeutlichen, dass der Ablauf der Arbeiten nicht streng in einer Richtung geht, sondern dass eine ständige Rückkopplung und Überprüfung erfolgen muß. Schema verändert nach Blom (1987)

- Der erste Bereich umfasst die **messende Erfassung des Standortes**. Diese überaus wichtigen und häufig entscheidenden „Vorarbeiten“ münden in die Formulierung einer Arbeitshypothese, mit der gleichzeitig die Weiterführung der Untersuchungen vorgezeichnet und abgesteckt wird.
- Es folgt der zweite Teilbereich, den wir die **Faktorenanalyse** nennen. Er umfasst Experimente unter Feldbedingungen, aber auch darauf abgestimmte Experimente unter kontrollierten Bedingungen, etwa in Klimakammern, Gewächshäusern oder anderen Modellanlagen. Die Interaktion zwischen „Outdoor-“ und „Indoor“-Untersuchungen ermöglicht im Labor das „Aufbrechen“ feldtypischer, komplexer Faktorensysteme sowie das Testen von Laborbefunden auf ihre ökologische Gültigkeit im Feld. Auf diese Weise kann die Faktorenanalyse Zug um Zug Arbeitshypothesen experimentell testen und weiter schärfen, bis Anpassungsmechanismen oder Strategieelemente auf ökologisch relevante Weise zutage treten.
- Vor allem der letzte Schritt, und das ist der dritte Teilbereich, befasst sich schwerpunktartig mit der **Überprüfung und ökologischen Bewertung** der Laborerkenntnisse am Feldstandort (sofern „Indoor“-Experimente eingebunden waren). Darüber hinaus gibt es aber Fragestellungen, die ausschließlich im Freiland experimentell bearbeitet werden können.

Wir wollen uns im Folgenden kurz mit den drei Teilbereichen beschäftigen.

3.1 Die physiografische und biologische Erfassung des Standortes

Die oben gegebene Definition von Ökologie als der Wissenschaft, die Wechselwirkungen zwischen den Organismen und ihrer Umgebung beschreibt sowie die Vorstellung des Standorts als kleinster ökologischer Einheit unterstreichen die Notwendigkeit sowohl einer detaillierten Analyse der abiotischen und biotischen Standortbedingungen als auch der pflanzlichen Strukturen und Funktionen. Die Erfassung der abiotischen Faktoren ist eine *messende* Analyse des Standortes und erfordert gute Kenntnisse auf den Gebieten der Klimatologie, Hydrologie, Bodenkunde, physikalischen Chemie und Physik. Wir werden das in diesem Buch verdeutlichen.

In die **biologische Standorterfassung** fallen die Analyse von Lebensumständen, Strukturen und Abläufen unter den *natürlichen* Bedingungen des Standorts. Um der Zufälligkeit von Ergebnissen vorzubeugen, sollten die Beobachtungszeiträume hinreichend lang sein. Zufallsbeobachtungen können zwar für das Erkennen neuer Fragestellungen sehr wichtig sein, sie reichen aber nicht für eine seriöse wissenschaftlich und damit statistisch gesicherte Interpretation aus.

Ob eine Pflanze eine saisonal gesteuerte Keimbereitschaft besitzt, also annuellen Charakter hat, oder grundsätzlich jedes Regenereignis mit einer Keimung beantwortet und damit in die Gruppe der Ephemerer gehört, wird nicht mit einem einmaligen Regenereignis zu beantworten sein. Die Bearbeitung dieser Frage wird auch nur

bedingt – wenn überhaupt – in Laborexperimente übertragen werden können. Hier können nur Langzeitbeobachtungen am Standort Antworten liefern.

Anders verhält es sich mit der Abhängigkeit der Keimung von Strahlung und Temperatur. Die Temperatur, insbesondere die Bodentemperatur, kann am natürlichen Standort nicht ohne Weiteres verändert werden, sodass sich derartige Fragestellungen zeitsparender und eindeutiger unter den kontrollierten Bedingungen einer Klimakammer vorklären lassen. Dennoch müssen die erhaltenen Antworten, soweit dies möglich ist, anschließend noch am Standort überprüft werden.

Von entscheidender Bedeutung für die Beurteilung von Reaktionen der Pflanze am Standort ist die Kenntnis der klimatischen Vorgeschichte. Eine photosynthetische CO_2 -Aufnahme oder ein „Predawn“-Wasserpotenzial ist ohne Kenntnis dieser Vorgeschichte nicht eindeutig zu interpretieren. Dass hierbei das Mikroklima, also das Klima des Standortes entscheidend ist, und nicht die Aufzeichnungen einer viele Kilometer entfernten Wetterstation, ist offensichtlich.

Jede Messung im Gelände bedeutet einen Eingriff in das faktorielle Gefüge des Standortes. Man muss sich daher stets bemühen, die durch die Messung bedingte Veränderung am Standort so gering wie möglich zu halten. Nur selten wird man sie ganz vermeiden können. Von genereller Bedeutung ist es, das räumliche Gefüge eines Standortes nicht zu verändern. Wenn zur Messung der photosynthetischen CO_2 -Aufnahme eines im spitzen Winkel zur Sprossachse stehenden Blattes dieses horizontal in die Gaswechsellmesskammer eingebaut wird, dann erhält man zwar CO_2 -Aufnahmeraten, diese erlauben aber keine Rückschlüsse auf die CO_2 -Aufnahme unter natürlicher Exposition. Fehlermöglichkeiten für die Interpretation sind also mannigfaltig. Es kommt auf die Sorgfalt und Umsicht des Experimentators an und vor allem auf die zu klärende Fragestellung selbst, um Interpretationsfehler zu vermeiden.

Zur biologischen Standorterfassung gehört zwingend die sorgfältige **phänologische Erfassung** der Pflanze in ihrem Jahreszyklus, der zudem insbesondere bei mehrjährigen Pflanzen von der Ontogenie überlagert ist. Die phänologischen Phasen Keimung, Etablierung der Keimlinge, Blütenbildung und Dissemination müssen parallel zu z. B. Photosynthese, Transpiration, Wasserzuständen oder Produktivität erfasst werden, um Fehlinterpretationen auszuschließen. Dies verlangt gute Kenntnisse der Morphologie, Physiologie und Biochemie.

Abb. 3 verdeutlicht, dass die messende Erfassung im Gelände auf Ebenen unterschiedlicher Komplexität und räumlich-zeitlicher Dimension vorgenommen werden kann, das heißt, man kann die Pflanze am Standort betrachten, eine Population analysieren oder eine Pflanzengesellschaft mit ihren verschiedenen Spezies und zahlreichen Wechselwirkungen untersuchen. Je nachdem, welche Ebene man analysiert, erfordert dies die Einbeziehung populationsbiologischer und geobotanischer Methoden. Ziel der Geländebeobachtung sollte aber in jedem Fall die Ableitung und Formulierung einer Arbeitshypothese zu den Wechselbeziehungen zwischen Organismus und Umwelt sein.