

## Über einige grundlegende ökologische Termini

Robert Neuhäusl

Botanisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften,  
Průhonice bei Praha

**Abstract** — In der vorliegenden Arbeit wird die Problematik der Bedeutung einiger grundlegender in der Ökologie benützter Begriffe behandelt. Der Autor geht von der Analyse der Wechselbeziehungen zwischen dem Organismus (event. Zönose) und der Umwelt aus und begrenzt den Begriffsinhalt der Termini Lebensmilieu, Biotop, Eigenschaften des Milieus, Bedingungen des Milieus, Ansprüche der Organismen, sowie auch die Begriffe Standort, Ökotyp, und Fundort.

Die Uneinheitlichkeit der grundlegenden ökologischen Terminologie in ihrer üblichen Verwendung ist weder durch die Einführung wichtiger Definitionen auf internationalen Kongressen, noch durch ihre erschöpfende, aber kurz gefasste Charakteristik in allgemein anerkannten Lehrbüchern, Handbüchern bzw. Wörterbüchern beseitigt. Die einzelnen zu kurz gefassten Erklärungen sind ohne Anführung von Beispielen und näheren Analysen wahrscheinlich die Hauptursache, dass unterschiedliche Auslegungen einiger Begriffe vorliegen, wodurch Meinungsverschiedenheiten und Unstimmigkeiten zwischen einzelnen Schulen und Richtungen entstehen. In der Literatur findet man diesbezüglich viele Beispiele.

Die vorliegende Arbeit behandelt den Begriffsinhalt einiger ökologischer Begriffe vom Gesichtspunkt der Geobotanik aus und möchte zu einer Klärung und Präzisierung der grundlegenden Terminologie beitragen.

### I. Organismus und Milieu (Umwelt)

Das Studium des Milieus stellt die zweite Phase der synökologischen Forschung dar (s. NEUHÄUSL 1963). ZLATNÍK (1955) betrachtet das Milieu als materiellen und energetischen Inhalt des Lebensraumes eines Organismus, welcher (der Inhalt) sich im gegebenen Augenblick in diesem Lebensraum befindet und in ihn eindringt. Diese Definition stimmt mit der allgemein verbreiteten Ansicht über das Milieu überein. Die Auffassung des Milieus und die Charakteristik der Beziehungen des Milieus zum Organismus, bzw. zu Gruppen von Organismen ist eine grundsätzliche Frage für eine genaue Begriffsbestimmung der ökologischen Terminologie und bedarf einer näheren Analyse.

Jeder Organismus ist durch seine Lebensfunktionen (Wachstum und Entwicklung) untrennbar an ein bestimmtes Milieu gebunden, mit dem er in ununterbrochenem gegenseitigen Stoffwechsel steht. Andererseits ermöglicht das Milieu durch seine bestimmten Eigenschaften eine selbständige Existenz der Organismen. Diese Funktion kann aber nicht von der Materie und der Energie jedes Raumes erfüllt werden. Die Materie z. B. zerstört bei hohen Temperaturen jede lebende Form der Eiweißstoffe und kann demnach in diesem Zustande niemals die Funktion eines Lebensmilieus übernehmen. Zum Milieu<sup>1)</sup> kann also nur Materie und Energie von bestimmten spezifischen

<sup>1)</sup> Der Ausdruck Milieu wird weiter im Sinne des Lebensmilieus benützt.

Eigenschaften werden. Verschiedene Arten der Organismen erfordern für ihr Leben ein Milieu von bestimmten Eigenschaften. Die Landpflanzen brauchen z. B. für ihre Rhizosphäre ein festes, poröses Substrat von bestimmten physikalischen und chemischen Eigenschaften, das ihre Befestigung und alle physiologischen Funktionen der Wurzeln ermöglicht. Wird das Substrat der Landpflanzen durch ein flüssiges Milieu (z. B. eine Nährlösung) ersetzt, so ist ihr weiteres Leben nur dann möglich, wenn die Festigung und die übrigen, die physiologischen Funktionen der Wurzeln bedingenden Anforderungen gesichert werden (genügender Gehalt an  $O_2$ , an Nährstoffen usw.). Die oberirdischen Teile der Landpflanzen, vor allem die assimilierenden Organe, erfordern eine gasförmige Materie von geeigneter chemischer Zusammensetzung und bestimmtem energetischen Zustand, damit die physiologischen Funktionen aller oberirdischen Organe gesichert werden können.

Soll daher die Materie und die Energie eines bestimmten Raumes die Funktion eines Milieus erfüllen, so muss sie bestimmte, sehr spezifische und ziemlich komplizierte physikalische und chemische Eigenschaften haben (für höhere Pflanzen muss sie eine gasförmige, flüssige und feste Phase von bestimmten Eigenschaften und bestimmten Mengenverhältnissen besitzen).

Eine einen bestimmten Raum erfüllende Substanz, die zwar die potenzielle Fähigkeit, einen Organismus zu umfassen, besitzt, die selbst aber keinen Organismus enthält, ist theoretisch und praktisch leicht vorstellbar, z. B. eine abgeschlossene sterile Nährlösung. Diese sterile Nährlösung kann man nach der oben angeführten Definition nicht als Milieu betrachten. Ist es aber logisch begründet, eine sterile Nährlösung als etwas grundsätzlich abweichendes von derselben Nährlösung vom Augenblick an zu betrachten, wo diese geimpft wurde? Oder umgekehrt kann man bei der Sterilisation einer Nährlösung im Augenblicke der Vernichtung der letzten Lebensspur eine prinzipielle Änderung des ehemaligen Milieus voraussetzen? Das ist wohl in keinem Falle zulässig. Es ist unstrittig, dass sich im Milieu im Augenblicke der Besiedelung bestimmte Vorgänge und Veränderungen abzuspielen beginnen, die im sterilen Milieu nicht vorkommen würden. Ein bestimmtes Gleichgewicht wird durch das Entstehen gegenseitiger dynamischer Beziehungen gestört. Das Gleichgewicht eines sterilen Milieus kann aber auch durch rein abiotische (physikalisch-chemische) Einflüsse gestört werden. Wichtig ist, dass das Milieu im Augenblicke der Besiedelung fähig ist, in Beziehung zu einem lebenden Organismus zu treten (d. h. dass die Substanz eines bestimmten Raumes solche Eigenschaften besitzt, dass sie in Beziehung zu einem Organismus treten kann). Diese Eigenschaft halte ich für ein entscheidendes Kriterium, wonach die Substanz eines bestimmten Raumes als Milieu betrachtet werden kann. Der grundsätzliche Unterschied liegt nicht darin, ob die Substanz eines bestimmten Raumes einen lebenden Organismus umfasst oder nicht (z. B. eine sterile und eine geimpfte Nährlösung), sondern darin, ob die Substanz die Existenz eines Organismus überhaupt ermöglicht oder nicht (sterile Nährlösung — Lösung des Quecksilberchlorids). Das Milieu eines bestimmten Organismus muss schon existieren, bevor es von einem Organismus besiedelt wird.

In der Biologie ist es üblich, umgekehrt zu urteilen. Als Milieu wird nur das betrachtet, was den Organismus umfasst und seine Existenz ermöglicht. Der statische Charakter des den Organismus umgebenden Milieus ändert sich aber grundsätzlich nicht im Augenblicke wenn der Organismus aus diesem Milieu beseitigt wird; es ändert sich nur die weitere Richtung der Entwicklung (was auch durch reine abiotische Eingriffe erreicht werden kann), nicht aber der tatsächliche Charakter des Milieus selbst. Die Biosphäre musste die Eigenschaften des Milieus erlangen noch bevor Leben in ihr entstehen konnte. Ähnlich mussten die bei tektonischen Veränderungen entblösten Felsen bestimmte Eigenschaften, Eigenschaften des Milieus haben, um von Lebewesen besiedelt werden zu können. Der Augenblick der Besiedelung bedeutet nicht den Augenblick einer prinzipiellen qualitativen Veränderung der raumerfüllenden Substanz in das Milieu. Diese Substanz ändert sich nicht gleichzeitig

mit der Besiedlung; sie erhält nur einen relativ dynamischen Charakter in Beziehung zu dem bestimmten Organismus.

Von diesem Gesichtspunkt aus sollte die oben angeführte Definition des Milieus geändert werden. Als Lebensmilieu kann im allgemeinen diejenige Substanz (Materie und Energie) eines bestimmten Raumes betrachtet werden, deren Eigenschaften die Existenz eines beliebigen Organismus ermöglichen. In dieser Definition geht es gleichzeitig um eine reale Besiedlungsmöglichkeit, d. h. um eine reale Möglichkeit für Diasporen, in das Milieu einzudringen.

In der Natur gibt es nur sehr selten ein Milieu ohne Lebewesen, nicht deshalb, weil dies theoretisch unzulässig wäre, sondern deshalb, weil die in Überfluss vorhandenen Diasporen augenblicklich jeden Raum besiedeln, welcher die Eigenschaften eines Milieus erlangt hat. Dies ist der Grund, warum in der Biologie das Milieu vom Standpunkte der Lebewesen aufgefasst wird, d. h. im Sinne des Milieus bestimmter Organismen. Da es also in der Praxis kein Milieu ohne Lebewesen gibt, könnte die angeführte Erwägung als rein spekulativ betrachtet werden; eine genaue Begrenzung des Begriffes Milieu stellt aber die Grundlage für die weitere ökologische Terminologie dar, die die verschiedenen Beziehungen der dialektischen Gesamtheit — Organismus + Milieu erfassen soll.

Ein Organismus ist ohne sein Milieu nicht denkbar. Die gesamte Lebenstätigkeit, die gesamten Funktionen des Organismus werden durch bestimmte Eigenschaften des Milieus bedingt. Vom Gesichtspunkt der biologischen Funktionen des Organismus aus bildet das Milieu und der Organismus ein einziges, untrennbares Ganzes.

Ein Milieu im Sinne der angeführten Definition ist aber nicht notwendig an die Anwesenheit von Organismen gebunden und, wie oben bewiesen wurde, steht diese Tatsache in keinem logischen Widerspruch zu Existenz einer dialektischen Gesamtheit — Organismus + Milieu. In dieser Gesamtheit existieren also zwei Arten von Abhängigkeiten:

1. Untrennbare Gebundenheit sowohl der Existenz selbst als auch aller biologischen Funktionen des Organismus an das Milieu.

2. Dynamische Abhängigkeit des Milieus von der Wirkung der Organismen, die so lange währt, als die Beziehungen zwischen den Organismen und dem Milieu dauern.

Aus dem Gesagten ergeben sich aber zwei Folgerungen:

1. Die Untersuchung und Erforschung der biologischen Funktionen eines Organismus ist ohne gleichzeitige Untersuchung seines Milieus und der gegenseitigen Wechselbeziehungen unmöglich.

2. Es ist möglich, ein Milieu als dynamisches System allein an sich, ohne Rücksicht auf die es besiedelnden Organismen zu untersuchen.

Bisher wurde nur der einfachste Fall einer Beziehung des Organismus zum Milieu erwogen, u. zw. der, wo es sich um eine Beziehung der Organismen zum abiotischen Milieu handelt. Der Organismus kommt aber nicht nur mit seinem abiotischen Milieu in Berührung, sondern er wird auch von anderen Organismen mehr oder weniger beeinflusst. Wenn man von einem Milieu mit Rücksicht auf einen bestimmten Organismus spricht, darf man als Milieu dieses Organismus nicht nur die abiotischen Teile seines Lebensraumes betrachten, sondern man muss auch den biotischen Anteil berücksichtigen. Diese Tatsache ändert aber nichts an der angeführten ungleichmässigen Beziehung zwischen Organismus und Milieu und Milieu und Organismus, sowie an der Möglichkeit, ein Milieu an sich kennenzulernen, und zw. sowohl im allgemeinen Sinne als auch im Sinne eines Milieus für einen bestimmten Organismus.

Das Milieu kann also als ein selbständiger, materiell-energetischer Komplex von bestimmten physikalischen, chemischen und biologischen Eigenschaften betrachtet werden. Es besteht aus festen, flüssigen und gasförmigen Bestand-

teilen. Vom ökologischen Standpunkt aus ist es möglich, das Milieu grundsätzlich in ein biotisches und abiotisches zu teilen, letzteres wieder in das Bodenmilieu (wo feste Bestandteile überwiegen), das Wassermilieu (wo der flüssige Aggregatzustand überwiegt) und das Luftmilieu (mit überwiegenden Gasen). Alle Teile des Milieus enthalten aber sowohl feste, als auch flüssige und gasförmige Bestandteile. Einzelne Bestandteile des Milieus können für bestimmte Organismen ein selbständiges Milieu vorstellen (dies entspricht den einfachen Standorten im Sinne von GUSEL'NIKOV 1955). Das Milieu der Landpflanzen wird von der Komponente des Bodens und der Luft gebildet, das Milieu der Wasserpflanzen von allen Kombinationen der Komponenten des Bodens, des Wassers und der Luft.

Das Milieu als selbständiger materiell-energetischer Komplex wurde zum Forschungsgegenstand der zuständigen Fachgebiete, die von physikalischen, chemischen und biologischen Methoden Gebrauch machen. In der ökologischen Praxis wurde kein grosser Wert darauf gelegt, die einzelnen Teile des Milieus oder das Milieu als Ganzes so genau kennenzulernen, sondern es geht vor allem um die Untersuchung des Milieus in Beziehung zu einem bestimmten Organismus oder einer Gesamtheit von Organismen. Die zuständigen Zweige der speziellen Fachgebiete (Klimatologie, Pedologie, Geologie, Geographie, Biologie) geben uns daher über die Grundeigenschaften des Milieus nur allgemeine Informationen.

## II Das Milieu eines bestimmten Organismus — einer Gruppe von Organismen (Biotop)

Soll man die Beziehungen zwischen Organismus und Milieu untersuchen, so muss man auch den Begriff „Milieu“ eines bestimmten Organismus oder einer Gruppe von Organismen (Lebensgemeinschaft) genau klären. Es entsteht die Frage, einen wie grossen Raum (als Milieu definierbar), der einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) umgibt, man als Biotop des Organismus (Gruppe von Organismen) bezeichnen kann. Jeder Organismus nimmt die Materie und Energie aus dem Milieu mit seiner Oberfläche auf. Für den Organismus ist daher jener Teil des Milieus der wichtigste, der unmittelbar mit seinem Körper, mit den einzelnen Organen des Organismus in Berührung kommt. Theoretisch handelt es sich hier um einen nicht erfassbaren Berührungsraum zwischen Milieu und Oberfläche<sup>1)</sup> des Organismus. Die Materie und Energie dieses Raumes kann als Milieu des Organismus im engsten Sinne des Wortes betrachtet werden.

Im Raum zwischen Organismus und Milieu in unmittelbarer Nähe seiner Oberfläche besteht ein ausgeprägter und schwer erfassbarer Gradient der einzelnen materiellen und energetischen Eigenschaften. Schon, aus diesem Grunde ist das Milieu eines bestimmten Organismus im engsten Sinne des Wortes nicht erfassbar. Die einzelnen Eigenschaften und ihre Veränderungen, zu welchen es in diesem Berührungsraum kommt, entsprechen aber den Eigenschaften und Veränderungen ausserhalb dieses Berührungsraumes. Die Eigenschaften dieses Aussenraumes sind schon bedeutend ausgeglichener und

<sup>1)</sup> Es ist besonders schwierig vom ökologischen Standpunkt aus die Oberfläche eines Organismus zu definieren. Einige Bestandteile des Milieus können durch interzelluläre Räume oder spezialisierte Gewebe in den Organismus eindringen und erst dort physiologisch wirken. Deshalb ist es besser nur von einem Berührungsraum zu sprechen.

methodisch leichter erfassbar. Als Milieu eines bestimmten Organismus kann man praktisch die Materie und Energie eines so grossen Raumes ausserhalb des Organismus betrachten, in dem die materiellen und energetischen Eigenschaften und ihre Dynamik die Eigenschaften und die Dynamik des Berührungsräumcs zwischen Organismus und Milieu direkt beeinflussen. Analog kann man auch das Milieu einer bestimmten Gruppe von Organismen charakterisieren. Wie aus dem Angeführten folgt, ist schon die Begrenzung des Milieus in Hinsicht auf einen Organismus oder eine Biozönose (d. h. der Biotop eines bestimmten Organismus oder einer Biozönose) ziemlich schwierig. Bei der konkreten Begrenzung des Milieus der Organismen und Biozönosen werden sowohl die methodischen Möglichkeiten als auch die Subjektivität der Auffassung eine gewisse Rolle spielen.

### III Eigenschaften des Milieus — Bedingungen des Milieus — Ansprüche der Organismen

Sind wir uns über das Milieu eines bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen) im klaren, so können wir uns mit den Fragen der Wechselbeziehungen zwischen dem Organismus (der Gruppe von Organismen) und dem Milieu dieses Organismus (der Gruppe von Organismen) befassen. Auch in dieser Hinsicht ist es notwendig zu betonen, dass man von der oben begründeten Voraussetzung ausgeht: die Existenz des Milieus ist nicht von der augenblicklichen Anwesenheit der Organismen abhängig und umgekehrt, kein Organismus, als lebende Form der Materie kann ohne sein Milieu, mit dem er eine dialektische Gesamtheit bildet, bestehen. Aus dieser Auffassung folgt weiter:

1. In der dialektischen Gesamtheit — Organismus + Milieu kann man mit genügender Genauigkeit den Organismus vom Milieu unterscheiden.

2. Die Eigenschaften eines Milieus sind in jedem Augenblicke ohne Rücksicht darauf feststellbar (soweit es unsere Beobachtungsmethoden ermöglichen), ob es sich im gegebenen Augenblick um das Milieu eines bestimmten Organismus, eines beliebigen Organismus, oder um ein von Organismen ganz unbesiedeltes Milieu handelt.

3. Man kann auch die Eigenschaften der Organismen allein untersuchen, aber alle Eigenschaften und Funktionen der Organismen müssen unbedingt durch die Eigenschaften des Milieus, in denen sich der untersuchte Organismus befindet, charakterisiert werden. Die Eigenschaften und Funktionen der Organismen werden durch die genetische Natur der Lebewesen und durch die Eigenschaften des Milieus bedingt; hingegen werden die Eigenschaften des Milieus durch die Funktionen der Organismen bloss beeinflusst, was aber im historischen Prozess die organogene Weiterentwicklung des Milieus nicht ausschliesst.

Das Milieu wird zu einer komplizierten Verbindung (Komplex) von festen, flüssigen und gasförmigen Elementen eines bestimmten energetischen Zustandes. Dieser Komplex kann eine sehr verschiedene qualitative Zusammensetzung haben; die einzelnen Bestandteile können mengenmässig sehr verschieden sein, der Komplex kann also sehr verschiedenartige Eigenschaften besitzen. Die Eigenschaften des Milieus werden analytisch mittels physikalischer und chemischer, bezw. indirekter Methoden aus anderen exakten Fachgebieten (Pedologie, Biologie, Klimatologie u. ä.) festgestellt. Die Eigenschaften des Milieus kann man nur teilweise und unvollständig (je nach den methodischen Möglichkeiten und der Erkenntnisstufe der zuständigen Fachgebiete) feststellen. Auch das nur teilweise erkannte

Milieu kann durch die verschiedensten festgestellten Eigenschaften charakterisiert werden. Auf Grund der allgemeinen Erfahrung und der Experimente ist es möglich festzustellen, dass bestimmte Eigenschaften des Milieus eine gewisse Bedeutung für die Existenz der Organismen haben (d. h. sie beeinflussen und ermöglichen ihre biologischen Funktionen), während andere Eigenschaften keinen solchen Einfluss ausüben, d. h. weder die Existenz der Organismen bedingen noch ihre Funktionen beeinflussen können. Die Anwesenheit mineralischer Kristalle kann z. B. als eine Eigenschaft des Bodenmilieus betrachtet werden. Verschiedene Versuche und Erfahrungen zeigen, dass die chemische Zusammensetzung der Bodenminerale eine Eigenschaft des Milieus darstellt, die die quantitative Vertretung der Organismen und ihre biologischen Funktionen beeinflusst. Die chemische Zusammensetzung der Bodenminerale ist also eine Eigenschaft des Milieus, die für die Existenz zumindest einiger Organismen von Bedeutung ist. Hingegen kann man feststellen, dass z. B. die optischen und magnetischen Eigenschaften der Bodenminerale in keinem Zusammenhang mit den Funktionen und der Existenz der Organismen stehen. Man kann davon absehen, ob diese oder jene Eigenschaft des Milieus auf den Organismus direkt einwirkt oder ob sie andere, direkt wirkende Eigenschaften beeinflusst (s. weiter). Man kann also von den gesamten erkannten (im äussersten Falle erkennbaren) Eigenschaften diejenigen trennen, die einen Einfluss auf die Existenz, bezw. die Funktionen jedes Organismus ausüben, der in dem Milieu existieren kann. Man kann diese Eigenschaften des Milieus als **Bedingungen des Milieus** bezeichnen.

Hingegen ist es notwendig die **Ansprüche, Bedürfnisse des Organismus** zu unterscheiden, d. h. die Gesamtheit von Ansprüchen, die der Organismus vom Milieu fordert und empfängt. Das Minimum dieser Forderungen betrachtet man als sog. **Existenzansprüche des Organismus**. Die Ansprüche, bezw. Existenzansprüche des Organismus vererben sich und sind von der Bildung der lebendigen Eiweissstoffe des Organismus abhängig. Sie sind aber nicht ganz unveränderlich und schon im voraus für die gesamte Onthogenese des Organismus gegeben, sondern man kann durch eine geeignete Regelung der Milieubedingungen die Ansprüche des Organismus bis zu einem gewissen Grade beeinflussen.

Ein Milieu mit bestimmten Eigenschaften kann ohne Organismen bestehen. Ein solches Milieu kann im äussersten Falle die Existenz aller Organismen ermöglichen, deren Ansprüche, bezw. Existenzansprüche im Komplex der Milieubedingungen inbegriffen sind und die zu einem gemeinsamen Leben in einem bestimmten Raum fähig sind.

#### IV. Das Milieu in Beziehung zum Organismus (zu einer Gruppe von Organismen)

Sobald ein bestimmtes Milieu von einem bestimmten Organismus besiedelt wurde, kann man auch über das Milieu in Beziehung zu diesem bestimmten Organismus sprechen. Das Milieu in Beziehung zu einem bestimmten Organismus erhält einen bestimmten spezifischen Charakter. Das tatsächliche Wesen eines Milieus ändert sich aber im Augenblicke der Besiedlung nicht. Die spezifischen Beziehungen eines bestimmten Milieus zu verschiedenen Organismen kann man am besten an einem Beispiel klar machen.

Sandiger, mineralarmer Boden (der Boden stellt in einem bestimmten Klimagebiet den wichtigsten Teil des Milieus der Landpflanzen dar) bietet bei uns eine Gesamtheit der Bedin-

gungen, welche die Existenz sowohl von *Corynephorus canescens* als auch von *Secale cereale* ermöglichen. Die Eigenschaften des Milieus, in dem beide Arten wachsen, können sehr ähnlich sein (vom Standpunkt unserer Beobachtungsmöglichkeiten praktisch identisch). Wenn man aber die einzelnen Bedingungen des Milieus in Beziehung zum Sand-Silbergras oder Roggen verfolgt, stellt man grosse Unterschiede fest. Die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens während des Sommers sind für die Lebensfunktionen des Sand-Silbergrases voll ausreichend, für die Lebensfunktionen des Roggens aber minimal. Gleichzeitig ist der Nährstoffgehalt im Boden für das Silbergras ausreichend, für den Roggen minimal.

Ähnlich kann man auch andere Bedingungen des Milieus vergleichen und feststellen, dass sie in Bezug auf einen bestimmten Organismus einen bestimmten spezifischen Charakter erhalten, welcher in Hinsicht auf die absoluten Werte, in denen die einzelnen Milieubedingungen ausgedrückt werden können, nur relativ ist. Sowohl die Bedingungen des Milieus als auch alle seine Eigenschaften sollten durch absolut eindeutige den speziellen Fachgebieten entnommene Werte charakterisiert werden. Die Milieubedingungen in Bezug auf einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) sollten in relativen und für den gegebenen Fall spezifischen Werten ausgedrückt werden (z. B. eine bestimmte Bodenfeuchtigkeit ist für das vegetative Wachstum optimal, für die Entwicklung der Reproduktionsorgane einer bestimmten Art aber übermässig usw.). Die Beziehungen der Milieubedingungen zu bestimmten Organismen kann man auch durch Korrelation oder Koinzidenz zwischen den absoluten Werten der Milieubedingungen und den Lebensäusserungen des bestimmten Organismus ausdrücken. Dadurch wird es möglich, ein bestimmtes, wenn auch sehr unklares Bild der Wirkung der Milieubedingungen auf einen bestimmten Organismus zu erreichen. Praktisch werden die Beziehungen zwischen den Organismen und dem Milieu am besten dadurch charakterisiert, dass man die Amplitude der Eigenschaften des Milieus feststellt, in dem eine bestimmte Art oder Biozönose normalerweise und mit unverminderter Vitalität vorkommt.

## V. Standort — Standortsfaktoren — Ökotox

Aus dem bereits Angeführten folgt, dass man, sobald das Milieu von einem bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen) besiedelt wurde, nicht nur das Milieu des Organismus als solches (= Biotop), sondern auch das Milieu in Bezug auf einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) unterscheiden kann. Die Milieubedingungen und daher auch das Milieu eines bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen) als Gesamtheit erhält in Bezug auf einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) einen spezifischen Charakter. Man kann das Milieu vom Gesichtspunkt der Beziehung zu einem bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen) aus nicht als identisch mit dem Milieu eines bestimmten Organismus betrachten, welches durch absolute veränderliche Werte ausgedrückt werden kann.

Das Milieu in Beziehung zu einem bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen) sei hier mit dem Ausdrucke Standort bezeichnet. Gleichzeitig seien hier einzelne Milieubedingungen eines bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen), wenn ihre absolute Qualität und Quantität in Bezug auf einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) eine neue Bedeutung und neue Werte erhalten haben, als Standortsfaktoren oder einfach Faktoren bezeichnet. Weder die Standorte noch die Standorts-

faktoren sind ohne einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) denkbar. Jede Milieubedingung als Einzelteil des gesamten Komplexes der Milieueigenschaften besitzt in Bezug auf einen bestimmten Organismus schon eine mehr oder weniger bestimmte spezifische Bedeutung, je nach den Ansprüchen und Eigenschaften des Organismus, welche sie zu einem Faktor machen. Jeder Faktor zeigt uns, auf welche Weise eine bestimmte Bedingung im gegebenen Komplex der Milieubedingungen auf einen bestimmten Organismus wirkt. Wenn das Milieu zum Standort wird, werden bestimmte Milieubedingungen zu bedeutenden, andere zu mehr oder weniger unbedeutenden oder gar ganz bedeutungslosen Faktoren (z. B. gasförmiger Stickstoff für höhere Pflanzen). Die Bestimmung der wichtigsten Faktoren ist eine der schwierigsten Fragen des ökologischen Studiums und bedarf einer grossen Anzahl von vergleichenden Beobachtungen und Versuchen. Dem heutigen Stande unseres Wissens entsprechend ist daher eine vollkommene Standortcharakteristik nicht möglich, denn die Mitwirkung, Ersetzbarkeit und gegenseitige Beeinflussung der einzelnen als Gesamtheit wirkenden Faktoren macht das Problem ungeheuer schwierig.

Als Faktor können wir also jede Milieubedingung betrachten, die auf einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) eine Wirkung ausübt. Der Wert eines Faktors kann aber nicht durch den absoluten Wert einer bestimmten Milieubedingung ausgedrückt werden, sondern durch das Verhältnis des absoluten Wertes zu den Lebensfunktionen des Organismus (der Gruppe von Organismen), d. h. durch einen spezifischen ökologischen Wert. Als Standort kann man die Gesamtheit aller Faktoren, die auf einen bestimmten Organismus (eine Gruppe von Organismen) als Komplex wirken, bezeichnen.

Über den Standort kann man von verschiedenen Gesichtspunkten sprechen. Vor allem ist es möglich, über den Standort eines bestimmten Individuums zu sprechen (s. „Individual Habitat“ von YAPP 1922). Der Standort eines bestimmten Individuums ist örtlich bestimmt und wird durch das Verhältnis der Milieubedingungen zu den Lebensäusserungen des Individuums charakterisiert. Der Standort eines Individuums ist nicht mit seinem Milieu identisch, sondern wird durch die Beziehungen des Milieus zu dem Individuum bestimmt. Im einfachsten Fall kann man den Standort eines Individuums durch die Eigenschaften des Milieus charakterisieren, zu denen die Vitalität und andere biologische Äusserungen des Individuums hinzugefügt werden müssen, wobei jene Faktoren, die die biologischen Funktionen beeinflussen, zu betonen sind. Dementsprechend kann der Standort eines bestimmten Pflanzenbestandes („Communal Habitat“ von YAPP l. c.) charakterisiert werden.

Weiter ist es möglich, vom Standort einer bestimmten Art an einer geographisch gegebenen Stelle zu sprechen. Theoretisch kann dieser durch den durchschnittlichen Charakter der Beziehungen aller Individuen der gegebenen Art zu ihrem Milieu ausgedrückt werden. Den Standort einer Art an einem bestimmten Ort kann man praktisch durch die Amplitude der Milieubedingungen der einzelnen Individuen charakterisieren. Dabei ist es aber notwendig, die quantitativen Verhältnisse und die biologischen Eigenschaften der gegebenen Art anzugeben und die diese Eigenschaften bedingenden Faktoren zu betonen. Den Standort einer Art auf einem bestimmten Gebiet kann man auch durch die Amplitude der Milieubedingungen der gegebenen Art (vor allem derjenigen, welche die biologischen Verhältnisse beeinflussen) im untersuchten Gebiet ausdrücken. Es ist aber richtiger, den Standort einer taxonomischen oder phytozöologischen Einheit in einem bestimmten Raum als

„Standortstypus“ zu bezeichnen. Die Standortsansprüche einer taxonomischen Einheit (sowohl einer idiobotanischen als auch einer phytozoologischen) in einem bestimmten Gebiete oder im ganzen Areal dieser Einheit kann man als ökologische Konstitution bezeichnen.

Die grösste Schwierigkeit bei der Charakterisierung eines Standortes bereitet uns ohne Zweifel die Bewertung der einzelnen Milieubedingungen als Faktoren (d. h. die Feststellung ihres spezifischen Charakters in Bezug auf einen bestimmten Organismus, bezw. eine Gruppe von Organismen). Hier stossen wir auf viele methodische Schwierigkeiten, auf Schwierigkeiten, die sich aus ungenügenden Kenntnissen über die Ernährungsphysiologie ergeben, auf der Subjektivität der Auffassung beruhen usw. Es ist daher schwierig zu entscheiden, welche Milieubedingungen man für Standortfaktoren halten kann und wie die einzelnen Faktoren bewertet werden sollen. Das Standortproblem ist daher auf unserer gegenwärtigen Erkenntnistufe nur in grossen Zügen lösbar.

Daraus folgt auch die abweichende Auffassung des Standortes verschiedener Autoren und eine gewisse Unklarheit mancher Definitionen (s. DU RIETZ 1930). Die Definition von FLAHAULT und SCHRÖTER (1910) „Unter Standort versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden Faktoren, soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen“ entspricht im ganzen der oben angeführten Auffassung, verliert aber durch ihre allzu grosse Verallgemeinerung an Eindeutigkeit. Daher präziserte schon BRENNER (1927) diese Definition so, dass er die auf die Vegetationsentwicklung wirkenden historischen Faktoren aus dem Begriff Standort ausschied. Die Definition von BRENNER, die auch von LUTHER (1951) und anderen übernommen wurde, stimmt im übrigen ganz mit der Definition von FLAHAULT und SCHRÖTER überein und lautet: „Unter Standort versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität gegenwärtig wirkenden Faktoren, soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen“. Das Wort „gegenwärtig“ ist in der angeführten Definition zu eng, um den Gesichtspunkt der Zeit im Begriff Standort auszudrücken. Der Standort beinhaltet die Beziehung des Milieus zu einem bestimmten Organismus bezw. einer Gruppe von Organismen. Es ist zwar möglich, diese Beziehungen nur in bestimmten Augenblicken zu erfassen, dennoch dauern sie während der ganzen Existenz der Organismen (Gruppe der Organismen) ununterbrochen an und weisen bestimmte Schwankungen und eine deutliche Periodizität auf. Der augenblickliche Charakter der Beziehung (soweit er nicht extreme Grenzen erreicht) ist bei weitem nicht so wichtig, wie der durchschnittliche Zustand und seine Veränderlichkeit.

In den beiden Definitionen ist auch der Gegenstand, auf welchen die Faktoren wirken, ziemlich unbestimmt angeführt. Der Ausdruck „Pflanzenwelt“ ist zu breit und betont nicht die Eigenart der Wirkung in Bezug auf einen bestimmten Organismus oder eine Gruppe von Organismen. Diesen Gesichtspunkt präzisiert gewissermassen YAPP (1922) in seiner Definition: „A habitat may be described as the place of abode of a plant, a plant community, or in some cases even a group or succession of related plant communities, together with all factors operative within the abode, but external to the plants themselves“.

YAPP (l. c.) erweitert den Begriff Standort auch auf die Sukzessionsreihe („Successional habitat“). Dies folgt aus der anglo-amerikanischen Auffassung der Sukzession und ihrer Klassifikation. YAPP bezieht in den Begriff Standort ausser den Standortfaktoren auch die Milieueigenschaften (zumindest die topographischen) im obangeführten Sinne ein. YAPPS Definition des Standortes wurde von BRAUN-BLANQUET (1928, 1951) u. a. übernommen.

Im ursprünglichen Wortlaut und in der ursprünglichen Bedeutung übernimmt die Definition auch NICHOLS (1923) und andere amerikanische Autoren, die oft nicht „habitat“ und „environment“ unterscheiden (s. CLEMENTS 1916, NICHOLS 1923, GLEASON 1917 u. a. m.).

Auf Grund der oben angeführten Analyse ist es möglich, den Standort als eine Gesamtheit aktueller Faktoren, die auf einer bestimmten Stelle auf die Lebensprozesse eines bestimmten Organismus oder einer Gruppe von Organismen (Einzelkomponente der Biozönose) wirken, zu definieren. Innerhalb der Faktoren kann man die äusseren Faktoren (die vom aussen auf den Organismus wirken oder den Organismus durchdringen und innerhalb des Organismus als abiotische Bestandteile physiologisch wirken) und die inneren Faktoren unterscheiden, die zwar vom aussen in den Organismus eindringen, aber erst innerhalb des Organismus

eine neue spezifische biotische Wirkungskraft erreichen (pathogene Bakterien u. ä.).

Die Zoologen gebrauchen den Ausdruck Umwelt oft im Sinne des Begriffes Standort (s. LEICK 1934, WEBER 1939, THLENEMANN 1941 u. a.). Im gleichen Sinne wird der Ausdruck Umwelt auch von SCHMITHÜSEN (1960) benützt, der den Terminus Standort für Geländequalität unabhängig von der real vorhandenen Biozönose (= Milieu in unserem Sinne) gebraucht.

Sehr oft (vor allem in der nordischen Literatur) versteht man unter Standort einen geographischen Begriff, in welchem auch (mindestens teilweise) die Milieueigenschaften eines bestimmten Ortes inbegriffen sind. In diesem Sinne benützen den Ausdruck Standort („habitat“) HULT (1881) — vor allem die Bodeneigenschaften — FRIES (1931), DU RIETZ et soc. (1918), DU RIETZ (1921, 1928), GAMS (1918), NORDHAGEN (1919), KYLLIN (1923, 1926), HARTMANN (1936), POHJALA (1933), POGREBNJAK (1955), ZLATNÍK (1956) u. a. DU RIETZ (1929) bearbeitet die Frage des Standortes und seiner Bedeutung für die Vegetation näher und unterscheidet:

1. Habitat composing factors (= Milieueigenschaften im oben angeführten Sinne).
2. Habitat producing factors (= Milieueigenschaften vom kausalen Gesichtspunkt aus).
3. Species distributing factors (= Standort im oben angeführten Sinne incl. biologische Eigenschaften der Organismen + Historie der Vegetationsentwicklung auf dem Fundorte).

DU RIETZ gebracht in dieser Arbeit den Ausdruck Faktor in sehr breitem Sinn.

Sowohl die unterschiedliche Auffassung des Ausdrucks Standort als auch die häufige Verwendung dieses Terminus im Sinne des Milieus folgt vor allem aus der Problematik, die mit der Beurteilung eines bestimmten Milieus und der einzelnen Milieubedingungen in Beziehung zu einem Organismus verbunden ist. Die Problematik des Standortes vermögen wir zwar theoretisch zu lösen, in der Praxis aber verbleibt heute noch viel Subjektives und Ungelöstes. Die Gesamtheit der den Standort bildenden Faktoren wird von verschiedenen Autoren nach bestimmten Gesichtspunkten in bestimmte Gruppen unterteilt: direkte — indirekte, primäre — sekundäre, physikalische — chemische, atmosphärische — edaphische, biotische — abiotische, aktuelle — historische, usw.). Diese Fragen sind für die Klärung der ökologischen Terminologie nicht von grundsätzlicher Wichtigkeit und wurden in der Literatur schon ausreichend behandelt (s. z. B. YAPP 1922, FRIES 1925, BRENNER 1927, DU RIETZ 1929, GUSELNIKOV 1955, WALTER 1951 u. a.).

In Hinsicht auf eine gewisse Unklarheit der Begrenzung des Terminus Standort ersetzen einige Ökologen diesen Begriff durch den von russischen Autoren eingeführten Ausdruck Ökotop. SUKAČEV (1942) versteht unter Ökotop die physikalisch-geographische Elemente der Geocoenose. Dadurch umfasst der Begriff Ökotop die unbelebten Glieder des Milieus der Biocoenose, insoweit sie in Beziehung zu den lebenden Komponenten stehen. POGREBNJAK (1955) gliedert Waldflächen auf Grund der Gleichartigkeit bestimmter Komplexe der Umweltbedingungen in „Trophotope“ (Flächen mit gleichen Bedingungen der Bodenfruchtbarkeit), „Hydrotope“ (Flächen mit gleichem Wasserhaushalt), „Edatope“ (Flächen mit gleichen edaphischen Bedingungen), „Klimatope“ (Flächen mit gleichen klimatischen Bedingungen) u. ä.

Die Gesamtheit des Klima- und Edatopes stellt dann den „Standort (mestobitanie) als Ganzes“ oder „Ökotop“ (POGREBNJAK 1955) vor. Der Ausdruck Ökotop beinhaltet die Gesamtheit der abiotischen Standortsfaktoren. Die Einführung des Begriffes Ökotop durch G. N. VYSOCKIJ (s. Polevaja geobotanika, 1959) sollte der Pflanzensynökologie einen dem „Biotop“ der Zoologie adäquaten Ausdruck bieten.

Im deutschen Sprachbereich wird der Ausdruck Ökotop in der Landschaftsökologie für ökologische räumliche Grundeinheiten der Landschaft benützt, d. i. für weitgehend gleichförmige Landschaftszellen (s. BOBEK et SCHMITHÜSEN 1949, MEUSEL 1954, SCHMITHÜSEN 1960 u. a.).

Der Biotop oder die Lebenstätte (s. S. 365) stellt das Milieu einer bestimmten, real vorhandenen Biozönose oder eines Organismus vor. Die angloamerikanischen Ökologen benutzen diesen Terminus noch im engeren Sinne, und zwar für die Bezeichnung des einheitlichen Lebensraumes innerhalb einer Biozönose (s. CARPENTER 1956), wie es ursprünglich GAMS (1935) vorgeschlagen hat.

Die Unterschiede der Bedeutung der besprochenen grundlegenden Begriffe kann man in einem Schema klarstellen (s. Abb. 1). Das Milieu (in Abb. 1 Ring oder Quadrat) kann von den Lebewesen unabhängig betrachtet werden. Es kann von verschiedenen Organismen oder Biozönosen besiedelt werden (Abb. 1 bringt je zwei Eventualitäten für Einzelorganismen und

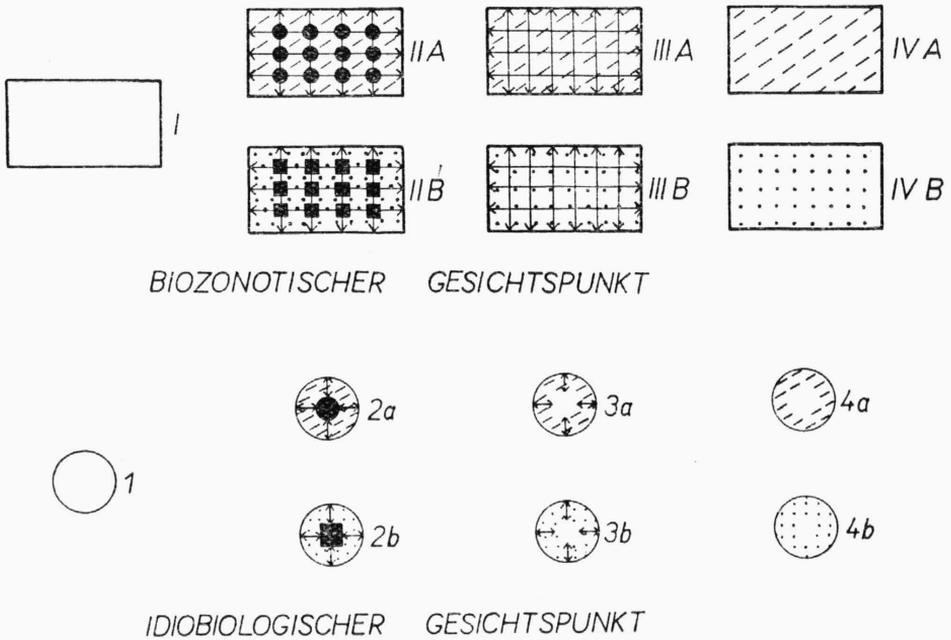


Abb. 1. — Graphische Darstellung einiger ökologischer Grundbegriffe. Erklärungen: 1 — Milieu „x“ unabhängig von der Anwesenheit des Lebewesens. 2a — Vom Organismus „a“ (●) besiedeltes und modifiziertes Milieu „x“. Die durch Anwesenheit des Organismus „a“ verursachte spezifische Modifikation des Milieus „x“, durch Striche veranschaulicht. Die Pfeile bezeichnen symbiotische Beziehungen im breitesten Sinne des Wortes. 2b — Vom Organismus „b“ (■) besiedeltes und modifiziertes Milieu „x“. Die durch Anwesenheit des Organismus „b“ verursachte spezifische Modifikation, durch Punkte veranschaulicht. Im übrigen s. 2a. 3a — Standort des Organismus „a“. 3b — Standort des Organismus „b“. 4a — Biotop des Organismus „a“. 4b — Biotop des Organismus „b“. - I — Milieu „X“ unabhängig von der Anwesenheit des Lebewesens. IIA — Von der Biozönose „A“ besiedeltes und modifiziertes Milieu „X“. Die durch Anwesenheit der Biozönose „A“ verursachte spezifische Modifikation des Milieus „X“, durch Striche veranschaulicht. ●●● — Komponenten der Biozönose „A“.  $\begin{matrix} \leftarrow & \leftarrow & \leftarrow \\ \leftarrow & \leftarrow & \leftarrow \\ \leftarrow & \leftarrow & \leftarrow \end{matrix}$  — Spezifität der Wirkung von Milieubedingungen, wodurch biocoenotische Bindungen einzelner Komponenten verursacht werden. IIB — Von der Biozönose „B“ besiedeltes und modifiziertes Milieu „X“. Spezifische Modifikation durch Anwesenheit der Biozönose „B“ verursacht, durch Punkte veranschaulicht. ■■■■ — Komponenten der Biozönose „B“. Im übrigen s. IIA. IIIA — Standort der Biozönose „A“. IIIB — Standort der Biozönose „B“. IVA — Biotop der Biozönose „A“. IVB — Biotop der Biozönose „B“.

Biozönosen — 2a, b, IIA, B). Das von einem konkreten Organismus (einer Biozönose) besiedelte Milieu gelangt in spezifische Wechselbeziehungen mit diesem Organismus (der Biozönose); es (das Milieu) ist durch die Tätigkeit der Lebewesen spezifisch geändert worden (in Abb. 1 — 2a, b, IIA, B sind spezifische Modifikationen des Milieus durch Strichelung bzw. Punktierung markiert). Die Gesamtheit der Faktoren (inklusive aller symbiotischen Beziehungen und biozönotischen Bedingungen), die auf den Organismus oder auf die Biozönose einwirken, stellt den Standort des Organismus (der Biozönose) vor (Abb. 1 — 3a, b, IIIA, B). Die Standortsfaktoren einer Phytozönose werden z. B. durch die Empfindlichkeit der Einzelkomponenten gegen parasitische Insekten oder Pilze, die Konkurrenzfähigkeit einiger Gewächse, die Empfindlichkeit mancher neugeingebürgerter Pflanzen gegen Feuer oder biotische Eingriffe, ihre starke Vitalität oder Vermehrungsfähigkeit usw. bestimmt. Solche biotische oder innere Standortsfaktoren sind im Ökotope nicht einbegriffen. Die Gesamtheit der am Wuchsort des Organismus (Biozönose) vorhandenen Milieueigenschaften bildet den Biotop (s. Abb. 1 — 4a, b, IV A, B). Den Terminus Ökotope in Sinne der Landschaftsökologie kann man in Abb. 1 kaum veranschaulichen, denn es handelt sich um einen Typenbegriff (eine abstrakte typologische Einheit).

## VI. Fundort (Lokalität)

In diesem Zusammenhang ist es notwendig, auch über die Benützung und über den Sinn des Ausdruckes Fundort (Lokalität) zu sprechen. Ausser der üblichen Benützung für die topographische Charakterisierung der Stelle des Vorkommens eines bestimmten Organismus oder einer Biozönose wird manchmal der Bereich dieses Ausdruckes durch nähere Angaben über das Milieu erweitert. SCHRÖTER (1922) versteht unter einer Lokalität die Gesamtheit der übereinander liegenden Teile der Litho-, Hydro- und Atmosphäre, soweit sie durch ihre pflanzlichen Bewohner verbunden sind. ZLATNÍK (1956) spricht z. B. über den Boden der Lokalität, die Atmosphäre der Lokalität, das Klima der Lokalität u. ä. In solchen Fällen kann man aber zwischen dem Inhalt des Begriffes Lokalität und Milieu nur unklar unterscheiden. ZLATNÍK selbst erfasst dies durch folgenden Satz: »Die Lokalität eines Organismus oder Biozönoseabschnittes mit ihrer Lage, ihrer Atmosphäre (Klima) und ihrem Boden können wir auch als Standort bezeichnen.« Der Ausdruck Standort wird von ZLATNÍK (l. c.) ungefähr im Sinne der oben angeführten Charakterisierung des Milieus eines bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen) mit topographischer Lagebestimmung gebraucht.

Für den Begriff Lokalität sollte eindeutig die rein topographische Bedeutung vorbehalten werden. Für die Ökologie sollte er nur ein Hilfsbegriff sein, welcher ausschliesslich zur topographischen Charakteristik (Raumbestimmung) der Forschungsgegenstände dienen würde. Die Lokalität eines bestimmten Organismus oder einer Biozönose könnte man theoretisch am besten durch die geographischen Koordinaten, mit den näheren Angaben in der vertikalen Richtung ergänzt, charakterisieren. Jede nähere Charakteristik betrifft schon die Angaben über das Milieu. In der Praxis sind wir aber meistens genötigt, bei der Bezeichnung der Lokalität bestimmte Hilfspunkte oder kennzeichnende Milieueigenschaften zu benützen, um eine genauere topographische Charakteristik zu ermöglichen. Hier muss man sich über das Ziel der Bezeichnung im klaren sein und darf die Milieueigenschaften mit den Eigenschaften der Lokalität nicht verwechseln. Die Fundorte der Organismen und Gesellschaften sind vor allem für die Chorologie und Florogenetik bedeutend, wo sie als konkrete Unterlagen für bestimmte Schlussfolgerungen dienen.

## Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird der Begriffsinhalt einiger ökologischer Termini behandelt und eine neue Begrenzung bzw. Definitionen vorgeschlagen.

Das Lebensmilieu in der Auffassung des Verfassers ist nicht an die Anwesenheit eines bestimmten Organismus gebunden. Als Lebensmilieu wird im allgemeinen Materie und Energie eines bestimmten Raumes betrachtet, deren Eigenschaften die Existenz eines beliebigen Organismus ermöglichen. Zwischen Organismus und Milieu bestehen zwei Arten der gegenseitigen Beziehungen. Vom Gesichtspunkt der Lebensfunktionen eines Organismus aus bildet das Milieu und der Organismus ein untrennbares Ganzes. Vom Gesichtspunkt des Milieus aus besteht nur eine dynamische Abhängigkeit des Milieus von der Wirkung der Organismen; es ist möglich, ein Milieu als dynamisches System allein, ohne Rücksicht auf die es besiedelnden Organismen zu untersuchen. Das Milieu als selbständiger materiell-energetischer Komplex wurde zum Forschungsgegenstand der zuständigen Fachgebiete, die von physikalischen, chemischen und biologischen Methoden Gebrauch machen.

Die Ökologie untersucht vor allem das Milieu eines bestimmten Organismus (einer Gruppe von Organismen oder Lebensgemeinschaft), das als Biotop bezeichnet werden kann. Im weiteren wird die Frage gelöst, welcher grossen Raum, der einen bestimmten Organismus (eine Lebensgemeinschaft) umgibt, man als Biotop des Organismus (der Lebensgemeinschaft) bezeichnen kann. Im Raum zwischen Organismus und Milieu, in unmittelbarer Nähe des Berührungsräumchen besteht ein ausgeprägter und schwer erfassbarer Gradient der einzelnen materiellen und energetischen Eigenschaften. Aus diesem Grund ist das Milieu eines bestimmten Organismus im engsten Sinne des Wortes nicht erfassbar. Deshalb kommt der Verfasser zu dem Schluss, dass man als Milieu eines bestimmten Organismus (einer Lebensgemeinschaft) die Materie und Energie eines so grossen Raumes betrachten kann, in dem die materiellen und energetischen Eigenschaften die des Berührungsräumchen zwischen Organismus und Milieu direkt beeinflussen.

Im Komplex der Milieueigenschaften (d. i. aller erkennbarer Eigenschaften des Milieus) kann man diejenigen abtrennen, die einen Einfluss auf die Existenz, bzw. Funktionen eines beliebigen Organismus ausüben. Man kann diese Eigenschaften als Bedingungen des Milieus bezeichnen. Es ist notwendig, davon die Ansprüche des Organismus zu unterscheiden, d. i. die Bedürfnisse, die der Organismus vom Milieu fordert und empfängt. Ein Milieu kann im äussersten Falle die Existenz aller Organismen ermöglichen, deren Ansprüche (bzw. Existenzansprüche) im Komplex der Milieubedingungen inbegriffen sind und die zu einem gemeinsamen Leben in einem bestimmten Raum fähig sind.

Ein Milieu kann man auch vom Standpunkt seiner Beziehungen zu einem bestimmten Organismus (einer Lebensgemeinschaft) analysieren. Das Milieu in Beziehung zu einem bestimmten Organismus erhält einen spezifischen Charakter und wird mit dem Ausdruck Standort bezeichnet. Die einzelnen Milieubedingungen, deren absolute Qualität und Quantität durch Bezugnahme auf einen bestimmten Organismus (eine Lebensgemeinschaft) eine andere Bedeutung gewinnen, können als Standortfaktoren bezeichnet werden. Als Faktor kann man jede Milieubedingung betrachten, die auf einen bestimmten Organismus (eine Lebensgemeinschaft) eine Wirkung ausübt. Der Wert eines Faktors kann aber nicht durch den absoluten Wert einer bestimmten Milieubedingung, sondern durch das Verhältnis des absoluten Wertes zu den Lebensfunktionen des Organismus (der Lebensgemeinschaft), d. h. durch einen spezifischen ökologischen Wert, ausgedrückt werden. Als Standort kann man die Gesamtheit aller aktueller Faktoren betrachten, die auf einem bestimmten Stelle auf die Lebensprozesse eines bestimmten Organismus oder einer Gruppe von Organismen (Einzelkomponente der Biozönose) wirken. In ähnlichem Sinne wird von etlichen Autoren auch der Begriff Ökotope benützt, der nur die abiotischen (edaphischen und klimatischen) Faktoren erfasst.

Dem Terminus Fundort (Lokalität) wird eindeutig eine topographische Bedeutung zugeschrieben; in der Ökologie wird er nur als ein Hilfsbegriff benützt, der ausschliesslich der topographischen Charakteristik (Raumbestimmung) dienen sollte.

## Literatur

- BOBEK H. et SMITHÜSEN J. (1949): Die Landschaft im logischen System der Geographie. — Erdkunde 3.
- BRUN-BLANQUET J. (1928): Pflanzensoziologie. — Berlin.
- BRUN-BLANQUET J. (1951): Pflanzensoziologie. — 2. Aufl., Wien.
- BRENNER W. (1927): Der Standort und die ökologischen Faktoren. — Bot. Notiser 1927: 145—155.
- CARPENTER J. R. (1956): An ecological glossary. — Hafner Publishing Company, New York.
- CLEMENTS F. E. (1916): Plant Succession, an Analysis of the Development of Vegetation. — Carnegie Inst. Washington. Auszug bei Tansley in Journal Ecol. 4 : 198.
- DU RIETZ E. (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Akad. Abh., Uppsala.
- DU RIETZ E. (1928): Kritik an pflanzensoziologischen Kritikern. — Bot. Notiser 1928 : 1—30.

- DU RIETZ E. (1929): Factors controlling the Distribution of Species in Vegetation. — Reprinted from Proceedings of the Internat. Congress of Plant Sciences 1 : 673—675.
- DU RIETZ E. (1930): Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. — Handb. Biol. Arbeitsmeth., Abderhalden 11, 5.
- DU RIETZ E., FRIES T. C. E. et TENGWALL T. A. (1918): Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. — Svensk bot. Tidskr. 12 : 145—170.
- FLAHAULT CH. et SCHRÖTER C. (1910): Phytogeographische Nomenklatur. — 3. Congress international de Botanique, Bruxelles, S. Actes du Congress I, 28 p., Zürich.
- FRIES T. C. E. (1913): Botanische Untersuchungen im nördlichen Schweden. — Uppsala — Stockholm.
- FRIES T. C. E. (1925): Über primäre und sekundäre Standortsbedingungen. — Svensk bot. Tidskr. 19 : 49—69.
- GAMS H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — Vierteljahrs. naturforsch. Ges. Zürich 63 : 293—493.
- GLEASON H. A. (1917): The Structure and Development of the Plant Association. — Bull. Torr. bot. Club 44.
- GUSEL'NIKOV E. P. (1955): K voprosu o klassifikacii faktorov mestoobitanija. [Zur Frage der Klassifikation der Standortsfaktoren.] — Bjul. mosk. Obšč. Isp. Prirody, otd. Biol., 60/5 : 127—133.
- HARTMANN F. K. (1936): Die Beziehungen der Pflanzensoziologie zum Standort. — Jahresber. deutsch. Forstver., Berlin, 1936 : 1—3.
- HULT R. (1881): Försök till analytisk behandling af växtformationerna. — Meddel. Soc. Faun. Flor. fenn. 8.
- KYLIN K. (1923): Växtsociologiska rand anmärkningar. — Bot. Notiser 1923 : 161—234.
- KYLIN K. (1926): Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. — Bot. Notiser 1926 : 81—180.
- LEICK E. (1934): Ziel, Umfang und Bedeutung der Pflanzenökologie. — Der Biologe, München, 3/5 : 113—119.
- LUTHER H. (1951): Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I. Teil. — Acta bot. fennica, Helsingforsiae, 49 : 1—230.
- MEUSEL H. (1954): Die natürliche Landschaft als Problem der geographischen und biologischen Forschung. — Deutsche Akad. d. Landwirtschaftswissenschaften Berlin, Festsetzung u. wiss. Tagung am 17. u. 18. Oktober 1953 anlässlich des zweijährigen Bestehens d. Akad. : 1—18.
- NEUHÄUSL R. (1963): Allgemeine Fragen der phytozoologischen Terminologie. — Preslia 35 : 302—315.
- NICHOLS G. (1923): A working basis for the ecological classification of plant communities. — Ecology 4/1 : 11—23, 4/2 : 154—179.
- NORDHAGEN R. (1919): Om nomenklatur og begreppsdannelse i plantesociologien. — Nyt Magaz. Naturvid., Kristiania, 57 : 17—127.
- POGREBNJAK P. S. (1955): Osnovy lesnoj tipologii. [Grundlagen der Waldtypologie.] — Izd. Akad. Nauk ukraj. SSR, Kiev.
- POHJALA L. (1933): Über die Wasservegetation des Äyräpäänjärvi-Sees. — Annales bot. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo 3 : 1—114.
- SCHMITHÜSEN J. (1960): Allgemeine Vegetationsgeographie. — Walter de Gruyter, Berlin.
- SUKAČEV V. N. (1942): Ideja razvitiija v fitocenologii. [Entwicklungsprinzip in der Phytozoölogie.] — Sov. Botanika, 1942.
- THIENEMANN A. (1941): Leben und Umwelt. — Bios, Abhandl. z. theor. Biol. u. ihrer Geschichte, Leipzig, Bd. 12.
- WALTER H. (1951): Einführung in die Phytologie. Bd. III — Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Teil Standortslehre. — Eugen Ulmer — Stuttgart.
- WEBER H. (1939): Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung. — Der Biologe 8 : 245—261.
- YAPP R. H. (1922): The Concept of Habitat. — Journ. Ecol. 10 : 1—17.
- ZLATNÍK A. (1955): Podstata a studium vzájemných vztahů v biocenose a jejím prostředí a vnějších vlivů, na biocenosu a prostředí působících, se zvláštním zřetelem k lesu. [Wesen und Studium der gegenseitigen Beziehungen in der Biozönose und ihrer Umwelt und der äusseren Einflüsse, welche auf Biozönose und Umwelt einwirken, mit besonderer Rücksicht auf den Wald.] — Sborn. vys. Šk. zeměd. lesn. Fak. Brno, ser. C : 5—18.