

Ökologische Strategien als Hilfe für das Verständnis von Umweltproblemen bei Tier und Mensch

Bernhard Nievergelt, Universität Zürich

Ökologische Strategien wie die r-K-Typen oder Pionier- und Klimaxarten sind einfache Modelle und stellen eine Verständnishilfe dar, wenn es darum geht, einzelne Tier- oder Pflanzenarten als in ihrer Umwelt angepasste komplexe Systeme zu begreifen oder Arbeitshypothesen zu formulieren. Als Beispiele werden drei Tierarten behandelt: Eisvogel, Reh und Steinbock, ausserdem – im Sinne eines etwas spekulativen Diskussionsbeitrages – unsere menschliche Gesellschaft, bei der ein unvollständiger Strategiewechsel beschrieben wird. Der Wert einfacher Modelle liegt nicht in der Deckungsgleichheit der Modellvorstellung mit dem verglichenen System. Einfache Modelle können mit der vernetzten und stets differenzierteren Wirklichkeit nicht übereinstimmen. Es wird zu zeigen versucht, dass neben den passenden Merkmalen gerade vom Modell abweichende Eigenheiten für das Verständnis einer Art besondere Beachtung verdienen.

Ecological Strategies as a Model to Understanding Problems of Animals and Man in a Particular Environment

With the well-known r-K-strategies we have a simple ecological model, that is helpful in efforts to understand complex systems such as a particular species of animals or plants in their specific environment. As examples the Kingfisher, the Roe deer and the Alpine ibex are treated. In addition – although in a more speculative manner – human society is considered for which a partial and therefore especially critical change in strategy is described.

In applying a simple ecological model to reality, which is always more complex, we can never expect a complete correspondence. However, it is shown that the value of a model becomes particularly evident in the analysis of those characters that do not coincide between reality and model.

1 Einleitung

Es gehört zu den ehrgeizigen Zielen eines Ökologen, differenzierte Prognosen über Verhalten und Funktion von Tierarten in ihren Lebensgemeinschaften formulieren zu können. Er möchte wissen und verlässlich voraussagen, wie sich einzelne Arten mit ihrer biotischen und abiotischen Umwelt auseinandersetzen und wie sich ein Artengefüge bei geänderten Standortbedingungen verschiebt. Quantitative Antworten sind bei diesen Fragen im Regelfall nur mit erheblichen Vorbehalten möglich. Ändern sich die Umweltverhältnisse gar drastisch, fehlt auch für nur qualitative Aussagen eine sichere Basis.

Prognosen setzen ein umfassendes Verständnis einer Art voraus. Gefragt sind damit Auskünfte aus verschiedenen Fachrichtungen: so zur Morphologie, Physiologie, Ökologie, Ethologie und Phylogenie. Sie führen insgesamt zu einem Merkmalskombinat, in dem sich die ins Auge gefasste Art als ganzheitliches System darstellt. Die Vielfalt der Elemente führt indessen zu einem methodischen Kernproblem: Wie lässt sich das verwirrende Netzwerk funktional verstehen? Gesucht ist damit eine Ordnungsvorstellung, welche das Merkmalskombinat einer Tier- oder auch Pflanzenart zu einem sinnvollen und le-

benstüchtigen System werden lässt. Welches ist das Modell, das als Brücke zur direkt nicht fassbaren Wirklichkeit das Grundmuster aus der Vielfalt der Daten herauschälen lässt?

Gemäss allgemeiner Auffassung wird unter einem Modell eine Abstraktion verstanden, eine auf wesentliche Strukturen reduzierte Ordnungsvorstellung der Wirklichkeit (vgl. z. B. E. P. Odum 1971). Formal kann es sich dabei um eine Graphik, eine Beschreibung oder um eine Gleichung handeln. Modelle sollen helfen, komplexe undurchsichtige Phänomene zu ordnen, Schlüsselprozesse zu erkennen, und sie gestatten Voraussagen. Sie stimmen naturgemäss aber nicht mit der im Einzelfall stets komplexeren Realität überein; sie sind nur vereinfachtes Abbild.

In diesem Beitrag wird zu zeigen versucht, was von einem einfachen Modell für das Verständnis von Arten erwartet werden kann samt ihren spezifischen Umweltproblemen, was es bedeutet, wenn sich Merkmale nicht modellgemäss verhalten, was uns ganz allgemein ein Modell nützt, auch wenn es nicht ganz passt. Gezeigt wird dies anhand der in ökologischen Lehrbüchern längst eingeführten r-K-Strategien. Dieses einfache Modell wird mit dem komplexen Merkmalskombinat der folgenden Tierarten konfrontiert: Eisvogel (*Alcedo atthis*), Reh (*Capreolus capreolus*) und Alpensteinbock (*Capra ibex*), ausserdem mit einem Entwicklungsprozess in unserer menschlichen Gesellschaft.

Der an diesen Beispielen durchgeführte Versuch, spezifische Anpassungsleistungen und Merkmale wie auch Umweltprobleme einzelner Arten funktional zu verstehen, stützt sich auf eine synthetisierende Betrachtungsweise. Logisches Vernetzen von Befunden und Hinweisen geniesst bei diesem Vorgehen gegenüber dem sorgfältigen Absichern einzelner Elemente Vorrang. Selbstverständlich muss gleichwohl der Verlässlichkeitsgrad der einbezogenen Daten und Resultate festgestellt werden. Aus dem Text geht hervor, welche Elemente des dargestellten oder beschriebenen Merkmalskombinates als gesichert, wahrscheinlich oder hypothetisch einzustufen sind.

2 Zum Modell der r- und K-Strategien

Mit r und K haben R. H. Mac Arthur und E. O. Wilson (1967) zwei je extreme ökologische Strategien oder Selektionstypen bezeichnet: r gilt dabei für auf Pionierverhältnisse, K für auf gesättigte Ökosysteme selektionierte Arten. Die Bezeichnungen r und K beziehen sich auf die logistische Gleichung für das Wachstum von Populationen bei begrenzter Umweltkapazität $dN/dt = rN(K-N)/K$. In dieser Gleichung bedeutet r die spezifische Zuwachsrate, K die Kapazität der Umwelt. Bei kleiner Populationsgrösse N wird die Wachstumskurve überwiegend durch r beschrieben. Bei einem N nahe der Kapazitätsgrenze dagegen wird der Zuwachs gering (vgl. dazu E. R. Pianka 1970, T. R. E. Southwood et al. 1974, H. S. Horn and D. I. Rubenstein 1984).

r-selektionierte Arten sind in ihrem ganzen Merkmalskombinat ausgerichtet auf eine hohe spezifische Zuwachsrates, auf Produktivität. Sie werden gefördert vor allem bei einer unberechenbaren und variablen Umwelt, bei der ein Bestand auch drastisch reduziert werden kann, überall also, wo es gilt, den Lebensraum immer wieder neu zu erobern. Für diesen Lebensraum sind frühe Reifestadien charakteristisch. Im Extremfall handelt es sich um eine ökologische Vakuumsituation wie etwa nach einer Überschwemmung oder nach einem Waldbrand. Die unter solchen Einflüssen unvermeidlich hohe Mortalitätsrate auch unter den adulten Tieren begünstigt selektiv eine hohe Zuwachsrates, gutes Ausbreitungsvermögen, rasches individuelles Wachstum, frühe Geschlechtsreife, geringe Körpergrösse, Flexibilität auch in den Umweltansprüchen, Generalistentum.

Das Merkmalskombinat der K-selektierten Arten dagegen ist gekennzeichnet durch Effizienz und Konkurrenzfähigkeit im gesättigten Lebensraum. Dieser Typus wird gefördert durch konstante oder nur allmählich sich ändernde, berechenbare Umweltverhältnisse, zum Beispiel also durch Klimaxgesellschaften. Solche Verhältnisse mit einer kleinen Mortalitätsrate fördern selektiv nicht eine hohe Zuwachsrates, dagegen intensive Brutpflege, langsames individuelles Wachstum, späte Geschlechtsreife, grosse Körpergrösse, Spezialistentum.

Die charakteristischen Merkmale, wie sie den beiden Typen zugeordnet werden können, zeigen je einen unübersehbaren inneren Zusammenhang. Es ist im Einzelfall aber oft nicht möglich, eine bestimmte Art eindeutig dem einen oder andern Typus zuzuordnen. Die Natur ist zu vielfältig, als dass sie sich in zwei Klassen sortieren liesse. Es ist daher wohl richtiger, innerhalb eines r-K-Kontinuums von r- oder K-Tendenzen zu sprechen (vgl. E. R. Pianka 1970 und R. J. Putman and S. D. Wratten 1984). Es gibt ausserdem zahlreiche Sonderfälle, bei denen wir r- und K-Qualitäten gemischt vorfinden: bei Parasiten etwa, die als zumeist hochgradige Spezialisten K-Tendenzen zeigen, daneben aber mit einer extrem hohen Reproduktionsleistung auch r-Qualitäten. Dennoch hat sich dieses einfache Modell der r-K-Typisierung als ausserordentlich wertvoll erwiesen. Für die beiden Typen oder Tendenzen werden in der Literatur zum Teil auch andere Begriffe bzw. Begriffspaare verwendet. Für r etwa: Anfangssiedler, Pionierarten, Opportunisten, für K: Dauerbewohner, Klimaxarten, Persistente.

Auf extensivem Niveau scheint es möglich, ganze Organismengruppen dem einen oder andern Typus zuzuordnen. So gehören die Landwirbeltiere insgesamt zu den K-Strategen, wenn man sie etwa an Insekten oder bodenlebenden Wirbellosen misst, die in diesem Gesamtvergleich mit wenig Ausnahmen zu den r-Strategen gehören (E. R. Pianka 1970). T. R. E. Southwood et al. (1974) weisen denn auch darauf hin, dass die Hauptirradiation der Wirbeltiere während verhältnismässig milden und stabilen erdgeschichtlichen Perioden stattgefunden hat (Jura, niedere Kreide, Eozän, Oligozän), während jene der Insekten vermutlich in klimatisch variablere Perioden fiel (Perm und Trias).

Bei diesem auf die je charakteristischen K- und r-Merkmale ausgerichteten, extensiven Gesamtvergleich zwischen Landwirbeltieren und Insekten zeigen sich wichtige Unterschiede im Grundmuster der generellen Lebensstrategie dieser beiden sehr verschiedenen Gruppen der Fauna. Das r-K-Modell lässt sich nun aber auch verwenden, um auf feinerem Niveau unterschiedliche Tendenzen innerhalb ausgewählter Klassen, Ordnungen oder Familien darzustellen, ja sogar im Vergleich zwischen Populationen der gleichen Art oder Lebensabschnitten desselben Individuums. So wäre das Reh als grosses Landwirbeltier zwar ein K-Strategie, innerhalb der Huftiere zeigt es indessen – wie weiter unten dargelegt wird – klare r-Tendenzen. Als Modell oder Denkhilfe für das Verständnis des Merkmalskombinates einer ausgewählten Art wäre ein Vergleich zwischen derart unterschiedlichen Gruppen, wie Wirbeltiere und Insekten es sind, zu grob und damit unbrauchbar. In diesem Beitrag werden die r-K-Zuordnungen ausschliesslich in Relation zu nah verwandten Arten oder zu Populationen der gleichen Art, aber in anderer Umweltsituation vorgenommen: der Eisvogel an anderen Vögeln etwa seiner Grösse gemessen, das Reh im Rahmen unserer einheimischen Wiederkäuer, der Steinbock – wie auch unsere menschliche Gesellschaft – in einem Vergleich verschiedener Umweltsituationen, die verbunden sind mit einem postulierten Positionswechsel auf der r-K-Achse.

Auf diesem subtileren Differenzierungsniveau liegt es auch nahe zu fragen, in welchen Situationen des natürlichen Vorkommens einer Art die eher r-typischen oder aber K-typischen Qualitäten im Vordergrund stehen. So dürften bei einer alpinen Pflanze beispielsweise im Bereich der oberen, vorwiegend durch abiotische Faktoren gesetzten Höhengrenze eher r-Qualitäten, im Bereich der unteren, vor allem konkurrenzbedingten Vorkommensgrenze aber die relativen K-Qualitäten wichtig sein.

Auch wenn man bedenkt, dass auf Grund der Einfachheit des Modelles beim Vergleich mit einzelnen Arten Kongruenz in allen Merkmalen ohnehin nicht erwartet werden darf, erscheint bei Pflanzen die von J. P. Grime (1979) beschriebene Einteilung in drei statt nur zwei Grundtypen als sehr zweckmässig. Grime unterscheidet zwischen C-, S- und R-Selektion. C – «competitive» – entspricht dabei in hohem Masse der K-Strategie, R – «ruderal» – der r-Strategie, S – «stresstolerant» – ist dagegen die spezifische Anpassung an extreme, zum Beispiel alpine Standortbedingungen. Im Sinne dieser Einteilung, die auch Kombinationen vorsieht, dürften im Bereich der oberen Höhengrenze einer Pflanze überwiegend die S-, nicht aber die R-Qualitäten massgebend sein (vgl. dazu auch E. D. Schulze 1982). Nach E.-G. Mahn (1986) sind beide Selektionskonzepte (r-K und C-S-R) für die Ableitung oder Interpretation populationsökologischer Entwicklungsstrategien nützlich. Einen dritten Strategietypus für die Anpassung an extreme Habitats hat schon 1975 auch R. H. Whittaker vorgeschlagen. R. H. Whittaker unterscheidet a) saturation- oder interaction-selection (K), b) exploitation-selection (r) und c) adversity-selection. Da der ganze Beitrag zooökologisch orientiert ist und r und K auch nicht

als starre Typen behandelt werden, sondern vielmehr als Tendenzen bzw. Positionen in einem r-K-Kontinuum, sei auf die dritte mit «stresstolerant» bzw. «adversity-selection» bezeichnete Strategie nicht weiter eingegangen.

3 Das r-K-Modell als Verständnishilfe für drei bekannte Tierarten

3.1 Der Eisvogel – ein r-Strategie

Der Eisvogel ist in Europa als Vertreter einer sonst tropischen Familie eine einmalige und auffällige Erscheinung. Das im Bild 1 gezeigte Merkmalskombinat – ich stütze mich dabei in erster Linie auf U.N. Glutz von Blotzheim 1980 – weist diesen etwa sperlinggrossen Vogel als charakteristischen r-Strategen aus:

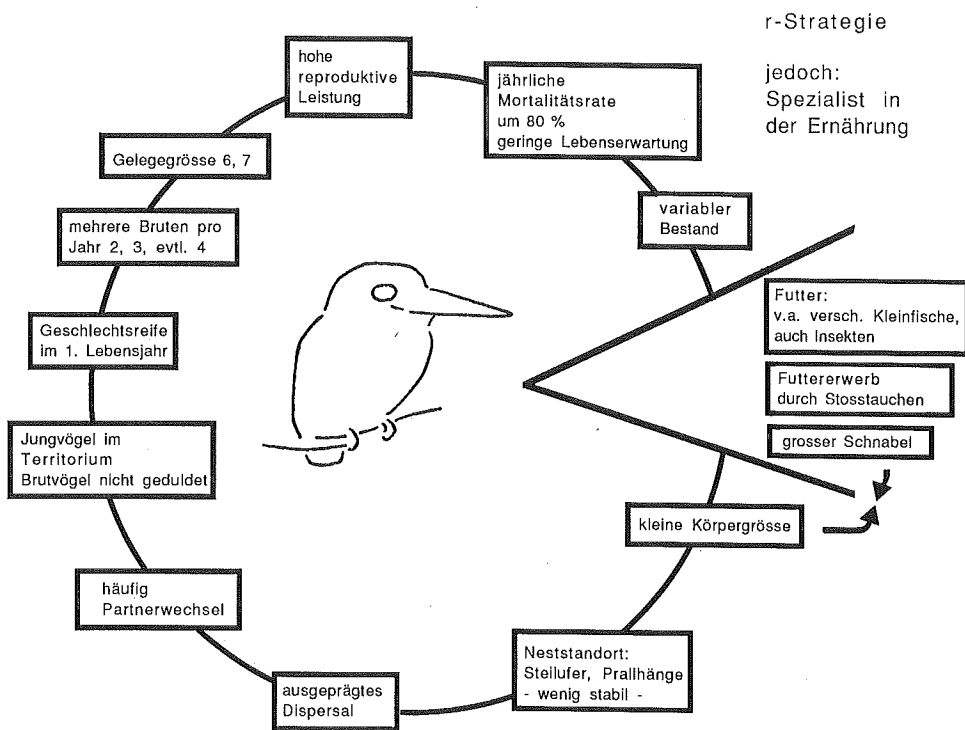


Bild 1 Der Eisvogel erweist sich in seinem auf Literaturangaben abgestützten Merkmalskombinat als r-Strategie. Liefert die auf der rechten Seite der Abbildung dargestellte, nicht zum Modell passende Ernährung eine Erklärung für den – gemessen am kleinen Körper – geradezu über-grossen Schnabel?

Fig. 1 The Kingfisher may be considered an r-strategist. However, the characteristics directly connected with feeding behaviour given in the framed sector do not correspond with the r-strategy. Whether the extraordinary proportions of this bird – small body and large beak – are an expression of the supposed inconsistency is discussed.

Reproduktionspotential, Mortalitätsrate und Ausbreitungsleistung sind hoch, Bestand und Verbreitung variabel; in strengen Wintern können 80 bis 90 Prozent der Vögel sterben. Morphologisch fällt der verglichen mit dem kleinen Körper und kurzen Schwanz ungewöhnlich lange Schnabel auf. Mit diesem Schnabel im Zusammenhang stehen Nahrung und Nahrungserwerb, Elemente des Eisvogels, die sich wohl nur begrenzt mit der Modellvorstellung r-Strategie decken. Das mittels Stosstauchen erfolgreiche Fangen von Fischen ist viel eher das Merkmal eines Spezialisten, damit ein K-Element, das einen kräftigen Schnabel mit einer verhältnismässig grossen Mindestgrösse bedingen dürfte. Die übrigen Merkmale scheinen dagegen selektiv einen möglichst kleinen Körper zu fördern.

Falls eine solche Interpretation des Merkmalskombinates richtig ist, weist die verglichen mit einem Durchschnittsvogel aussergewöhnliche Proportion zwischen Körper und Schnabel, weisen damit jene Merkmale, welche gegen die Modellvorstellung verstossen, auf besondere Anforderungen an diese Tierart hin. Im Bestreben, die Art ganzheitlich zu verstehen, liefert uns das Feststellen der Abweichung vom Modell damit einen wichtigen Hinweis.

Der Eisvogel ist aufgeführt auf der Roten Liste der gefährdeten und seltenen Vogelarten (B. Bruderer und W. Thönen 1977). Aus der Erfahrung heraus, dass in erster Linie Spezialisten, an bestimmte Verhältnisse gebundene, wenig elastische Arten bei Umweltveränderungen betroffen sind und im Bestand abnehmen, überrascht es zunächst, dass auch der Eisvogel als r-Strategie bedroht ist. Mit seinem Brutverhalten, dem Anlegen von Nisthöhlen in Steilufern, ist der Eisvogel jedoch an einen dynamischen Lebensraum angepasst, der durch den wechselnden Wasserstand natürlicher Fliessgewässer geprägt wurde und früher weit verbreitet war. Die Regulierung der Flussläufe und Seen hat diese labilen Standorte zum Mangelbiotop werden lassen. Die Gewässerverschmutzung dürfte die Überlebenschancen des Sichtjägers weiter erschweren.

3.2 Das Reh als r-Strategie

Ausgehend von den für das Reh beschriebenen Merkmalen, die direkt oder indirekt einen r- oder K-Bezug anzeigen, erweist sich diese allgemein bekannte Wildtierart verglichen mit andern Vertretern der Cerviden (*Odocoilinae* und *Cervinae*) wie auch mit den drei übrigen einheimischen Wiederkäuern als ausgeprägter r-Strategie. Im Bild 2 ist dieses Merkmalskombinat dargestellt. Bezüglich der erfassten Einzelmerkmale sei verwiesen auf B. Bobek 1977, Drescher-Kaden 1976, K. Eiberle und H. Nigg 1983, D. Eisfeld 1974, 1976, H. Ellenberg 1978, 1979, R. R. Hofmann 1979, F. Klötzli 1965, F. Kurt 1968, H. Müri 1983, H. Strandgaard 1972, D. C. Turner 1979, M. L. Voser und B. Nievergelt 1975.

Das Merkmalskombinat weist das Reh aus als rasch wachsenden und anpassungsfähigen Kulturfolger. Da es allerdings rauhes Futter nicht oder nicht genügend rasch aufschliessen kann, ist es auf produktive Flächen mit hoher

Nahrungsqualität angewiesen. Bei diesen Merkmalen ergeben sich für den r-Strategen einerseits Probleme im Winter, wenn die Nahrungsqualität markant erniedrigt ist, andererseits aber auch spezifische Konfliktsituationen mit dem Menschen. Wie das Bild zeigt, begegnet das Reh den Anforderungen des Winters mit einem eigentlichen Strategiewechsel. Der Nahrungsbedarf und der gesamte Metabolismus werden erniedrigt. Diese innere Umsteuerung findet auch statt bei gefangenen und optimal gefütterten Tieren. Sozial tolerant, mit vergrössertem Spiegel als Beschwichtigungssignal, schliessen sich die Tiere in dieser Jahreszeit zu grösseren Verbänden zusammen. Auf diese Weise wird der allgemeine Zugang zur seltener gewordenen und unregelmässiger verteilten Nahrung erleichtert. Die kraftzehrende Brunft, die bei den übrigen einheimischen Wiederkäuern in den Winter fällt, ist beim Reh mittels Keimruhe und verlängerter Tragzeit in den Sommer vorverlegt.

Konfliktsituationen mit dem Menschen ergeben sich zum einen im Wald. Das Reh hat offenkundig nicht das gleiche Idealbild des Waldes wie der Förster. Für das Reh hochwertig sind helle und lückige, eine üppige Bodenvegetation und Strauchschicht fördernde, aber besonders auch instabile Wälder mit Pioniercharakter. Wenn das Reh aus der Sicht des Menschen Waldschaden verursacht, schädigt es somit keineswegs seinen eigenen Lebensraum. Ob hier ein Zusammenhang besteht mit dem gezielten Schlagen und Verbeissen der tiefwurzelnden Weissstanne, die im Waldbau als stabilisierendes Element gilt, hat allerdings ebenso hypothetischen Charakter wie der oben beschriebene Bezug zwischen dem Verschieben der aufwendigen Brunftaktivität in den Sommer und dem Strategiewechsel im Winter. Eindeutiger sind indessen die übrigen in der Abbildung genannten Konflikt- oder Problemsituationen: die schwierige Gehegehaltung, die Störungen durch Erholungsaktivitäten des Menschen während der Aufzuchtzeit, die Verkehrsoffer vor allem unter den Reviere suchenden jungen Böcken.

Der Vergleich des zunächst unstrukturierten reiheigenen Merkmalskombinates mit der klaren Modellsituation eines r-Strategen dürfte damit für das Verständnis der Art in der Tat eine taugliche Denkhilfe darstellen. Zugleich erlaubt er uns – ähnlich wie beim Beispiel des Eisvogels –, wichtige Problemsituationen zu erkennen. Solche Problemsituationen sind besondere Hinweise für den Wildbiologen beim Formulieren weiterführender Hypothesen und für die Wildhut bei der Suche nach möglichst artgerechten Hegemassnahmen.

Bild 2 Das Reh – ein r-Strategie. Im zentralen Kreis sind die zur r-Strategie passenden, aus der Literatur bekannten Merkmale genannt. In der linken Kolonne stehen interpretierte Konsequenzen, die zu Problemen zwischen Mensch und Reh führen. Der überlebenssichernde Strategiewechsel im Winter – eine weitere Interpretation – ist als Einbruch in die r-Strategie gezeigt. Andere, K-Tendenzen bezeugende Reh-Merkmale sind dem Autor nicht bekannt.

Fig. 2 The roe deer seen as an r-strategist. The characteristics drawn along the circle-line correspond to the model. To the left there is a list of possible consequences that lead to problems between man and roe deer. The framed sector to the right shows changes in the strategy in winter which are discussed.

Probleme zwischen
Mensch und Reh

r-Strategie

jedoch:
Strategiewechsel
im Winter

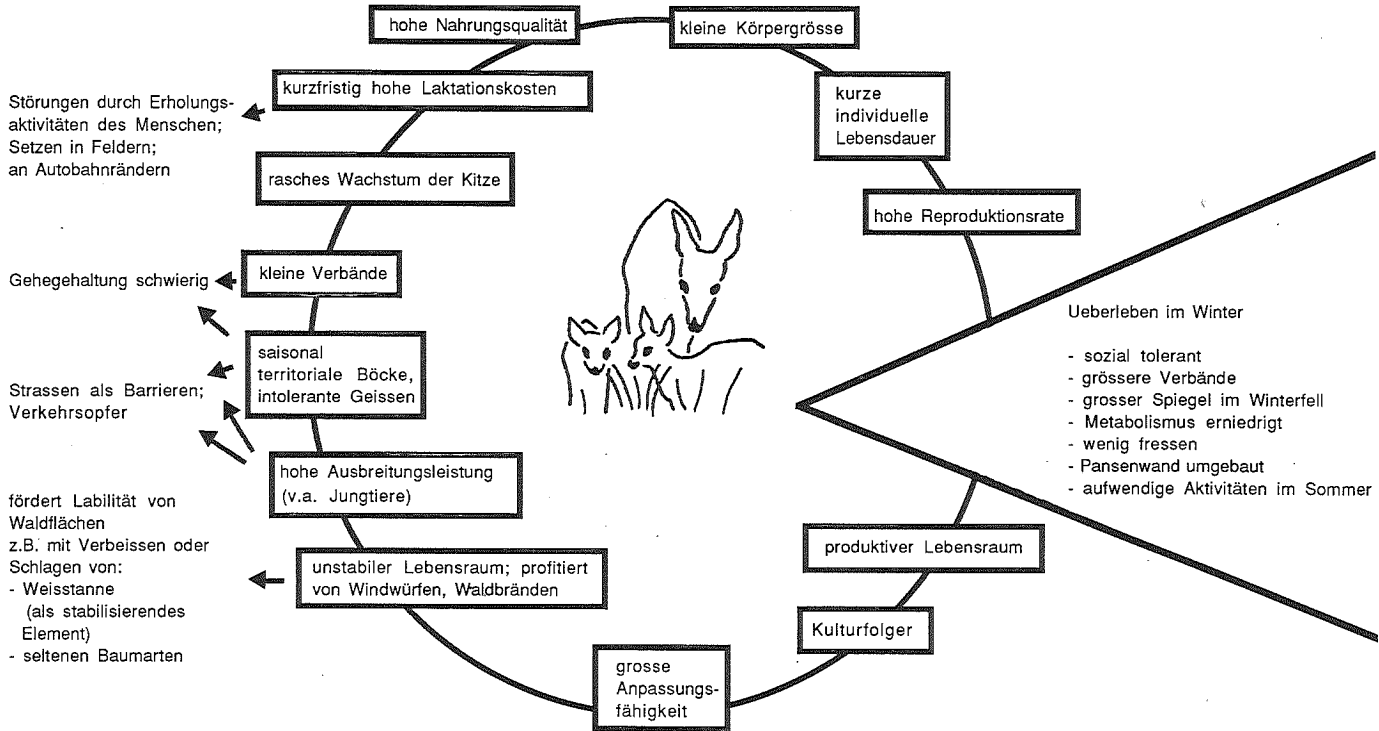


Tabelle 1 Der Alpensteinbock, ein an extreme Umweltbedingungen angepasster K-Strategie.

Table 1 The Alpine ibex, a K-strategist but adapted to an extreme environment.

Merkmal	passend zu r- oder K-Strategie	bei hoher Dichte K-Tendenz verstärkt
geringe Nachwuchsrate	K	*
später Setzbeginn der Geissen	K	*
selten Zwillinge	K	*
langsames Körperwachstum	K	
lange individuelle Lebensdauer	K	*
langsamer Generationen-Turnover	K	*
grosses Gehörn, Zuwachs lebenslang	K	*
Differenzierung in Körpergrösse zwischen Alters- und Geschlechtsklassen	K	
geringe Ausbreitungsleistung	K	
Streifgebiete tradiert	K	
gute potentielle Domestikationsfähigkeit (Lernfähigkeit)	K	
geringe Ansprüche an Nahrungsqualität	K, r	
grosser Magen	K	
Anpassung an extreme (alpine) Umweltbedingungen	K, r	

3.3 Der Steinbock als K-Strategie

Die Merkmale, wie sie in Tabelle 1 zusammengestellt sind, lassen den Alpensteinbock – auch wenn man ihn an Huftierverhältnissen misst – als K-Strategen erscheinen. Neben dem langsamen Körperwachstum – die Böcke sind erst mit rund acht bis zwölf, die Geissen mit fünf bis sieben Jahren ausgewachsen – sind zu nennen die kleine Nachwuchsrate, die späte Geschlechtsreife, die Arealtreue, die damit verbundene schwache Ausbreitungsleistung, die nur geringen Ansprüche an die Nahrungsqualität und die gute Lernfähigkeit (M.A.J. Couturier 1962, H. Kofler 1981, P. Lüps et al. 1986, B. Nievergelt 1966a, 1966b, 1977, B. Nievergelt und R. Zingg 1986, P. Ratti 1981, R. Valdez 1985, S. Zumbach 1986). Zwei weitere Merkmale: der alpine Lebensraum und die stammesgeschichtliche Herkunft als Gletscherfolgertyp (V. Geist 1971) scheinen zunächst eher in das Bild eines r-Strategen zu passen, denn extreme Umweltverhältnisse sind Randbedingungen, bei denen in der Regel r-Qualitäten gefragt sind. Diese Regel gilt jedoch nur begrenzt. Offensichtlich sind auf extreme Umweltbedingungen, wie sie in den Alpen oder auch in der Arktis

herrschen, verschiedene Antworten möglich (R. M. May 1975): r-Strategie, wenn mit hoher Vermehrungsrate der kurze Sommer genutzt oder Arealteile neu besiedelt werden, K-Strategie, wenn die Widerstandskraft der Individuen ausreichen muss, um in kargen Perioden wie im alpinen Winter zu überleben. Es sei hier auf den oben genannten, von R. H. Whittaker (1975) und J. P. Grime (1979) vorgeschlagenen dritten Strategietypus für extreme Habitate verwiesen.

Ein arteigener Regulationsmechanismus, der ähnlich wie beim Alpensteinbock auch bei Wildschafen bekannt ist, äussert sich im Grunde in Form von Positionswechseln auf dem oben genannten r-K-Kontinuum (Geist 1966, 1971, B. Nievergelt 1966a). Die bei diesen Arten besonders gut ausgebildete Regulationsfähigkeit und Flexibilität auf dem r-K-Kontinuum können möglicherweise als zusätzliche Anpassung an extreme Bedingungen interpretiert werden. Jede Population wird – wenn dies richtig ist – durch die herrschenden Verhältnisse innerhalb der Modifikationsbreite auf die optimale Strategie justiert. Bei Populationen zeigen sich in der Entwicklung von geringer zu hoher Dichte folgende Verschiebungen: die Geissen beginnen statt mit 3 (bzw. 2 oder 4) erst mit 4, 5 oder 6 Jahren zu setzen, die Tiere werden älter (nachgewiesen für Böcke, doch gilt es mutmasslich auch für Geissen), der Generationen-Turnover ist damit verlangsamt, das Gehörnwachstum ist in der Jugend geringer, im Alter kräftiger. Auf Grund von Vergleichen zwischen Freikolonien wie auch Gehegen ist zu vermuten, dass auch die Zwillingshäufigkeit abnimmt. Insgesamt zeigen all diese durch Dichteeffekte beeinflussbaren Merkmale bei hoher Dichte eine K-Tendenz. Vereinbar mit dieser Modellvorstellung werden die r-Qualitäten im Rahmen der Reaktionsnorm indessen bewahrt. So kann sich die Nachwuchsrate bei erniedrigter Dichte, oder wenn neue Gebiete besiedelt werden, wiederum erhöhen.

Ausgehend von Tabelle 1 sei auf ein weiteres durch generelle K-Strategie begünstigtes Phänomen hingewiesen: Die lange individuelle Lebensdauer, Lernfähigkeit und Arealtreue erleichtern es dieser Tierart, auf berechenbare Störungen wie auf Fusswegen konzentrierter Tourismus mit Vertrautheit bzw. Verringern der Fluchtdistanz zu reagieren. Die Steinböcke werden damit in diesen Gebieten nicht nur gut beobachtbar und erlebbar, sie erschliessen sich auch zusätzliche Äsungsflächen in von Menschen intensiv begangenen Räumen. Das gilt allerdings nur, wenn dort auf Abschüsse verzichtet wird.

4 Unsere menschliche Gesellschaft: Ansätze zu einer Entwicklung in Richtung K-Strategie

Selbstverständlich zählen die Primaten, gehört insbesondere der Mensch im Quervergleich über das gesamte Tierreich zu den ausgeprägten K-Strategen. Wenn wir somit bei der Art Mensch, bei unserer Gesellschaft nach einer Verschiebung auf dem r-K-Kontinuum fragen, geht es um subtile Unterschiede

und erneut um relative r- oder K-Strategie. Im unten dargelegten Merkmalskombinat sind neben den üblichen biologischen r-K-relevanten Aspekten auch gesellschaftliche und kulturelle Eigenheiten behandelt. Es ist ein Merkmalskombinat, das wir als betroffene Art bewusst erleben, beliebig ergänzen und auf funktionelle Störelemente – Problemstellen – durchdenken können. Bei dieser Anwendung des Modelles wäre es vielleicht richtiger, von r-analoger und K-analoger Strategie zu sprechen. Auf diese sprachliche Differenzierung wird aus Gründen der Einfachheit jedoch verzichtet. Es sei ausserdem betont, dass diese Ausführungen rein hypothetischen Charakter haben. Aus diesem Grund geht es in diesem Beitrag nur darum zu prüfen, inwiefern dieses einfache r-K-Modell auch tauglich ist, um mutmassliche Problemstellen unserer menschlichen Gesellschaft zu orten oder in einem vielleicht neuen Licht zu sehen. Dieser Versuch sei hier gewagt.

Ausgehend davon, dass mit der ganzen industriellen und wirtschaftlichen Entwicklung ein enormes Bevölkerungswachstum eingeleitet wurde und sich zahlreiche und ausgedehnte Ballungszentren bildeten, in denen der Platz zunehmend knapper wird, erscheinen die Rahmenbedingungen für eine Entwicklung in Richtung K-Strategie gegeben. Tabelle 2 zeigt einen Vergleich unserer Gesellschaft in der vorindustriellen Phase mit unserer modernen Industrie- und Konsumgesellschaft. Etwas weniger ausgeprägt und mit einigen Vorbehalten lässt sich die Tabelle auch als Gegenüberstellung zwischen Land- und Stadtleben verstehen. In ähnlicher Art liesse sich die Situation in Japan vor und nach der industriellen Revolution vergleichen. Verschiebungen auf der r-K-Achse dürften von r nach K in der Regel wohl als allmähliche Prozesse, von K nach r dagegen eher unvermittelt, umbruchartig erfolgen, zum Beispiel ausgelöst durch Kriege, Katastrophen oder plötzliche Zugänglichkeit neuer Ressourcen. In analoger Weise erfolgen die von R. Ricklefs and G.W. Cox 1972 postulierten Taxon-Zyklen auf Inseln: allmählich im Differenzierungsprozess, katastrophentypisch zum Neubeginn.

In einem anregenden Beitrag behandelt H. Markl (1983) die Frage der Entfaltung und Begrenzung von Populationen und zielt dabei auf das Verhalten der menschlichen Bevölkerung. Er beschreibt den Menschen als extremen K-Strategen, bei dem sich der bei den Säugetieren und insbesondere den Primaten erkennbare evolutionäre Prozess auf überbehütete Nachkommen in der Kulturrevolution fortsetzt. H. Markl betont allerdings, dass die verminderte Wachstumsrate des K-Strategen keineswegs auf Selbstbeschränkung beruht. Auch K-Strategen maximieren ihre reproduktive Fitness – so gut es eben geht. Im Bereich der Kapazitätsgrenzen sind die Wachstumsmöglichkeiten allerdings gering, und so stehen andere Qualitäten im Vordergrund. Beim K-Strategen Mensch haben stets neue, von ihm erschlossene Ressourcen die Bevölkerungsexplosion ermöglicht bzw., im Sinne der in diesem Artikel postulierten breiten Reaktionsnorm auf der r-K-Achse, ein teilweises und folgeschweres Annehmen von r-Tendenzen zugelassen. Unter K-Strategie wird hier bei der Konfrontation des Modelles mit unserer Gesellschaft deshalb das bewuss-

Tabelle 2 Die Entwicklung unserer menschlichen Gesellschaft im Lichte der r-K-Strategien. Ein Vergleich zwischen der vorindustriellen Kultur mit der modernen Industrie- und Konsumgesellschaft.

Table 2 The development and changes in strategy of our human society which are discussed.

Vorindustrielle Kultur (Landleben, Leben im alpinen Raum)	Industrie- und Konsumgesellschaft (Stadtleben)
r-Strategie	K-Strategie
wenige, aber vielseitige Berufe (v. a. Bauer)	viele spezialisierte Berufe, Teamarbeit
einfaches System	komplexes System
Siedlungsdichte ist meist gering	Besiedlungsdichte liegt im Bereich der Kapazitätsgrenze
Auseinandersetzung mit dem Lebensraum	zwischenmenschliche Auseinandersetzung, Konkurrenz
Variabilität in den Umweltbedingungen toleriert	Konstanz in den Umweltbedingungen erwartet
Überschwemmungen werden als natürliches Ereignis betrachtet	Überschwemmungen gelten primär als Katastrophe bzw. Folge einer Fehlplanung
früh heiraten	spät heiraten
viele Kinder	wenig Kinder
einfache Schulung	differenziertes Schulsystem mit hoher Priorität
geringere Lebenserwartung	höhere Lebenserwartung
Einzelchicksal weniger wichtig	hohes Sicherheitsbedürfnis
fehlende Todesfurcht bei früheren Kriegen	«Versicherungsboom», keine Todesstrafe
→ Fortschritt? →	

te Sichausrichten auf ein funktionell möglichst abgestimmtes, störungsfreies K-Merkmalsskombinat verstanden.

In den urbanen Zentren zeigt sich auf Grund von Tabelle 2 eine K-Tendenz, die sich in zahlreichen Merkmalen niederschlägt. Diese Entwicklung und die mit der erreichten hohen Bevölkerungsdichte samt Wettstreit um Boden und andere knappe Ressourcen letztlich unumgängliche Änderung in der Grundhaltung ist mit spezifischen Problemen verbunden, mit denen wir in unserer Stammes- und Kulturgeschichte bisher in diesem Ausmass nie konfrontiert waren. Wir sind damit genetisch und kulturell schlecht gerüstet. Die zunehmende Spezialisierung in den Berufen bedeutet ein Schmäleren der Nischen, eine nurmehr sehr sektorielle Betrachtung der Umwelt, die uns von der Natur wegführt. Als Spezialisten auf konstante Verhältnisse angewiesen, reagieren wir empfindlich auf Veränderungen. Flexibilität geht verloren, das Verständnis für natürliche dynamische Prozesse schwindet. Wir versagen zunehmend bei Auseinandersetzungen mit der Natur, indem wir einen Kompromiss

suchen, den es gar nicht geben kann. Probleme mit der Umwelt lassen sich nicht im Sinne von zwischenmenschlichen Auseinandersetzungen bereinigen.

Betrachtet man weitere Merkmale unserer Gesellschaft, zeigt sich nun allerdings sehr rasch, dass die Ziele unserer Gesellschaft nicht oder noch nicht ganzheitlich an einer K-Strategie orientiert sind. In der Tabelle 3 sind mit einer K-Strategie konforme Ziele aufgelistet, ebenso solche Ziele, die damit nicht vereinbar sind. Zu nennen sind unter diesen Zielen vor allem unsere vermeintliche Abhängigkeit von dauerndem wirtschaftlichen Wachstum und unsere Art zu planen. Wir stützen uns ab auf bisherige Tendenzen, extrapolieren und leiten Bedürfnisse daraus ab. Notwendigerweise stehen sehr rasch eine Vielzahl der durch dieses Vorgehen ausgewiesenen Bedürfnisse miteinander in Konflikt. Die Planungsbasis ist damit untauglich. Im Bereich der Grenzen unserer Ressourcen muss die Planung an der Gesamtkapazität, an einer Zukunftsvorstellung orientiert sein. Planung in dieser Situation kann nur heißen: Verteilen der Bedürfnisse, Bewerten, Rationieren; es heißt somit auch Prioritätsnachweis anstelle von Bedürfnisnachweis. Ebenso konfliktträchtig ist das dauernde wirtschaftliche Wachstum, das bei begrenzten Ressourcen nur auf Kosten anderer Werte möglich ist. Grenzenbewusstsein und geeignete Rahmenbedingungen müssen eine K-konforme, stabilitätsorientierte Wirtschaft begünstigen.

Tabelle 3 Verträglichkeit und Aktualität der Gesellschaftsziele mit dem Modell einer bewussten K-Strategie

Table 3 Characteristics of our society that are "up to date" and "out of date" with the model of a consciously followed K-strategy.

Im Sinne der letztlich unerlässlichen K-Strategie sind als Gesellschaftsziele bzw. als Gesellschaftsmodell

up do date

- Stabilität
- Orientierung an Kapazitätsgrenzen
- Grenzenbewusstsein
- Rationieren endlicher Güter
- Effizienz
- Qualität in der Ausbildung
- Vernetzte Arbeitsteilung
- Sorgfalt im Nutzen der Ressourcen
- Planung orientiert an Zielvorstellung
- Prioritätsnachweis

out of date

- Quantität
- Dynamik
- dauerndes Wachstum
- Planung orientiert an bisherigen Tendenzen und Bedürfnissen
- Bedürfnisnachweis

Nun gibt es allerdings Teilbereiche in unserer menschlichen Gesellschaft, in denen r-Strategie nicht anstösst, bei denen Wachstumsprozesse keine begrenzten Güter beanspruchen. Zu nennen sind Kunst, Ethik, Kultur, Forschung, Wissen. r-Qualitäten wie Wachstum und Produktivität sind hier weiterhin gefragt. Eine anscheinend fast zwingende Entwicklung entlang des r-K-Gradienten zu einer konkurrenzstarken, aber wenig produktiven K-analogen Strategie lässt sich bei konstanten Aussenbedingungen aber auch bei Forschungsinstituten entdecken, wie P. H. Enckell (1982) in einer gescheiterten wissenschaftlichen Satire darlegt.

5 Schlussbemerkung

Es ist wohl von vornherein nicht möglich, mit einem einfachen Modell eine Tierart oder ein System wie unsere Gesellschaft umfassend zu beschreiben und zu verstehen. Nur ein hochkomplexes Modell könnte theoretisch einem solchen Anspruch näherungsweise gerecht werden. Modelle dieser Art sind als Stütze für unsere Vorstellungskraft jedoch zumeist untauglich, vor allem aber sind sie nicht über den Einzelfall hinaus breiter anwendbar. Sie wurden deshalb in diesem Beitrag nicht berücksichtigt.

Einfache, aber dafür durchsichtige und breit anwendbare Modelle können im Einzelfall nicht mit der verwirrend vernetzten Wirklichkeit übereinstimmen. Indessen bieten sie lohnende Denkhilfen, die zu neuen Ansätzen und Hypothesen führen können; Ansätze, die es auch erlauben, einen Gesichtspunkt aus einer bestimmten Perspektive einer Tierart zu denken und auf diese Weise spezifische Umweltprobleme dieser Tierart, damit eines uns fremden Systems, zu orten.

Wenn sich einzelne Merkmale mit der Modellvorstellung nicht vereinbaren lassen, besteht damit auch kein Anlass, das Modell zu disqualifizieren. Anhand der behandelten Beispiele wurde zu zeigen versucht, dass gerade die vom Modell abweichenden Merkmale wichtige Fingerzeige für spezielle Anpassungsleistungen oder Besonderheiten liefern können.

6 Literatur

- Bobek B., 1977: Summer food as the factor limiting roe deer population size. *Nature* 268: 47–49.
- Bruderer B. und Thönen W., 1977: Rote Liste der gefährdeten und seltenen Vogelarten der Schweiz. *Orn. Beob.* 74, Beiheft.
- Couturier M. A. J., 1962: *Le Bouquetin des Alpes*; Grenoble, 1564 pp.
- Drescher-Kaden U., 1976: Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon; *Z. Jagdwiss.* 22: 184–190.
- Eiberle K. und Nigg H., 1983: Über die Folgen des Wildverbisses an Fichte und Weisstanne in montaner Lage; Schweiz. *Z. Forstwes.*, 134, 5: 361–372.

- Eisfeld D., 1974: Der Proteinbedarf des Rehes zur Erhaltung. *Z. Jagdwiss.* 20: 43–48.
- Eisfeld D., 1976: Ernährungsphysiologie als Basis für die ökologische Beurteilung von Rehpopulationen; *Rev. Suisse de Zool.* 83: 914–928.
- Ellenberg H., 1978: Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa; *Spixiana*, Zool. Staatssammlung, München, 211 pp.
- Ellenberg H., 1979: Mitten im Sommer können Rehe verhungern mit vollem Pansen; *Jäger*, Sept.
- Enckell P. H., 1982: Development and Strategies of Scientific Institutes; *Bulletin, Brit. Ec. Soc. Vol. 13*, 1, pp 16–20.
- Geist V., 1966: The Evolutionary Significance of Mountain Sheep Horns; *Evolution*, Vol. 20, No 4, pp 558–566.
- Geist V., 1971: Mountain Sheep. Univ. of Chicago Press, Illinois, 383 pp.
- Glutz von Blotzheim U. N. (Hrsg.), 1980: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 9, Columbiformes-Piciformes; 1148 pp. Akad. Verlagsges. Wiesbaden.
- Grime J. P., 1979: Plant Strategies and Vegetation Processes, J. Wiley, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- Hofmann R. R., 1979: Die Ernährung des Rehwildes im Jahresablauf. *Tierärztl. Praxis* 7, 507–522.
- Horn H. S. and Rubenstein D. I., 1984: Behavioural Adaptations and Life History 279–298 in: J. R. Krebs and N. B. Davies (eds): *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 493 pp. Blackwell, Oxford, London (second ed).
- Klötzli F., 1965: Qualität und Quantität der Rehäsung; *Veröff. Geobot. Inst. ETH*, 38, Zürich.
- Kofler Hugo, 1981: Ökologisch-vegetationskundliche Untersuchungen zur Nahrungswahl und Konkurrenz von Gams (*Rupicapra rupicapra* L.) und Steinbock (*Capra ibex* L.) im Hochlantschstock/Steiermark. Dissertation, Universität Graz, 139 Seiten.
- Kurt F., 1968: Das Sozialverhalten des Rehes. *Mammalia depicta*, Parey, Hamburg.
- Lüps P., Brüllhardt H., Zuber M., Zumbach S., 1986: Sonderabschüsse von Steinwild (*Capra ibex*) im Berner Oberland – Erste Erfahrungen und Resultate; *Z. Jagdwiss.*, Bd. 32, H. 3, S. 148–157.
- Mac Arthur R. H. and Wilson E. O., 1967: *The theory of Island Biogeography*; Princeton University Press, 203 pp.
- Mahn E.-G., 1986: Selektionsstrategien bei pflanzlichen Populationen; S. 218/219; in: Schubert R. (Hrsg.): *Lehrbuch der Ökologie*. VEB G. Fischer, Jena. 2. Aufl.
- Markl H., 1983: Die Dynamik des Lebens: Entfaltung und Begrenzung biologischer Populationen; in: H. Markl (Hrsg.): *Natur und Geschichte*, Oldenbourg Verlag München, Wien, S. 71–100.
- May R. M., 1975: Stability in Ecosystems: Some comments; pp 161–168, in: W. H. v. Dobben and R. H. Low-McConnell: *Unifying concepts in Ecology*; W. Junk, The Hague.
- Müri H., 1983: Futter-Tradition beim Reh. Dissertation, Universität Zürich.
- Nievergelt B., 1966a: Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. 85 S. *Mammalia depicta*. Hamburg, Berlin.
- Nievergelt B., 1966b: Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (*Capra ibex* L.). *Rev. Suisse Zool.* 73, 446–454.
- Nievergelt B., 1977: Steinböcke – scheu oder vertraut? *Nationalpark* 3: 11–15.
- Nievergelt B. und Zingg R., 1986: *Capra ibex* Linnaeus, 1758 Steinbock; in: *Handbuch der Säugtiere Europas*, Band 2/II (Paarhufer), Aula-Verlag GmbH, Wiesbaden, S. 384–404.
- Odum E. P., 1971: *Fundamentals of Ecology*, 3rd Ed., Saunders Co., Philadelphia, London, Toronto, 574 pp.
- Pianka E. R., 1970: On r- and K-Selection; *Am. Naturalist* 104: 592–597.
- Putman R. J. and Wratten S. D., 1984: *Principles of Ecology*; Croom Helm, London and Canberra.
- Ratti P., 1981: Zur Hege des Steinwildes im Kanton Graubünden. *Z. Jagdwiss.* 27, 41–57.
- Ricklefs R. E. and Cox G. W., 1972: Taxon Cycles in the West Indian avifauna; *Amer. Nat.* 106: 195–219.
- Schulze E.-D., 1982: Plant Life Forms and Their Carbon, Water and Nutrient Relations (pp 615–676), in: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler: *Physiological Plant Ecology II*; Springer – Berlin, Heidelberg, New York.

- Southwood T. R. E., May R. M., Hassell M. P. and Conway G. R., 1974: Ecological Strategies and Population Parameters; *Am. Naturalist* 108, 791–804.
- Strandgaard H., 1972: The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalo and the factors regulating its size; *Danish Rev. Game Biol.* 7, 205 pp.
- Turner D.C., 1979: An Analysis of Time-Budgeting by Roe deer (*Capreolus capreolus*) in an Agricultural Area. *Behaviour* 71, 3–4, p. 246–290.
- Valdez Raul, 1985: Lords of the Pinnacles; Wild goats of the World, Box 244, Mesilla, New Mexico, 212 pp.
- Voser M. L. and Nievergelt B., 1975: Das Futterwahlverhalten des Rehes in einem voralpinen Revier; *Z. Jagdwiss.* 21, S. 197–215, P. Parey Hamburg, Berlin.
- Whittaker R. H., 1975: The design and stability of plant communities, pp. 169–181; in: W. H. v. Dobben and R. H. Lowe-McConnell: Unifying concepts in Ecology; W. Junk, The Hague.
- Zumbach Sylvia, 1986: Körpermasse von Steinwild *Capra ibex* L. aus dem Berner Oberland (Schweiz, Abschüsse 1980–1984). *Kleine Mitteilungen, Naturhistorisches Museum, Bern*, 14 Seiten.