Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 50 (1982)

Artikel: Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität : on the biological equilibrium and its relationships to ecological stability

Autor: Gigon, Andreas

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377722

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *50* (1983), 149-177

Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität

On the biological equilibrium and its relationships to ecological stability

von

Andreas GIGON

Inhalt

1. Einleitung 150
2. Charakterisierung und Definitionen des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes und damit zusammenhängender weiterer Begriffe 152
   2.1. Verschiedene Vorstellungen des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes und der Homöostase 152
   2.2. Art-zu-Art-Gleichgewicht, Fliessgleichgewicht und andere Typen biologisch-ökologischer Gleichgewichte 155
   2.3. Stabiles und labiles biologisch-ökologisches Gleichgewicht 160
   2.4. Natürliches und anthropogenes biologisch-ökologisches Gleichgewicht 161
   2.5. Definitionen der Gleichgewichte auf den verschiedenen Organisationsstufen sowie des Ungleichgewichtes 162
   2.6. Konkrete Erfassung des Gleichgewichtes und Bewertung durch den Menschen 163
3. Kurze Charakterisierung und Definitionen von ökologischer Stabilität, Instabilität und Labilität 166
4. Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen biologisch-ökologischem Gleichgewicht und ökologischer Stabilität 170

Zusammenfassung - Summary 173
Literatur 175

1. Einleitung

In der Oeffentlichkeit und in wissenschaftlichen Kreisen wird im Zuge der Umweltdiskussion sehr viel über biologisches oder ökologisches Gleichgewicht und ökologische Stabilität gesprochen und geschrieben. Was ist mit diesen Konzepten konkret gemeint? Sind biologisches Gleichgewicht und ökolgische Stabilität dasselbe? Diese Fragen werden oft offen gelassen, was zu vielen Unklarheiten und Missverständnissen führen kann. Manchmal wird argumentiert, dass es das biologische Gleichgewicht und die ökologische Stabilität gar nicht gebe, denn in der Natur ist alles im Fluss. Gesamthaft gesehen trifft dies zweifellos zu. Für eine konkrete, naturwissenschaftliche Betrachtung und praktische Zwecke ist es jedoch sinnvoll, ja unvermeidbar, dass der Mensch subjektiv einen begrenzten raumzeitlichen Rahmen und bestimmte Merkmale (Kriterien) festlegt. Diese erlauben es dann durchaus, von Gleichgewicht und Stabilität eines Systems zu sprechen (siehe Kap. 2). HOYNINGEN-HUENE (1982) und GIGON (1981 und im Druck) haben dargelegt, dass der subjektive Anteil einer solchen Betrachtung deren Naturwissenschaftlichkeit (Objektivität) nicht zerstört, sofern bestimmte Anforderungen erfüllt sind (Angepassheit des raumzeitlichen Rahmens und der Merkmale an das Untersuchungsobjekt, Replizierbarkeit usw.).

Meines Wissens gibt es keine umfassenden, wissenschaftlichen Darstellungen des biologischen Gleichgewichtes oder der ökologischen Stabilität.

Jedoch finden sich in vielen Oekologiebüchern verschiedenste und z.T. divergierende Hinweise zu diesen Themen und zur Homöostase (siehe Kap. 2.1.), so z.B. bei ODUM 1971, RICKLEFS 1973, SCHWERDTFEGER 1975, KREBS 1978, STUGREN 1978, McNAUGHTON und WOLF 1979, STREIT 1980, REMMERT 1980, TSCHUMI 1981 und KREEB 1983. Von den theoretischen Arbeiten seien erwähnt: BERTALANFFY 1953, BERTALANFFY et al. 1977, WILLIAMS 1964, MAY 1973, USHER und WILLIAMSON 1974. Vorwiegend mit dem biologischen Gleichgewicht befassen sich folgende, vor allem für die Mittelschulstufe oder Laien verfasste Bücher: THIENEMANN 1956, MILNE und MILNE 1965, DYLLA und KRäTZNER 1977, EULEFELD und SCHAEFER 1978 und KLöTZLI 1980. JAHNEL et al. (1959) geben u.a. einen geschichtlichen Ueberblick über das Konzept des biologischen Gleichgewichtes. Zu den wichtigsten Arbeiten speziell über die ökologische Stabilität gehören MAC ARTHUR 1955, HOLLING 1973, STöCKER 1975, ORIANS 1975, GOODMAN 1975 und HABER 1979, sowie die Symposiumberichte von WOODWELL und SMITH 1979 sowie VAN DOBBEN und LOWE-McCONNELL 1975. Weitere Literaturangaben finden sich bei GIGON (1981 und im Druck). Die Regulation (Stabilisierung) von Populationen wurde vor allem von tierökologischer

Seite ausführlich behandelt (ELTON 1956,, RICKLEFS 1973, KREBS 1978 und TSCHUMI 1981) Indirekte Aussagen über das Gleichgewicht oder die Stabilität enthalten die vielen, in der letzten Zeit erschienenen Werke über Störung, Belastbarkeit und Erholung biologisch-ökologischer Systeme.

Mit der vorliegenden Arbeit wird der *Versuch* unternommen, das biologische bzw. ökologische Gleichgewicht kurz zu charakterisieren. Dazu werden zunächst die Phänomene beschrieben und Beispiele zusammengestellt; dann folgen Definitionen und Hinweise zur konkreten Erfassung. Schliesslich werden Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen dem biologischen Gleichgewicht und der ökologischen Stabilität erarbeitet und kurz diskutiert.

Bereits hier sei festgehalten, dass sich diese beiden Konzepte nicht auf *genau* dieselben Systeme beziehen. Beim *biologischen* Gleichgewicht stehen Arten, Artengruppen oder im weiteren auch Lebewesen und ihre Umwelt im Vordergrund. Die *ökologische* Stabilität und sinngemäss auch das *ökologische* Gleichgewicht beziehen sich *zusätzlich* noch auf Strukturen und Funktionen, bei denen Lebewesen nur indirekt beteiligt sind. Beispiel: das ökologische Gleichgewicht zwischen Bodenbildung und dem vorwiegend abiotischen Prozess des Bodenabtrages (Erosion). Da es im folgenden nicht um den Vergleich von biologischen mit ökologischen Sytemen geht, stelle ich der ökologischen Stabilität das *biologisch-ökologische Gleichgewicht* gegenüber.

Die Arbeit bezieht sich auf natürliche und anthropogene Systeme vor allem auf der Organisationsstufe der Synökologie. Es wird versucht, so weit wie möglich vom allgemeinen Sprachgebrauch auszugehen. Die vielen, im Zusammenhang mit Gleichgewicht und Stabilität verwendeten Begriffe und Konzepte werden nicht umfassend behandelt (siehe dazu EULEFELD und SCHAEFER 1978, GIGON 1981 und in Vorb.). Auf Gleichgewichts- und Stabilitätskonzepte in der Physik wird nur kurz eingegangen, auf jene in der Chemie, Oekonomie und Psychologie nicht, u.a. weil Analogien zwischen verschiedenen Disziplinen oft wenig zutreffend sind (siehe Kap. 2.1.). Das Problem des Gleichgewichtes Mensch - Natur wird nicht behandelt. Das Ungleichgewicht und die Instabilität werden nur gestreift. Theoretische und systemökologische Gesichtspunkte, die quantitative Erfassung von Gleichgewicht und Stabilität sowie praktische Anwendungen sollen in späteren Arbeiten ausführlich behandelt werden.

Verdankungen

Für wertvolle Hinweise danke ich den Herren Prof. Dr. E. Landolt, Prof. Dr. F. Klötzli, R. Marti (dipl. Natw. ETH) und Urs Kuhn (dipl. Natw. ETH), alle vom Geobotanischen Institut ETH, PD Dr. B. Nievergelt, Zoologisches Institut der Universität Zürich, sowie meiner Frau. Die Reinschrift der Arbeit besorgte Frau A. Honegger, die Abbildungen führten Frau E. Wohlmann und Herr U. Kerker aus; ihnen allen sei hier nochmals herzlich gedankt.

2. Charakterisierung und Definitionen des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes und damit zusammenhängender weiterer Begriffe

2.1. *Verschiedene Vorstellungen des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes und der Homöostase*

Wird der Begriff "Gleichgewicht" in biologisch-ökologischem Zusammenhang gebraucht, so werden damit Vorstellungen verbunden, die ich wie folgt charakterisieren möchte (siehe auch EULEFELD und SCHAEFER 1978):

2.1.1. *Die idealisierende Vorstellung*

Gemäss dieser Vorstellung ist das Ziel der Schöpfung eine Harmonie, wo alles mit allem zusammenhängt und im Gleichgewicht ist. Man denkt hier an grosse, unberührte Landschaften, an Urwald, an einen See, der "im Gleichgewicht" ist, u.U. auch an den Mikrokosmos eines künstlichen Teiches. Wird diese Harmonie gestört - meist durch den Menschen - so treten Ungleichgewichte ein, die bis zum Zusammenbruch führen können. Diese Vorstellung des Gleichgewichtes ist breiter als der Rahmen der Naturwissenschaft und kann hier nicht weiter besprochen werden.

2.1.2. *Die diffuse Vorstellung: biologisch-ökologisches Gleichgewicht = ökologische Stabilität*

Diese weit verbreitete Vorstellung durch klarere und präzisere zu ersetzen und insbesondere zu untersuchen, ob die beiden Konzepte einander gleichgesetzt werden können, ist eines der Ziele der vorliegenden Arbeit (siehe insbesondere Kap. 4).

2.1.3. *Mechanistische Vorstellungen*

Oft wird für die Veranschaulichung des biologischen Gleichgewichtes bzw. der Stabilität das Bild einer Kugel verwendet, die auf einer Fläche mit Mulden und Kuppen nach Verschiebung aus der Gleichgewichtslage wieder in diese zurückrollt (KREBS 1978, STREIT 1980). Aehnlich ist das Bild des physikalischen Körpers, der auf einer ebenen Fläche im stabilen, labilen oder indifferenten Gleichgewicht ist (siehe Physikbücher). Die Kugel oder der Körper auf der Fläche sollen das biologisch-ökologische System in seiner Umwelt symbolisieren. Schwachpunkte dieser Analogien sind:

- Bei Veränderung aus der Gleichgewichtslage bleiben die Kugel bzw. der Körper unverändert. Im Gegensatz dazu treten bei biologisch-ökologischen Systemen die Veränderungen gerade im System selbst auf.
- Das Bild der Lageveränderungen physikalischer Körper wird den, bei biologischen Systemen oft wesentlichen evolutionären Anpassungen in keiner Weise gerecht.

Ein recht gutes Bild für das biologisch-ökologische Gleichgewicht ist die Balkenwaage. Ihre beiden Seiten können im Gleichgewicht sein, auch wenn sie ganz verschiedenartige Elemente enthalten; wesentlich ist, dass die jeweiligen Gesamtkräfte gleich sind. Werden beide Seiten gleichzeitig gleich stark beschwert, so bleibt das Gleichgewicht erhalten. Bei Störung kann ein Pendeln um die Gleichgewichtslage eintreten. Allerdings bestehen, wie EULEFELD und SCHAEFER (1978, S. 135) darlegen, auch Inkorrektheiten in der Analogie zwischen Balkenwaage und biologisch-ökologischem Gleichgewicht:

- "Wenn die Waage im Gleichgewicht ist, befindet sie sich in Ruhe, d.h., dass keinerlei Veränderungen an beiden Seiten erfolgen." Dagegen sind z.B. die Populationsdichten der Partner in einem ökologischen System, das sich im Gleichgewicht befindet, nicht konstant, sondern schwanken in konstanten Grenzen. "Das Gleichgewicht bezieht sich nicht auf eine Augenblickssituation, sondern auf einen längeren Zeitraum."
- "Wenn die Waage um die Null-Lage schwankt, hebt sich stets die eine Waagschale, wenn sich die andere senkt. Die Bewegungen sind also stets gegensinnig." Bei Schwankungen in biologisch-ökologischen Systemen können im Gegensatz dazu durchaus auch gleichsinnige Veränderungen vorkommen. Zum Beispiel hat eine Vergrösserung der Zahl der Beutetiere eine

Vergrösserung der Zahl der Raubtiere zur Folge.

Trotz dieser Inkorrektheiten wird im folgenden das Bild der Waage für die Definition des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes verwendet (siehe auch Kap. 2.3.).

2.1.4. *Vorstellung von Arten, Artengruppen oder anderen ökologischen Strukturen und Funktionen, die einander jeweils die Waage halten*

Die Vorstellung von Arten, Artengruppen oder anderen Strukturen oder Funktionen in biologisch-ökologischen Systemen, die einander die Waage halten bzw. in ausgewogenem Verhältnis zueinander stehen, wird, wie soeben erwähnt, in der vorliegenden Arbeit für die Definition des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes verwendet. Wichtig ist, dass das Bild der Waage nicht zu mechanistisch aufgefasst wird. Man kann auch von einander entgegengesetzten Kräften sprechen, die gleich stark sind. Ist ein Gleichgewicht vorhanden, dann verändert sich das System nicht; jedoch ist es nicht starr oder statisch, sondern pendelt um eine sogenannte Gleichgewichtslage. Wird eine Seite zu stark verändert, belastet, so ergibt sich ein Ungleichgewicht, das zu einem anderen Gleichgewicht oder zum Zusammenbruch des Systems führt. Das Konzept des Gleichgewichts beinhaltet die Fähigkeit, nach deutlicher Veränderung wieder in die Ausgangslage zurückzukehren, *nicht*. EULEFELD und SCHAEFER (1978, S. 34) schreiben dazu: "... die Fähigkeit eines Systems, in einer ... Konstanz zu verharren, ist nur die Voraussetzung für das Gleichgewicht und nicht das Gleichgewicht selbst. Wir beschreiben das biologische Gleichgewicht deshalb als einen Zustand". Allerdings wird manchmal von einem stabilen Gleichgewicht gesprochen; dieses hat definitionsgemäss die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren (siehe Kap. 4).

2.1.5. *Verschiedene Vorstellungen der Homöostase*

Der vom amerikanischen Physiologen CANNON eingeführte Begriff "Homöostase" (engl. homeostasis) bedeutet etymologisch "gleich stehen" bzw. "gleich bleiben". Ursprünglich wurde er zur Bezeichnung des selbstregulierenden Rückkopplungssystems (feedback) verwendet, das die physiologische Innenwelt im tierischen und menschlichen Organismus konstant hält (BERTALANFFY

1953, LANGLEY 1965, RICKLEFS 1973). Heute wird der Begriff auch für das biologisch-ökologische Gleichgewicht verwendet (ODUM 1971, COLLIER et al. 1973), sowie für die Bezeichnung der Harmonie in der Natur. Wegen der grossen Diskrepanz zwischen diesen Verwendungsarten sollte der Begriff "Homöostase" meines Erachtens in der Oekologie vermieden werden.

2.2. *Art-zu-Art-Gleichgewicht, Fliessgleichgewicht und andere Typen biologisch-ökologischer Gleichgewichte*

Im folgenden sei nur die im vorangehenden Kapitel 2.1.4. erwähnte Vorstellung des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes näher besprochen. Man kann hier mehrere Typen unterscheiden, zwischen denen es fliessende Uebergänge gibt.

2.2.1. *Art-zu-Art-Gleichgewicht*

Ein erster Typ umfasst jene Fälle, wo *Arten bzw. Populationen, aber auch Individuen oder Artengruppen einander jeweils die Waage halten, ohne dass dabei Fliessgleichgewichte* (siehe unten) *eine wesentliche Rolle spielen.* Im Vordergrund stehen die spezifischen, qualitativen, oft koevolvierten Beziehungen von Art zu Art: deshalb die Bezeichnung Art-zu-Art-Gleichgewicht. In Tab. 1 sind einige Beispiele dazu zusammengestellt. Allerdings stellt das Herausschälen von Gleichgewichten zwischen zwei oder wenigen Arten etwas Künstliches dar, denn meist hängen sehr viele verschiedene Arten voneinander ab. Auch kann ein Gleichgewicht zwischen *einer* Art auf der einen und vielen Arten auf der anderen Seite bestehen; man denke da z.B. an das Gleichgewicht zwischen einer Weidetierart und den vielen Weidepflanzenarten von denen sie sich ernährt. Bei allen diesen Gleichgewichten herrscht, wie bereits erwähnt, meist ein Pendeln um eine sogenannte Gleichgewichtslage. Je nach den Umweltbedingungen, rhythmischen Prozessen oder der evolutiven Situation, hat einmal die eine Art die Ueberhand, einmal die andere. Man sollte aber nicht von dynamischem Gleichgewicht sprechen, weil diese Bezeichnung vor allem für das nun zu besprechende Fliessgleichgewicht verwendet wird.

Tab. 1. Beispiele von Art-zu-Art-Gleichgewichten. In diesen halten Arten bzw. Individuen oder Artengruppen aufgrund spezieller morphologischer, physiologischer und ökologischer Eigenschaften einander die Waage, ohne dass dabei Fliessgleichgewichte eine wesentliche Rolle spielen.

Examples of species-to-species equilibria. In these equilibria species, individuals or species groups are in balance due to their specific morphology, physiology and ecology; steady-state equilibria play no important role.

PARASITEN-ART mit spezieller Angriffsstrategie, Fortpflanzungsweise usw.	Art-zu-Art-Gleichgewicht	WIRT-ART mit spezieller Abwehrstrategie, Eindämmung der Parasitierung usw.
WEIDETIERARTEN mit speziellem Frassverhalten, Verdauungsapparat, Wachstums- und Fortpflanzungsrhythmus usw.	Art-zu-Art-Gleichgewicht(e)	WEIDEPFLANZENARTEN, z.B. Gräser mit speziellem interkalarem Wachstum, Anpassungen an Tritt, Wachstums- und Blührhythmus usw.
BAUMART mit spezieller Versorgung der Mykorrhiza mit Kohlenhydraten usw.	Art-zu-Art-Gleichgewicht (Symbiose)	MYKORRHIZA-ART mit spezieller Verfügbarmachung von Stickstoff, Phosphor und Kalium "für" die Baumart usw.
RHIZOBIUM-ART mit spezieller Infektionsstrategie, Nif-Gen-Aktivierung, Nitrogenase-Anlieferung usw.	Art-zu-Art-Gleichgewicht (Symbiose, siehe z.B. GISI 1982)	LEGUMINOSEN-ART mit spezieller Knöllchenbildung, Leg-Hämoglobin-Synthese, Energieanlieferung, Abtransport des Stickstoffs usw.
RAEUBER-ART mit spezieller Beutesuchstrategie, numerischer und funktioneller Reaktion (siehe z.B. KREBS 1978), Fortpflanzungsrhythmus, Nachkommenzahl usw.	Art-zu-Art-Gleichgewicht	BEUTE-ART mit speziellem, an die Räuber-Art angepasstem Fluchtverhalten, Fortpflanzungsrhythmus, Nachkommenzahl usw.

2.2.2. *Fliessgewicht, steady-state (dynamisches Gleichgewicht)*

Ein zweiter Typ von Gleichgewicht umfasst jene Fälle, wo *Importe und Exporte an Energie, Nährstoffen, Organismen oder Arten einander die Waage halten,* also das biologisch-ökologische Fliessgleichgewicht. Es wird auch als steady-state oder dynamisches Gleichgewicht bezeichnet. (Letzterer

Begriff ist allerdings ungeschickt und besser zu vermeiden, weil auch andere Gleichgewichte als das Fliessgleichgewicht dynamisch schwanken). Das betrachtete System sieht unverändert aus (makroskopisch konstant), obwohl dauernd etwas in es hineingelangt und gleich viel (vom Gleichen) auch wieder herauskommt (STUGREN 1978, S. 131; BERTALANFFY 1953, 1977; TSCHUMI 1981). Beispiele sind in Tab. 2 zusammengestellt. Bekannt ist das für Klimax-Oekosysteme charakteristische Fliessgleichgewicht von Brutto-Pri-

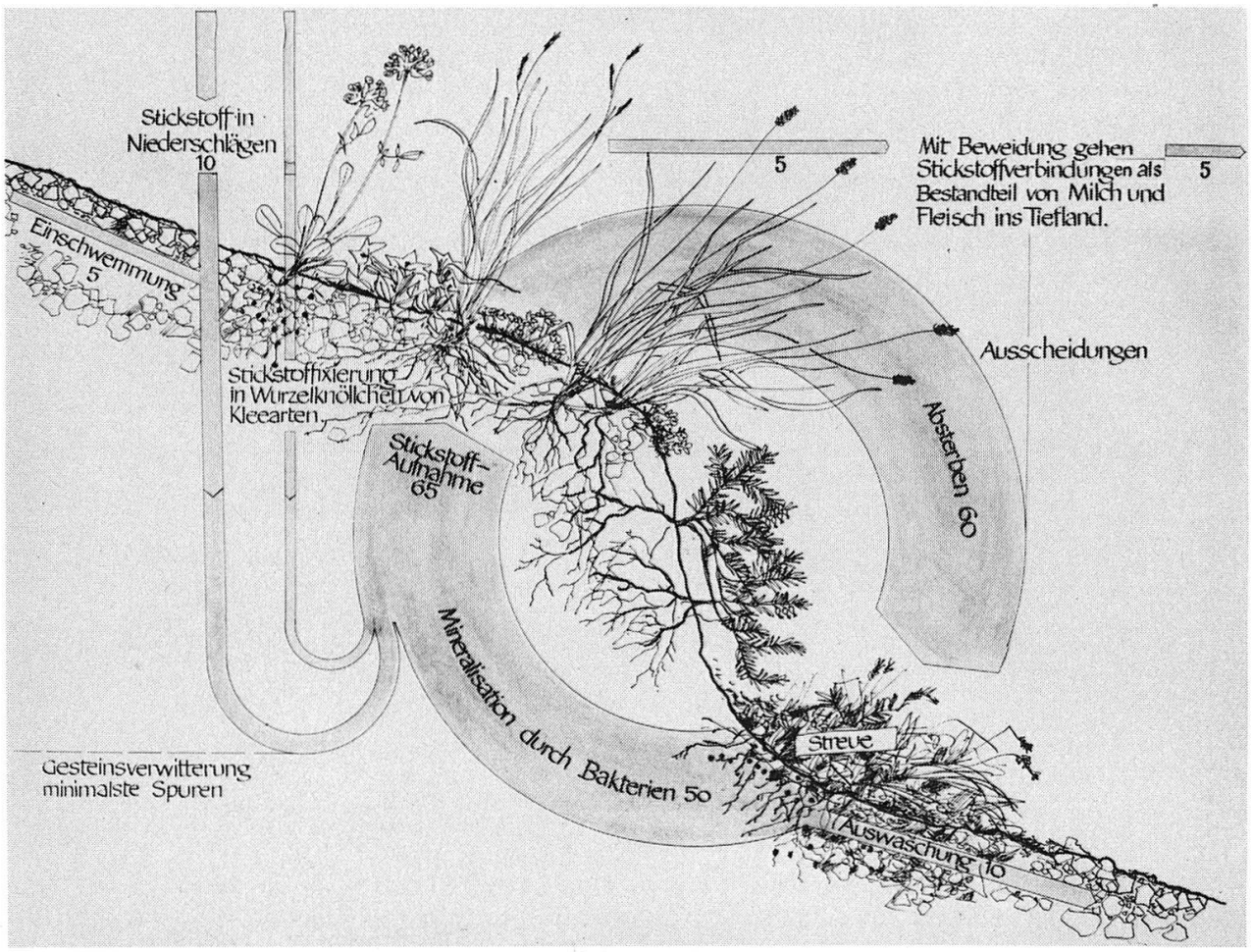

Abb. 1. Stickstoffhaushalt einer subalpinen Blaugrashalde (*Seslerietum*); alle Angaben in kg N/ha/Jahr. Angaben aus REHDER (1970) und Hydrolog. Jahrb. Schweiz (1979), so ergänzt, dass ein Fliessgleichgewicht besteht.

Nitrogen relations in a subalpine Sesleria coerulea grassland (Seslerietum), in kg N/ha/year. The data from REHDER (1970) and Hydrolog. Jahrb. Schweiz (1979) are completed in a way that there results a steady-state equilibrium.

Tab. 2. Beispiele biologisch-ökologischer Fliessgleichgewichte

Examples of biological and ecological steady-state equilibria

A. Allgemein gilt: Summe der Importe an Energie Nährstoffen bzw. Arten	Fliessgleichgewicht	Summe der Exporte an Energie, Nährstoffen bzw. Arten
B. Natürliche Fliessgleichgewichte (z.T. auch anthropogen beeinflusst):		
Aufbau organischer Substanz	-	Abbau organischer Substanz
Brutto-Primärproduktion des Oekosystems	-	Gesamtatmung des Oekosystems (im Klimax-Stadium, ODUM 1971)
Wasserzuflüsse	-	Abfluss und Evapotranspiration
Summe der Stickstoffimporte mit Niederschlägen, Fixierung, Einschwemmung, Einwanderung von Organismen und evtl. Düngung	-	Summe der Stickstoffexporte mit Auswaschung, Denitrifikation, Auswanderung von Tieren und evtl. Ernte
Bodenbildung	-	Bodenabtrag
Humusbildung	-	Humusabbau (Mineralisation)
Einwanderungsraten an Arten ins Gebiet	-	Aussterberate an Arten im Gebiet (Artenzahl bleibt konstant, Inseltheorie nach MacARTHUR und WILSON 1967)
Natalität und Immigration einer Tierpopulation	-	Mortalität und Emigration der Tierpopulation (TSCHUMI 1981, S. 79)
Wachstum (Regeneration) der Pflanzen	-	Abfressen der Pflanzen durch Herbivoren
Wachstum (Regeneration) der Beutepopulation	-	Dezimierung der Beutepopulation durch Räuber
C. Anthropogen geprägte Fliessgleichgewichte:		
Düngung (und natürliche Nährstoffimporte)	-	Nährstoffentzug mit der Ernte (und natürliche Nährstoffexporte)
Populationswachstum des Wildes (und Einwanderung)	-	Jagdstrecke (und andere Mortalitätsursachen und Auswanderung)
Nutzung einer Ressource	-	Regeneration der Ressource

märproduktion und Gesamtatmung (ODUM 1971). An Fliessgleichgewichten sind oft verschiedene Importe und Exporte beteiligt, wie das z.B. die Abb. 1 über den Stickstoffhaushalt einer subalpinen Blaugrashalde (*Seslerietum*) zeigt.

Wie u.a. BERTALANFFY et al. (1977) und KATTMANN (1980) im Detail erläutern, hat das Fliessgleichgewicht bezüglich bestimmten äusseren Einflüssen eine beschränkte Fähigkeit, sich selbst zu regulieren. Diese Fähigkeit, auf die hier nicht im Einzelnen eingegangen werden kann, beruht auf "dynamischen Prinzipien kinetischer Natur" (BERTALANFFY 1953, S. 39 und 18: Fliessgeschwindigkeiten der Stoffe von einem Kompartiment zum andern hängen von den Konzentrationsgradienten zwischen den Kompartimenten ab). Diese Prinzipien sind wesentlich verschieden vom bekannten Prinzip der *negativen Rückkopplung (negative feedback, stabilisierende Wechselwirkung)* bei der die Selbstregulation auf einem Informationsfluss innerhalb des Systems beruht (siehe Kap. 3 und z.B. HASSENSTEIN 1973, GIGON 1974). Weitere Untersuchungen müssen zeigen,wie die erwähnte Fähigkeit von Fliessgleichgewichten, sich selbst zu regulieren, sowie die negative Rückkopplung auf den Stufen der Biozönose und des Oekosystems realisiert sind.

2.2.3. *Ausgewogene Verhältnisse zwischen Teilen biologisch-ökologischer Systeme*

Neben den besprochenen Gleichgewichten gibt es noch mit diesen verwandte Phänomene, die man als "Ausgewogene Verhältnisse zwischen Teilen biologisch-ökologischer Systeme" bezeichnen kann. Es liegen keine eigentlichen Gleichgewichte vor, jedoch Verhältnisse (Beziehungen), die wie die Gleichgewichte zum Bestehenbleiben des betreffenden Systems beitragen. Beispiele: Ausgewogene Nährstoffverhältnisse im Boden, die das Gedeihen der Pflanzen fördern. Man spricht auch davon, dass zwischen den *verschiedenen* Nährstoffen keine Ungleichgewichte bestehen dürfen. Ausgewogenheit der Verteilung der verschiedenen Ressourcen in der Landschaft, z.B. für Neuntöter: Dorngebüsch als Nistplatz und Nahrungsspeicher, Sitzwarten, Grünland mit Grossinsekten als Nahrungsgrundlage.

2.2.4. *Beziehungen zwischen den verschiedenen Typen von Gleichgewicht und das Gesamtgleichgewicht*

Zwischen den verschiedenen Typen von Gleichgewicht bestehen fliessende Uebergänge, ja sie hängen oft sogar voneinander ab. Beispiel: Damit überhaupt ein produktionsökologisches Fliessgleichgewicht in einem Weideökosystem vorhanden sein kann, müssen zwischen den Weidetieren und den Weidepflanzen bestimmte Art-zu-Art-Gleichgewichte realisiert sein (siehe Tab. 1 und 2).

Das Gleichgewicht auf der Stufe des Oekosystems beruht auf dem Zusammenwirken von Gleichgewichten auf den tieferen Organisationsstufen u.a. den Gleichgewichten zwischen den Populationen der einzelnen Arten, den Fliessgleichgewichten der Nährstoffe, den verschiedenen symbiontischen Gleichgewichten (Tab. 1 und 2), sowie letztlich auch Gleichgewichten auf der organismischen, der zellulären und der genetischen Stufe. Ein Gleichgewicht auf *einer* Organisationsstufe wirkt sich auch auf anderen Organisationsstufen aus. Allerdings versteht man die Zusammenhänge, die zum Gesamtgleichgewicht führen, noch recht wenig (ELLENBERG 1973, S. 2 und 24).

2.3. *Stabiles und labiles biologisch-ökologisches Gleichgewicht*

Ausgehend von den Konzepten der Mechanik kann man verschiedene Typen von biologisch-ökologischem Gleichgewicht unterscheiden; allerdings gelten diese Analogien nur sehr begrenzt (siehe Kap. 2.1.3.).

Beim *stabilen Gleichgewicht* kehrt das System nach Veränderung (Auslenkung) von selbst wieder in die Ausgangslage zurück, oder es wird gar nicht erst daraus ausgelenkt. Die Ursache für die Veränderung ist ein sogenannter Fremdfaktor. Als Fremdfaktoren werden (nach GIGON, im Druck) natürliche oder anthropogene Faktoren bezeichnet, die nicht zum normalen Haushalt des biologisch-ökologischen Systems gehören, z.B. Ueberschüttung einer Wiese mit Vulkanasche, natürliche oder künstliche Ueberschwemmung eines Buchenwaldes, saurer Niederschlag in einem Tannenwald. Beispiel eines stabilen Gleichgewichtes: Gemsenpopulation, die mit Umwelt (Nahrung, Parasiten

usw.) derart im Gleichgewicht ist, dass sie sich auch nach starker Bejagung (= Fremdfaktor) wieder erholt.

Beim *labilen Gleichgewicht* hat das biologisch-ökologische System eine ausgeprägte Neigung (Disposition), irreversibel verändert zu werden. Dabei geht es über Ungleichgewichte in ein anderes, neues Gleichgewicht über oder bricht völlig zusammen. Beispiele: Fichten-Reinkultur im Schweizer Mittelland: sie hat eine starke Neigung, durch Parasiten, Krankheiten oder Windwurf irreversibel verändert zu werden und dabei je nach Standort in verschiedene andere Waldtypen überzugehen. Die Artenzusammensetzung eines mageren Halbtrockenrasens ist bezüglich des Nährstoffgleichgewichtes labil, denn sie wird bereits durch zwei Jahre Volldüngung wesentlich in Richtung auf Düngewiese verändert.

Manchmal wird das labile Gleichgewicht auch als *instabiles Gleichgewicht* bezeichnet. Diesen Begriff halte ich für wenig geeignet, denn Instabilität kann auch als Prozess des Sich-Veränderns angesehen werden (siehe Kap. 3), und dann herrscht selbstverständlich kein Gleichgewicht. Zum physikalischen Konzept des *indifferenten Gleichgewichtes* (Schwerpunkt eines Körpers hebt sich bei Drehung nicht, noch senkt er sich) gibt es in biologisch-ökologischen Systemen wohl keine Entsprechung.

2.4. *Natürliches und anthropogenes biologisch-ökologisches Gleichgewicht*

Wie bereits in Tab. 2 angedeutet, kann man aufgrund des Einflusses des Menschen zwei Typen von Gleichgewicht unterscheiden.

Das *natürliche biologisch-ökologische Gleichgewicht* ist jenes, das ohne Eingriffe des Menschen verwirklicht ist. Beispiele: Das langfristige Gleichgewicht zwischen Auf- und Abbau organischer Substanz in einem Urwald oder einer Urwiese. Das langfristige Pendeln der Populationsgrösse, z.B. der Gemse im Schweiz. Nationalpark, um einen sogenannten Gleichgewichtswert (KOMM.WISS.ERFORSCHUNG NATIONALPARK, 1966). Das Kräftegleichgewicht zwischen Wirt und Parasit.

Das *anthropogene biologisch-ökologische Gleichgewicht* ist jenes, das nur durch Eingriffe des Menschen verwirklicht wird. Beispiele: Das Konkurrenzgleichgewicht der Pflanzenarten in einer Mähwiese; es bleibt nur dank regelmässiger Mahd und Düngung erhalten. Das Gleichgewicht zwischen Popula-

tionswachstum und Hegeabschuss in einer Steinbockkolonie.

Selbstverständlich gibt es Uebergänge zwischen dem natürlichen und dem anthropogenen Gleichgewicht. Hier spielt hinein, dass beide Typen sowohl in natürlichen, wie auch in anthropogenen Oekosystemen vorkommen können (siehe auch GIGON 1981, S. 12).

2.5. *Definitionen der Gleichgewichte auf den verschiedenen Organisationsstufen, sowie des Ungleichgewichtes*

Im folgenden wird versucht, Definitionen der Gleichgewichte auf verschiedenen Organisationsstufen der belebten Natur zu geben (siehe auch Tab. 3):

Biologisches Gleichgewicht: Der Zustand, bei dem sich Arten, Artengruppen oder Individuen einer Art jeweils die Waage halten bzw. in ausgewogenem Verhältnis zu den abiotischen Bedingungen stehen. (Wird manchmal auch als *biotisches Gleichgewicht* bezeichnet).

Biozönotisches Gleichgewicht: Der Zustand bei dem sich die Arten einer Biozönose (Lebensgemeinschaft, Organismengemeinschaft) die Waage halten und in ausgewogenem Verhältnis zu den abiotischen Bedingungen stehen.

Tab. 3. Bezeichnungen der Gleichgewichte auf verschiedenen Organisationsstufen der belebten Natur

Terms for the equilibria on different levels of organization in the living world

Organisationsstufe	Bezeichnung des Gleichgewichtes (= G.)		
Oekosphäre	Globales ökologisches G.		Oekologisches Gleichgewicht
Oekosystem	Oekosystem-G.	Biologisches Gleichgewicht i.w.S.	
Biozönose (Lebensgemeinschaft)	Biozönotisches G.		
Art mit Umwelt	Biologisches G. i.e.S.		

Der Begriff "*Biologisch-ökologisches Gleichgewicht*" kann für alle Organisationsstufen angewendet werden (rangloser Begriff).

THIENEMANN (1956, S. 49) definiert das biozönotische Gleichgewicht wie folgt: "Die Tatsache, dass das Gefüge einer Lebensgemeinschaft in qualitativer wie auch in quantitativer Beziehung eine den Lebensbedingungen entsprechende, mehr oder weniger ausgeprägte Konstanz besitzt, wird als biozönotisches Gleichgewicht bezeichnet. Es prägt sich aus in der Artzusammensetzung einer Biozönose, der Individuenzahl jeder Art, der Verteilung der Individuen und Arten innerhalb der Biozönose und der Lebensweise jeder Art".

Oekosystem-Gleichgewicht (ökosystemares Gleichgewicht): Der Zustand, bei dem die Arten, Artengruppen und andere, auch abiotische Strukturen und Funktionen eines Oekosystems sich jeweils die Waage halten bzw. in ausgewogenem Verhältnis zueinander stehen (Oekosystem im Sinne von Meso-Oekosystem nach ELLENBERG 1973, S. 237).

Biologisch-ökologisches Gleichgewicht: Der Zustand, bei dem Arten, Artengruppen oder andere, auch abiotische Strukturen und Funktionen in biologisch-ökologischen Systemen sich jeweils die Waage halten bzw. in ausgewogenem Verhältnis zueinander stehen. Dieser Begriff kann sich auf jede Organisationsstufe beziehen. Das *ökologische Gleichgewicht* bezieht sich eher auf die höheren Organisationsstufen der belebten Natur, das *biologische* eher auf die niedrigeren (siehe Tab. 3).

Alle soeben besprochenen Gleichgewichte können je nachdem als stabil oder labil bzw. als natürlich oder anthropogen bezeichnet werden.

Biologisch-ökologisches Ungleichgewicht: Die Situation, bei der Arten, Artengruppen oder andere, auch abiotische Strukturen und Funktionen in biologisch-ökologischen Systemen sich jeweils nicht die Waage halten bzw. nicht in ausgewogenem Verhältnis zueinander stehen. Es tritt dann ein anderes, neues Gleichgewicht oder der Zusammenbruch des Systems ein.

2.6. *Konkrete Erfassung des Gleichgewichtes und Bewertung durch den Menschen*

Um das biologische Gleichgewicht für wissenschaftliche und praktische Zwecke konkret zu fassen, müssen präzise, replizierbare und an das betreffende System angepasste Angaben gemacht werden über:

- den raumzeitlichen Rahmen für den die Aussage über das System gelten soll,

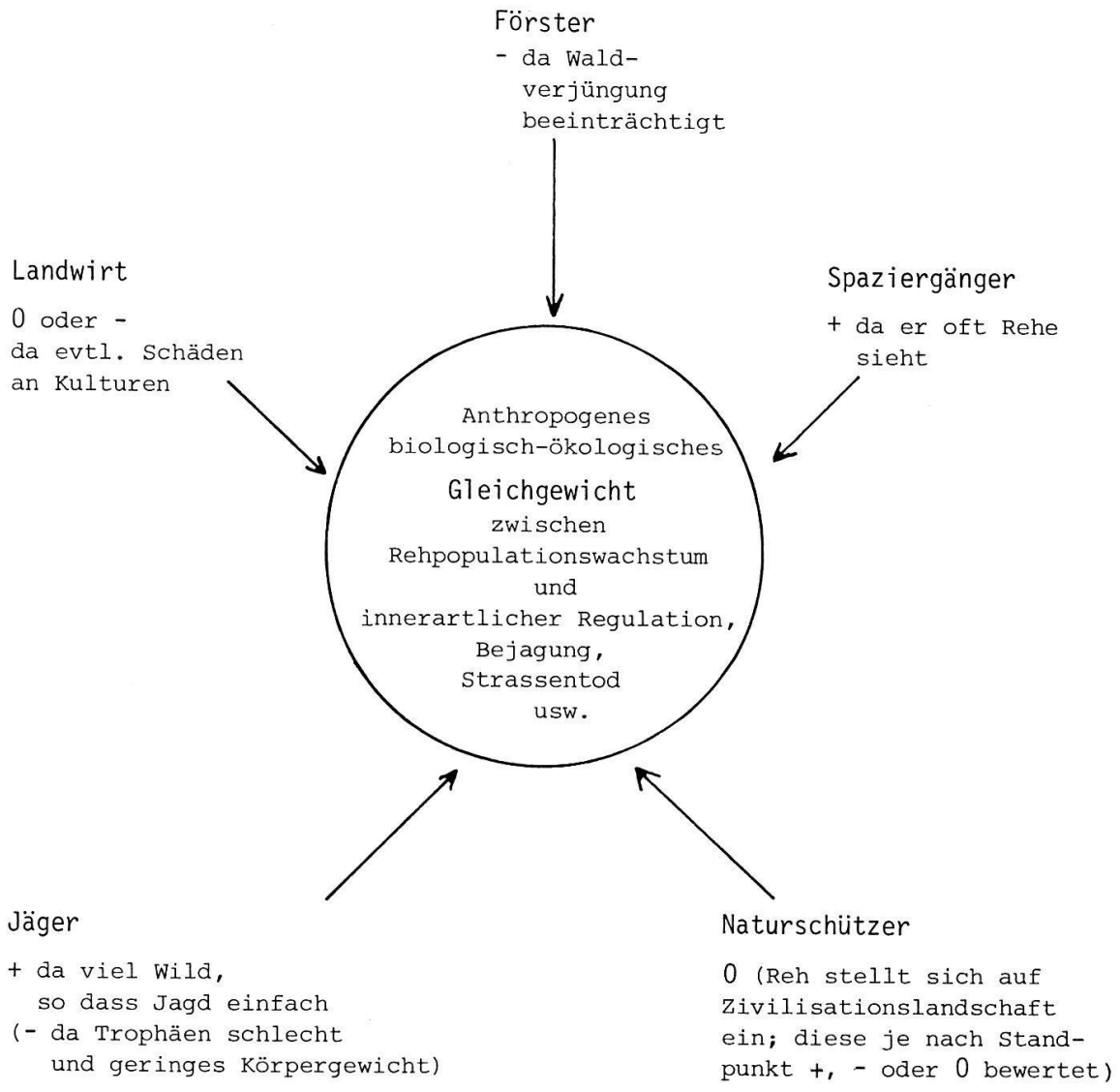

Abb. 2. Beispiele positiver (+), negativer (-) oder indifferenter (0) Bewertung des anthropogenen Gleichgewichtes zwischen Rehpopulationswachstum und innerartlicher Regulation, Bejagung, Strassentod usw. Ein solches Gleichgewicht besteht seit einigen Jahrzehnten im Kanton Thurgau (Eidg. Jagdstatistik). Die Population ist so gross, dass der Verbiss am Waldjungwuchs forstwirtschaftlich nicht tragbar ist.

Examples of positive (+), negative (-) or indifferent (0) evaluation of the anthropogenic equilibrium between roe deer population growth and intraspecific regulation, hunting, traffic accidents etc. Such an equilibrium exists since some decades in the canton Thurgau (eastern Switzerland). The population is so large, that it causes considerable economic losses due to the damage of the forest regeneration.

- das betrachtete biologische bzw. ökologische Merkmal,
- den Massstab, nach dem beurteilt wird, ob das betreffende Merkmal "im Gleichgewicht" ist,
- den allenfalls vorhandenen Fremdfaktor (siehe Kap. 2.3.).

Weitere Einzelheiten über die konkrete Erfassung sind anhand der ökologischen Stabilität bei GIGON (im Druck) zusammengestellt.

Es wird hier darauf hingewisen, dass je nach dem gewählten raumzeitlichen Rahmen, dem betrachteten Merkmal oder dem Beurteilungsmassstab im selben ökologischen System gleichzeitig Gleichgewichte und Ungleichgewichte vorhanden sein können. So kann z.B. ein einige Quadratkilometer grosser subalpiner Fichten-Tannen-Buchen-Urwald trotz hoher Schalenwilddichte für einige Jahre oder wenige Jahrzehnte durchaus in produktionsökologischem Gleichgewicht sein (Biomasseaufbau = Biomasseabbau). Wählt man hingegen als Kriterium mehrere Jahrzehnte oder Jahrhunderte, so muss derselbe Wald als nicht im Gleichgewicht befindlich angesehen werden, weil der Jungwuchs, vor allem der Tanne, infolge starken Wildverbisses fehlt (SCHREMPF 1978) und der Wald sich somit verändern wird.

Die Ausführungen dieses Kapitels zeigen, dass *Aussagen über das biologische Gleichgewicht immer nur relativ sind*:

Bewertung durch den Menschen. - Das biologisch-ökologische Gleichgewicht wird vom Menschen im allgemeinen positiv bewertet, Ungleichgewicht hingegen negativ. Dabei wird von der idealisierenden Vorstellung ausgegangen, die unberührte Natur sei "im Gleichgewicht" - und Natur und das Natürliche werden heute fast nur positiv bewertet. Weitere Gründe für die obige Bewertung liegen im Gebrauch der Begriffe in der Umgangssprache und in anderen Disziplinen. Wie die Abb. 2 zeigt, kann das biologisch-ökologische Gleichgewicht aber durchaus auch negativ bewertet werden. Wichtig ist, dass der Standpunkt des Bewerters bzw. die Kriterien klar dargelegt werden.

3. Kurze Charakterisierung und Definitionen von ökologischer Stabilität, Instabilität und Labilität

Dieses Kapitel besteht im wesentlichen aus den leicht veränderten Zusammenfassungen der Arbeiten von GIGON (1981, 1983 und im Druck, dort auch weitere Literaturangaben).

Der Begriff der ökologischen Stabilität wird von verschiedenen Autoren und in der Oeffentlichkeit derart verschieden verwendet, dass man ihn nur noch als *allgemeinen Oberbegriff* verwenden kann. Definitionen: *Oekologische Stabilität* ist das Bestehenbleiben eines ökologischen Systems und die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren. *Oekologische Instabilität* ist das Nicht-Bestehenbleiben eines ökologischen Systems und das Fehlen der Fähigkeit nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren.

Da die obigen Definitionen jeweils zwei verschiedene Aspekte enthalten, sind die Begriffe Stabilität und Instabilität mindestens zweideutig!

Oekologische Labilität ist eine allgemeine, starke Neigung (Disposition) eines (noch) bestehenden ökologischen Systems, irreversibel verändert zu werden. Die Labilität liegt im Bereich zwischen Stabilität und Instabilität, indem das System noch besteht, aber nicht die Fähigkeit hat, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren (siehe GIGON 1983, Abb. 2).

Aufgrund des dynamischen Verhaltens des betrachteten ökologischen Merkmals und des Fehlens oder Vorhandenseins sogenannter *Fremdfaktoren* können die ökologische Stabilität und die Instabilität in die Typen der Tab. 4 und Abb. 3 eingeteilt werden.

Im folgenden seien die vier Typen von Stabilität näher besprochen:

Konstanz ist das im wesentlichen unveränderte Bestehenbleiben eines ökologischen Systems (und zwar bei Fehlen von Fremdfaktoren). Dies heisst aber nicht, dass das System starr ist. Ein mitteleuropäischer Laubmischwald kann eine Konstanz-Stabilität haben, auch wenn immer wieder einzelne Bäume absterben und neue heranwachsen, und wenn kleine Schwankungen der Populationsdichte bestimmter Insekten und Vögel auftreten. Andere Beispiele gesamthaft gesehen konstanter Oekosysteme: Hochmoor und alpiner Rasen.

Zyklizität zeigen Oekosysteme, die regelmässige und grosse Schwankungen

Tab. 4. Einteilung der ökologischen Stabilität und Instabilität in verschiedene Typen aufgrund des dynamischen Verhaltens des betrachteten ökologischen Merkmals und des Fehlens oder Vorhandenseins eines Fremdfaktors. Die mit * bezeichneten Typen können in natürlich und anthropogen eingeteilt werden.

Classification of stability and instability in relation to the dynamic behaviour of the ecological parameter considered and to the absence or presence of a disturbance factor. The types marked with an asterisk (*) can be subdivided into natural and anthropogenic.

Dynamisches Verhalten des betrachteten ökol. Merkmals		Fremdfaktoren (s. unten) Nicht vorhanden	Vorhanden (einwirkend)
Stabilität	Veränderungen oder Schwankungen sehr klein oder keine	Konstanz*	Resistenz*
	Schwankungen ± gross und regelmässig oder elastisch	Zyklizität* (Elastizität)	Elastizität*
Instabilität	Irreversible ± grosse Veränderung	Endogene Veränderung	Exogene Veränderung*
	Unregelmässige Schwankungen = Fluktuation	Endogene Fluktuation	Exogene Fluktuation*

Fremdfaktoren sind nicht zum normalen Haushalt des betreffenden ökologischen Systems gehörende Faktoren. Sie können in natürliche und anthropogene eingeteilt werden, wobei letztere die Belastung(sfaktoren) und die anthropogenen Stabilisierungsfaktoren umfassen. Der Begriff Störfaktor sollte vermieden werden.

aufweisen und zwar *ohne* das Einwirken von Fremdfaktoren (siehe Tab. 4 und Abb. 3). Ein bekanntes Beispiel ist das Lärche-Lärchenwickler-System mit den regelmässigen Gradationen von *Zeiraphera diniana* Gn. (siehe z.B. FISCHLIN 1982). Weitere Beispiele: Nadelwälder mit Baumartenwechsel (ELLENBERG 1982); mehr oder weniger regelmässige Populationsschwankungen von Lemmingen und anderen Kleinsäugern samt ihren Räubern.

Resistenz ist das im wesentlichen unveränderte Bestehenbleiben eines ökologischen Systems beim Einwirken eines Fremdfaktors. Beispiele: Einmalige Ausbringung von Klärschlamm in einen Fichtenwald verändert seine Zusammensetzung nicht; gegenüber Tritt erweisen sich *Caricetum curvulae*-Rasen im Vergleich zu alpinen Zwergstrauchbeständen als relativ resistent (KÖRNER 1980).

Elastizität zeigt ein ökologisches System, das durch einen Fremdfaktor wesentlich verändert wird, nach Aufhören des Wirkens des Fremdfaktors jedoch von selbst wieder in die Ausgangslage zurückkehrt. Beispiele: Starker Abschuss in einem Gebiet mit zu hoher Hirschdichte kann eine Veränderung (Erholung) der Krautvegetation zur Folge haben; wird nicht mehr abgeschos-

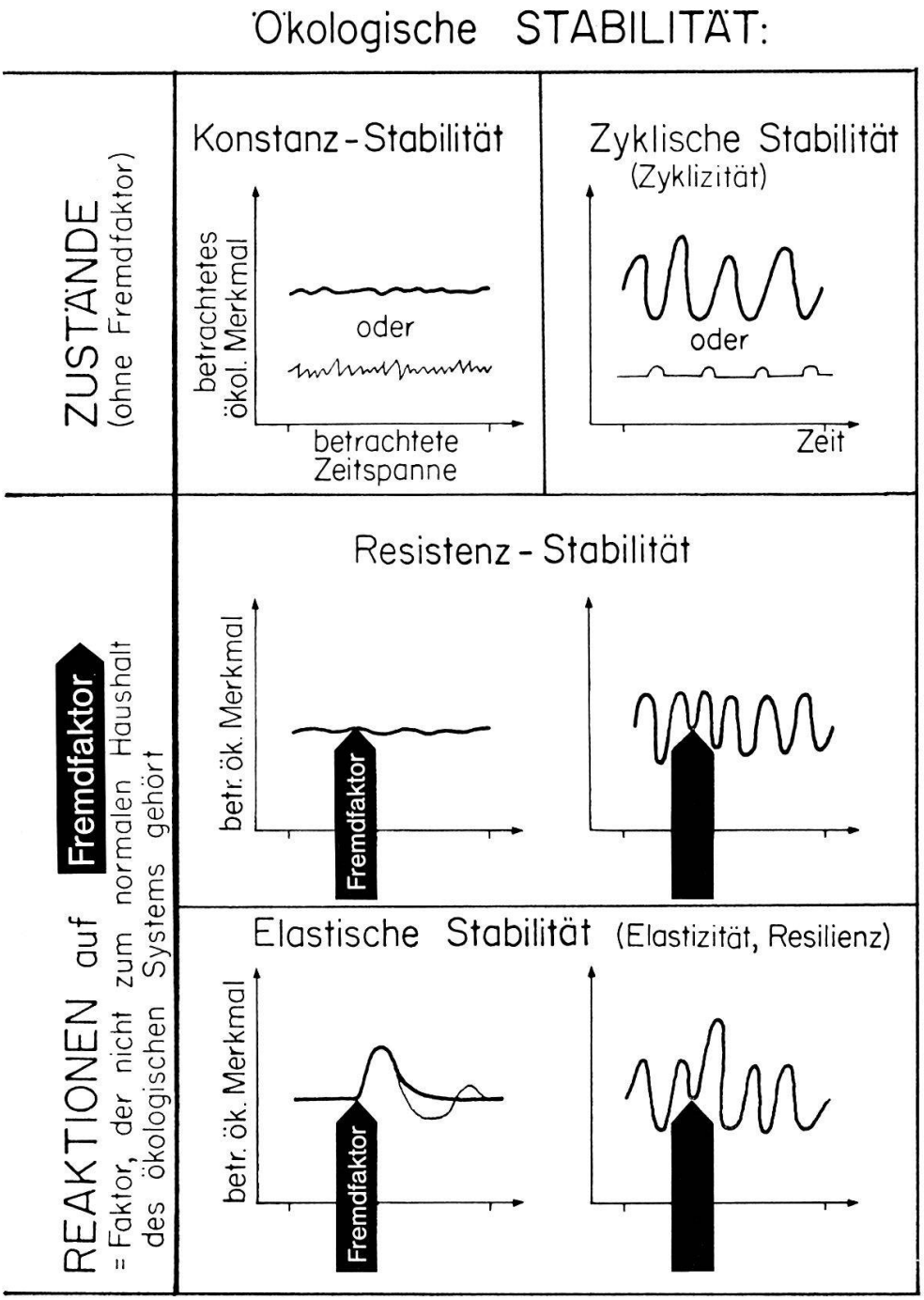

Abb. 3. Schematische Darstellung der vier Grundtypen ökologischer Stabilität in Abhängigkeit vom dynamischen Verhalten des betrachteten ökologischen Merkmals und vom Fehlen oder Vorhandensein eines Fremdfaktors (aus GIGON, im Druck).

Schematic representation of the four types of ecological stability in relation to the dynamic behaviour of the ecological parameter considered and to the absence or presence of a disturbance factor.

sen, so nimmt die Hirschpopulation wieder zu und der ursprüngliche Zustand wird wiederhergestellt. Einmalige Bekämpfung von Schadinsekten kann ihren Bestand reduzieren; wird nicht mehr bekämpft, so erholt er sich aber wieder.

Damit die Stabilität wissenschaftlich und für praktische Zwecke konkret fassbar wird, müssen präzise und an das ökologische System und die Fragestellung angepasste Angaben gemacht werden über den raumzeitlichen Rahmen, das betrachtete ökologische Merkmal, den Massstab für die Beurteilung der Stabilität und allenfalls auch den Fremdfaktor. Je nachdem, welche Rahmen und welche Merkmale gewählt wurden, kann dasselbe ökologische Phänomen als stabil oder instabil angesehen werden (siehe Kap. 1 und 2.6.). Eine Gesamtheit von Instabilitäten auf niedriger Organisationsstufe *kann* auf einer höheren Stufe Stabilität ergeben; Stabilität auf niedriger Stufe *kann* sich bei Betrachtung einer längeren Zeitdauer als Instabilität entpuppen. Auch können im gleichen ökologischen System gleichzeitig verschiedene Typen von Stabilität und Instabilität realisiert werden. Aus dem Gesagten geht hervor, dass Aussagen über die Stabilität immer nur relativ sind (GIGON i.Dr.).

Stabilität wie Instabilität können beide vom Menschen sowohl positiv wie negativ bewertet werden. Dabei sind die Kriterien des Bewerters anzugeben.

Um Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen dem biologisch-ökologischen Gleichgewicht und der ökologischen Stabilität herausarbeiten zu können, muss noch kurz auf die sogenannten Stabilitätsprinzipien eingetreten werden, d.h. Strukturen und Funktionen, die zur ökologischen Stabilität beitragen. Solche Prinzipien gibt es auf allen Organisationsstufen; in ihrer Gesamtheit ergeben sie das Phänomen der ökologischen Stabilität. Stichwortartig seien im folgenden einige synökologische Stabilitätsprinzipien, also solche, an denen mehr als zwei Arten beteiligt sind, beschrieben.

- *Trägkeitsprinzip und Reservefunktion*: grosse Kapitale, z.B. an Nährstoffen, oder grosse Populationen verhindern, dass das System leicht erschüttert werden kann.
- *Pufferwirkungen von Bestandesklima, entwickeltem Boden und entwickelter Biozönose* tragen wesentlich zur Stabilität bei (Dämpfung von starken Witterungsschwankungen, ausgeglichener Wasserhaushalt in entwickeltem Boden, chemische Pufferung usw.).
- *Fliessgewicht* hat, wie bereits in Kap. 2.1. dargelegt, stabilisierende Eigenschaften kinetischer Natur.
- *Stoffkreislauf* verhindert die Ansammlung von "Abfall" bzw. die Verarmung an Nährstoffen und ermöglicht eine gewisse Unabhängigkeit von Schwankungen der Importe an Nährstoffen (Autarkie).

- *Stabilisierende Wechselwirkung* (negative Rückkopplung, negativer Feedback). Teile eines Systems sind derart gekoppelt, dass eine Abweichung eines Teiles vom sogenannten Sollwert vom System selbst wieder rückgängig gemacht wird. Dabei spielt der Informationsfluss eine wesentliche Rolle. Dieses Prinzip ist wohl selten rein in ökologischen Systemen verwirklicht. Beispiel: Stabilisierung bestimmer Räuber-Beute-Systeme (Marienkäfer und Schildlaus).
- *Stellvertretungsprinzip bzw. Risikoverteilung durch Vielfalt.* Die Stabilisierung erfolgt dadurch, dass bei Beeinträchtigung eines Teiles eines Systems ein anderer Teil an seine Stelle treten kann. Beispiel: Ersatz einer Nahrungspflanze eines Herbivors durch eine andere. Die hier angesprochene Beziehung von Diversität und Stabilität wurde in den letzten Jahren von vielen Autoren kritisch diskutiert (siehe z.B. GOODMAN 1975, KREBS 1978 usw.).

Weitere Charakteristika der ökologischen Stabilität sind bei GIGON (1981, 1983 und im Druck), z.T. auch in den folgenden Kapiteln zusammengestellt.

4. Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen biologisch-ökologischem Gleichgewicht und ökologischer Stabilität

4.1. *Gemeinsamkeiten zwischen biologisch-ökologischem Gleichgewicht und ökologischer Stabilität*

Allgemein besteht bei beiden Konzepten die Gefahr, sie entweder zu diffus und idealistisch zu fassen (Harmonie usw.) oder zu mechanistisch (Kap. 2). Die wichtigste Gemeinsamkeit von Gleichgewicht und Stabilität ist, dass beide besagen, dass das betreffende biologisch-ökologische System bestehen bleibt (Zustand), d.h. sich nicht verändern wird, sofern die Bedingungen gleich bleiben.

Weitere Gemeinsamkeiten von Gleichgewicht und Stabilität sind (siehe Kap. 2 und 3):

- Beide können natürlich oder anthropogen sein.
- Für beide müssen dieselben Anforderungen an die konkrete Erfassung gestellt werden.

- Aussagen über konkrete Fälle von Gleichgewicht und Stabilität sind immer nur relativ (siehe Kap. 2 und 3).
- Beide werden vom Menschen fast ausschliesslich positiv bewertet. Je nach dem Standpunkt kann die Bewertung aber durchaus auch negativ ausfallen.

4.2. *Unterschiede zwischen biologisch-ökologischem Gleichgewicht und ökologischer Stabilität*

Beim Konzept des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes steht der Zustand im Vordergrund, dass sich Arten, Artengruppen und/oder abiotische Elemente die Waage halten bzw. in ausgewogenem Verhältnis zueinander stehen. Ueber die Fähigkeit, deutliche Auslenkungen aus der Gleichgewichtslage wieder rückgängig zu machen, wird keine Aussage gemacht. Man kann allerdings vom stabilen ökologischen Gleichgewicht sprechen, das dann eine solche Fähigkeit besitzt. In vielen Fällen ist es jedoch sinnvoller, direkt von ökologischer Stabilität zu sprechen. Die Stabilität beinhaltet neben dem Zustand des Bestehenbleibens (Konstanz, Resistenz und im weiteren Zyklizität) vor allem gerade die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren (Elastizität). Sie macht also auch Aussagen über das Verhalten beim Einwirken von Fremdfaktoren und somit z.T. über die Zukunft des Systems.

Die ökologische Stabilität kommt, wie in Kap. 3 erwähnt, durch das Zusammenwirken mehrerer, verschiedener Stabilitätsprinzipien zustande. Diese beruhen nicht alle nur auf Gleichgewichten. Beim Kreislaufprinzip ist neben den Gleichgewichten vor allem die Verknüpfung zu einem Kreisprozess das Entscheidende. Auch beim Stellvertretungsprinzip bzw. der Risikoverteilung durch Vielfalt spielen Gleichgewichte nur eine untergeordnete Rolle.

Zusammenfassend zeigt sich also, dass das Konzept der ökologischen Stabilität wesentlich umfassender ist als jenes des Gleichgewichtes, besonders wenn man vom biologischen Gleichgewicht spricht und dieses eng nur auf Beziehungen zwischen Lebewesen einschränkt (siehe Kap. 1). Man kann natür-

lich auch sagen, dass das biologisch-ökologische Gleichgewicht nur ein Teilaspekt der ökologischen Stabilität ist. Mit Abb. 4 wird versucht, dies schematisch darzustellen. Selbst das stabile Gleichgewicht umfasst nicht den gesamten Bereich der Stabilität, weil eben immer noch das Gleichgewicht

Abb. 4. Schema der Bereiche, die von den Konzepten ökologische Stabilität, biologisch-ökologisches Gleichgewicht und Labilität abgedeckt werden. (Weitere Erläuterungen im Text).

Model of the ranges covered by the concepts of ecological stability, biological (ecological) equilibrium and lability. (Further explanations in the text).

im Vordergrund steht und somit bestimmte andere Stabilitätsprinzipien nicht in Betracht gezogen werden. Das labile Gleichgewicht und die Labilität liegen, wie in Kap. 2.3. und 3 dargelegt, im Grenzbereich zwischen Gleichgewicht und Ungleichgewicht bzw. zwischen Stabilität und Instabilität.

Fazit: Der Begriff "biologisch-ökologisches Gleichgewicht" ist lediglich für jene Fälle zu verwenden, wo tatsächlich Gleichgewichte im Vordergrund stehen. Für alle anderen Fälle des Bestehenbleibens biologisch-ökologischer Systeme und/oder ihrer Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zuzückzukehren, sind die Begriffe "Stabilität" bzw. die präziseren Begriffe "Konstanz", "Zyklizität", "Resistenz" und "Elastizität" vorzuziehen.

Zusammenfassung

1. Es werden die idealisierende, die mechanistische und andere Vorstellungen des biologisch-ökologischen Gleichgewichtes sowie die Homöostase einander gegenübergestellt. Der Begriff Homöostase sollte in der Oekologie vermieden werden.

2. Das biologisch-ökologische Gleichgewicht wird definiert als der Zustand, bei dem Arten, Artengruppen oder andere, auch abiotische Strukturen und Funktionen in ökologischen Systemen sich jeweils die Waage halten bzw. in ausgewogenem Verhältnis zueinander stehen. Definitionen des biozönotischen, ökosystemaren und anderer Gleichgewichte werden in Kap. 2.5. gegeben. Diese Gleichgewichte sind nicht statisch oder starr, sondern dynamisch, pendelnd und verletzlich.

3. In biologisch-ökologischen Systemen kann man unterscheiden:
   - Art-zu-Art Gleichgewichte: Arten, Individuen oder Artengruppen bzw. Populationen halten sich jeweils die Waage, ohne dass dabei Fliessgleichgewichte eine grosse Rolle spielen. Wesentlich sind hier die spezifischen morphologischen, physiologischen und ökologischen Beziehungen (Tab. 1).
   - Fliessgewichte = steady-state (dynamisches Gleichgewicht): Importe und Exporte an Energie, Nährstoffen, Organismen oder Arten halten sich jeweils die Waage (Tab. 2, Abb. 1).
   - Ausgewogene Beziehungen zwischen Teilen biologisch-ökologischer Systeme (Kap. 2.2.3).

   Zwischen all diesen Typen bestehen fliessende Uebergänge und Vernetzungen.

4. Gleichgewichte können stabil sein (kehrt nach Veränderung in die Ausgangslage zurück), oder labil (hat ausgeprägte Disposition verändert zu werden und kehrt nach Veränderung nicht mehr in die Ausgangslage zurück).

5. Oekologische Stabilität wird als allgemeiner Oberbegriff verstanden und definiert als das Bestehenbleiben eines ökologischen Systems und die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren. Aufgrund des dynamischen Verhaltens des betrachteten ökologischen Merkmals und des Fehlens oder Vorhandenseins sogenannter Fremdfaktoren kann die ökologische Stabilität in Konstanz, Zyklizität, Resistenz und Elastizität eingeteilt werden. Fremdfaktoren sind solche, die nicht zum normalen Haushalt des betreffenden ökologischen Systems gehören. Kurz wird auf die Instabilität und Labilität eingegangen (Kap. 3).

6. Gemeinsamkeiten von biologisch-ökologischem Gleichgewicht und ökologischer Stabilität (Kap. 4.1.): Beide haben Systeme zum Gegenstand, die bestehenbleiben; Gleichgewicht und Stabilität können beide natürlich oder anthropogen sein. Die Kriterien für die konkrete Erfassung von Gleichgewicht und Stabilität sind dieselben (Festlegung eines raumzeitlichen Bezugsrahmens, Festlegung der zu betrachtenden Merkmale, der Massstäbe für die Beurteilung von Gleichgewicht oder Stabilität usw.). Aussagen über konkrete Fälle von Gleichgewicht bzw. Stabilität sind immer nur relativ. Beide Konzepte werden vom Menschen fast ausschliesslich positiv bewertet, jedoch kann je nach Standpunkt die Bewertung auch negativ ausfallen.

7. Unterschiede zwischen biologisch-ökologischem Gleichgewicht und ökologischer Stabilität (Kap. 4.2.). Stabilität ist umfassender, denn sie beinhaltet auch die Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren, macht somit weiterreichende Aussagen über die Zukunft des Systems. Stabilität umfasst nicht nur Gleichgewichts-, sondern auch andere Stabilitätsprinzipien wie z.B. das Kreislauf- und das Stellvertretungsprinzip usw. (Kap. 3).

8. Fazit: Die Begriffe "biologisches" und "ökologisches Gleichgewicht" sind lediglich für jene Fälle zu verwenden, wo tatsächlich Gleichgewichte im Vordergrund stehen. Für alle anderen Fälle des Bestehenbleibens biologisch-ökologischer Systeme und/oder ihrer Fähigkeit, nach Veränderung in die Ausgangslage zurückzukehren, sind die Begriffe "Stabilität", bzw. die präziseren Begriffe "Konstanz", "Zyklizität", "Resistenz" und "Elastizität" vorzuziehen.

Summary

1. Idealistic, mechanistic, and other concepts of a bio-ecological equilibrium, as well as the concept of the homeostasis, are compared. The term homeostasis should be avoided in ecology.

2. A bio-ecological equilibrium is defined as the state of species, species-groups or other, also abiotic structures and functions in ecological systems that are in balance or in balanced relations to each other. Definitions of biocenotic, ecosystemic and other equilibria are given in ch. 2.5. These equilibria are not static or rigid but are dynamic, oscillating and vulnerable.

3. In bio-ecological systems one can distinguish:
   - species-to-species equilibria: species, individuals, populations or species-groups are respectively in balance, without steady-states playing an important role. In these cases, the specific morphological, physiological and ecological relationships are essential (table 1).
   - steady-state equilibria (dynamic equilibria): imports and exports of energy, nutrients, organisms or species are in balance (table 2 and fig. 1).
   - balanced relationships between parts of bio-ecological systems (ch. 2.2.3.).

   Among these types of equilibrium, there are no clear-cut distinctions, and they are interrelated.

4. Equilibria can be stable (restoring the original state after a change) or labile (having a pronounced inclination to change and not restoring the original state after change).

5. Ecological stability is used as an overall concept and is defined as the continued existence of an ecological system and its capability to restore the original state after a change. According to the dynamic behaviour of the ecological parameters under consideration and according to the absence or presence of disturbance factors, the following types of stability are distinguished: constancy, cyclicity, resistance, elasticity. Disturbance factors (extraordinary factors) are factors not

belonging to the normal "household" of the ecological system under consideration. Instability and lability are discussed only briefly.

6. Bio-ecological equilibrium and ecological stability have the following characteristics in common: Both deal with systems in a state of continued existence and can be natural or anthropogenic. The criteria for practical assessment of equilibrium or stability are the same (definitions of the spatio-temporal frame of reference, parameters to be considered, the scales for assessing equilibrium or stability, etc.) Statements on equilibrium or stability are always only relative. Both phenomena are, in general, evaluated positively by man, but, depending of the point of view, the evaluation can also be negative.

7. Differences between bio-ecological equilibrium and ecological stability: stability is a more comprehensive concept since it also includes the capability to restore the original state after a change; thus, stability also makes statements on the future of the system. Stability includes not only equilibria, but also other stabilizing principles such as the biogeochemical cycle, the spreading of risk, etc. (ch. 3).

8. Conclusion: the terms "biological" and "ecological equilibrium" should be used only in those cases where equilibria are emphasized. For all other cases concerning the continued existence of an ecological system and its capability to restore its original state after a change, the terms "stability" and the more precise terms "constancy", "cyclicity", "resistance" and "elasticity" should be preferred.

Literatur

BERTALANFFY L.v., 1953: Biophysik des Fliessgleichgewichtes. Vieweg, Braunschweig. 56 S.

- BEIER W. und LAUE R., 1977: Biophysik des Fliessgleichgewichtes. 2. Aufl. Vieweg, Braunschweig. 157 S.

COLLIER B.D., COX G.W., JOHNSON A.W. und MILLER P.C., 1973: Dynamic ecology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. 563 S.

DYLLA K. und KräTZNER G., 1977: Das biologische Gleichgewicht in der Lebensgemeinschaft Wald. 3. Aufl. Quelle u. Meyer, Heidelberg. 146 S.

ELLENBERG H., 1973: Ziele und Stand der Oekosystemforschung. S. 1-31. Versuch einer Klassifikation der Oekosysteme nach funktionalen Gesichtspunkten. S. 235-265. In: ELLENBERG H. (Hrsg.), Oekosystemforschung. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 280 S.

- 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 3. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 989 S.

ELTON Ch.S., 1966: The pattern of animal communities. Methuen, London, und Wiley, New York. 432 S.

EULEFELD G. und SCHAEFER G., 1978: Biologisches Gleichgewicht. IPN-Einheitenbank Biologie. 2. Aufl. Aulis Deubner, Köln. 191 S.

FISCHLIN A., 1982: Analyse eines Wald-Insekten-Systems: Der subalpine Lärchen-Arvenwald und der graue Lärchenwickler *Zeiraphera diniana* Gn. (*Lep. Tortricidae*). Diss. ETH Zürich. 294 S.

GIGON A., 1974: Oekosysteme: Gleichgewichte und Störungen. In: LEIBUNDGUT H. (Hrsg.), Landschaftsschutz und Umweltpflege. Huber, Frauenfeld. 368 S.
- 1981: Oekologische Stabilität; Typologie und Realisierung. Fachbeitr.Schweiz.MAB-Information *7*, 42 S. (Bundesamt für Umweltschutz, Bern).
- 1983: Typology and principles of ecological stability and instability. Mountain Research and Development (Boulder,Col.), *3*, 95-102.
- (im Druck): Typologie und Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität, mit Beispielen aus Gebirgsökosystemen. Verh. Ges.f.Oekologie *12*, ca. 25 S.
- (in Vorb.): Oekologische Stabilität und biologisches Gleichgewicht. UTB, Ulmer, Stuttgart.
GISI U., 1982: Symbiose: Strategie des Zusammenlebens. Bauhinia *7*, 213-226.
GOODMAN D., 1975: The theory of diversity-stability relationships in ecology. Quart.Rev.Biol. *50*, 237-266.
HABER W., 1979: Theoretische Anmerkungen zur "ökologischen Planung". Verh.Ges.f.Oekolgie *7*, 19-30.
HASSENSTEIN B., 1973: Biologische Kybernetik. 4. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg. 144 S.
HOLLING C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev.Ecology & Systematics *4*, 1-23.
HOYNINGEN-HUENE P., 1982: Zur Konstitution des Gegenstandsbereiches der Geographie bei Hans Carol. Geogr.Helv. *34*, 23-28.
HYDROLOGISCHES JAHRBUCH DER SCHWEIZ, 1979: S. 310-313.
JAHNEL H., KRUEL W. und RICHTER D., 1959: Ueber das biologische Gleichgewicht im Walde. Deutsch.Akad.d.Landwirtschaftswiss. Berlin-Ost. Sitzungsber. *8*, H.9, 49 S.
KATTMANN U., 1980: Zur kybernetischen Beschreibung von Biosystemen. Mathemat.u.naturwiss.Unterricht *33*, 202-209, 284-289.
KLÖTZLI F., 1980: Unsere Umwelt und wir. Hallwag, Bern/Stuttgart. 320 S.
KOMMISSION FüR DIE WISS. ERFORSCHUNG DES NATIONALPARKS (Hrsg.), 1966: Durch den schweizerischen Nationalpark. Ein wissenschaftlicher Führer. 256 S.
KÖRNER Ch., 1980: Zur anthropogenen Belastbarkeit der alpinen Vegetation. Verh.Ges.f.Oekologie *8*, 451-461.
KREBS Ch.J., 1978: Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 2. Aufl. Harper & Row, New York/Hagerstown/San Francisco/London. 678 S.
KREEB K.-H., 1983: Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart. 331 S.
LANGLEY L.L., 1965: Homeostasis. Reihold Publ. Co., New York. 114 S.
LOOMAN J., 1976: Biological equilibrium in ecosystems. Folia Geobot. Phytotax., Praha, *11*, 1-21, 113-135, 337-365.
MacARTHUR R.H., 1955: Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. Ecology *36*, 533-536.
- und WILSON E.O., 1967: The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 203 S.
MAY R.M., 1973: Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 235 S.
MILNE L.J. und MILNE M., 1965: Das Gleichgewicht in der Natur. Parey, Hamburg/Berlin. 288 S.

McNAUGHTON S.J. und WOLF L.L., 1979: General ecology. 2. Aufl. Holt, Rinehart & Winston, New York.
ODUM E.P., 1971: Fundamentals of ecology. 3. Aufl. Saunders, Philadelphia. 574 S.
ORIANS G.H., 1975: Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: VAN DOBBEN W.H. und LOWE-McCONNEL R.H. (Hrsg.), Unifying concepts in ecology, Junk, Den Haag und Pudoc, Wageningen. 302 S.
REHDER H., 1970: Zur Oekologie insbesondere Stickstoffversorgung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingebirge). Diss. Botanicae *6*, Cramer, Lehre. 90 S.
REMMERT H., 1980: Oekologie. Ein Lehrbuch. 2. Aufl. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 304 S.
RICKLEFS R.E., 1973: Ecology. Chiron, Newton, Mass./Portland, Oreg. 861 S.
SCHREMPF W., 1978: Analyse der Verjüngung im Fichten-Tannen-Buchen-Urwald Rothwald in Niederösterreich. Cbl.ges.Forstw. *95*, 217-245.
SCHWERDTFEGER F., 1975: Oekologie der Tiere. III. Synökologie. Parey, Hamburg/Berlin. 451 S.
STöCKER G., 1974: Zur Stabilität und Belastbarkeit von Oekosystemen. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. Berlin *14*, 237-261.
STREIT B., 1980: Oekologie. Ein Kurzlehrbuch. Thieme, Stuttgart/New York. 235 S.
STUGREN B., 1978: Grundlagen der Allgemeinen Oekologie. 3. Aufl. Fischer, Jena. 312 S.
THIENEMANN A.F., 1956: Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. Rowohlt, Hamburg. 153 S.
TSCHUMI P.A., 1981: Umweltbiologie. Oekologie und Umweltkrise. Diesterweg-Salle, Frankfurt/Berlin/München; Sauerländer, Aarau/Frankfurt, 264 S.
USHER M.B. und WILLIAMSON M.H. (Hrsg.), 1974: Ecological stability. Chapman & Hall, London. 196 S.
VAN DOBBEN W.H. und LOWE-McCONNELL R.H. (Hrsg.), 1975: Unifying concepts in ecology. Junk, Den Haag und Pudoc, Wageningen. 302 S.
WILLIAMS C.B., 1964: Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. Acad.Press London/New York. 324 S.
WOODWELL G.M. und SMITH H.H. (Hrsg.), 1969: Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven Symposia in Biology *22*, 264 S.

Adresse des Autors: PD Dr. Andreas GIGON
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstr. 38
CH-8044 Zürich